

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД



БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ПРЕСНЫХ ВОД: БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ПРЕСНЫХ ВОД: БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Сборник научных работ,
посвященный 95-летию
со дня рождения
Филарета Дмитриевича
Мордухай-Болтовского

РЫБИНСК 2005

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

УДК 592(204)

Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. – Рыбинск: Изд-во
ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. –416 с. ISBN 5-88697-129-7

В сборнике научных трудов, посвященном 95-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского, представлены результаты исследований экологии и биологических ресурсов водных беспозвоночных, продолжающие традиции, заложенные одним из крупнейших гидробиологов страны.

Часть сборника посвящена личным воспоминаниям сотрудников, созданной Ф.Д. Мордухай-Болтовским лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН.

Сборник рассчитан на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Редакционная коллегия И.К. Ривьер (отв. редактор)
Г.Х. Щербина
А.В. Крылов

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

*Издание сборника осуществлено при финансовой поддержке ФЦП
«Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»*

©Институт биологии
внутренних вод им.
И.Д. Папанина, 2005



Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской (1910–1978)

Открывает сборник статья Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского, которая никогда не публиковалась на русском языке. Сохранилась лишь ее рукопись, которую бережно сохранила и любезно передала для публикации Тамара Леонтьевна Поддубная. В этой статье продемонстрирован взгляд на гидробиологию не просто как на науку, изучающую количество и качество организмов и их сообществ, а как глубокое проникновение во все тонкости, вплоть до тайн имени каждого живого существа. Именно такой подход позволяет относиться к гидробионтам, не как к неким «кирпичикам» из которых слагаются данные для выводов в статьях, а как, с позволения сказать, к личностям.

Такая статья могла выйти из-под пера глубокого и талантливого ученого, каким и был Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской.

Считается, и совершенно справедливо, что человек жив, пока жива память о нем. Но из чего складывается сама память? Полноценна ли она в отношении большого ученого, если ограничивается лишь цитированием некоторых положений и фамилией автора в круглых скобках? Если остается незнакомым целый пласт памяти о нем, как о человеке? Если не продолжены труды или не сделаны новые работы, исток которых послужили принципы, заложенные великим предшественником?

На эти вопросы авторы сборника не просто ответили, но постарались в меру своих способностей и возможностей восполнить то, что по разным причинам осталось неизвестным в непростой судьбе удивительного человека – Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского.

Первая часть сборника посвящена воспоминаниям о Филарете Дмитриевиче. И открывают ее теплые слова об отце дочери Филарета Дмитриевича – Татьяны Филаретовны. В воспоминаниях Тамары Леонтьевны Поддубной и Николая Николаевича Смирнова крупными мазками рассказано о Борке и о Филарете Дмитриевиче, как одной из центральных фигур, создававших неповторимую атмосферу научной работы.

Валентина Никитична Столбунова, Виктор Петрович Семерной, Геннадий Иванович Маркевич и Надежда Константиновна Овчинникова в своих воспоминаниях знакомят с Филаретом Дмитриевичем, как с человеком, с которым одинаково интересно было работать, общаться и отдыхать.

Лариса Федоровна Литвинчук не была лично знакома с Филаретом Дмитриевичем. Но научные интересы привели ее в лабораторию Мордухай-Болтовского, в Борок, а судьба и жизнь тесно познакомили с его супругой, ныне здравствующей Эмилией Дмитриевной Мордухай-Болтовской. Л.Ф. Литвинчук удалось отыскать в архивах замечательные и неизвестные ранее страницы из жизни семьи Мордухай-Болтовских, временами трудной и трагичной.

Вторая часть сборника – это результаты научных исследований, выполненных благодаря идеям и взглядам, которые были заложены Ф.Д. Мордухай-Болтовским, благодаря разработанным им направлениям и методам исследований.

В статье Геннадия Ивановича Маркевича представлено объемное и серьезное исследование, в котором представлены основы построения филогенетической системы коловраток. Ирина Константиновна Ривьер знакомит с историей и основными результатами работ по изучению полифемоидей, начало которому положил Филарет Дмитриевич. Л.Ф. Литвинчук рассматривает историю изучения систематики и распространения представителей рода *Bythotrephes* (Polyphemoidea, Cladocera) на территории России и сопредельных стран. А новые результаты исследований полифемоидей представлены в статьях Л.Ф. Литвинчук и Л.Ф. Литвинчук в соавторстве с О.Б. Морозовой. В статье Анны Геннадьевны Кирдяшевой описана морфология и экология нового для бассейна Рыбинского водохранилища вида ветвистоусых рачков – *Daphnia curvirostris* Eylmann. Работа Геннадия Ивановича Маркевича в соавторстве с Анжелой Альбертовной Овчаровой знакомит с особенностями онтогенетического изменения частотной ритмики биения ротовых конечностей у *Hemidiaptomus amblyodon* (Crustacea, Calanoida). В статье Нины Романовны Архиповой представлены данные о фауне олигохет пяти водохранилищ Верхней и Средней Волги. Работа Людмилы Михайловны Семеновой знакомит с итогами изучения остракод в ИБВВ РАН. Евгения Михайловна Коргина провела анализ истории изучения фауны турбеллярий внутренних вод и представила данные о современном видовом составе ресничных червей в бассейне Волги. Евгения Александровна Соколова изучила структурно-функциональные характеристики популяции *Limnospira frontosa* в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

Значительную часть сборника составляют работы, выполненные на основе изучения основных морфоэкологических групп беспозвоноч-

ных. В статье Валентины Никитичны Столбуновой показаны результаты изучения зоопланктона прибрежных мелководий водохранилищ, исследования которых начались в 70-е годы прошлого века под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского.

Работа Владимира Анатольевича Гусакова во многом восполняет заметный пробел исследований биологических ресурсов Горьковского водохранилища за счет обстоятельного описания сообществ мейобентоса.

Ираида Александровна Скальская в соавторстве с безвременно ушедшими Александром Ивановичем Бакановым и Борисом Александровичем Флеровым впервые обстоятельно описывают не только зооперифитон и бентос наименее изученных водных объектов – малых рек, но и проводят анализ сходства и различий этих сообществ.

Валентина Ивановна Лазарева представила детальный сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг.

Вопросы пространственного размещения и особенностей основных сообществ зоопланктона раскрыты в статье Галины Васильевны Шургановой с соавторами на примере Горьковского водохранилища.

Изучению макрозообентоса малых рек бассейна Верхней Волги посвящена работа Георгия Харлампиевича Щербины и Светланы Николаевны Перовой.

Работа А.В. Крылова продолжает серию исследований зоопланктона малых водотоков в условиях их зарегулирования бобрами.

В работе Андрея Владимировича Тютина с соавторами раскрывается актуальный вопрос, связанный с паразитофауной моллюсков-вселенцев *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*.

Изучение вселенцев продолжено и в исследовании Екатерины Геннадьевны Пряничниковой с Г.Х. Щербиной, в котором на основании экспериментальной работы раскрыты возможные причины успешного расселения *Dreissena bugensis*.

Необходимо выразить искреннюю признательность Н.Н. Жгаревой и А.И. Цветкову за помощь в работе с рукописью, подготовке электронного варианта сборника, цифровую обработку фотографий и верстку.

И.К. Ривьер, А.В. Крылов, Г.Х. Щербина

УДК 595.3(28)

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ПРЕСНОВОДНЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Ф.Д. Мордухай-Болтовской¹

Каждый из нас, зоологов и гидробиологов, знает и твердо помнит сотни (а некоторые – и тысячи) латинских названий животных. Многие из них прочно вошли в нашу память, став как бы частью нашего языка, и мы даже не думаем об их происхождении, как не думаем о происхождении русских слов. Но иногда такой вопрос возникает и вот тогда оказывается, что ответ на него во многих случаях дать не так-то легко.

Очень часто мы даже не понимаем смысла латинских названий, и не только потому, что плохо знаем (или совсем не знаем) древние языки, но потому, что нередко не знаем различных собственных имен, примененных для образования латинского названия. Эти вопросы уводят нас в уже отдаленную полузабытую область истоков гидробиологии или точнее водной зоологии, относящуюся к эпохе, жившей совершенно иными идеями и интересами, чем современная.

Господствовавшие в ту эпоху настроения и вкусы общества проникли и в науку и отразились на научной биологической номенклатуре, навсегда оставив на ней характерную печать. Поэтому названия многих организмов представляют собой в сущности, памятники прошлого, которые должны быть также дороги нам, как старинные крепости или храмы. К счастью, выработанные к началу настоящего века международные правила зоологической номенклатуры, предусматривающие право приоритета, сохранили нам эти памятники и не только сохранили, но (так как старые названия продолжают применяться) позволили им жить и действовать и в настоящее время.

Я задался целью установить, что означают и откуда происходят латинские названия пресноводных низших ракообразных, так широко употребляющиеся в гидробиологической, ихтиологической, общезоологической и даже учебной литературе. Мне пришлось порядочно повозиться с этим делом и, хотя задача была, в конце концов, выполне-

¹ Рукопись была подарена Тамаре Леонтьевне Поддубной с дарственной надписью «От автора — Тамаре Леонтьевне, в надежде на продолжение этих изысканий по червячкам. 1963, VII, 12». Т.Л. Поддубная любезно предоставила рукопись для публикации в настоящем сборнике. Все остальные сноски принадлежат перу Ф.Д. Мордухай-Болтовского.

на, на нее ушло много времени.¹

Для того чтобы рассказать о том, как выяснялось мною происхождение названий, я хочу напомнить некоторые правила их образования. Правила зоологической номенклатуры, опубликованные в 1905 году (но выработанные, как известно, еще в 1901 году на V Международном Зоологическом конгрессе), предписывают все интернациональные названия животных образовывать, как латинские слова². Это значит, что все видовые названия, если они (как это бывает, хоть и не всегда, но в большинстве случаев) являются прилагательными, должны иметь соответствующие родовые окончания (*us, is, er* – в мужском; *a, is* – в женском; *um, e* – в среднем роде), а если образованы от имен, то окончания родительного падежа (*i* – от мужского, *ae* – от женского имени в единственном и соответственно *orum* и *arum* – во множественном числе). Кроме того, они должны быть согласованы в роде с родовым именем. Последнее должно быть существительным (в единственном числе), могущим происходить из различных языков, но обязательно латинизированным. Это значит, что оно представляет собою или латинское существительное, или какое-то имя: если берется современное имя (фамилия), к нему прибавляется латинское окончание (одно из шести: *a, ia, us, ius, im, ium*), если взято древнегреческое имя, то определенным греческим буквам должны соответствовать определенные латинские (так, греческие буквы *ε* и *η* переводятся в латынь как *e; v* – как *y; ov* – как *u*; окончание *οσ* – как *us*; *ον* – как *um* и т.д.).³

Несмотря на наличие этих и других правил, имеющих целью унификацию и ограничивающих произвол, в руках автора, описывающего новые формы, остается большая свобода действий и поэтому

¹ Я должен выразить сердечную признательность Б.С. Кузину, А.А. Стрелкову и Г.Г. Винбергу, просмотревшим рукопись и сделавшим ряд ценных замечаний.

² Правила зоологической номенклатуры издавались несколько раз. Последнее издание вышло после XV Зоологического конгресса: International Code of Zoological Nomenclature, adopted by the XV Internat. Congress of Zoology. 1961. London.

Скоро должен выйти русский перевод этого издания; до сих пор на русском языке имеется лишь старое издание В. Ошанина «Кодексы международных правил систематической номенклатуры», СПб, 1911.

Изложение правил зоологической номенклатуры с пояснениями и комментариями дано в книгах: R. Richter “Eihführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln”, Frankfurt, 1943 и E. Schenck and I. McMasters “Procedure in Taxonomy”, Stanford Univ. Press., 3rd Edit., 1956.

³ Правила латинизации греческих слов даны в цитированной книге Шенк и Дж. МакМастерса, а также в последнем издании Правил зоологической номенклатуры.

многое зависит от его такта и чувства меры. При недостатке этих качеств и в современную эпоху возникали такие названия, как, например, почти неприемлемые: видовое название одного насекомого – *anteromediobasalmagnofasciatipenis*, или, что еще хуже, родовые названия одного бокоплава – *Brachyuropushkydermatogammarus*, и одной рыбы *Microstomatoichthyoborus*.¹

Наименование Б.С. Ильиным одной медузки *Eugenia cimmeria* (Евгения Керченская, по имени одной его знакомой, жившей в Керчи) не вызывает никаких нареканий²; наименование В. Ульяниным ряда черноморских турбеллярий женскими именами с разными прилагательными: *Ludmilla graciosa, Tamara elongatula, Vera taurica, Nadina pulchella, Rusalca pontica* – кажется уже некоторым злоупотреблением и наводит на разные догадки, а образование зоологом Киркальди серии родовых названий *Peggichisme, Marychisme, Nanichisme*, представляющих латинизированные английские *Peggy kiss me, Mary kiss me, Nany kiss me* («Пегги поцелуй меня», и т.д.) уже носит комический характер и увековечивает автора с невыгодной стороны.³

В «Дополнениях к Правилам номенклатуры», вышедших после 1905 года и собранных на конгрессе в 1948 году, запрещается использовать названия животных в целях оскорбления других лиц или политических и религиозных соперников. Старые авторы в этом отношении часто грешили, что видно, например, из Линнеевского названия жабы *Bufo bufo*, представляющего латинизированное имя Бюффона, которого очень не любил Линней. Надо сказать, что старые авторы вообще не очень стеснялись в выборе имен животных или растений и иногда пользовались, так сказать, смелыми аналогиями. Так возникли, например, названия *Phallus impudicus* L., *Phallusia obliqua* Lam. и *Ph. mammillata* Lam., которые в переводе на русский звучат

¹ Эти примеры, как и некоторые другие, приводятся в статье Нидхэма (I. Needham “Scientific Names”, Science, vol. LXXI, 1828. 1930), резко восстававшего против усложнения биологической номенклатуры, а также в интересной книге Майра, Линсли и Юзингера: «Методы и принципы зоологической систематики», 1956.

² К сожалению, это красивое имя в дальнейшем было сведено в синоним с *Blackfordia virginica*.

³ Шуточный характер носит и сочиненное Томпсоном название *Amphionycha knownothing* («ничего не знаю»). Вообще же правила номенклатуры разрешают применение для родовых или видовых названий различных местных названий животных или географических пунктов, и даже искусственно составленных слов. Так, например, Хардинг (J. Harding “Cladocera”. Explorat. hydrobiol. du lac Tanganika. Resultats scientif. V.3, f.6, 1957) назвал два новые, найденные в оз. Титикака, вида клadoцер *Alonopsis titi* и *Pleuroxus casa*. Для нас эти названия звучат странно, но автор не нарушил правил и не злоупотребил своим правом.

просто неприлично. Но не будем слишком строги к основателю бинарной номенклатуры и автору «Философии зоологии» и простим им то, чего мы не простили бы современному рядовому зоологу.

Обращаясь к существующим ныне названиям водных беспозвоночных мы, прежде всего, должны заметить, что многие из них очень древни и имеют более чем столетний, нередко даже 150–200 летний возраст. Одним из первых исследователей фауны пресных вод, особенно их макрофауны, был знаменитый датчанин Отто Фридерик Мюллер (Старый Мюллер, первый из трех Мюллеров – «основателей гидробиологии»), давший прекрасные описания множества новых форм водных беспозвоночных в своих посмертных «Entomostraca» (1785) и «Animalcula Infusoria» (1786).

Не на много позже появились книги П.Латрейля (1802–1809) о членистоногих, Жюрина (1820) об одноглазых (Monoculus, как он называл низших ракообразных), затем Эренберга (1838) об «инфузориях» (среди которых собственно инфузории составляли лишь небольшую часть) и Мильн-Эдварса (1834–1840) о ракообразных. Но эпоха этих первых исследователей – конец XVIII – начало XIX века – это время увлечения античной древнегреческой и древнеримской культурами, оставившими такие яркие следы в живописи, скульптуре и особенно архитектуре.

Поэтому совершенно естественно, что зоологи того времени, отдавая дань вкусам эпохи, широко применяли образы античной древности при наименовании новых описываемых ими форм. Древнегреческие боги, музы и нимфы, герои и чудовища, персонажи сказаний, а иногда даже исторические лица или вследствие какого-нибудь сходства с описываемым животным, или просто благодаря красивому и хорошо знакомому со школьной скамьи имени давали богатый источник родовых названий.¹ Поэтому многие родовые названия беспозвоночных представляют собою собственные имена греческого происхождения. Но и тогда, когда родовое название образовано из каких-нибудь понятий, связанных со свойствами животных, используются обычно греческие слова. Вообще большинство старых родовых названий древнегреческие – но, конечно, латинизированные; видовые же названия в большинстве – латинские (хотя и среди них встречаются грече-

¹ Вспомним, что названия открытых в XVIII–XIX вв. более удаленных планет и многих астероидов также взяты из греческой мифологии.

ские).

Однако некоторые старые родовые названия при помощи греческого языка и греческой мифологии расшифровывать не удастся, и поиски их источников приводят к древне-кельтским сказаниям. Несколько родов низших ракообразных названы по имени персонажей саг и песен Оссиана, древне-шотландского барда, жившего во II–III веке нашей эры. Это нетрудно понять, заметив, что они даны большей частью шотландцами Бэрдом и Личем, видимо хорошо знакомыми с кельтскими сказаниями.

Родовые названия, введенные в более позднее время, обычно представляют или сложные слова, связанные со свойствами животного, или производные от фамилий знакомых ученых или, наконец, образуются путем прибавления различных приставок или окончаний (связанных с определенными особенностями строения) к старинному родовому названию родственного животного.

Для понимания смысла зоологических названий полезно запомнить значение некоторых наиболее распространенных приставок и окончаний. Напомню, что из приставок *A* – означает отсутствие или отрицание, *Eu* – хороший или настоящий, *Para* – близость, родственность, параллельность; из окончаний и суффиксов *oides*, *oida* и *opsis* обозначают вообще подобие, аналогичность или сходную внешность (первый происходит от греч *εἶδος* – вид, наружность, второй от греч. *ὠψ* – взгляд, вид), *cola* – местообитание (от лат. *colere* – обитать, населять), *pes*, *poda*, *pedia* – нога или ноги.

Так, например, *Cyclopoida* значит циклопообразные, *Alonopsis* – алонообразный или сходный с алоной, *Unionicola* – живущий в устрицах, *Coropoda*, *Cirripedia* – соответственно весло и уконогие, *Apoda* – безногие, *Euphyllopoda* – настоящие листоногие. Знание этих приставок и суффиксов облегчает образование новых наименований и особенно нужно систематику, описывающему новые формы.¹

Перейду теперь к объяснению значения и происхождения названий пресноводных ракообразных. Я даю здесь главным образом анализ родовых названий, так как видовые, за немногочисленными ис-

¹ Значение широко распространенных в зоологии и вообще в биологии латинско-греческих слов, корней и частиц подробно в алфавитном порядке излагается в книгах: C.F.Werner “Wortelemente lateinisch – griechischer Fachausdrücke”, Leipzig, 1956; A.Melander “Source-book of biological terms”, 1937; E.C.Jaeger “A source book of biological names and terms”, 1959. Springfield, 3 ed.

ключениями, представляют собой латинские прилагательные, которые могут быть переведены с помощью хорошего латинско-русского словаря.¹ Нахождение источников всех родовых названий ракообразных оказалось нелегким делом. Как правило, они не приводятся в специальных руководствах и определителях по отдельным группам ракообразных. Лишь в некоторых старых, преимущественно общих, зоологических руководствах дается объяснение упоминающихся в них латинских названий.²

Я ограничиваюсь здесь установлением значения родовых названий только кладоцер, остракод и копепод (Каланид и циклопид) Палеарктики. К этим группам относятся наиболее широко распространенные и хорошо известные формы. Заодно привожу анализ нескольких родовых названий из других групп водных беспозвоночных.

Кл. Crustacea означает собственно имеющие скорлупу, *crusta*, по латыни. Старое русское название «Черепокорье» было ближе к латинскому, но относилось и к моллюскам.

Отр. Copepoda – веслоногие (греч.). Cyclops – имя циклопов (киклопов) – одноглазых великанов, кузнецов Гефеста. Циклоп, или если произносить по-гречески, кюклопс (κυκλωπς) означает собственно круглоглазый.³

Micro-, Meso-, Macroscyclops легко понятные производные

¹ Для перевода латинских слов можно воспользоваться «Латинско-русским словарем» И. Дворецкого и Д. Королькова, 1949; для перевода греческих слов – «Древнегреческо-русским словарем» И. Дворецкого, 1958.

Для перевода латинских слов видовых названий очень удобно также «Справочное пособие по систематике высших растений» под ред. Б.Шишкина, изд. АН СССР, вып. I, 1954; вып. II, 1957. В нем имеется не только специальный ботанический латинско-русский словарь, но и грамматические приложения, облегчающие образование новых латинских названий. Было бы очень желательно опубликование аналогичного пособия для зоологов.

² Одна из очень немногих книг, в которой есть эти объяснения, это известная сводка И.Лейниса: I. Leunis "Synopsis der Thierkunde", Band I u II, 3 Aufl., 1883, 1886. Однако, охватывая весь животный мир в двух книгах, автор поневоле должен был ограничиться упоминанием лишь некоторых родов и видов. Так, по кладоцерам приводится лишь 13 родов (т.е. около трети) и не более 20 видов, причем названия двух из этих 13 родов (*Moina*, *Chydorus*) не объяснены. Несмотря на неполноту, эта книга очень полезна, так как позволяет объяснить названия наиболее известных родов во всех группах животных, и оказала мне большую помощь.

Значение многих мифологических имен удобнее всего выяснить по недавно появившемуся «Мифологическому словарю» (Учпедгиз, 1961), но он далеко не исчерпывает всех мифологических имен, вошедших в биологическую номенклатуру.

Для выяснения ирландско-шотландских имен мне пришлось обратиться к известному сочинению Д.Макферсона «Поэмы Оссина» в переводе Е.Балабановой, 1891.

³ Киклопы, по Гомеру, жили в пещерах на далеком Западе; позже они получили в мифологии определенное место и важную роль: они ковали молнии для Зевса и оружие героям.

(греч.). *Eucyclops* означает настоящий или хороший циклоп (греч.). *Acanthocyclops* – имеющий колючки или шипы (греч.).

Paracyclops – находящийся рядом, родственный циклопу (греч.).

Видовые названия означают разные свойства по латыни. Приведу значение некоторых из них: *strenuus* – стремительный; *vicinus* – соседний, близкий; *insignis* – выделяющийся, заметный; *bicolor* – двуцветный; *oithonoides* – сходный с *Oithona* (морская копепода); *furcifer* – несущий (имеющий) вилку (фурку) – (вместе с тем это слово значит «негодяй», «мошенник»); *bisetosus* – двушестинный; *bicuspidatus* – с двумя острями; *crassus* – толстый.

Harpacticidae – названы по родовому имени Harpacticus, означающему хищник, разбойник (греч.).

Heterocope – разновеслая (греч.), очевидно, в том смысле, что имеет неодинаковые ноги (веслообразные, как вообще у копепод).

Diaptomus – по-видимому, обозначает «находящийся среди падали» (*dia* – среди, *ptoma* – падаль, греч.): вероятно, по нахождению иногда в грязных лужах. Автор рода (Westwood) не объяснил происхождения названия.¹

Eudiaptomus, *Paradiaptomus*, *Acanthodiaptomus* – представляют собой такие же производные от *Diaptomus*, как и роды циклопов. *Arc-todiaptomus*, конечно, означает «живущий на севере диаптомус» (виды этого рода живут в северном полушарии).

Calanipeda – имеющая ноги, как у *Calanus* (морского рода копепод) – это название было дано Н. Кричагиным раньше и поэтому имеет больше прав на существование, чем обычно применяемое в зарубежной литературе для этого рода название *Poppella* (по фамилии зоолога Poppe).

Eurytemora – широкая (греч.) *temora*. Слово *Temora*, также как и *Oithona* – это имена героев древне-шотландских сказаний. Темора – король в Шотландии, Ойтона – («белоснежная волна» на древне-шотландском языке) – дочь одного из шотландских друидов (жрецов).

Nauplius – в настоящее время название стадии развития, было предложено О.Ф.Мюллером, как родовое для мелких рачков с 3–4 па-

¹ Лейнис (1883) считает, что это название происходит от греческого слова «ошибка», которое, действительно, звучит очень сходно (*diaploia*), но тогда смысл названия становится совершенно неясным.

рами конечностей, которых он считал особыми формами, не подозревая, что это личинки. Это название было дано, очевидно, вследствие их особой подвижности. Науплий (Навплий) – в древнегреческой мифологии известный пловец, сын Нептуна и Амимоны (одной из данаид).¹

Паразитические веслоногие вследствие своей причудливой и иногда даже отпугивающей внешности и по образу жизни получили большей частью соответствующие своеобразные названия. Приведу названия нескольких родов.

Ergasilus – имя одного приживальщика (тунеядца) в древнеримской комедии Плавта; *gibbus* – горбатый, *nanus* – карликовый, *anchoratus* – с якорем (лат.).

Ergasiloides, *Pseudergasilus*, *Paraergasilis* – производные от первого.

Thersitina – от имени Терзита (Thersites), отличавшегося безобразием и злобностью грека, участвовавшего в осаде Трои.²

Cecrops – имя древнейшего афинского царя и основателя Акрополя (видимо, мифического).

Dichelestium – с расставленными клешнями (греч.).

Nemesis – имя богини мщения, возмездия (Немезиды).

Lamproglena – с блестящими глазами (зрачками).

Lernaea – имя стоголовой (Лернейской) гидры, которую убил Геракл.³

Larnaeocera, *Lernaeopoda* – производные от предыдущего названия (с рожками или усами, ногами Лернеи).

Achtheres – мучитель (греч.); *A.percarum* – в буквальном переводе значит «мучитель окуней».

¹ По Гомеру, Науплий во время осады Трои отомстил грекам за то, что они казнили его сына, тем, что устроил ложный маяк, из-за которого греческий флот разбился; но Одиссей успел спастись и Науплий от горя утопился.

Собственно говоря, имя Науплия было дано стадии, имеющей уже 4 пары конечностей (т.е., метанауплиальной); более раннюю стадию с 3-мя парами конечностей (т.е. ортонауплиальную или собственно науплиуса) Мюллер считал другим родом, который назвал *Amymone* (Амимона – мать Науплия). Позже Клаус (Claus, 1863) предложил называть науплиусом вообще ранние стадии развития копепода, а имя *Amymone* дать некоторым морским веслоногим, имеющим короткое, округлое тело (напоминающее личиночные стадии).

² Терзит обвинял в жадности предводителя греков Агамемнона, за что был избит Одиссеем.

³ Этот подвиг (второй из двенадцати подвигов Геракла) был очень труден, так как на место отрубленной головы вырастала тотчас же другая; Гераклу удалось это осуществить благодаря тому, что он прижигал горящей головней обезглавленную шею.

Basanistes – истязатель, палач (βασανιστής, греч.).

Tracheliastes – гордо выставяющий шею (греч.).

Argulus – (относящийся уже не к веслоногим, а к близкому к ним отряду *Branchiura*), уменьшительное от Аргуса, многоглазого стража нимфы Ио.¹ Видимо, Мюллер считал круглые присоски этого рачка глазами.²

Отр. *Ostracoda* – ракушковые, раковинные (греч.). Названия остракод довольно однообразны. Пресноводные формы большей частью относятся к родам, носящим названия *Candona*, *Cypris* и *Cythere* или производным от этих имен с приставкой перед ними или с различными окончаниями.

Candona – значит блестящая (лат.).

Cypris и *Cythere* представляют собою разные наименования или прозвища Афродиты (Венеры).

Cypris или Циприда, по-гречески правильное Киприда – название, употребляющееся, главным образом, на о. Кипре, где эту богиню особенно почитали. *Cythere* или Цитера (правильнее Кифера) происходит от другого центра ее культа – острова Киферы.

Limnocythere, *Cytharidae*, *Cytherissa*, *Cypridopsis*, *Cypridina*, *Cyprideis*, *Eucypris* и т.д. – все это различные производные от этих двух корней.³

Darwinula – единственное родовое имя остракод, данное по фамилии ученого.

Остается мало понятным, почему Старый Мюллер использовал имена Афродиты для остракод. Среди *Entomostraca* эти рачки отличаются непрозрачностью, меньшей подвижностью и примитивной формой и менее всего напоминают богиню красоты.

Cladocera – ветвистоусые (греч.). Ветвистоусые рачки с их крупными черными глазами, длинными плавательными антеннами и

¹ В прекрасную нимфу Ио влюбился Зевс, и тогда его супруга Гера из ревности превратила Ио в корову, приставив Аргуса сторожить ее. Однако Гермесу удалось усыпить Аргуса игрой на флейте и освободить Ио.

² По всей вероятности Старый Мюллер приписал этому рачку особо острое зрение, потому что принимал его круглые присоски за глаза.

³ Однообразие родовых названий остракод объясняется однообразием их внешнего вида, затруднявшим различие родов старыми авторами. Жюрин относил всех остракод к одному роду *Monoculus* (одноглазый). Впрочем, Жюрин относил к этому роду также всех копепода и кладоцер и пользовался иногда даже тройной номенклатурой: так, все циклопы у него назывались *Monoculus quadricornis* с прибавлением третьего слова, ныне обозначающего вид (*albidus*, *viridis* и т.д.).

раковинкой различных форм, часто своеобразных, причудливых, с отростками и шипами, видимо, особенно возбуждали фантазию старых авторов. К тому же они отличаются разнообразием строения и большим числом родов. Поэтому мифологические имена при описании новых родов кладоцер применялись неоднократно.

Рассмотрим их по семействам, в систематическом порядке.

Sida – имя одной из данаид, пятидесяти дочерей Даная, внука Нептуна.¹

Limnosida – озерная Сиды (греч.).

Diaphanosoma – с прозрачным телом (греч.).

Latona – имя матери Аполлона и Артемиды, одной из жен Зевса (до Геры); иначе она называлась Лето.

Daphnia – имя одной нимфы, дочери речного бога Пеней.²

Ceriodaphnia – переводится, как сотовая дафния; это название, по-видимому, дано по часто наблюдавшейся структуре раковинки, покрытой шестиугольниками.

Scapholeberis – имеющий шкурку (λεβηρίς – сброшенная при линьке шкурка, греч.) как лодочка; *mucronata* – остроконечный (*mucro* – острое, меч, лат.).

Simocephalus – переводится, как имеющий впалую спереди или «курносую» голову (греч.); *vetulus* – старичек (лат.). Почему О.Мюллер считал этот вид похожим на старичка – неизвестно.

Moina – имя жены Клессамора, дяди Фингала; Фингал же – военачальник в древней Ирландии, был отцом Оссиана.

Bosmina – имя одной из дочерей Фингала.³

¹ По мифологии пятьдесят дочерей Даная были насильно, против их желания, выданы замуж за пятьдесят сыновей Египта, их дяди, но в первую же ночь все, за исключением одной, убили своих мужей. За это они были осуждены после смерти без конца наполнять бездонную бочку.

² Прекрасная нимфа Дафна понравилась Аполлону и подверглась его преследованию: видя, что ей не удастся уйти от него, она взмолилась о помощи к отцу, и тот успел быстро превратить ее в дерево. Считали, что Дафна превратилась в лавр, хотя у нас, в средней полосе, есть замечательное дерево «волчье лыко», цветущее душистыми розовыми цветами до появления листьев и носящее название этой нимфы (*Daphne mezereum*).

³ Таким образом, оба эти названия происходят из Ирландско-шотландского эпоса. По поводу *Bosmina* указание на такое происхождение есть в книге И.Лейниса (1883), но *Moina* в этой книге нет, и нащупать ее происхождение мне помогли строчки из «Евгения Онегина», гл. I, стр. 17: «Обшикать Федру, Клеопатру, Моину вызвать – для того, чтоб только слышали его». Моина была действующим лицом в трагедии Озерова «Фингал». Надо, однако, сказать, что у Озерова Моина оказывается дочерью царя Старна и влюбляется в Фингала (который отвечает ей тем же), в то время, как по поэмам Оссиана она была его тетушкой (женой дяди). Но в обоих случаях Моина – красавица с возвышенной душой, погибающая в конце рассказа.

Ilyocryptus – прячущийся в илу (греч.); *sordidus* – грязный, неопрятный (у видов этого рода раковина часто покрыта детритом).

Lathonura – со скрытым задним концом, или хвостом (греч.); таким образом, это название не имеет ничего общего с *Lathona* (λαθών, латинизируемое, как *lathon*, значит скрытый, тайный).

Ophryoxus – с острыми бровями или надбровием (греч.), названный так, очевидно, по выступающему килю над глазом.

Macrothrix – с крупными волосками (греч.); *laticornis* – широкогрудый (лат.); под рогами подразумеваются, очевидно, I антенны.

Streblocerus – с кривым рогом (греч.); под греческим словом χέζας латинизируемым как *ceras*, *ceris* и обозначающим собственно рог, зоологи подразумевают то рог, то усик, то щупальца, даже расчлененную II антенну (например, в слове *Cladocera*).

Acantholeberis – с колючей (линочной) шкуркой (греч.).

Bunops – с выпуклым глазом (греч.). (Действительно, над глазом раковинка у этих рачков несколько вздута).

Drepanothrix – с серповидными волосками (греч.).

Drepanomacrothrix – с большими серповидными волосками (греч.).

Eurycercus – с широким хвостом (греч.). Κεζχος, латинизируемое, как *ceriscus* и означающее по-гречески хвост, часто применяется не точно в этом смысле, а для обозначения придатков.

Camptocercus – с изогнутым (кривым) хвостом (греч.).

Acroperus – с заостренным краем (греч.).

Peracantha – с краем с колючками, шипами (греч.).

Pleuroxus – с острым боком (греч.); *uncinatus* – крючковатый (лат.); *aduncus* – тоже крючковатый, или загнутый внутрь (лат.); *laevis* – гладкий.

Leydigia, *Kurzia* – производные от имен немецких зоологов XIX в.

Graptoleberis – с разрисованной шкуркой (греч.); *testudinaria* – черепаховая.

Monospilus – одноглазый (греч.) (действительно, у этих рачков нет переднего «глазка»); *dispar* – означает непарный (лат.) – вследствие сильного отличия самца от самки.

Anchistropus – с якоревидной ногой (греч.), по своеобразной форме кауды; *emarginatus* (лат.) – с выщербленным, вырезанным краем (на краю створок есть вырезка).

Chydorus – название, происхождение которого я не мог установить. Оно было дано Личем (Leach) в работе 1816 г. (В *Encyclop. Britannica*) без каких-либо объяснений.¹ Лич выделил этот род из рода *Lyncaeus*, установленного О.Мюллером и охватывающего большинство хидорид. Заметив, что хидориды имеют, кроме главного глаза, впереди него еще маленький глазок (пигментное пятно), Мюллер дал это название по имени Линкея, мифологического героя, прославившегося необычайно острым зрением.²

Alona – другое название, происхождение которого для меня осталось неясным. Род этот установлен В. Бэрдом (W. Baird) в работе 1834 г., но объяснения нового имени он не дает.³ Из видовых названий *affinis* – означает соседняя, родственная; *guttata* – капельная (видимо, маленькая, как капля) (лат.).

Alonella, *Alonopsis*, *Rhynchotalona* – производные от имени *Alona*: первое – уменьшительное, второе – «алоновидная», третье – хоботковая *Alona*. Из видовых названий *excisa* означает, видимо, отрезанная, отрубленная (лат.) (по укороченной раковинке?); *exigua* – крошечная (лат.); *falcate* – серповидная (лат.) (по форме рострума).

Leptodora – с тонкой кожей («тонкошкурка», греч.).

Polyphemus – имя одного из циклопов (киклопов) (сына Посейдона), ослепленного Одиссеем⁴; *pediculus* – вошь (лат.). Нельзя отрицать, что эта комбинация родового и видового названий в данном случае очень удачна.

Bythotrephes – в глубине вырастающий (греч.). Впервые этот рачок был найден Лейдигом на значительной глубине.

Podon – от имени известного зоолога, преимущественно энтомолога, нач. XIX в., Николая Пода.

Evadne – имя одной из греческих героинь Эвадны, жены Капа-

¹ Доктор Хардинг (Harding, Британский музей) любезно сообщил мне, что Кювье в своей книге "La geigne animal", 1815, вышедшей до упомянутой работы Лича, употребляет вместо *Chydorus* название *Chilodorus*. По-видимому, последнее и было предложено Личем, но при опубликовании его работы было искажено. *Chilodorus* можно перевести, как имеющий тысячу копий или травянистую шкуру. Трудно сказать, что именно имел в виду Лич.

² По одному из мифов Линкей был единственным из мужей данаид, который не был убит своей женой (Гипермнестрой). Род *Lyncaeus* сохранен для некоторых видов *Conchostraca*.

³ Д-р Хардинг в письме ко мне высказал предположение, что Бэрд придумал слово *Alona*, может быть, составив его, как анаграмму из какого-то имени.

⁴ Одиссей во время своих странствований попал с 12 спутниками в пещеру, в которой жил Полифем; Полифем сожрал 6 из его спутников, но Одиссей спас остальных и себя тем, что напоил его вином и, когда он заснул, выжег ему единственный глаз горящим колом.

нея, царя Аргоса.¹

Названия других групп беспозвоночных формировались, в общем, по той же схеме: у более старых авторов принимали участие мифологические образы, у более новых – современные им ученые, в большинстве же случаев использовались различные признаки строения, реже поведения, причем часто новое родовое имя создавалось прибавлением к старому суффикса, приставки или второго слова, обозначающего отличительный признак. Это особенно применялось в группе тендипедид (хирономид), где имена ряда родов – *Micro-*, *Limno-*, *Crypto-*, *Endochironomus*, *Micro-*, *Glyptotendipes* – представляют собой производные от слов *Chironomus* (жестикულიрующий, греч.) или его синонима *Tendipes* (вытягивающий ножки, лат.). Следует заметить, что у тендипедид, как и у других насекомых, названия давались, главным образом, по взрослой фазе, в данном случае по комару (жестикულიрует или вытягивает ножки, конечно, не личинка, а комар). Мифологические имена в этой группе мне не известны, хотя среди двукрылых вообще встречаются: так, *Aëdes* – это название бродячего древнегреческого певца, а *Anopheles* – по-гречески – бесполезный.

Латинские названия пресноводных моллюсков чаще всего давались по форме раковины, в большинстве случаев сравнимой с различными геометрическими телами (так, *Physa* – пузырь; *Schaerium* – шар; *Gyraulus* – круглая трубка и т.д.). Мифологические имена для них не использовались, и единственный род, образованный из имени, это – *Dreissena*, которая была названа Ван Бенеденом в 1835 году по имени голландского аптекаря Г. Дрейссенса.

Некоторые мифологические имена использовались для названий пресноводных олигохет и пиявок (так, *Nais* – наяда, нимфа, живущая в источниках; *Dero* – одна из 50 nereid, дочерей морского бога Нерея и Дориды; *Nephele* – Нефела, богиня облаков). Но вообще в этих группах широко используются слова *Drilus* (δριλος) и *Limbricus*, означающие «дождевой червь» по-гречески и по-латински, и слово *Bdella* (βδella), означающее по-гречески «пиявка».

Любопытно название ложноконской пиявки *Haemopsis sanguisuga*: первое (родовое) слово означает по-гречески то же, что второе

¹ Эвадна отказала домогавшемуся ее любви Аполлону, так как любила Капанея; последний против воли бога осадил г. Фивы и захватил его штурмом, за что был убит молнией Зевса. Когда Капанея хоронили, Эвадна бросилась в его погребальный костер.

(видовое) по-латыни, и перевод звучит так: Кровососка кровососка.

Широко использовались мифологические имена и для морской фауны, особенно для высших раков и полихет, многие из которых были описаны уже до половины XIX века. Старые авторы очень часто вспоминали при этом многочисленных нимф – nereид, океанид, наяд и других, населявших, по представлениям древних греков, моря, реки, источники и озера. Имена этих существ теперь совершенно забыты, их можно найти только в специальных исторических сочинениях, но некоторые из них живут и ныне в родовых названиях.

Так, полихеты *Nereis*, *Polynoë*, *Syllis*, *Eunice*, *Spio*, *Nerine*, *Aricia*, *Polydora* – получили свои имена от nereид и океанид. Декаподы *Telphusa*, *Maja*, *Galatea* – тоже названы по имени нимф, а *Portunus*, *Alpheus*, *Palaemon* и полихеты *Nephthys*, *Amphitrite* – по имени различных второстепенных богов. Многие родовые названия суть просто древнегреческие, преимущественно женские, имена (например, *Eulalia*, *Eteone*, *Glycera*, *Ampharete*, *Lagis*, *Alciope*, *Ophelia*).

Среди декапод и моллюсков, как наиболее крупных и известных в античное время беспозвоночных, встречаются и древнегреческие и древнеримские народные названия. Такого рода названия, конечно, значительно более распространены среди рыб, которых древние хорошо различали. В еще большей степени это относится к названиям наземных позвоночных.

Здесь названия очень многих родов, а иногда и видов есть просто народные, причем преимущественно латинские (древнеримские) названия относящихся к ним животных (например, *Canis lupus*, *Felis catus*, *F. leo*, *Equus*, *Vulpes*, *Bos* и др.). Поэтому вопросы о происхождении названий позвоночных разрешаются вообще проще.

Я надеюсь, что настоящая статья поможет начинающим гидро-зоологам более осмысленно относиться к латинским названиям организмов, видя в них не только простые символы, и вместе с тем окажется небесполезной в деле выбора новых названий.

Может быть, она натолкнет специалистов на аналогичные изыскания по другим группам беспозвоночных.

Я полагаю, что было бы целесообразно включить значение родовых названий в словарь научных терминов по зоологии.¹

¹ В «Зоологическом словаре» Циглера (“Zoologisches Wörterbuch”, Herausgeg.von.H.Ziegler, 1909) некоторое число этих названий есть, но для очень немногих и притом не всегда наиболее известных родов.

ВОСПОМИНАНИЯ ОБ ОТЦЕ

© 2005 г. Т.Ф. Мордухай-Болтовская

Воспоминания об отце начинаются у меня где-то с 4–5 лет. Хорошо помню, как мы только что приехали в Борок и пошли обозревать окрестности втроем: отец, мама и я. Прошли музей Морозова и уже входили в тенистый влажный парк, как вдруг нам навстречу вышла коренастая девчонка моих лет. Одной рукой она держала маленького брата, а другой сестру, еще меньше. Все трое были босые.

– Вот тебе и подруга, – сказал отец, – как тебя зовут?

– Рая.

– А сколько тебе лет?

– Шесть, восьмой, – важно ответила девочка.

С Раяй я дружу до сих пор...

Наш дом достраивался при нас. За домом было бескрайнее ржаное поле, которое отделяла от нашего участка пыльная деревенская дорога. Как здорово было ходить по шелковистой, мягкой, горячей пыли босиком!

Отец очень любил пугать, удивлять и озадачивать. Он долго не раскрывал мне тайну странных ажурных ровных линий, ведущих через дорогу. Они пересекали ее, как кружево.

– Что бы это могло быть? – с притворным удивлением вслух размышлял он. – Как ты думаешь?

Я не думала ничего. Я знала, что он мне все объяснит, рано или поздно. Потому что не было ничего такого, что бы мне не смог объяснить отец.

И тогда отец торжественно показывал мне жука, неторопливо переползавшего дорогу.

Оказывается, это жуки ходили взад-вперед через дорогу, оставляя за собою кружево следов.

С пяти лет отец брал меня с собою в природу. Мама сначала возражала:

– Она еще маленькая, устанет.

– Да, она еще мала и глупа, – соглашался отец, – но, в конце концов, она дочь естествоиспытателей.

В каждый поход в природу отец брал свою знаменитую полосатую палку, которую он сам вытачивал из березы, две корзины (даже

когда не было грибов) и ножик, для того, что бы выкапывать какие-нибудь редкие растения и сажать их потом у себя в саду; палку, чтобы показывать мне всякие чудеса и сбивать поганки и чертовы грибы, которые при этом начинали сильно пылить, на радость отцу и мне.

Он умел радоваться, как ребенок, находить смешное во всем.

Летом приезжала на каникулы моя сестра Люша, и мы ходили в природу втроем. Отец обычно называл нам растения по латыни.

– Компануля! – кричала я, увидев большой голубой колокольчик.

– Персицифолия! – вторила мне Люша.

Я даже толком не знала, как называется по-русски платонтера бифолия – то ли ночная фиалка, то ли любка двулистная. Отец, моему, очень этим гордился.

Он долго морочил мне голову цветущим папоротником.

– Знаешь, – таинственно говорил он мне, – в ночь на 7 июля в глухом лесу один единственный раз расцветает алый цветок папоротника. Под ним зарыт клад.

– Почему же ты до сих пор не нашел этот клад и не отрыл его? – искренне удивлялась я.

– Да все не досуг, – уклончиво отвечал отец, – вот подрастешь, пойдем вместе.

Я чувствовала подвох, но все равно верила в алый цветок папоротника – это было так красиво, так заманчиво...

Больше всего отец любил редкие для Борка орхидеи. У него были две любимые орхидейные поляны, одну из которых однажды распахал трактор. Отец был в отчаянии.

Он чуть не плакал, кричал, что это безобразие, чертыхался... Мне было так жаль его, но... Я не могла понять, почему это такая уж трагедия для него.

Он любил природу самозабвенно, восторженно, уникально. Увидев цветущую платонтеру, он бросал в сторону палку, садился прямо на землю возле нее, замолкал. Это было похоже на то, что сейчас называют медитацией.

В саду мама всегда сажала садовые цветы, но отец их не любил и называл «биологическими уродами». Но какая-нибудь неказистая травинка, скромный лютик или клеверок вызывали его восторг и изумление.

– Ты только посмотри, как все разумно и мудро в природе, – часто говорил он мне, – я не перестаю удивляться высшим силам, которые создали все это.

В Борке летом был просто рай земной, жители окрестных деревень привозили на велосипеде большие корзины с ягодами, стучали в дверь:

– Не надо ли малинки? 10 копеек стакан.

А как мы любили ходить за грибами! Для каждого гриба у отца было свое танго: для белого – «Луч луны упал на ваш портрет», для подосиновика «Утомленное солнце», для подберезовика – «Вам возвращая ваш портрет». Остальные грибы отец презирал, с уважением он относился только к груздю и рыжику.

– Ты опять насобирала поганок! – говорил он, заглядывая в мою корзину с сыроежками.

Проходило благословенное борковское лето, уезжала Люша, разъезжались гости...

Отец не любил осень, хотя часто декламировал Пушкина: «Унылая пора! Очей очарованье!».

Осенью начинались мои мучения...

– Кончен бал! – говорил мне отец и засаживал меня за немецкий. Я не учила слова, отлынивала от занятий под всякими мыслимыми и немыслимыми причинами и от злости повертела в своем столе дырку, которую отец потом, когда я уже уехала из Борка, показывал гостям.

Однажды я так достала отца своим нежеланием заниматься, что он вышел в коридор со стулом и там швырнул его со всей силой об пол. Он был очень вспыльчивым человеком.

Самое удивительное, что немецкий стал моей профессией, моей судьбой и моей большой любовью. Я и сейчас хожу на работу как на праздник.

Осенью у нас было одно очень важное дело – мы ходили в Мелиховский лес выбирать елки, пока они еще не были покрыты снегом. Нам надо было 4 елки – в столовую (так мы называли самую большую комнату), в кабинет, на рояль и в спальню. Мы выбирали самые стройные и пушистые и завязывали на них красные бантики, чтобы найти зимою.

Дождливыми осенними вечерами отец сажал меня рядом с собою и рисовал мне удивительные «Приключения Тани». Я бы не срав-

нила их ни с какими современными мультиками... К счастью, этот альбом у меня сохранился.

Я всегда с нетерпением ждала зимы, которая сулила мне много радостей: первый снег, новый год и Рождество, мои именины 25 января.

Как только устанавливалась лыжня, мы с отцом ходили на лыжах к Мелиховке, а наша собака Жучка, известная всему Борку своей плодовитостью (у нее бывало по 16 щенков) бежала за нами по лыжне. Чем ближе к лесу, тем больше взъерошивалась она и тем больше отставала, а потом и вовсе убегала домой.

– Волков чувствует, – многозначительно говорил отец.

– А что, есть еще волки? – с тревогой спрашивала я и не прочь была бы убежать вслед за Жучкой.

– Раз собака чувствует..., – пугал отец.

В первые годы жизни в Борке действительно, иногда зимою были волки.

Особенно отец любил ходить на лыжах поздно вечером, когда искрился снег, и величественно сияли яркие звезды над спящим лесом. Он называл мне созвездия, которые знал прекрасно, долго стоял, задрав голову, в немом восторге. Особенно восхищал его великолепный Орион. И действительно, такого Ориона, как в Борке над Мелиховкой, я не видела нигде и никогда...

Зимою отец часто ездил в командировки в Москву. Я давала ему большой список совершенно необходимых мне игрушек. Он был очень обязательный человек, всегда старался выполнить все поручения.

Как-то я заказала ему обезьянку на резинке, которая совершенно потрясла меня у кого-то из детей. Отец исколесил всю Москву, не нашел и купил мне чертика на резинке.

Но мне нужна была именно обезьянка! Он расстроился так, что мне потом пришлось его утешать...

И он, и мама никогда не обманывали меня и всегда держали слово. Как же потом было больно сталкиваться с непорядочностью и необязательностью людей!

Далеко за нашим домом видна была зимняя дорога, по которой иногда проезжали лошади с санями. Я всегда думала, что это едет мой отец с подарками...

Но вообще я любила, когда он уезжал: никто не заставлял меня учить немецкий, и я больше времени проводила с мамой. Она была для меня как добрая фея – ласковая, нарядная, она и сейчас красивая, хоть и старенькая. С нею всегда было тепло, радостно, интересно, уютно и я тянулась к общению с нею больше, чем к сверстникам.

В Борковском магазине тогда были только безобразные целлюлоидные пупсы, и мама сама шила мне кукол. Ничего не было тогда прекраснее для нас с сестрою, чем две негритьянки, Топси и Бетси, которых она нам сшила.

Я так любила маму, что иногда плакала по ночам только от мысли, что она может умереть. Любила ее и очень жалела...

Мы с Раей восхищались ее крепдешиновыми платьями и бархатными туфельками на высоком каблуке. Когда приходили гости, маму всегда просили сыграть «Шотландскую застольную» Бетховена на рояле, который стоял у нас в столовой. Она играла, такая очаровательная, в белой крепдешиновой блузочке с оборками и черным бантиком, а гости пели: «Постой... Выпьем в дорогу еще! Бетси нам грогу стакан...».

Меня не пускали к гостям, но, забравшись на спинку своей железной кровати, я подглядывала в щелку двери, как гости танцуют под пластинки 78 оборотов, как Иван Дмитриевич Папанин, весь в орденах, приглашает танцевать роскошную блондинку, борковскую красавицу Аду Константиновну, как Борис Сергеевич Кузин, с неизменной бабочкой вместо галстука и мой отец наперебой острят, вызывая взрывы смеха. Телевизора тогда не было, а как веселее было, как хохотала громкоголосая Ариадна Валериановна!

Немного выпив, отец становился веселым, невероятно обольстительным, остроумным, целовал дамам ручки и рассыпался в комплиментах. На другой день он говорил мне доверительно: «Вчера я, кажется, страшно напился и куролесил».

Иногда родители ходили в соседний дом к Фортунатовым слушать классическую музыку и брали меня с собой. Но я, кстати, как и отец не слишком понимала и любила классику и больше ходила туда, потому что Надежда Александровна меня угощала всегда невероятно вкусными шоколадными трюфелями. Ставили пластинку на 33 оборота, и я наблюдала кто, как слушает музыку: Михаил Александрович Фортунатов вытягивал ноги, скрещивал руки на груди и запрокидывал голову: казалось, что он умер. Надежда Александровна сидела, уронив

красивую седую голову на руки с тонкими музыкальными пальцами. Штегман сидел прямо и неподвижно, глядя в одну точку... И я вдруг с ужасом видела, что отец корчится от смеха и сейчас разразится хохотом: наша верная Жучка пришла вместе с нами, улеглась посреди комнаты и, клацая зубами и пофыркивая, искала у себя блох, что совсем не соответствовало торжественности момента.

Весь красный, прикрывая рот чтобы не расхохотаться, сопровождаемый осуждающими взглядами любителей музыки отец пробирался к выходу, уводя с собой Жучку. Вслед за ним выскальзывала я, и мы долго хохотали по пути к дому.

Мама очень любила классику и часто слушала Рахманинова, любила она и живопись и как-то делала доклад о Левитане сотрудникам института, с показом его картин. Сначала она прочитала его мне дома, и я одобрила.

В конце декабря приезжала на каникулы моя сестра. Как я всегда ждала ее! Отец привозил ее поздно вечером из Шестихино на санях, закутанную в экспедиционный тулуп и большой платок.

На другой день с утра мы шли за елками. Какая радость была, если удавалось срубить наши елки, помеченные с осени! Елки ставили на оттайку на веранде. Затем нас ждало одно из самых приятных новогодних занятий – мы доставали с чердака елочные игрушки, тщательно уложенные в посылочные ящики и покрытые годичной пылью. С какой радостью распаковывали мы эти ящики, разворачивали стеклянные шары, благоговейно доставали старинные ватные игрушки, закапанные воском свечей – балерину, Иван-царевича с жар-птицей, корову, жирафа, который каким-то чудом сохранился с детства отца, курицу в фартуке, хрупкую девочку на качелях... Мне разрешали немножко поиграть с ними, перед тем, как вешать на елку, «только очень осторожно», – всегда говорила мама. Эти игрушки всегда вешали на самые почетные места. Ближе к столу, за которым встречали Новый год. Обязательно на большую елку прикрепляли свечи, и каждый раз отец декламировал один и тот же стишок:

И вмиг погасли свечи
И на сто верст кругом
Во тьме сверкали плечи
Мадам дэ Шевильон».

Но самый торжественный праздник у нас в доме было Рождество. Мама соблюдала старинное малороссийское меню, которое тради-

ционно готовили в семье отца: рыба, свекольный суп с ушками, кутья, несколько сортов пирожков. Обязательно под скатерть клали сено, и отец никому не разрешал садиться за стол до первой звезды. За рождественским столом отец читал нам старинную книгу Ренана «Жизнь Христа». Тогда нигде больше невозможно было прочитать об этом.

После Рождества каникулы быстро проходили, становилось грустно, сестра уезжала, 12 января мы обычно убрали елки. Отец всегда клал немного хвои с каждой елки в конвертик, подписывал и забивал вместе с игрушками в ящики.

Продолжалась длинная Борковская зима, с метелями, ослепительными снегами и иногда сильными морозами: отец опускал уши у шапки, приходил с заиндеветыми усами, громко топал в коридоре и кричал: «Собачий холод!»

В конце февраля он вдруг радостно сообщал мне: «Ты знаешь, появились голубые тени! Начинается весна света!». Хватал фотоаппарат и бежал снимать голубые тени. Тогда не было цветной пленки, но на его черно-белых фотографиях тени действительно голубые...

С конца февраля мы с отцом начинали вести дневник природы. Первая фраза была: «Снег изгрызен солнцем», а заканчивался дневник так: «На орхидейных полях распространился аромат».

Весной отец преображался. Он страшно любил весну и с жадностью ловил каждый знак ее приближения.

– Знаешь, появились проталины у деревьев!

– Пылит ольха, я видел сегодня!

– Прилетели грачи! – сообщал он мне радостно.

У Борковских детей каникулы были позже, потому что в распутицу деревенские дети не могли приехать в школу. Но как только становилось суше, начинались наши первые вылазки в природу – сначала за золотистой вербой, потом за перелесками и хохлатками, на Суногу – за калужницами и позже купальницами, и, конечно же, за березовым соком.

Весна стремительно набирала силу: зацветала черемуха, принося холодные ветры, а потом начинала бушевать сирень, и появлялись ландыши. Больше всего на свете отец любил конец мая – начало июня. В эти дни он был весь какой-то сияющий, взволнованный, восторженный. У нас в саду росло немного пересаженных им ландышей. Как он мучался, пытаясь сделать хорошую фотографию ландыша с росой – «Дождя отшумевшего капли». Сколько он лазил на коленях вокруг

этого ландыша, чертыхался, волновался, но, в конце концов, получил-ся великолепный снимок. Он есть у меня в альбоме, который отец назвал «Альбом сезонного развития природы в Борке» и подарил мне к 15-летию.

– Не любите вы природу, не любите, – иногда с горечью говорил отец. Никто не мог любить природу так, как он.

Он почему-то очень радовался, что соловьи начинают петь к моему дню рождения в конце мая. Помню, как он настежь открывал окна в кабинете, всегда при этом повторяя стихи: «Отворил я окно, стало душно невмочь...», и слушал соловьев, не зажигая света.

Не знаю почему, но я смотрела и думала, что на душе у него была какая-то невысказанная тоска от всего этого великолепия....

Последние годы в Борке были для нас всех очень тяжелыми.

Когда мы с мамой насовсем уезжали из Борка, отца не было. Наверное, он уехал специально, чтобы не видеть, как я покидаю навсегда наш дом.

Он часто писал мне письма, приглашал в Борок, обижался, что я не еду. Он не мог, или не хотел понять, что мне тяжело было ехать в наш и уже не наш дом. Он долго не убирал мои книжки, оставшиеся игрушки, а мой детский столик стоял возле его стола до самой его смерти.

Один раз в студенческие годы я приехала к нему, и мы поссорились, потому что я спешила уехать, а он просил остаться подольше. «Мы ведь с тобой даже в природу не сходили!» – с горечью говорил он мне. Но для меня тогда гораздо важнее было, что в Ленинграде меня ждал поклонник.

Потом он какое-то время жил в Ленинграде, как раз, когда там, в военной академии учился мой муж. Мы виделись чаще, и опять он обижался, что я прихожу редко и не надолго. Сейчас бы я, кажется, сидела бы с ним часами, слушала бы его, спрашивала... Ведь он был настоящей энциклопедией для меня. История, литература, поэзия, языки, география, астрономия, не говоря уже о естественных науках – он знал все.

Благодаря ему я узнала таких тогда неизвестных поэтов как Гумилев, Ахматова, Северянин. Он знал их наизусть.

Когда он снова вернулся в Борок, я приезжала к нему два раза с маленьким сыном.

– Вот запишусь в старики и буду тебя водить в природу – говорил он сыну.

– А как ты запишешься в старики? – спрашивали мы.

– Отпущу бороду, возьму палку и скажу всем: «Я старик».

К сожалению, до старика он не дожил...

Он был уже совсем другим. Будто что-то надломилось в нем. Выражение горького недоумения не сходило с его лица. Он меньше шутил, часто сидел молча, уставившись в одну точку. Иногда, правда, говорил: «Тряхну стариной», брал свою полосатую палку и выходил в природу, но не надолго – уставал. Это его очень угнетало.

В мой последний приезд в июле 1978 года он был уже тяжело болен.

В его последний день рождения ему принесли как никогда много полевых цветов – они стояли на полу, на столах. Люди как будто уже прощались с ним. Помню, как однажды мы стояли с Ириной Владимировной у окна и смотрели, как отец уходит на работу. Он шел ссутулившись, чуть опустив голову, словно уйдя глубоко в себя.

– Он уходит от нас, Танечка. Он уходит... – сказала Ирина Владимировна. И все-таки он иногда говорил: «Вот трошки разберусь, сделаю то-то и то-то. Что за гадость привязалась ко мне...».

Бог послал ему легкую смерть.

Первые годы после его смерти я часто видела его во сне. Со смущенной улыбкой на лице, отгораживаясь от меня руками, он говорил: «Не подходи ко мне. Я просто пришел посмотреть на тебя».

И сейчас я часто вижу во сне его кабинет, заваленный бумагами и письмами, много-много писем на столах, на кресле. Я слышу его шаги, он входит в кабинет. «Папа, тебе столько писем!» – говорю я. Но не вижу его.

Я не была в Борке очень давно, и я была поражена, что духом отца до сих пор пропитано все: стены института, Борковские улицы, природа. Мне все время казалось, что отец где-то рядом – еще шаг, и я вдруг увижу его. Но самое удивительное, что я открывала в его учениках, в людях, с которыми он работал. У него было такое мощное обаяние, такая сильная харизма, что она не могла умереть. Частичка ее осталась во всех нас, и значит, он до сих пор среди нас.

Когда-то я злилась на него, обижалась. И только теперь поняла, что хоть он и совершал порою ошибки, он был очень ранимым человеком с незащищенной, искренней душой. Я думаю, что это был че-

ловец, отмеченный Богом, но мало кто задумывался об этом при его жизни.

ВСПОМИНАЯ ФИЛАРЕТА ДМИТРИЕВИЧА

© 2005 г. Т.Л. Поддубная

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

С Филаретом Дмитриевичем Мордухай-Болтовским я познакомилась в 1948 году, будучи студенткой 1-го курса Биолого-почвенного факультета Ростовского-на-Дону государственного университета. На биологическом отделении факультета работали известные ученые, доктора наук, профессора, возглавлявшие различные кафедры. Филарет Дмитриевич возглавлял кафедру зоологии беспозвоночных. Я довольно быстро определилась в выборе своей дальнейшей профессии. На 1-м курсе Филарет Дмитриевич читал общий курс зоологии беспозвоночных. Лекции были настолько замечательны, что я стала чаще посещать эту кафедру и знакомиться с работой.

Филарет Дмитриевич очень любил педагогическую работу. В преподавание он вкладывал всю душу, тщательно готовился к лекциям и лабораторным занятиям со студентами. Большое количество иллюстрированного материала для лекций на кафедре было подготовлено им самим или под его прямым руководством. Лекции Филарета Дмитриевича были живые, интересные, содержательные. Во время занятий со студентами он был в постоянном движении между доской и кафедрой – рассказ сопровождался отличными оригинальными рисунками, которые создавались мелом на доске. Сначала выводился общий контур животного (рачка, червя или моллюска), а затем по ходу лекции этот контур заполнялся различными органами. В результате получалось полное представление об организме, и материал легко запоминался.

Общий курс зоологии беспозвоночных слагался из лекций и практических лабораторных занятий – малый и большой практикумы. Малому практикуму Филарет Дмитриевич придавал очень большое значение. Эти занятия, которые он проводил всегда сам, знакомили начинающего студента с разными приемами зоологического исследования объекта, а именно: вскрытие животного и фиксирование мате-

риала, самостоятельное приготовление препаратов. Он также проверял альбомы с зарисовками и требовал, чтобы рисунки выполнялись правильно. На этих же занятиях Филарет Дмитриевич обязательно объяснял происхождение латинских названий животных и требовал правильности их написания и произношения.

Обязательным элементом курса были летние биологические практики и экскурсии. Студентов, которые уже избрали своей специальностью зоологию водных беспозвоночных, Филарет Дмитриевич брал в экспедиции по Дону и Азовскому морю. Здесь он старался привить любовь к природе, к избранной специальности, развивал любознательность. Уже со 2-го курса я и моя сокурсница Л.М. Маловицкая принимали участие в этих экспедициях по сбору зоопланктона и зообентоса.

Филарет Дмитриевич обладал особым педагогическим даром и умел вызвать интерес к зоологии, исследовательской работе. Он сам очень много работал, и его почти всегда можно было застать на кафедре, склонившимся над микроскопом. На кафедре работал научно-обозревательный кружок (НОК), которым руководил Филарет Дмитриевич. На научных семинарах, проводимых НОК, рассматривались вопросы, как гидробиологического плана, так и касающиеся специально изучаемых групп беспозвоночных, практиковались обзоры вновь вышедших важных работ по гидробиологии. Каждый студент кафедры обязан был сделать, по меньшей мере, один доклад.

Кроме зоологии беспозвоночных Филарет Дмитриевич читал несколько специальных курсов: Сравнительную анатомию беспозвоночных, зоогеографию, общую гидробиологию. А курс филогении беспозвоночных написал сам и читал его студентам 5-го курса.

Интересными были его лекции о фауне Азовского моря, дельте Дона и прилегающих водоемов. Его интересовала также реликтовая фауна низовьев Дона и происхождение Каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне.

Студенты-дипломники выполняли свои работы на Севастопольской биологической станции в отделе В.А. Водяницкого и принимали участие в работах по акклиматизации беспозвоночных в Азовском море. Этими работами тогда руководила А.Ф. Карпевич, с которой Филарет Дмитриевич долгие годы поддерживал научные связи. Сбор материала для курсовых и дипломных работ проводился в реке Дон и на участках реки будущего Цимлянского водохранилища.

В конце 40-х и начале 50-х годов по постановлению правительства планировалось строительство гидроэлектростанции на реке Волга. В связи с этим и создание обширных искусственных водоемов-водохранилищ. Река Волга должна была превратиться в каскад водохранилищ.

Гидротехническая реконструкция реки Дон в результате волгодонского строительства должна была оказать большое влияние на гидрологический и биологический режимы не только еще мощной в то время реки Дон, но и Азовское море. Создавалось огромное Цимлянское водохранилище. Филарет Дмитриевич считал, что зарегулирование стока Дона отразится на биологии и рыбном хозяйстве Азовского моря, так как с сокращением поступления в море пресной воды может произойти осолонение моря. Им были проработаны в связи с этим все варианты сокращения стока и составлена новая схема биологического круговорота Азовского моря. Эти его данные являлись очень серьезным аргументом для создания гидроузла в Керченском проливе, который ограничивал бы приток в Азовское море соленых вод Черного моря. На эту тему он выступал с докладами в различных организациях г. Ростова.

Темы дипломных работ для нас, тогда уже студентов старших курсов, были определены перед уходом Филарета Дмитриевича из университета: состав и распределение бентоса в верхнем бьефе Цимлянского водохранилища, и тоже по зоопланктону для Л.М. Маловицкой.

Ранней весной 1952 года плотина полностью перекрыла р. Дон у станции Цимлянской, и летом этого же года мы собрали материал по бентосу и зоопланктону. Работая уже в Борке, Филарет Дмитриевич часто приезжал в Ростов, где оставались его родственники. Во время этих приездов он заходил в университет на нашу кафедру, интересовался нашими работами. В очередной приезд весной 1953 года, встретившись со мной, предложил мне работать в его лаборатории. Поскольку я уже была распределена на работу в школу в один из районов Ростовской области, Филарет Дмитриевич приложил все усилия, чтобы мне отменили это направление и направили в научно-исследовательскую биологическую станцию «Борок» АН СССР. После окончания университета и получения диплома 1 июля 1953 года я приехала в Борок в лабораторию зоопланктона и зообентоса научно-исследовательской биологической станции «Борок» имени Н.А. Мо-

розова.

Самыми первыми сотрудниками в лаборатории были Э.Д. Мордухай-Болтовская, Е.Ф. Мануйлова, В.И. Митропольский, И.Ф. Овчинников. Филарет Дмитриевич стал подбирать молодых специалистов. Почти одновременно со мной приехали А.В. Монаков и В.П. Луферов – ученики Надежды Станиславовны Гаевской, выпускники МосРыБВТУЗа.

Филарет Дмитриевич предложил мне заняться донной фауной Рыбинского водохранилища и конкретно – олигохетами, а Всеволоду Иннокентьевичу Митропольскому моллюсками-сферидами. Степень изученности по фауне олигохет СССР была еще не очень высока. Определитель водных олигохет, рассчитанный на фауну нашей страны еще ни разу не составлялся. Имеющиеся таблицы для определения родов (Ласточкин, 1949; Малевич, 1950) позволяли только ориентировочно ознакомиться с многообразными формами олигохет. Иностранные сводки и короткие определители устарели и не имели иллюстраций, поэтому первоначальной нашей работой было составление рабочих определительных таблиц для массовых видов олигохет, в основном тубифицид и моллюсков-сфериид. О биологии (размножении, росте, питании, плодовитости, продуктивности и т.д.) ничего не было известно.

Первое время в Борке Филарет Дмитриевич очень тосковал по студентам, по преподаванию. Может быть, поэтому он много занимался с нами – молодыми сотрудниками, проводил занятия по зоологии беспозвоночных, еженедельные семинары лаборатории, требовал знания массовых форм зоопланктона и зообентоса.

В течение первого десятилетия нашей работы мы занимались изучением видового состава, распределения, количественного учета донной фауны на Рыбинском и Ивановском водохранилищах, а затем на вновь созданных Горьковском и Куйбышевском. Только на вновь создаваемых водохранилищах можно было детально проследить за формированием бентоса. Результатом этих исследований явилась обобщающая работа Филарета Дмитриевича «Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах». В этой работе излагалась теория формирования донной фауны во вновь созданных искусственных водоемах на начальных стадиях их существования. Он первый дал объяснения стадии первоначальной вспышки биологического продуцирования и последующих стадий депрессии

зообентоса.

Работы на Череповецком водохранилище впервые два года показали, что установленная на других водохранилищах смена стадий формирования бентоса имела место и здесь. Однако благодаря особенностям режима заполнения водоема сроки прохождения могут сдвинуться. Филарет Дмитриевич постоянно подчеркивал важную роль более глубокого, всестороннего изучения биологии массовых видов, как необходимого звена перехода к выявлению закономерностей массовых биологических процессов в водоемах и взаимосвязей внутри сообщества.

В последующие годы я полностью погрузилась в изучение биологии и систематики массовых видов тубифицид и некоторых видов наидид, хотя и не оставляла без внимания наблюдения за донной фауной Рыбинского водохранилища. Я постоянно чувствовала ответственность за порученное мне Филаретом Дмитриевичем дело. Его авторитет был для меня незыблем.

Филарет Дмитриевич, как широко эрудированный и увлеченный педагог, заражал учеников не только любовью к науке, но и к истории (особенно Русского государства) искусству, поэзии. Почти профессионально он знал древнее зодчество, а любовь к русской поэзии, к Пушкину, были частью его натуры.

Филарет Дмитриевич очень любил полевые цветы, особенно радовался нахождению в нашей местности орхидей, и вообще хорошо знал растения.

Чувство юмора, веселость, умение радоваться – эти качества были присущи Филарету Дмитриевичу. Они являлись частью его человеческой сущности. Эти черты он ценил и в других людях.

На всю оставшуюся жизнь у меня остался образ моего учителя, как требовательного, веселого, доброжелательного и остроумного человека.

ЧЕЛОВЕК, УЧЁНЫЙ, УЧИТЕЛЬ

© 2005 г. Г.И. Маркевич

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

В жизни мне повезло быть знакомым с рядом выдающихся учёных: крупных зоологов, гидробиологов и экологов, которые в той или иной степени оказали влияние на формирование моего научного мировоззрения, да и самой жизни. Особо благодарен я судьбе за то, что начало моей научной деятельности проходило под руководством Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. Филарет Дмитриевич принадлежал к тому редко встречающемуся типу людей, чей масштаб как личности, ученого и учителя поражает и притягивает всех, кто с ним соприкасается. Попытаться воссоздать хотя бы примерный портрет этого удивительного человека – дело практически безнадежное в силу многогранности и глубины его личности. Но в моей памяти навсегда останутся отдельные впечатления от знакомства с Филаретом Дмитриевичем и его научным творчеством, а также фрагменты воспоминаний тех немногих лет, которые мне посчастливилось работать под его руководством. Эти отдельные моменты, сохранившиеся в моей памяти о Филарете Дмитриевиче, могут служить лишь отдельными штрихами к его портрету, но, убежден, что штрихами малоизвестными и яркими. С ними мне и хочется познакомить читателя.

Впервые встретиться с Филаретом Дмитриевичем мне довелось зимой 1974 года, когда с ещё одним студентом четверокурсником Воронежского университета мы приехали в Борок договариваться о прохождении летней курсовой практики. Войдя в его кабинет, я был сразу же поражен. Из-за стола навстречу нам встал высокий, стройный, белый как лунь человек с удивительным лицом, излучавшим искренний интерес, понимание и доброту. Он вежливо поздоровался с нами, пожал руки, усадил и, ни разу не перебив, выслушал. Меня, еще недоучившегося студента, сразу же поразила доброжелательность корифея, к которому нам было даже страшно заходить, отсутствие какого-либо высокомерия или дистанцирования. Он разговаривал с нами как с равными, и вопрос, в какой лаборатории Института проходить практику для меня отпал сам собой. Мой студент-напарник оказался более прагматичным и посчитал, что предпочтительнее выбирать более молодых руководителей.

Разумеется, после окончания университета единственным моим желанием была работа в лаборатории Филарета Дмитриевича, что, благодаря его поддержке, и осуществилось. Работа в лаборатории неизбежно сделала более частыми и тесными контакты с Филаретом Дмитриевичем. Практически каждый момент общения с ним открывал для меня новую грань его личности, нужно было только уметь слушать, учитывать его мнения и советы. Перед своим первым выступлением на симпозиуме по поведению водных беспозвоночных я сразу оказался в группе молодежи, для которой Филарет Дмитриевич устроил предварительный «прогон», давая соответствующие рекомендации по содержанию докладов и форме их представления. Такие советы не были менторскими и неизменно учитывались всеми, кого Филарет Дмитриевич прослушивал. Это была своеобразная и очень доброжелательная школа публичного изложения научных результатов и ведения дискуссии для начинающих ученых. Да и выступления самого Филарета Дмитриевича в этом отношении были наглядным образцом публичного выступления на научных форумах. Умение среди многообразия фактов выделить главное, акцентировать внимание на нем эмоциональностью своей речи, предметно и убедительно вести научную дискуссию, всему этому непроизвольно училась молодежь, окружавшая Филарета Дмитриевича, пытаясь во всем ему подражать.

Точно так же скрупулезно и доброжелательно он работал с каждым конкретным сотрудником, редактируя рукописи его статей, аргументируя необходимые правки или структурные изменения в подготавливаемой статье. Все, кто желал при этом его слышать, проходили прекрасную школу написания научных работ. Такое обучение ни в коей мере не походило на школярство или «натаскивание». Со всеми кто обращался к нему, начиная от студента до маститого ученого, он был одинаково ровен, уважителен и добр, никогда и ни в чем не выказывая своего несомненного превосходства в эрудиции, опыте, знаниях. В данном отношении авторитет его для всех ближайших сотрудников был непререкаем. Само общение с Филаретом Дмитриевичем оказывалось тем удивительным фактором, который незаметно и неизменно повышал уровень научного мастерства у окружавших его сотрудников. В этом была особая магнетическая сила личности Филарета Дмитриевича.

Научные проблемы, которые живо интересовали его самого, находили многочисленных учеников – аспирантов и соискателей, ус-

пешно продолжавших разработку отдельных их аспектов, будь то бентосные или планктонные сообщества внутренних водоемов, биология и таксономия водных беспозвоночных. Достаточно вспомнить полифемид – группу кладоцер, к которой с особым вниманием относился Филарет Дмитриевич. Целый ряд его учеников успешно защитил под его руководством кандидатские диссертации, посвященные биологии, систематике и эволюции данной группы.

Последние годы жизни Филарет Дмитриевич активно способствовал исследованиям поведенческих аспектов биологии водных беспозвоночных. Это нашло отражение в большом числе публикаций ученых не только лаборатории, им возглавляемой, Института, но и всего бывшего Союза. На базе Института биологии внутренних вод было проведено четыре Всесоюзных симпозиума по поведению водных беспозвоночных. Научные исследования в этом направлении продолжают и в наши дни, развивая идеи, с необыкновенной образностью и эмоциональностью поставленные Филаретом Дмитриевичем в его выступлениях на этих симпозиумах.

Никогда не забывал Филарет Дмитриевич и об исходных направлениях своих научных исследований. Ими были и всегда оставались закономерности формирования и распределения донной фауны устья р. Дон и Азовского моря. Именно исследования распределения бентоса дельты Дона позволили Филарету Дмитриевичу раскрыться как крупному ученому, перед которым полученные им конкретные факты открывали новые все более загадочные и глобальные перспективы. Он принял самое непосредственное и активное участие в успешном завершении докторских диссертаций Татьяны Вениаминовны Склярской по гидрофауне беспозвоночных Дона и Владислава Вильгельмовича Хлебовича, продолжившего разработку феномена «критической солености», обнаруженного им ранее на примере фауны донской дельты. В настоящее время трудно подсчитать число непосредственных учеников и последователей этого удивительного биолога. Ростовский период научных работ Филарета Дмитриевича и река Дон играли всегда особую роль в жизни и формировании его исследовательских приоритетов. Большинство вопросов и проблем, возникавших в дальнейшей научной жизни Филарета Дмитриевича, порождались именно результатами, полученными при изучении бентоса Таганрогского залива. В общих чертах это то, что известно и разделяется все-

ми, кто знал Филарета Дмитриевича, а также работал с ним вместе. Своего рода научная «объективка».

Но можно ли свести к ней реальную личность и научное творчество Филарета Дмитриевича? Все, что было сказано прежде, абсолютно справедливо и, в большинстве своем, известно. Однако личность этого человека много больше и значительнее, хотя основные ее черты начинают проявляться лишь при знакомстве с ним самим, историей его жизни, кругом его общения и особенно с его публикациями, в которых автор открывается как исследователь и мыслитель.

Первые планомерные исследования бентоса Таганрогского залива были начаты Филаретом Дмитриевичем в 1933 году на борту парусно-моторной шхуны «Данилевский». В течение следующих двух лет на парусно-моторном боте «Красный мак» и катере «Анчоус» съемка бентоса залива была завершена. Всего в распоряжении Филарета Дмитриевича оказались данные о структуре и распределению бентоса Таганрогского залива со 131 станции. Но анализ полученных данных Филаретом Дмитриевичем не сводился к простой фактографии. Уже в этих первых работах прослеживается все, что в дальнейшем стало основным научным приоритетом его научных исследований. Действительно, достаточно красноречиво говорит об этом фраза из его первой статьи: «На составе мертвой ракушки в Таганрогском заливе и прилегающем участке моря мы с несомненностью видим следы былого состояния этих районов, а именно состояния значительно большего осолонения, может быть, последовавшего в послеледниковую эпоху». Пятью годами позже мы видим развитие этих его идей: «Своеобразные особенности донного населения донской дельты заключаются в чрезвычайно широком распространении реликтовой фауны, представленной не менее чем 45 видами ракообразных, червей и моллюсков морского, почти исключительно Каспийского происхождения. Число реликтовых форм больше, чем в Таганрогском заливе, хотя в общем в водоемах дельты по числу видов и по биомассе преобладает пресноводная фауна. При этом реликты концентрируются преимущественно на жестких и полужестких грунтах и в основных рукавах дельты и почти отсутствуют в стоячих и заросших водоемах».

Детальная бентосная съемка Таганрогского залива, проведенная Филаретом Дмитриевичем, стала для него отправным моментом дальнейшего исследования целого комплекса проблем, связанных с геологической историей древнего Сарматского моря, ледниковым перио-

дом, трансформацией водных фаун, эндемичной эволюцией отдельных групп животных и вскрытого прежде Ремане «парадокса соленоватых вод», при котором в узком соленостном диапазоне 5–8‰ отмечается минимальное видовое разнообразие.

Исследования Филарета Дмитриевича не ограничивались только бентосом, его распределением в Азовском море и историей формирования фауны донного населения. С 1933 года он начинает планомерное изучение зоопланктона этого водоема, его видового разнообразия, специфики локализации по акватории моря и особенностей суточных вертикальных миграций массовых представителей. Эндемизм наиболее ярких представителей Каспийской автохтонной фауны – полифемид, их таксономия и закономерности эволюции навсегда остались любимой областью исследований Филарета Дмитриевича и стали темами диссертаций для ряда его учеников.

В послевоенный период, тяжело перенеся фашистскую оккупацию Ростова с братом Степаном, тоже биологом – крупным специалистом по морским фораминиферам, и больным отцом – знаменитым профессором, математиком Дмитрием Дмитриевичем, Филарет Дмитриевич переехал на работу в Борок. Предложение перейти на работу в только формирующийся Институт водохранилищ Филарет Дмитриевич получил непосредственно от легендарного Ивана Дмитриевича Папанина – первого директора этого рождающегося в начале 50-х годов Института. Феноменальный организаторский талант И.Д. Папанина, его «стратегическое чутье», позволило в кратчайшие сроки собрать в Борке большой коллектив ученых, уже имевших широкое международное признание в научных кругах и, тем или иным образом опаленных репрессивным политическим режимом того времени. Среди них, наряду с Филаретом Дмитриевичем, были приглашены для работы в Борке Георгий Георгиевич Винберг, Михаил Михайлович Камшилов, Борис Сергеевич Кузин, Михаил Алексеевич Фортунатов, Борис Карлович Штегман и целый ряд других ученых. В лабораторию, возглавляемую Филаретом Дмитриевичем, вошли старожилы, начинавшие свою работу еще на биологической станции «Борок», такие, как Всеволод Иннокентьевич Митропольский и ряд других сотрудников, включая молодежь, только оканчивающую вузы. В последнем случае также немалую роль сыграл Иван Дмитриевич Папанин. Он заботился не только о маститых ученых создаваемого им Института водохранилищ, но тщательно подбирал молодых, только начинающих свой на-

учный путь сотрудников. В одном из таких случаев он обратился к известному и авторитетному ученому, преподавателю Московского института рыбной промышленности Надежде Сергеевне Гаевской с просьбой подобрать талантливых и перспективных выпускников для дальнейшей работы в Борке. Иван Дмитриевич лично принял их и рекомендовал для работы в лаборатории Филарета Дмитриевича. Так в Институте появились два сокурсника, два первых молодых Борковских ученика Филарета Дмитриевича – Андрей Васильевич Монаков и Вячеслав Петрович Луферов, которые на многие годы стали не только его подопечными, сформировавшимися в известных гидробиологов, но и друзьями.

Лаборатория быстро наполнялась новыми сотрудниками и последователями Филарета Дмитриевича. Тематика лаборатории охватывала изучение зоопланктона и бентоса водохранилищ, строящегося, в то время, Волжского каскада, выявление закономерностей сукцессий их бентосных и планктонных сообществ, прогнозирование возможных последствий рукотворной трансформации Волги. Думается, что это был самый удивительный и плодотворный период в жизни созданной Филаретом Дмитриевичем лаборатории. В это время в лаборатории разрабатывались новые конструкции орудий лова для количественного учета планктобентоса, приборы измерения подводной освещенности на электронных фотоумножителях, способных регистрировать ночью даже свет отдельных звезд. В это послевоенное время появляются таблицы сырых весов массовых планктонных организмов, полученные и опубликованные Филаретом Дмитриевичем. Им же организованы стандартные исследования планктона и бентоса Волжских водохранилищ.

Однако сотрудники его лаборатории, так же, как и он сам, не забывали об изучении биологии и систематики водных беспозвоночных, эволюции их фаун. Результатом почти тридцатилетних исследований самого Филарета Дмитриевича стала блестяще защищенная докторская диссертация и публикация классической монографии «Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне». В ней были обобщены и великолепно проанализированы огромные материалы, большинство из которых было получено им при исследовании Азовского моря и Таганрогского залива с начала 30-х годов, реконструирующие историю геологии, климата и гидрофауны древнего Сарматского моря. По рассказам самого Филарета Дмитриевича на защите его докторской дис-

сертации первым выступил Лев Александрович Зенкевич, академик, крупнейший океанолог того времени, и начал свою речь со слов, которые поначалу испугали Филарета Дмитриевича: «Сегодня, когда вся наша огромная страна готовится праздновать юбилей Великой Октябрьской Революции, всеми сознательными гражданами и коллективами принято отмечать эту знаменательную годовщину ударным трудом и значительными достижениями. И вот диссертация Филарета Дмитриевича может служить примером такого подарка от научного сообщества к юбилею Октября». После этих слов Филарет Дмитриевич сразу успокоился, и защита его прошла блестяще.

Здесь уместно упомянуть, что его отношения с политизированной и репрессивной системой, царящей в СССР в те времена, были не самыми лучшими. Этому способствовало и его знатное дворянское происхождение, и пребывание в оккупированном немцами Ростове, и послевоенная эмиграция его брата Степана Дмитриевича в Аргентину. Он всегда старался держаться дальше от всякого рода политики и любил рассказывать, что кандидатский экзамен по марксистско-ленинской философии в Ростове он смог сдать только на седьмой раз, после чего торжественно сжег свои конспекты по этому предмету. Однако общение с ним, его статьями позволяло видеть в нем не только глубокого аналитика, но и крупного философа – материалиста, гносеолога. Особенно ярко это проявилось в его рецензии на вышедший сборник по трофологии водных организмов, в котором основной приоритет уделялся лишь одному производственному направлению.

Дальнейшая судьба распорядилась таким образом, что несколько лет Филарету Дмитриевичу пришлось проработать в Ленинграде, преподавая гидробиологию и зоологию беспозвоночных студентам педагогического института им. Герцена. Конспекты его лекций по этим предметам, с которыми мне посчастливилось познакомиться и во многом учиться, поразительны. Они представляли собой довольно объемистые самодельные блокноты карманного формата, в которых очень плотным и буквально микроскопическим почерком было приведено детальное изложение материалов читавшихся им лекций, часто сопровождавшихся рисунками планов строения беспозвоночных или схемами трофических сетей в водных экосистемах. Это были детальнейшие и в то же время предельно лаконичные учебники по зоологии и гидробиологии.

Вернувшись в Борок, уже в Институт биологии внутренних вод АН СССР, Филарету Дмитриевичу предстояло основать практически новую лабораторию экологии водных беспозвоночных. Самую деятельную помощь в этом начинании снова оказал Иван Дмитриевич Папанин. Эту лабораторию Филарету Дмитриевичу удалось создать в новом, как сейчас принято говорить, «формате». Лаборатория в достаточно сжатые сроки была сформирована и, в отличие от прежней, включала специалистов самого разного профиля – микробиологов, альгологов, гидрологов, бентосников, зоопланктонистов и ботаников. Это обеспечивало полноту и профессионализм проведения любых комплексных гидробиологических исследований.

Естественно, что сотрудники лаборатории активно включились в выполнение многочисленных актуальных научно-исследовательских программ, стоявших перед Институтом. Среди них были оценки многолетней динамики развития планктона и бентоса Волжских водохранилищ, прогнозы по проектам поворота северных рек через Волгу в Каспий, проблемы, связанные с гибелью Аральского моря и взаимоотношения зоопланктона и планктоноядных рыб. Спектр гидробиологических исследований в этот период работы лаборатории был, как и прежде, чрезвычайно широк.

Как и ранее создавались новые приборы для более точного количественного учета зарослевого планктона и планктонобентоса. Филарет Дмитриевич всегда присутствовал при испытаниях этих конструкций и вносил целый ряд советов и рекомендаций в их последующем усовершенствовании. Никогда при этом не забывался Филаретом Дмитриевичем и его первый приоритет научных исследований – история Каспийских элементов в фауне Азово-Черноморского бассейна. Он вместе со своими учениками принимал участие в комплексных экспедициях на Каспийское и Аральское моря. Результаты этих экспедиций и многочисленные материалы, собранные прежде Филаретом Дмитриевичем, послужили основой для великолепной диссертации по эволюции Каспийских полифемид, написанной его ученицей Ириной Константиновной Ривьер. Букет видообразования среди этой группы эндемичных планктонных кладоцер стал образцом исторической реконструкции фаун беспозвоночных, их мира и преобразования в тысячелетние эпохи, прошедшие со времен трансформации великого Сарматского моря и оледенения. Эти материалы легли в основу фундаментального труда Филарета Дмитриевича и Ирины Константиновны

Ривьер «Хищные ветвистоусые», переизданного в последствии за рубежом.

Он был чрезвычайно эрудированным и мудрым ученым – мыслителем. Но при всем этом у него до конца жизни сохранялось поразительное качество, а именно искреннее, буквально детское удивление всему увиденному в окружающей природе, чем он заражал всех своих учеников. Однажды он обескуражил меня странным вопросом: «Скажите, а где растет лишайник стенная золотянка?». Я ответил, что она растет обычно на осинах, но в Борке она поселяется и на бетонных фонарных столбах. Тогда он объяснил, что по выходным дням он часто делает «вылазки» на природу, и он приглашает меня вместе с собой. Позже мне стало ясно, что вопрос о лишайнике был своего рода тестом на право ходить с ним на природу. При этом он устроил мне настоящий экзамен по флоре, которую я неплохо знал с университетских времен, показывал растения, которые не были мне знакомы прежде. Очень хотелось Филарету Дмитриевичу показать мне гроздовник – легендарную «ключ-траву», редкий для Борковских лесов папоротничек. В поисках его мы часто обшаривали маленький овражек, где прежде он встречался Филарету Дмитриевичу. Особенно любил он орхидные и всегда с радостью демонстрировал, как приклеиваются их полинии к кончику карандаша. Его все удивляло и радовало, даже чесночница, обнаруженная в его огороде, которую он сразу же бежал показывать своей супруге. Принесенные из леса растения можно было часами определять с ним до вида и долго спорить о том, какой из видов сциллии растет у него в саду.

Понравившиеся ему лесные или луговые растения он приносил и высаживал в садике возле своего дома. Каждый год он с нетерпением ожидал, не расцветет ли растущий у него «венерин башмачок». Ежегодно весной в годовщину своей свадьбы, он выходил на природу собирать букетики первоцветов, причем они должны были быть разные, а их число соответствовать годовщине. На последней такой юбилейной экскурсии мы, собрав шесть букетов, долго не могли найти последнего, седьмого. Вдруг Филарет Дмитриевич совершенно по-детски обрадовался, заметив расцветший гусиный лук, и принялся бережно собирать недостающий крохотный букетик. Даже будучи тяжело больным, он часто писал письма из больницы, в которых сетовал, что в этот год он не сможет сам увидеть цветение первоцветов, и спрашивал о том, какие из них уже распустились в его саду.

В одной из таких «вылазок» Филарет Дмитриевич впервые познакомил меня со знаменитым отцом Павлом, предварительно рассказав мне все, что сам знал об этом замечательном человеке. Однако самым важным в этих выходах на природные экскурсии, ставших постоянными, было само общение с Филаретом Дмитриевичем, многочасовые обсуждения различных вопросов теории эволюции от дарвинизма, симбиогенеза и номогенеза, до вопросов таксономии и структурно-функциональной организации экосистем. Когда однажды в одной из таких бесед с ним я позволил себе по молодости скептически отозваться о научном вкладе Бориса Сергеевича Кузина, о котором знал лишь по нескольким статьям общего характера, он сразу, со свойственной ему природной деликатностью, поставил меня «на место». Филарет Дмитриевич прочитал целую лекцию об этом человеке и его роли в науке, объяснив таким образом, что поверхностное суждение о людях недопустимо. Он рассказал мне в том числе и о книге Бориса Сергеевича по теории эволюции, которую тот давал ему читать. По мнению Филарета Дмитриевича это была самая лучшая работа в данной области, с которой ему приходилось когда-либо знакомиться. Эта объемная рукописная книга, написанная на прекрасном немецком языке и переложенная листами табака, который любил Б.С. Кузин, была снабжена его специальным предисловием о том, чтобы она никогда не была официально опубликована. С точки зрения положения дел в биологии того времени такое предисловие было совершенно понятно. К сожалению, эта рукописная книга, так понравившаяся Филарету Дмитриевичу, в настоящее время, по-видимому, навсегда утеряна. Это был для меня один из самых счастливых периодов работы в Борке, когда я не только смог пройти прекрасную школу знаний, которых не получишь в Университете, но и школу научной этики.

Со своим братом Степаном (Эстэбаном) Филарет Дмитриевич всегда поддерживал самые тесные отношения, несмотря на его эмиграцию. Они все время обменивались письмами и посылали друг другу все вышедшие у них научные работы. Оба сына Степана Дмитриевича – Андрес и Дмитрио, также стали известными в науке биологами. По рассказам самого Филарета Дмитриевича они со Степаном с детства были неразлучны и частенько озорничали. В частности, он рассказывал как они с ним в детстве «изучали» электричество, вставив в электрическую розетку два гвоздя и, взявшись каждый за свой гвоздь, здоровались друг с другом. Было у них много и других проделок, свойст-

венных большинству обычных детей. Но всегда при этом они были вместе.

Сам Филарет Дмитриевич последние годы жизни был достаточно одинок. Ему остро не хватало собеседников такого ранга, как Борис Сергеевич Кузин. Окно его кабинета в доме всегда светило до глубокой ночи. Он был необыкновенно щедрым учителем во всех отношениях и охотно делился со своими учениками не только знаниями, но и правилами научной корректности. Таким он был и навсегда запомнится всем, кто его знал и окружал.

ВОСПОМИНАНИЯ О Ф.Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОМ, БОЛЕЕ ВСЕГО КАК О ЗАМЕЧАТЕЛЬНОМ ЧЕЛОВЕКЕ

© 2005 г. В.П. Семерной

Ярославский государственный университет

«БУДЬТЕ ЗДОРОВЫ!»

Филарет Дмитриевич громко чихал. Если он чихал в кабинете, то ему обычно вторил Всеволод Иннокентьевич Митропольский. Я к этому относился с пониманием, т.к. сам громко чихаю. У Филарета Дмитриевича это происходило так произвольно и механически, что он этого не замечал. Чихнул и чихнул, что тут такого!

Был такой случай. Я в субботу работал, как и обычно вечерами, по специальному разрешению директора института. Время было к обеду, и я отправился домой. Сойдя с крыльца главного здания (старого), услышал далекий чих. Вышел на дорожку и увидел, что от своего коттеджа выходит на главную улицу Филарет Дмитриевич. Я решил его подождать. Ходил он довольно быстро и минут через 5 подошел к зданию.

– Будьте здоровы Филарет Дмитриевич! – сказал я, когда он был уже близко.

Он остановился, посмотрел на меня и вопросительно так спрашивает:

- Виктор, что это Вы так необычно здороваетесь?
- А я совместил и говорю Вам: «Будьте здоровы!».

Филарет Дмитриевич пристально на меня посмотрел и говорит:

- Интересно, а к чему это?

– Но ведь Вы чихнули.

– Когда?

– Когда Вы из коттеджа выходили на дорогу.

Он как-то дернулся, поморщился, сделал какое-то движение рукой и в обычной своей манере, даже раздраженно сказал:

– Виктор, как-то Вы всегда неудачно шутите!

– А я и не шучу, Вы ведь чихнули?!

Он наклонил голову, чуть подумал и говорит:

– Да, кажется, я действительно чихнул, когда вышел за калитку, но где были Вы?

– Я тут был, только со ступенек сошел.

Его как-то перекосило всего.

– Виктор, ну как Вам не стыдно! Вы хотите сказать, что Вы слышали, как я чихнул, когда был у своего дома?

– Конечно! Наверное, это полпоселка слышали, может, даже кто-то поперхнулся за обедом.

Мне показалось, что он улыбнулся, но все-таки строго сказал:

– Ладно, с Вами бывает трудно спорить.

Мне кажется, он какое-то время чихал с оглядкой и в платок.

«НЕМНОГО СКУПОЙ»

Филарет Дмитриевич не был ханжой. Он простительно относился к выпивающим и сам был непрочь в меру выпить. С его возвращением в Борок и разделением лаборатории А.В. Монакова на две, я в числе первоначально 6-ти человек перешел к Филарету Дмитриевичу. То ли после первого застолья, то ли Филарет Дмитриевич увидел какие-то мои застольные способности, он назначил меня председателем «банкетной комиссии». Эту «должность» я исполнял до своего ухода из лаборатории в 1974 году. Застолья у нас были по случаю всех значительных праздников и дней рождения сотрудников. Мы серьезно готовились, писали стихи, всякие шуточные и серьезные поздравления, покупали и несли кто что мог из дому. Стол всегда получался роскошным. Выпивки было не мало, благодаря выдаваемому спирту и домашнему виноделию сотрудников. Были тосты, песни, всякие веселые разговоры. Но всегда как-то неожиданно все заканчивалось с приходом коменданта. Надо было заканчивать и запирали здание под праздник. Но части банкетчиков хотелось продолжать. Филарет Дмитриевич был в веселом настроении, и мы начинали уговаривать его

продолжить у него в коттедже. Уговаривал его обычно я, и присоединялся еще Б.А. Флеров. Уговаривать Филарета Дмитриевича долго не приходилось. Я знал и напоминал, что у него в холодильнике есть хорошие водки и коньяки. Ему привозили обычно соискатели ученых степеней в подарок, и иногда накапливалось бутылок 5–6. Филарет Дмитриевич сильно не возражал, но обычно восклицал: «Но ведь вы все выпьете! Вы купите хотя бы какого-то вина». Иногда мы с Б.А. Флеровым покупали бутылку портвейна.

Вот порой всей лабораторией шли к нему в коттедж, и застолье продолжалось. Филарет Дмитриевич включал музыку, часто Вертинского. Пели песни, читали стихи. Филарет Дмитриевич был в хорошем настроении, веселился и даже танцевал. Ну и, конечно, все выпивалось.

Когда не приезжала Ирина Владимировна, его третья жена, то наутро я один или мы с Валентиной Никитичной Столбуновой шли к Филарету Дмитриевичу наводить порядок. Как-то, после хорошей вечеринки я пришел утром в коттедж, а там уже хозяйничала Полина Васильевна, его приходящая домработница. Она складывала красивые пустые бутылки в корзину на выброс. Поздоровались, Филарет Дмитриевич и говорит:

– Виктор, я же говорил, что все выпьете. Посмотрите, целая гора красивых, но пустых бутылок. Настоящая коллекция была.

– Ну и что, – говорю я, еще соискатели привезут. А Вам что, жалко бутылок?

– Да что теперь жалеть, но как-то тоскливо на них смотреть.

И тут вступает в разговор Полина Васильевна.

– Виктор, да ты не думай, что Филарету Дмитриевичу жалко, он ведь не жадный, разве что немного скупой.

Филарет Дмитриевич вскинул руки, картинно поклонился и сказал:

– Ну, спасибо Вам, Полина Васильевна, уважили!

Когда приезжала Ирина Владимировна, Филарет Дмитриевич часто собирал гостей, приглашал Ирину Константиновну Ривьер, Столбуновых и меня. Ирина Владимировна много и хорошо готовила, что-то пекла. Филарет Дмитриевич был счастлив, читал Пушкина, его поддерживала Ирина Владимировна, они оба прекрасно знали поэзию; Анатолий Кузьмич Столбунов читал Омар-Хаяма. В такие вечера выпивалось все, что было и ничего не жалелось.

ВЕНЕРИН БАШМАЧОК

Филарет Дмитриевич знал и любил орхидеи. Он вообще хорошо знал ботанику, много фотографировал растений и сам делал прекрасные цветные фотографии. У него была подборка фотографий «Сезоны года».

Как-то он привез из-под Питера Венерин Башмачок и посадил его под елью, что росла в двух метрах от его крыльца. Два года цветок вырастал, развивался хороший стебель, но не зацветал. Филарет Дмитриевич очень расстраивался. Осенью 1972 года ему сделали анализы почвы с родины Башмачка и из-под ели, где был посажен цветок. Порекомендовали внести микроэлементы. Летом 1973 года Башмачок расцвел. Как же радовался Филарет Дмитриевич! Он приглашал всех посмотреть и, наверное, мало кто не побывал у него в саду. Он ползал на коленях перед цветком, заглядывал ему в зев. А цветок удался на славу, очень крупный, типичный по форме и окраске. Филарет Дмитриевич восторгался, кажется, каждым пятнышком.

Я вот вспоминаю это и думаю: ну кто бы из нас мог так по-детски радоваться цветку, даже такому красивому. Когда я позже бывал в Борке и проходил мимо коттеджа Филарета Дмитриевича, то всегда смотрел на то место, где рос Башмачок. Но его не было и не могло быть, так как хозяином коттеджа был уже человек, в полную человеческую противоположность Филарету Дмитриевичу, хотя и профессор, и доктор наук.

«ВСЮДУ ОПОЗДАЛ!»

Филарет Дмитриевич пользовался ежедневником. Он был своеобразным, самодельным. Филарет Дмитриевич брал обычную школьную, 12 листовую тетрадь в клеточку, разрезал ее поперек пополам, и каждая половинка была ежедневником на две недели. На каждом листочке поперек он записывал дела на день на одной стороне, а на другой стороне записывал, кому надо написать письма; здесь было две части: «Русь» и «Ино». Он педантично старался выдержать программу дел за день и написать письма. Если его что-то сбивало с ритма в течение дня, то он засиживался за полночь, но программу дел выполнял. Часто раздражался, когда приходилось писать что-то неприятное, кому-то что-то объяснять, а тем более писать противоположное мнение.

Много времени у него уходило на писание отзывов на авторефераты кандидатских и докторских диссертаций. Он не относился к

этому формально, писал обстоятельно и много. Оппонировал он мало, но отзывы писал постоянно, т.к. все диссертанты считали своим долгом послать ему автореферат и получить его положительный отзыв. Отзыв Мордухай-Болтовского многого стоил, и к нему прислушивались. Многие диссертанты приезжали к нему и заручались его поддержкой. Все привозили какие-то подарки в виде красивых бутылок с хорошими спиртными напитками. Часть их накапливалась в холодильнике и потом коллективно благополучно выпивалась. Но вернемся к ежедневникам Филарета Дмитриевича.

У Филарета Дмитриевича был брат, Дмитрий Дмитриевич, он оставался жить в Ростове-на-Дону. Иногда приезжал в Борок. При мне один раз. Не помню, по какому поводу, но как-то Филарет Дмитриевич рассказал историю, которая произошла еще в Ростове. Дмитрий Дмитриевич однажды решил взять пример с Филарета Дмитриевича и тоже сделал такой же ежедневник. Написал на первой странице все дела на день. У Филарета Дмитриевича сохранился этот ежедневник, в нем только на первой странице были записаны дела Дмитрия Дмитриевича, перечеркнуты наискосок и сделана запись: «Всюду опоздал!».

ЗАБАВА

Филарет Дмитриевич выписывал много газет и находил время их просмотреть. Читал он быстро и поэтому был в курсе всех государственных и светских дел. Но чтение газет было для него не скучным занятием, а было и развлечением. Редко какой снимок в газете он оставлял без внимания. Он забавлялся тем, что разрисовывал персонажей на фотографиях. Филарет Дмитриевич был озорником и до конца своих дней сохранял это счастливое свойство детской души.

Несколько раз по каким-то причинам я оказывался у дома Филарета Дмитриевича часов в 12 ночи, а то и позже. В коттедже горел свет, вокруг была тишина, но из коттеджа слышался смех, но такой разный по тональности, что казалось, что в доме хохочут несколько человек. Было интересно, и я заходил. Дверь у него не запиралась, и почти в любое время можно было зайти в дом. Вот захожу на веранду, смех все слышней; захожу в прихожую и понимаю, что смеется один Филарет Дмитриевич; прохожу в его кабинет направо, он меня не слышит, хохочет.

Сидел Филарет Дмитриевич на стуле, подвернув под себя левую

ногу, так что можно было сказать, что он сидел на ноге. Я как-то писал ему письмо из Ярославля. Вначале написал: «Представляю, как Вы сидите на ноге и читаете мое письмо». В очередной мой приезд в Борок Филарет Дмитриевич при встрече спросил меня:

- Виктор, откуда Вы знали, что я сижу на ноге?
- Потому что Вы обычно сидите на ноге.
- Странно, я начал читать Ваше письмо и действительно увидел, что сидел на ноге.

Вот такая сила привычки. Но вернемся к хохочущему Филарету Дмитриевичу. Он сидел, обхватив голову руками и закрыв уши, поэтому он меня не слышал. Я заглянул через плечо. Перед ним лежала газета, кажется «Известия», и все женщины и мужчины были разрисованы. Филарет Дмитриевич обычно пририсовывал женщинам усики, увеличивал формы, из носа и изо рта били фонтанчики. Такие клубящиеся фонтанчики он пририсовывал обычно мужчинам сзади, из известного места. За некоторыми деятелями он рисовал дорожку точек, намек на песок, увеличивал уши, рисовал высунутый язык и пр. Искаженные фигуры его веселили, он одновременно был художником и зрителем. Я тоже начинал смеяться, обращал на себя внимание, здоровался. Филарет Дмитриевич показывал на особенно интересные зарисовки и сквозь смех говорил: «Ну, посмотрите, Виктор, это ж черт знает что такое!».

СОВЕТ СЕБЕ

Всеволод Иннокентьевич Митропольский (Сева) избегал всяких собраний и заседаний. У него, как он говорил, был синдром общества, т.е. он засыпал, когда собиралось больше 5 человек. По этой причине его редко можно было увидеть в актовом зале. Но всегда можно было услышать его из актового зала во время заседаний по громкому взрывному чиху за его рабочим столом, это более чем в 10 метрах от актового зала, за двумя дверьми. У знающих это вызывало улыбку.

У Филарета Дмитриевича с Севой были старые дружеские отношения. Он знал его забавные привычки и частенько намекал на них.

Как-то Филарет Дмитриевич готовился к докладу на конференции и сказал Севе:

- Сева, Вы должны пойти на заседание и послушать мой доклад.
- Нечего, я и так знаю, что Вы будете говорить.
- Но там другая обстановка и я буду говорить и о Ваших данных.

– Глупости, я все равно усну.

– Но ведь Вы не сразу уснете, что-то услышите, а как станете засыпать, так помните, что Вы не должны храпеть, и у Вас не должен вывалиться язык.

– Вот потому и не пойду, что сразу усну, буду храпеть, и у меня вывалится язык. (Язык у Севы замечательный, узкий и длинный; он может им, как корова, прочистить ноздри).

Филарет Дмитриевич знал такой ответ, улыбался, махал рукой и уходил.

РЕДКИЕ ВСТРЕЧИ

После моего перехода на работу в Ярославский университет Филарет Дмитриевич на меня долго обижался, что я бросил мелководную тематику, в которой я был в роли десятичника (по его выражению). В первый год я часто приезжал в Борок, где оставалась моя семья, и заходил на работу к Филарету Дмитриевичу. Он начинал меня ругать за уход, что работы на мелководьях свернуты, и еще надо мне написать большую статью. Я же ему отвечал, что соскучился по нему, по общению с ним, что ругать меня поздно, что статьи напишу, а лучше бы Вы рассказали что-нибудь «интересненькое». Филарет Дмитриевич махал рукой:

– Виктор, с Вами невозможно серьезно разговаривать! Ну ладно, закройте дверь.

Последнюю фразу слышал Всеволод Иннокентьевич, быстренько вбегал в кабинет Филарета Дмитриевича, закрывал дверь, и мы какое-то время развлекались анекдотами и забавными историями. В моей жизни были и есть замечательные люди и ученые, но Филарет Дмитриевич оставил в моей судьбе и памяти свой особый глубокий след.

К СВЕТЛОЙ ПАМЯТИ О ВЫДАЮЩЕМСЯ УЧЕНОМ Ф.Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОМ

© 2005 г. В.Н. Столбунова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Впервые с Ф.Д. Мордухай-Болтовским я встретила летом 1971 г. Это был высокий, подтянутый и уже седеющий человек, с взглядом внимательных, слегка улыбающихся глаз. Помню тот трепет, когда я в первый раз вошла в его лабораторию. Известный миру ученый, Филарет Дмитриевич оказался на редкость демократичным. Уже через несколько минут он увлеченно со мной беседовал, и все это без ноток наставления. Лаборатория экологии водных беспозвоночных, которой руководил Ф.Д. Мордухай-Болтовской, в то время представляла собой, главным образом, молодой коллектив. Каждое утро Филарет Дмитриевич обходил всех сотрудников, внимательно расспрашивая нас о состоянии дел, тем самым эффективно направляя работу каждого. Он не искал гениев, ценил преданность работе, умел во время подсказать, посоветовать, в то же время оставляя своим коллегам право выбора сюжетов, умел добиваться увлеченности своих сотрудников, подавая им личный пример. Рабочий день Филарета Дмитриевича не кончался в какое-то определенное время, а затягивался за полночь. Занятие наукой являлось для ученого непреодолимой потребностью, более того, подлинной страстью, а проведенные в лаборатории выходные дни не только полезными, но и приятными. Несмотря на болезнь, у Филарета Дмитриевича было много аспирантов, учеников, которым он уделял много времени.

В эти годы обсуждались проблемы по влиянию на биологический режим водоемов сброса подогретых вод тепловых электростанций, а также вопросы о значении прибрежных мелководий для продуктивности водохранилищ. В связи с этим проводились систематические всесторонние исследования водохранилищ Верхней Волги, проходили многочисленные совещания, конференции. Одновременно началась большая работа по составлению монографии «Волга и ее жизнь» объемом более 31 п.л.

Ф.Д. Мордухай-Болтовской придавал большое значение исследованиям в интересной и важной области поведения водных беспозвоночных. В ноябре 1972 г. в Борке под его непосредственным руко-

водством состоялся первый симпозиум по поведению водных животных, который помог выявить специалистов, работающих в этой области. Второй симпозиум состоялся в октябре 1975 г. К этому времени исследования по поведению гидробионтов расширились и охватили некоторые новые вопросы и новые группы организмов. Приехало много специалистов от разных учреждений, количество докладов удвоилось. На симпозиуме присутствовал один из главных специалистов по вопросам этологии – К.Э. Фабри. Филарет Дмитриевич очень сожалел, что не смогли приехать Б.П. Мантейфель и Л.В. Крушинский, которые более всего работали по вопросам поведения. У меня сохранились интересные записи вступительного слова Ф.Д. Мордухай-Болтовского на втором симпозиуме (в печати этого нет), в котором он напомнил, что первый симпозиум был чисто разведочного характера, определившего интересы специалистов; второй – общего содержания, недифференцированного по какой-нибудь отдельной проблеме, но более представительный. Филарет Дмитриевич отметил, что уровень исследований по поведению водных беспозвоночных ниже, чем по перепончатокрылым, пчелам, муравьям, осам и т.д. Однако, доклады первого симпозиума вызвали живой интерес к этой проблеме, хотя в этих работах было мало цифр, кривых, формул. Казалось, что это не совсем настоящая наука. И вот тут Ф.Д. Мордухай-Болтовской вспомнил, как в 60-х годах одна его бывшая ученица попросила назвать ей какой-нибудь интересный объект для исследования в Черном море. Филарет Дмитриевич предложил ей взять *Pleurobrachia rhodopis* Chun (гребневик). По словам Филарета Дмитриевича, «...это замечательное существо – единственный представитель целого класса был совершенно не исследован с точки зрения его образа жизни (как и что он ест, как размножается, как плавает, как мигрирует и т.д.). Вот этот гребневик начинает трансформироваться и через два года превращается в кривую количества кислорода. Короче говоря, гребневик исчез. Появилось несколько кривых, которые что-то показывали, что-то объясняли. Мне было как-то грустно, казалось, что эти кривые представляют собой какое-то ужасное и удручающее упрощение жизни организма». И далее Филарет Дмитриевич говорит: «...для отдельных физиологических процессов так и нужно, но не для поведения в целом». Б.П. Мантейфель отмечал: «Поведение – это мощнейшая, универсальная адаптационная система, направленная на весь комплекс факторов внешнего мира в сложных переплетениях, как эволюционно-

стабильных, так и эволюционно-лабильных». Ту же мысль, но может быть короче, выразил К.Э. Фабри: «В целости поведения организма высшая степень интеграции всех жизненных процессов, и в мире нет ничего более сложного, чем поведение». Филарет Дмитриевич в своем выступлении подчеркнул, что поведение особенно важно изучать в естественных условиях, нельзя допускать никаких упрощений. «Наука о поведении представляет собой как бы комплекс из частей различных наук: экологии, морфологии, психологии, физиологии и их частей – функциональной морфологии, зоопсихологии, высшей нервной деятельности; в целом это составляет сложную и чрезвычайно интересную науку о поведении. Поведенческими реакциями обусловлена крайняя неравномерность распределения организмов в водоеме. Достаточно вспомнить, что две пробы, взятые любым планктонным орудием лова, даже самым совершенным, на расстоянии нескольких метров, казалось бы, на равномерно одинаковой поверхности воды, дают количество планктона, отличающееся в сотни раз! Вот уже чуть ли не 100 лет продолжается изучение вертикальных миграций. Какая-то мощная сила поднимает тонны, даже тысячи тонн живого вещества в виде организмов вечером или ночью к поверхности. Эта сила – поведенческие факторы, по-видимому, взаимодействие хищника и жертвы. К этому присоединяется реакция на свет и т.д. Вспомним цикломорфоз *Daphnia*. У них развивается длинный шлем, чтобы удирать скорее от рыб, а какие-то вязкости, температуры – это ерунда».

Филарет Дмитриевич напомнил о чрезвычайно богатых восприятиях многих беспозвоночных: «Обратите внимание на хорошо известную всем мизиду. У этого существа имеется сложная система рецепторов, сильно развиты глаза, которыми она может вращать во все стороны, прекрасно развиты органы тактильного, химического чувства, равновесия, органы вкуса и т.д. Беспозвоночные обладают и другими свойствами. Они нам кажутся глупыми по сравнению с позвоночными, с собакой, скажем, с млекопитающими, ну о человеке не говорим. Однако, они неглупые, просто другие, совершенно иначе устроенные. Они очень тонко воспринимают вибрации, ультразвуки, чувствуют поляризованный свет, которого мы совершенно не чувствуем, и ультрафиолетовые излучения, т.е., иначе говоря, они слышат неслышимые нами звуки и невидимые нами вещи, и таким образом, для них мир столь же разнообразен, как и для нас, но только он окрашен иначе, совершенно окрашен. И можно, конечно, не сомневаться в

том, что у этих существ есть приобретенное поведение и, возможно, обучение. Простой условный рефлекс вырабатывается даже у низко организованных существ, они очень способны к выработке приобретенных реакций, и не будет казаться нелепым, если выяснится, что эти организмы убегают от планктонных сеток и дночерпателей. На самом деле, мы в Рыбинском водохранилище 35 лет стучим дночерпателем и цедим воду через планктонные сетки. Неужели к этому не могли привыкнуть наши организмы? Может быть, и в самом деле удирают от них? Во всяком случае, я совершенно уверен, что неточен наш количественный учет в значительной степени потому, что организмы реагируют на приборы. Они быстро реагируют на тончайшую вибрацию. Так, стоит слегка поскрести сосуд, в котором находится мизиды, как она в ужасе кидается в сторону. Это говорит о том, что если опускается сложный прибор какой-нибудь в воду, так животные, конечно, испытывают волнение и страх, в ужасе разбегаются. А вот парамеции наоборот: собираются в сосудах к серебряной игле, опущенной в воду, т.е. своего рода любопытство».

Филарет Дмитриевич отметил далее: «...у беспозвоночных есть, конечно, и стресс, и испуг, и их маленькие сердца замирают от страха, если мы кладем кладоцеру, например, на предметное стекло и рассматриваем под микроскопом, а у других замирают от переживаний, когда начинается оплодотворение. Это хорошо доказано было по отношению к кладоцерам. Мы их, в общем, чрезвычайно плохо знаем, чрезвычайно плохо. И вот я хотел бы, чтобы все присутствующие здесь, особенно молодежь, знали и понимали, что эти существа – не безликая биомасса в граммах на метр кубический и не просто кормовая база или трансформаторная коробочка, через которую проходит поток вещества и энергии, а это сложные живые существа с удивительно прекрасными и мудрыми приспособлениями к окружающей среде и друг к другу. Эти существа осязают, видят, чувствуют тонкие запахи, мучимы голодом, мучимы желаниями, нападают, защищаются, убегают, прячутся, подстерегают, волнуются, заботятся о потомстве. И вот пока мы не будем знать, как это они все делают, до тех пор никогда мы не сможем решить не только теоретических, а ряд практических вопросов, как например, оценка и направление кормности и продуктивности водоемов, улучшение качества воды и другие».

Хотелось бы надеяться, что вновь возродятся традиции проведения поведенческих симпозиумов у нас в Борке, и будут продол-

жаться дальнейшие исследования в чрезвычайно интересной и важной области поведения водных беспозвоночных, как считал выдающийся ученый Ф.Д. Мордухай-Болтовской.

ПАМЯТИ МОЕГО ЗАВЕДУЮЩЕГО

© 2005 г. Н.К. Овчинникова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

В конце 50-х годов в нескольких номерах газеты «Пионерская правда» печатался рассказ с продолжением о «всесоюзном старосте» – Михаиле Ивановиче Калининe, в том числе и о его детстве. В этой статье рассказывалось, что М.И.Калинин много общался и даже учился с «барчатами» Мордухай-Болтовскими, у которых он был в услужении. Такая необычная фамилия поразила меня и запала в память. В то время я училась в Марьинской основной школе.

В 1961 году я перешла учиться в 8-й класс Борковской школы, познакомилась с новыми ребятами, подружилась. Особенно мне понравилась миленькая, хрупкая, с косичками и широко распахнутыми восторженными глазами девочка. Меня поражало ее восприятие жизни: радость, доброта, воспитанность, восхищение всем, что попадало в поле ее зрения, и даже тем, что не могло туда попасть. И еще меня поразила ее фамилия, запомнившаяся с детства: Болтовская! Мне, жившей в деревне, и в голову прийти не могло, что эта девочка может быть из «тех самых». Мы подружились, я, вместе с другими девочками из класса, стала время от времени бывать у нее в гостях. Каждый раз Таня говорила нам тихим голосом: «Девочки, тише – папа работает!» И мы, как могли, старались не шуметь, боясь гнева папы, которым нас усиленно запугивала Таня. Иногда серьезный папа промелькивал в проеме двери, и мне становилось ужасно страшно: может расшумелись, может попадет?

Школа закончилась, сменилась работа. Наконец, жизнь привела меня в лабораторию экологии водных беспозвоночных, которой, о, ужас, заведовал Танин папа. Но знакомство мое с ним прошло совсем не так, как я ожидала. Я всегда считала, что он даже не замечал меня во время наших школьных посиделок, и хотя к тому времени я уже сильно изменилась, он узнал меня сразу: «А это та самая девочка с

беленькими бантиками?». Тогда же я поняла, что никакой он не злой, не сердитый и не ужасный, а приятный, добрый и очень милый человек, а, главное, очень воспитанный и необычайно умный. Камень с души свалился – к концу рабочего дня я была уверена, что работать я буду не с монстром, а с человеком. Со временем эта уверенность окрепла.

С 1972 года я работала препаратором у З.Н.Чирковой. Моя работа с Филаретом Дмитриевичем заключалась в том, что я печатала для него статьи, в основном, на иностранном языке, а также выполняла другую техническую работу. Моим непосредственным начальником он не был, но принимал во мне, также как и во всех других сотрудниках, живейшее участие. Много было разных ситуаций за время нашей совместной работы, но вспомнить что-либо плохое о нем я не могу. Всегда корректен, учтив, спокоен и выдержан. Ни разу Филарет Дмитриевич не повысил голос, не накричал на своих подопечных, хотя, наверняка, поводов было достаточно. Он даже «пропесочивал» как-то по-своему: очень мягко, корректно, и совсем не обидно.

Вообще, отношение к людям у него было замечательное. В нем абсолютно отсутствовал снобизм. Для него и научный сотрудник, и препаратор, были одинаково важны. Никогда не рассматривал он лаборантов или препараторов, как людей «второго» сорта, любого из них Филарет Дмитриевич представлял как «нашего молодого сотрудника». Когда в лаборатории проходили внутренние заседания, читались доклады, то абсолютно все сотрудники приглашались на них. Все должны были в них участвовать, любое обучение не только приветствовалось, но и поощрялось морально. Мнение любого сотрудника было интересно заведующему. Лаборатория рассматривалась им как настоящему рабочий коллектив, делающий общее и очень важное дело. Филарет Дмитриевич очень много трудился. Из-под его пера вышло множество работ.

Огромное удовольствие доставляла ему живая работа с микроскопом. Но времени на это никогда не хватало: заведование, преподавание, консультации сотрудникам, аспирантам, студентам отнимали у него все большую часть рабочего дня, и найти хотя бы несколько часов для научной деятельности в таком плотном графике представляло собой огромную проблему. Выход нашелся весьма интересный: различные заседания и собрания случались в ту пору довольно часто. И вот однажды Филарет Дмитриевич подошел ко мне и с заговорщиц-

ким видом сказал: «Надя, Вы во время заседания загляните в зал и скажите, что меня просят к телефону!» С тех пор я так и делала, а он, зная, что все уверены, будто он на собрании, шел к себе в кабинет, закрывался там и работал.

Умение и желание работать он ценил и в других. Своим азартом и любовью к научной деятельности, он заражал и всех вокруг. В конце концов, все препараты садились за микроскоп, обучались обрабатывать, обсчитывать пробы, и, наконец, заниматься определением видов. Филарет Дмитриевич не только научил нас работать, но и приучил делать это с любовью и чистоплотностью. Свои высокие требования к обработке материала он передал нам как эстафетную палочку. Невозможно было неаккуратно заполнить карточки, невнимательно обсчитывать пробы, неточно определить виды.

Помимо всего другого Ф.Д. Мордухай-Болтовской запомнился мне еще и потрясающим чувством юмора. Шутки и розыгрыши сыпались из него, как из рога изобилия. Чудный случай был у нас с небьющимся стаканом. Однажды в подарок ученому преподнесли особый стакан – он не разбивался при падении. Филарета Дмитриевича это так восхищало и удивляло, что он решил продемонстрировать подобное чудо физики сослуживцам. Но поскольку элемент внезапности оживляет ситуацию, то кидать стакан об пол ему было приятно неожиданно для других. Этот фокус показывался в разных кабинетах, и вот представьте такую картину: я сижу спиной к двери, рядом со мной сидят З.Н. Чиркова и Н.В. Мамаева, входит Филарет Дмитриевич и ни слова не говоря, кидает об пол стеклянный стакан, дамы шарахнулись, а я, не видя, что происходит, не успела этого сделать. Злополучный стакан полетел в мою сторону. К счастью все обошлось без жертв и разрушений, но, задев мой локоть, стакан напугал меня до полусмерти. Можете представить, что говорит резко напуганный человек? Я не стала исключением, и, не оборачиваясь, не зная, от кого можно было ожидать подобной выходки (а в нашей лаборатории ожидать ее можно было от кого угодно, все мы были молодые, и созоровать мог любой), в сердцах сказала: «И какой дурак это сделал?» Обернувшись, я увидела, в чей адрес произнесла подобный комплимент, и стала смущенно извиняться. Филарет Дмитриевич тут же принял мои извинения, не отказываясь и от предложенного ему титула. При этом он хохотал так, что в комнате стекла дрожали. Самое главное для него было, что стакан не бьется!

Вообще, смех его был громким и заразительным. Соратниками Филарета Дмитриевича по розыгрышам были и В.П. Семерной, и В.И. Митропольский, и С.С.Зозуля. Розыгрышу мог подвергнуться кто угодно и когда угодно. Не избегали этой участи и научные сотрудники. Так, Зое Николаевне Чирковой, не отличавшейся высоким ростом, для работы за микроскопом требовался высокий стул. Но, поскольку в то время, до подобных изобретений у нас еще никто не додумался, то для нее (как и для других сотрудников) была сделана специальная невысокая деревянная скамеечка, которую нужно было ставить на стул, за счет чего последний «вырастал» на 10–12 сантиметров. Однажды, Ф.Д. Мордухай-Болтовской с кем-то из своих соратников (уже не помню с кем именно), в отсутствие З.Н. Чирковой, взял ее скамеечку, увеличительное стекло, и они вместе выжгли на крышке слова: «Гипопигий З.Н. Чирковой». При этом шутники очень веселились. А на другой день веселился уже весь коллектив. Со временем за этими скамеечками во всей лаборатории закрепилось, данное с легкой руки Филарета Дмитриевича, название. Много еще воспоминаний сохранилось у меня об этом чудесном человеке.

К сожалению, я проработала с ним всего 6 лет. Но память об этих годах я храню до сих пор. Возможно, времена юности и молодости всегда окрашены в самые яркие краски, но таких людей как Филарет Дмитриевич на моем пути встретилось не так уж и много. Наша совместная работа вспоминается мне до сих пор с самыми теплыми чувствами. Я никогда не забуду его доброту, внимание к окружающим, стремление к работе, потрясающее чувство юмора, умение заразительно смеяться.

Наша лаборатория до сих пор хранит память об этом человеке. В корпусе, где раньше находилась лаборатория, кабинет Филарета Дмитриевича был превращен в некое подобие музея: и его стол, и письменные принадлежности, и книжные шкафы, и библиотека, оставались в неприкосновенности. Когда лабораторию переселили в нынешний корпус, из памятных традиций осталась одна: Филарет Дмитриевич очень любил получать в подарок цветы, и на 7 июля, в День его рождения, перед его портретом, висящим в лаборатории, всегда ставятся букеты цветов. Хочется надеяться, что традиции, заложенные Ф.Д. Мордухай-Болтовским, в том числе и его отношение к науке, сотрудникам и жизни в целом, сохраняться в этой лаборатории навсегда.

ИЗ ВОСПОМИНАНИЙ О Ф.Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОМ И БОРКЕ

© 2005 г. Н.Н. Смирнов

ИПТЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Научным итогом моей работы на кафедре гидробиологии Московского университета было приобретение опыта в области культивирования водорослей, в области респирометрии как метода оценки пищевых потребностей и в области экспериментальной работы в лаборатории.

Мои научные интересы развивались в сторону зарослевой фауны. Но тут нашелся усердный исполнитель идеи Н.С. Хрущева о переводе институтов ближе к объекту подготовки специалистов и в 1957 году Институт рыбной промышленности и хозяйства был переведен в г. Калининград (Кенигсберг), где впоследствии превратился в Технический университет.

По совету Н.С. Гаевской, я попросил принять меня (с 1957 г.) в лабораторию профессора Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского, в Институт биологии водохранилищ Академии наук в Борке Ярославской области (бывшем имении почетного академика Н. Морозова). В Борке продолжилась профессиональная жизнь гидробиолога. В условиях исследовательского учреждения все время было предназначено для исследовательской работы. Я оказался в сфере влияния выдающегося зоолога, зоогеографа и биоценолога, ценителя истории и редкого человека Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Из среды преимущественно экспериментальных работ я попал в мощное направление, в котором преобладали полевые исследования. Филарет Дмитриевич уделял большое внимание основной роли видов в гидробиологических процессах. Относительно беспозвоночных он говорил, что они вовсе не пассивные частицы и имеют нервную систему, органы чувств, они волнуются и интересуются друг другом. Работы сочетались и с экспериментальным изучением жизненных циклов, и отдельных сторон жизни водных беспозвоночных, а впоследствии были нацелены также на изучение функциональной морфологии и поведения. Лаборатория располагала целым арсеналом полевых приборов, часть из которых были разработаны самим Филаретом Дмитриевичем.

В Борок Ф.Д. Мордухай-Болтовской переехал из Ростова-на-Дону. Оттуда же были и некоторые его сотрудники. Немало было вос-

поминаний о Ростовском университете. Туда семья Мордухай-Болтовских попала в результате эвакуации Варшавского университета. В Ростовском университете преподавал отец Филарета Дмитриевича, известный математик, разработавший в свое время представления о геометрической системе радиоларий. Когда у семьи отняли дачу («имение»), он обратился к властям с безрезультатным заявлением, чтобы «советская власть как самая справедливая» вернула бы эту трудовую собственность. Защищало, что в свое время в семье Болтовских служил казачком подросток М.И. Калинин, сохранивший о них лучшие воспоминания.

Математик Болтовской был включен в первое издание Большой Советской Энциклопедии. Из второго издания он был выброшен. Желая восстановить истину, Филарет Дмитриевич пошел в редакцию энциклопедии и стал спрашивать, в чем же дело, «может быть отец испортился?». Но уж сделать ничего не удалось, когда выяснилось, что старший Болтовской имел труды в области биологии (дело было после «августовской сессии» ВАСХНИЛ).

Директором Института биологии водохранилищ был И.Д. Папанин, а заместителем по научной работе Б.С. Кузин, известный энтомолог. Силами И.Д. Папанина институт строился, как крупный научный центр и при институте был создан значительный флот. Единодушное мнение, что И.Д. Папанин – человек замечательный, оказалось справедливым. Он каждого помнил и знал о нуждах и интересах каждого; не оценим его вклад и в науку. А человек он был необычный и породил немало «исторических анекдотов». Например, его обычный вопрос вновь зачисляемому сотруднику был: «А ты не склочник?». Когда я обратился к нему с вопросом, возможно ли избежать отправки на военные сборы, Иван Дмитриевич сказал: «Защита отечества – священная обязанность, но тебе-то зачем это нужно?» и быстро выяснил, что усилия нужно приложить слишком большие для такого дела. Пришлось отслужить.

В Борке меня сразу включили в работу и экспедиции, первой среди которых была по Горьковскому водохранилищу и его притокам, по невыразимо прекрасным местам русской старины. Моя тематика в дальнейшем определилась как зарослевая фауна, а затем как зарослевые ветвистоусые ракообразные, в особенности недостаточно изученные хидриды.

Не менее памятные экспедиции по затопленным мертвым лесам

Рыбинского водохранилища по Шекснинскому (Череповецкому) водохранилищу с заходом на озеро Сиверское и посещением г. Кириллова с его древним монастырем. Была также выполнена большая экспедиция по Волге от Борка до Астрахани, занявшая два месяца в 1962 году, а затем другая – до Калинина. Сборы зарослевой фауны в этих экспедициях составили основу коллекции кладоцер, которая пополняется и теперь. В приволжских городах, в том числе Череповце, оказались замечательные музеи, обычно с привлекательными собраниями живописи, не представленной в центральных музеях.

Научным итогом моей работы в Борке было освоение методами и постановкой полевых исследований пресноводных сообществ с учетом жизненных циклов и других сторон биологии составляющих их видов, а также накопление собственных данных по морфологии хидридов.

ФИЛАРЕТ ДМИТРИЕВИЧ И ЭМИЛИЯ ДМИТРИЕВНА МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКИЕ¹

Историко-биографический очерк

© 2005 г. Л.Ф. Литвинчук

*Зоологический институт РАН, 199034 Санкт-Петербург,
Университетская наб., д. 1; litvinchuk@yahoo.com*

В 2005 году исполняется 95 лет со дня рождения выдающегося русского гидробиолога – Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. О научных достижениях Филарета Дмитриевича свидетельствуют его многочисленные публикации. Филарет Дмитриевич был прекрасным натуралистом и педагогом, об этом вспоминают его коллеги и ученики. Эти воспоминания касаются, в основном, периода жизни Филарета Дмитриевича в Борке и его работы в ИБВВ РАН. О том, где и в каких условиях жил и работал Филарет Дмитриевич до этого периода, известно немного. Из публикаций, посвященных творческому пути Филарета Дмитриевича (Ривьер, 1980; Ривьер, Фортунатов, 1980; Fortunatov, 1978), и его автобиографии (см. фото) можно

¹ Кроме текста историко-биографического очерка, Л.Ф. Литвинчук провела большую работу по поиску и сканированию документов и фотографий, которые представлены ниже.

узнать об основных этапах его жизни. Но строки биографии не могут в полной мере рассказать о жизни Филарета Дмитриевича и его близких в столь нелегкое время.

История каждой семьи связана с историей страны.

Наверное, немногим известно происхождение фамилии Мордухай-Болтовских. По преданию, «начало рода идет от того султанчика, который правил Подолией и носил не слишком привычное русскому уху имя: Кулдабаба. У того Кулдабабы был сын Мордухай. Это было в царствование Ивана Третьего. Один из Мордухаев, уже в Белоруссии, встретил знатного боярина Ивана Болта, женился на дочери, и таким способом образовалась фамилия Мордухай-Болтовских». Через столетия «повелением Екатерины Второй род Мордухай-Болтовских вписан был в почетную (шестую) книгу, где те роды занесены могут быть, благородное течение коих теряется во мгле веков...». Это предание переходило от поколения к поколению и помогало воспитывать в детях уважение к генеалогии рода, к фамилии (Прилежаева, 1976).

Среди Мордухай-Болтовских были выдающиеся личности – военачальники и ученые (математики, палеонтологи).

Отец Филарета Дмитриевича, Дмитрий Дмитриевич, был профессором Варшавского университета. Он родился и вырос в Санкт-Петербурге в доме на Фонтанке, у него было пять братьев. Дедушка Филарета Дмитриевича, Дмитрий Петрович, внимательно относился к воспитанию и образованию детей. Летом семья выезжала в поместье, расположенное в Тверской губернии. В их доме работал мальчик из соседней деревни Тетьково – Миша Калинин. Миша старательно выполнял дела по дому. Когда дети Дмитрия Петровича занимались с учителем, Миша проявлял интерес к изучаемым предметам. Учитель заметил это и рассказал Дмитрию Петровичу. Дмитрий Петрович хлопотал для мальчика стипендию и посодействовал поступлению Миши в школу-интернат. Когда Миша повзрослел, Дмитрий Петрович помог ему учиться в Санкт-Петербурге и устроиться работать на завод. Эта дружба в последствии помогла семье выдержать условия жизни при советской власти и во время Великой Отечественной войны.

Мама Филарета Дмитриевича, Людмила Филаретовна, родилась в Варшаве. В роду ее отца, Филарета Серапионовича Ганжулевича (судьи), были священники и члены Думы. У Людмилы Филаретовны было три сестры – Татьяна, Вера и Ксения.

У Дмитрия Дмитриевича и Людмилы Филаретовны было трое детей: Дмитрий, Филарет и Степан.

Во время первой мировой войны семья переехала в Ростов-на-Дону, куда была эвакуирована часть Варшавского университета. Дмитрий Дмитриевич преподавал на физико-математическом факультете.

В 1927 году Филарет Дмитриевич поступил на биологический факультет Ленинградского университета и учился на кафедре зоологии беспозвоночных. Его любимым учителем был Валентин Александрович Догель. Он очень хорошо относился к Филарету Дмитриевичу. К сожалению, в те годы обстановка и в стране, и в системе образования была крайне сложной. Атмосфера в университете была беспокойная, было очень трудно работать и учиться (морально и т.д.). Валентин Александрович говорил Филарету Дмитриевичу: «они наступают на интеллигенцию» и, принимая во внимание происхождение Филарета Дмитриевича, советовал ему оставить университет и закончить другой ВУЗ.

Очень точно описывает ситуацию Сергей Иванович Фокин, сотрудник БиНИИ СПбГУ (Фокин, 2002): «В конце 1930 года вокруг кафедры зоологии беспозвоночных ЛГУ стали сгущаться тучи. Каким-то, очевидно неблагоприятным, способом в редакцию университетской газеты «Студенческая правда» (впоследствии – «Ленинградский университет») попали частные письма студента IV курса кафедры Филарета Мордухай-Болтовского. Среди них было письмо к отцу и несколько посланий к приятелю. В последних он, достаточно откровенно, описывал несколько вечеринок с участием своих знакомых и делился взглядами на жизнь. Эти письма послужили причиной «дела», закончившегося 15 декабря судом над группой студентов (двое из которых работали у В.А. Догеля и один – у Ю.А. Филипченко), обвиненных во всех смертных грехах. 28 октября 1930 года в «Студенческой правде» была опубликована статья «Письма дворянина Ф.Д. Мордухай-Болтовского». Отчет о «суде» был опубликован 15 декабря 1930 года в газете «Ленинградская правда».

Подзаголовок статьи из зала суда (Актового зала университета) гласил: «Отпрыски Рамзиных под фиговым листком аполитичности и интеллигенции». В 1930 году это был очень скверный заголовок – пахло политикой. «Состав преступления в этом процессе, – писал известный косноязычный репортер, – прост и конкретен – классовая

борьба». Именно это направление пытались придать делу общественные обвинители Э.Ш. Айрапетьянц и И.И. Презент. Вот небольшая выдержка из выступления первого из них: «Случайно ли группа Болтовского создавалась в Петергофском институте? Ведь это место, где до последнего времени вдали от зоркого взгляда общественности махровая профессура проводила «свою линию» и вскармливала духовно таких вот Болтовских...». Ему вторил Презент: «... В Петергофском институте, который до последнего времени был в руках самой реакционной профессуры, сформировалась компания, сидящая сейчас на скамье подсудимых... Эти люди не случайные. Они подобраны по принципу «генотипа». Духовные отцы этой компании профессора Филипченко, Дерюгин и Догель, известные своими «подвигами». Навыки, полученные на «студенческих делах», были потом использованы этими людьми во всесоюзном масштабе: на сессии ВАСХНИЛ 1948 года и на Павловской сессии 1950 года. В.А. Догель тоже выступал на этом судилище, пытаясь защитить своих студентов, что было поступком мужественным, особенно для человека, только что чуть не потерявшего кафедру из-за происков тех же активистов. Сколько сил и времени было потрачено на борьбу, ничего общего не имеющую ни с наукой, ни с педагогикой!

Кончилось «дело», приказом директора ЛГУ (пост ректора был тогда отменен) Ю.Н. Никича от 8 января 1931 года «Сопrotивление классового врага на фронте борьбы за пролетарские кадры нашло свое проявление в деле Мордухай-Болтовского, Кершнера и К°.... Учитывая требования студенческой общественности, считаю необходимым согласиться с решением общественно-политического суда: Мордухай-Болтовского Ф.Д., Кершнера Д.М., Вульфуса А.А. и Матвееву Л.Н. из ЛГУ исключить...» (Архив СПбГУ, фонд 1, дело 1, лист 11). По этому «делу» 10 человек, из них 6 студентов ЛГУ, 2 студента Пединститута им. Герцена, один, по-видимому, школьник, и один – сотрудник ЛГУ, были подвергнуты различным административным наказаниям. Последним был П.П. Ширшов, бывший тогда уже сотрудником Ботанического сада ЛГУ. Он, как не основной «обвиняемый», был только снят с научной работы (позже П.П. Ширшов принимал участие в арктических экспедициях, вместе с Папаниным дрейфовал на льдине через Северный полюс, стал героем Советского Союза и академиком)» (Фокин, 2002).

Долгие годы жизнь Филарета Дмитриевича была связана с Эми-

лией Дмитриевной Мордухай-Болтовской. Вместе они пережили много счастливых и трудных минут. Эмилия Дмитриевна работала в Борке относительно недолго – 11 лет. Многие сотрудники хорошо помнят Эмилию Дмитриевну, и, надеюсь, с интересом прочитают рассказ о жизненном пути этого замечательного человека на страницах настоящего сборника. Далее в тексте приводятся воспоминания, относящиеся к истории семьи Эмилии Дмитриевны и периоду жизни, неразрывно связанному с жизнью Филарета Дмитриевича.

Эмилия Дмитриевна родилась 17 ноября 1919 года в Воронежской области в городе Павловск, расположенном на берегу реки Дон.

В этом городе с давних времен жила семья матери Эмилии Дмитриевны.

Андрей Степанович, дедушка Эмилии Дмитриевны, был нотариусом, имел собственную нотариальную контору, очень хорошо вел дела, успешно решал самые сложные вопросы. У Андрея Степановича Рябченко и Анны Ивановны Студенцовой была большая семья – четыре сына и четыре дочери, причем все дети были приемными для Анны Ивановны (две предыдущие жены Андрея Степановича умерли). Дедушка был необыкновенно веселый и интересный человек. Любил делать детям подарки. На пенсии он всерьез увлекся пчеловодством.

Отец Эмилии Дмитриевны, Дмитрий Дмитриевич Икрянников, родился в городе Елец Воронежской области. Бабушка Эмилии Дмитриевны – Евгения – из богатого купеческого рода. Дедушка, также Дмитрий Дмитриевич, в молодости был не очень богат. Когда он решил посвататься к отцу Евгении, тот сказал, что он не против их помолвки, но большого приданного за дочь он не даст. Дмитрий Дмитриевич отказался от приданного вовсе и постарался сам наладить жизнь своей семьи. Со временем он создал маслобойный и крупяной (крупорушка) заводы. В семье было четверо детей – сын и три дочери.

Сын Дмитрий Дмитриевич уехал учиться в Харьковский медицинский институт, там же, в Харькове училась и Анна Андреевна Рябченко. Дмитрий Дмитриевич и Анна Андреевна познакомились и поженились. У них родилась дочь Эмилия Дмитриевна. Дмитрий Дмитриевич мечтал по окончании войны построить большую больницу и вести врачебную практику. Он служил в должности врача в белогвардейской армии. Когда Эмилии исполнилось девять месяцев, отец заразился сыпным тифом и умер.

Военнослужащие Красной армии расстреляли дедушку Эмилии Дмитриевны – Дмитрия Дмитриевича Икрянникова, у Андрея Степановича Рябченко конфисковали имущество. Члены их семей вынуждены были покинуть Воронежскую область.

Мать Эмилии Дмитриевны и ее сестра с сыном переехали в Ростов. В Ростове Анна Андреевна с большим трудом устроилась на работу – она преподавала в школе, а также вела вечерние занятия в рамках кампании «Долой безграмотность». Сестра Анны Андреевны – Елена – умерла от туберкулеза. Анна Андреевна растила ее сына Георгия (Бартенева) вместе со своей дочерью. Георгий был старше Эмилии на восемь лет. Мама с утра до вечера работала, дети жили дружно. Георгий по окончании школы устроился на паровозный завод (сразу после школы в институт не принимали), через два года поступил в Новочеркасский гидромелиоративный институт. Георгий окончил институт в 1941 году, его призвали в армию. Домой Георгий не вернулся – пропал без вести.

Эмилия Дмитриевна окончила Ростовскую среднюю школу в 1936 году. Школа находилась на улице Сенная, там же, где был физико-математический факультет Ростовского университета, на котором преподавал отец Ф.Д. Мордухай-Болтовского – Дмитрий Дмитриевич.

Эмилия Дмитриевна в 1936 году поступила на биологический факультет Ростовского университета.

В 1937 и 1938 годах профессоров и студентов арестовывали. В университете часто можно было услышать фразы: «Лекции не будет» или «Защиты не будет». Но работа университета продолжалась.

Филарет Дмитриевич в то время работал на этом факультете, он имел половину ставки ассистента. Он вел занятия по зоологии беспозвоночных для первого и второго курсов. Эмилия Дмитриевна рассказывает, что Филарет Дмитриевич был симпатичным человеком, любил преподавать, и его занятия были очень интересными.

Однажды на занятии, посвященном изучению иглокожих, Филарет Дмитриевич спросил у студентов латинское название одного из видов *Echinodermata*, все молчали, и только одна студентка произнесла: стронгилоцентротус дросбахиензис. Этой студенткой была Эмилия Дмитриевна. Филарет Дмитриевич обратил пристальное внимание на старательную ученицу. «С этого ежа все и началось...». В 1940 году Эмилия Дмитриевна и Филарет Дмитриевич поженились.

Младший брат Филарета Дмитриевича – Степан Дмитриевич

– работал на этом же факультете, он преподавал курс палеонтологии. Он носил бакенбарды и курил трубку. Степан Дмитриевич в последствии уехал из России в Аргентину. Он продолжал изучать ископаемые и современные (*Foraminifera*) формы животных. У Степана Дмитриевича вышла книга по результатам его исследований, и президент Аргентины вручил ему государственную награду. В 2000 году Степан Дмитриевич умер. Его сын – Дмитрий Степанович – работает на отделении биологических наук (факультет точных и естественных наук) университета в Буэнос-Айресе.

Старший брат Филарета Дмитриевича – Дмитрий Дмитриевич – стал гидрологом, работал в Ростовском гидрологическом институте.

С 1939 года Филарет Дмитриевич работал ассистентом на кафедре зоологии беспозвоночных (кафедрой в то время заведовал профессор Стефан Иосифович Вейсиг, приехавший в начале 1939 года в Ростов из Баку), принимал активное участие в работе кафедры гидробиологии и руководил студенческой практикой на Новороссийской биологической станции.

Когда началась война, Филарет Дмитриевич продолжал преподавать зоологию в университете. Эмилия Дмитриевна работала на кафедре лаборантом.

Для более полного представления о событиях, происходивших в Ростове в первые военные годы, приводим воспоминания В. А. Водяницкого (Водяницкий, 1975), который с начала 40-х годов был профессором кафедры гидробиологии Ростовского университета. Владимир Алексеевич в своей книге «Записки натуралиста», вышедшей в 1975 году, рассказывал: «Фронт приближался к Ростову. Город подвергался бомбардировкам, многие здания были разрушены, в том числе и один учебный корпус университета. Сгорела и его библиотека. Университету было дано распоряжение готовиться к эвакуации (немедленному отъезду семей и вывозу университетского имущества). Нам предоставили вагоны, и началась погрузка. В вестибюлях и коридорах стояли сотни ящиков с упакованным оборудованием и книгами, которые постепенно вывозились на вокзал. На подступах к городу и на улицах сооружались укрепления, заграждения и рвы. Неожиданно в город вошли немцы, и мы оказались в оккупации. После освобождения Ростова советскими войсками выяснилось, что немцы вывезли все упакованные ящики, угнали груженные вагоны, большая часть оборудо-

ования пропала. Теперь уже надо было серьезно приниматься за эвакуацию, так как немцы все еще угрожали Ростову».

...Однажды вечером Дмитрий Дмитриевич (отец Филарета Дмитриевича) отправился в университет читать лекцию вечерникам. Этим вечером начался первый бомбовый обстрел Ростова. Бомба попала в здание физико-математического факультета. Дмитрий Дмитриевич был тяжело ранен (травмирование голеностопного сустава) и госпитализирован.

В 1942 Филарет Дмитриевич также попал в больницу города Ростова. Эмилия Дмитриевна с мамой Анной Андреевной отправились в больницу навестить Филарета Дмитриевича, и попали под бомбовый обстрел. Им пришлось прятаться в подвальном помещении близлежащего дома. Эмилия Дмитриевна в это время ждала первого ребенка и во время бомбежки очень переживала за его здоровье.

Летом 1942 года Эмилия Дмитриевна уехала на Кавказ в город Ессентуки. В то время в Ессентуках жила семья мамы Эмилии Дмитриевны. В августе 1942 года в доме бабушки Андрея Степановича Рябченко у Эмилии Дмитриевны родилась дочь. Роды принимала бабушка Анна Ивановна, ей помогала акушерка. Девочку назвали в честь мамы Филарета Дмитриевича – Людмила.

В Ленинграде во время блокады умерли четыре брата Дмитрия Дмитриевича и почти все члены их семей. Остался только один – Владимир Дмитриевич. Во время войны он с женой жил в Москве. Владимир Дмитриевич часто бывал у Михаила Ивановича Калинина. Однажды он сказал, что положение семьи в Ростове бедственное... В один из военных дней в Ростов на адрес Мордухай-Болтовских пришел почтовый перевод на огромную по тем временам сумму – три тысячи рублей. Эмилия Дмитриевна отправилась на почту, в первую очередь за тем, чтобы выяснить, кто является отправителем (т.к. на извещении обратного адреса и фамилии не было). Эмилия Дмитриевна сказала: «Я развила большую энергию», в результате чего оказалось, что почтовые работники не смогли ответить на этот вопрос, да, к тому же, одна из почтальонок с деньгами сбежала. Дмитрий Дмитриевич (отец Филарета Дмитриевича) догадывался о происхождении перевода и написал письмо Владимиру Дмитриевичу. Когда Михаил Иванович Калинин услышал эту историю, рассмеялся. Через некоторое время в Ростов вновь поступил перевод на такую же сумму, на этот раз деньги принесли Мордухай-Болтовским домой.

В 1944 году Эмилия Дмитриевна и Филарет Дмитриевич уехали в Херсон и работали там до окончания войны.

По окончании войны жителям Ростова, жившим в городе в эти трудные годы, пришлось выдержать тяжелое испытание. Их обвиняли в том, что они жили в оккупированном городе (со всеми вытекающими из этого последствиями...). Очень трудно было остаться на работе или найти новую. Эмилия Дмитриевна пыталась устроиться в фельдшерско-акушерскую школу на должность биолога. Долго пришлось объяснять директору, по каким причинам Эмилия Дмитриевна находилась в оккупированном Ростове. С сомнениями Эмилию Дмитриевну взяли на работу на отделение по изучению малярии. Эмилия Дмитриевна с большим интересом работала, учила студентов.

Филарет Дмитриевич с трудом смог продолжать педагогическую практику в университете. Было нелегко. Его имя старались проносить вслух как можно реже. Например, в университетской газете вышла статья о том, что был проведен семинар, на котором обсуждались важные вопросы, а фамилия проводившего семинар сотрудника не указывалась.

Однажды Дмитрий Дмитриевич пришел домой с работы и сказал: «Не пойду больше в университет!». В университете на физико-математическом факультете сняли его портрет. Дмитрий Дмитриевич спросил о причине, ему ответили: «Вы были на оккупированной территории». Дмитрий Дмитриевич сказал, что он был ранен осколком немецкой бомбы. Продолжать работу в таких условиях было трудно.

Дмитрий Дмитриевич уехал в Пятигорск. Эмилия Дмитриевна и Филарет Дмитриевич – в Иваново, к сестре матери Филарета Дмитриевича, Татьяне Филаретовне. Оба они устроились на работу в Ивановский сельскохозяйственный институт. Эмилия Дмитриевна преподавала паразитологию, Филарет Дмитриевич – зоологию.

Татьяна Филаретовна – доктор медицинских наук, заведующая кафедрой Ивановского медицинского института, изучала проблемы, связанные с эхинококкозом.

Татьяна Филаретовна спасла жизнь Эмилии Дмитриевны. В 1947 году Эмилия Дмитриевна родила вторую дочь. После родов у Эмилии Дмитриевны начался сепсис. Вылечить ее можно было только пенициллином. Этот препарат можно было в то время достать только с огромным трудом и за большие деньги. Татьяна Филаретовна смогла найти и купить пенициллин и Эмилия Дмитриевна выздоровела. Де-

вочку назвали в честь Татьяны Филаретовны.

В сентябре 1947 года семья вернулась в Ростов. Снимали маленькую квартиру. В одну из ночей Дмитрий Дмитриевич внезапно умер.

В 1952 году Филарет Дмитриевич получил правительственную телеграмму. Папанин прислал приглашение работать в Борке.

Иван Дмитриевич Папанин не обращал внимания на детали биографии, которые считались неприемлемыми при советской власти. Эмилия Дмитриевна говорит: «Надо отдать должное Ивану Дмитриевичу. Он ценил сотрудников по их способностям».

Сначала Филарет Дмитриевич съездил в Борок один – посмотреть, затем семья переехала. Домики еще строились. Поначалу даже был особый распорядок жизни и работы – когда жильцы уходили на работу, в их дома приходили строители и заканчивали строительную отделку помещений. К вечеру строители уходили, и жильцы возвращались в свои дома.

Филарет Дмитриевич очень любил общаться с детьми – на природе, рассказывая о растениях и животных (он мог при виде его любимой орхидеи встать на колени и захлопать в ладоши), или дома, обучая иностранным языкам.

Людмила Филаретовна (мама Филарета Дмитриевича) уехала с Людмилой (старшей дочерью) в Иваново к сестре Татьяне Филаретовне. Там Людмила окончила школу и медицинский институт.

Эмилия Дмитриевна работала в Борке сначала в лаборатории зоопланктона и зообентоса. В 1962 году она защитила кандидатскую диссертацию по теме «Биология хищных клadoцер *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes* Leydig (Crustacea, Cladocera)». После защиты диссертации Эмилия Дмитриевна стала работать в лаборатории микробиологии (изучала инфузорий и коловраток).

К сожалению, жизненные обстоятельства сложились таким образом, что Эмилии Дмитриевне и Филарету Дмитриевичу пришлось расстаться.

В 1963 году Эмилии Дмитриевне предложили работать в Калининградском РыбВТУЗе (филиале МосРыбВТУЗа). Сначала запросили данные, затем сообщили, что Эмилии Дмитриевне выделена двухкомнатная квартира. Эмилия Дмитриевна с дочерьми выехала в Калининград. Их встретил лаборант с букетом гладиолусов и с ключом. На машине их отвезли к дому. Во ВТУЗе Эмилия Дмитриевна получила

сначала полставки, затем, почти сразу, – ставку доцента.

Усилиями Эмилии Дмитриевны была создана биостанция на озере Виштынецкое. Сначала Эмилия Дмитриевна вдвоем с дочерью Людмилой обследовали озеро, затем Эмилия Дмитриевна ходила к ректору и по инстанциям – оформляла документы, выписывала стройматериалы. Первый год студенты и преподаватели жили в палатках. Затем удалось договориться с администрацией школы города Виштетис, расположенного на берегу этого озера, – и студентам были выделены помещения под лаборатории и жилье. В одной из военных частей выхлопотали полевую кухню.

Эмилия Дмитриевна два срока заведовала кафедрой зоологии и физиологии РыбВТУЗа. Ее ученики – Григорий Харлампиевич Щербина и Юрий Викторович Герасимов работают в ИБВВ РАН.

В 1968 году Эмилия Дмитриевна вышла замуж за Николая Константиновича Алексеева-Карасева (1910–1985 гг.).

Николай Константинович учился в конце 20-х гг. на кафедре зоологии беспозвоночных ЛГУ. Он изучал строение крыла бабочки (в частности, асимметричность строения), восхищался красотой формы крыла, и когда речь шла о происхождении крыла бабочки, Николай Константинович с восторгом произнес: «Оно такое красивое, при создании подобного совершенства не обошлось без высшего начала!». Вечером в квартиру Николая Константиновича пришли два человека в длинных пальто и арестовали его. Затем Николая Константиновича осудили (в тюрьме ему выбили зубы) и этапом отправили на Аральское море. По пути он очень тяжело заболел и чудом остался жив. Поселился он в городе Аральск и каждый день должен был отмечаться в спецслужбе. Николаю Константиновичу разрешили работать в Аралрыбводе. Он изучал Аральское море, собирал материал, посещал остров, на котором велись военные исследования, общался с прокаженными (они его однажды накормили). В 1953 году у Николая Константиновича появилась возможность приехать в Ленинград к родителям. Но по особой статье таким персонам, как Николай Константинович, было запрещено жить в больших городах, и он вернулся в Аральск. С 1955 по 1962 годы Николай Константинович работал сначала в Риге, затем в Ростове. С 1962 года он начал преподавать на кафедре ихтиологии в Калининградском РыбВТУЗе.

Эмилия Дмитриевна вспоминает с иронией: когда Алексеев-Карасев собрался защищать диссертацию, то его оппонентами были

назначены Мазохин-Поршняков и Мордухай-Болтовская.

В калининградской квартире жили вместе Эмилия Дмитриевна, ее мама Анна Андреевна, свекровь Людмила Филаретовна и дети. Когда Эмилия Дмитриевна сообщила о свадьбе, Людмила Филаретовна спросила: «А как же я?». После свадьбы Эмилии Дмитриевны и Николая Константиновича все жили очень дружно. Николай Константинович собирал коллекцию бабочек, искал после шторма янтарь и вручную его полировал, Анна Андреевна и Людмила Филаретовна любили наблюдать за его работой и с интересом рассматривали «произведения искусства». Часть коллекции бабочек Николая Константиновича экспонируется в Калининградском городском музее.

Эмилия Дмитриевна и Филарет Дмитриевич до последних дней сохранили дружеские теплые отношения. В начале 70-х годов Филарет Дмитриевич хотел устроиться в Калининградские РыбВТУЗ или университет. Эмилия Дмитриевна ходила с Филаретом Дмитриевичем к ректорам этих организаций, помогала ему выяснять детали устройства на работу. Филарета Дмитриевича приглашали на работу. Но позднее планы его переменились, и он устроился в Ленинградский пединститут им. Герцена.

Эмилия Дмитриевна в 1981 году вышла на пенсию. Николай Константинович тяжело заболел, необходимо было за ним ухаживать. Николай Константинович умер в 1985 году.

В 1998 Эмилия Дмитриевна переехала в Ленинградскую область. В Мариенбурге (Гатчина) в небольшом деревянном доме, окруженном садом, Эмилия Дмитриевна живет вместе со своей старшей дочерью Людмилой Филаретовной и правнучкой Людмилой Владимировной.

В комнате Эмилии Дмитриевны на полке книжного шкафа стоят фотографии близких людей – родителей Эмилии Дмитриевны и Филарета Дмитриевича, Татьяны Филаретовны (тети Ф.Д.), Филарета Дмитриевича, Николая Константиновича...

Младшая дочь Эмилии Дмитриевны и Филарета Дмитриевича – Татьяна – стала филологом, долгие годы преподает немецкий и английский языки. Еще в детстве интерес к иностранным языкам Татьяне привил Филарет Дмитриевич, он подолгу с ней занимался. Татьяна Филаретовна живет в подмосковном городе Балашиха. У нее есть сын Дмитрий. Он специалист по холодильным установкам.

Старшая дочь Людмила в течение двадцати лет работает врачом

в детском ожоговом центре в Санкт-Петербурге. У Людмилы Филаретовны две дочери, Анна и Александра, и четыре внука (Филарет, Тони, Эмилия и Людмила). Дочери и три внука живут за рубежом. Внучка Людмила живет с бабушками, учится в экстернате, в прошлом году стала победителем городской (СПб) олимпиады по биологии. Людмила Филаретовна очень скромный и добрый человек, она все свои силы и время отдает окружающим ее людям. В наше время такие люди – драгоценность.

В ноябре 2004 года Эмилия Дмитриевна отпраздновала свой 85-летний юбилей.

Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской прожил долгую и непростую жизнь. Рядом с ним были близкие люди – родственники, коллеги, ученики. Все они вспоминают его с самыми теплыми чувствами и благодарностью. В память о Филарете Дмитриевиче остались его работы, которые продолжают быть актуальными, с годами их научное значение возрастает.

При написании этого исторического очерка, безусловно, неоценимую помощь оказала Эмилия Дмитриевна Мордухай-Болтовская. Автор искренне благодарен Сергею Ивановичу Фокину за внимательное отношение и советы при работе с архивными документами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водяницкий В.А. Записки натуралиста. Изд-во «Наука», М., 1975. С. 64–65.
 Прилежаева М. Под северным небом. Изд-во «Советская Россия», М., 1976. С. 123.
 Ривьер И.К. Творческий путь и деятельность Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Биология внутренних вод. Инф. бюлл. № 45, «Наука», Л., 1980. С. 77–79.
 Ривьер И.К., Фортунатов М.А. Творческий путь и деятельность Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Гидробиология. Изд. Болгарской АН, София, вып. 11, 1980. С. 82–83.
 Фокин С.И. 45 лет спустя. Дополнения к биографии В.А. Догеля. В сб.: Человек, с которым было хорошо. Воспоминания о В.А. Догеле (1882–1955). Труды С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей, сер.1, том 95, 2002. С. 32–33; 135–136.
 Fortunatov M.A. et al. Ph.D. Mordukhai-Boltovskoi: Life and Scientific Activities (7 July 1910 – 20 August 1978). Int. Revue der Gesamten Hydrobiologie, vol. 64, № 64. P. 827–836.

Автобиография

Филарет Эмильевич Мордухай-Болтовской.

Родился я в мае 1910 в г. Варшавы, где мой отец служил профессором математики в Университете. В 1914 отец вместе с семьей с эвакуировавшимся Университетом переехал в Пестов на Волгу, где продолжил работать профессором. С 1927 по 1930 я учился на биологическом факультете Ленинградского Университета; с 1931 по 1939 работал научным сотрудником – гидробиологом на Дону-Курданской Родопроизводительной станции (ссылка в конце), а с 1935 по 1939 одновременно учился на заочном отделении Московского университета. С сентября 1939 по май 1942 работал ассистентом кафедры зоологии беспозвоночных в Ростовском Университете. С августа 1942 по май 1944 находился на оккупированной территории в Херсоне. С мая 1944 по сентябрь 1945 работал заведующим кафедрой зоологии в Херсонском Сельско-Хозяйственном институте, а с сентября 1945 по сентябрь 1947 в той же должности в Ивановском Сельхозинституте. В сентябре 1947 Мин. Высш. Образов. был переведен в Ростовский Университет, где работал заведующим кафедрой зоологии беспозвоночных. В 1950 принял на работу в Управление Аздорпроблемостроя, где руководил гидробиологической лабораторией, позже переведенный в Институт. В мае 1952, по ходатайству президента АН СССР,

был переведен старшим научным сотрудником в Институт биологии внутренних вод (тогда — биологии водохранилищ) АН СССР, а с 1957 утвержден заведующим лабораторией зоопланктона и зообентоса этого Института. В декабре 1964 перешел на основную работу на кафедру зоологии Ленинградского Педагогического института (сначала на должность профессора, а с сентября 1965 — заведующего кафедрой), но продолжал до сих пор работать по совместительству и в Институте биологии внутренних вод АН.

Григорьев

1967, V, 23.

Мой брат Семан Дмитриевич Мордухай-Валтовский с 1940-х годов (после войны) находился в Аргентине, в г. Буэнос-Айресе, работал сотрудником (наемным) в Естественном — научном музее.

Григорьев

Приказ № 5

по Ленинградскому Государственному Университету

8 Января 1931 г.

г. Ленинград

Явное сопротивление классового врага на фронте борьбы за пролетарские кадры нашло свое проявление в деле МОРДУХАЙ-ВОЛТОВСКОГО, КЕРШНЕР и К^о, которые предстали перед судом пролетарского студенчества.

Антипролетарская определенность и социальная родственность всей представшей перед общественным судом группы была выявлена Судом с исчерпывающей ясностью. Тридцать восемь резолюций, поданных в Президиум суда с требованием исключения подсудимых и взыскания с них затраченных средств, являются лучшим показателем классовой бдительности и политической сплоченности пролетарского студенчества Л.Г.У.

Учитывая эти требования студенческой общественности, считая необходимым согласиться с решением общественно-политического суда: МОРДУХАЙ-ВОЛТОВСКОГО Ф.Д., КЕРШНЕР Д.М. и ВУЛЬФМУСА А.А. из Л.Г.У. исключить; через Нарсуд взыскать со всех троих стоимость обучения в ВУЗ'е.

МАТВЕЕВУ Л.Н. из Л.Г.У. исключить.

ЗИКОВОЙ М.А. объявить строгий выговор с предупреждением и УРИНСОН Р.И. объявить строгий выговор.

Директор ЛГУ / Юр. НИКИЧ /

Управляющий Делами ЛГУ / Г. ПОРТНОВ /

Григорьев



Людмила Филаретовна Мордухай-Болтовская, мать Филарета Дмитриевича. Ростов. Конец 30-х годов



Дмитрий Дмитриевич Икрянников, отец Эмилии Дмитриевны. 1917(?) год



Анна Андреевна Рябченко (Икрянникова), мама Эмилии Дмитриевны. Калининград. 1965(?) год



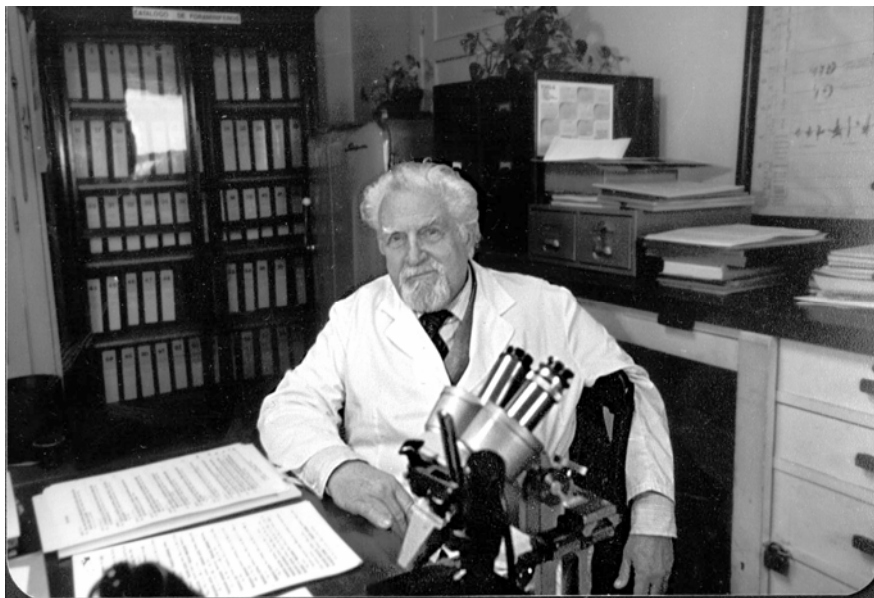
Татьяна Филаретовна Ганжулевич (тетя Филарета Дмитриевича). Иваново. Послевоенное время



Дмитрий Дмитриевич (отец Филарета Дмитриевича), Филарет Дмитриевич, Эмилия Дмитриевна и Людмила (старшая дочь) Мордухай-Болтовские. День рождения Филарета Дмитриевича. Пятигорск. 7 июля 1947 года



Семья Мордухай-Болтовских. Дмитрий Дмитриевич (отец), Людмила Филаретовна (мама), Дмитрий Дмитриевич (брат Филарета Дмитриевича), Филарет Дмитриевич, Эмилия Дмитриевна и их дочери, Людмила и Татьяна. Пятигорск. 12 августа 1951 года



Степан Дмитриевич Мордухай-Болтовской (брат Филарета Дмитриевича). Буэнос-Айрос. Сентябрь 1984 года



А.В. Монаков, В.И. Митропольский, Б.С. Кузин и Э.Д. Мордухай-Болтовская. Проводы в рейс экспедиционного судна. 1954(?) год



Ф.Д. Мордухай-Болтовской и А.А. Остроумов (зав. лаб. ихтиологии) в рейсе (Рыбинское водохранилище). 26 апреля 1953 года



Э.Д. Мордухай-Болтовская с членами экспедиционного рейса по Рыбинскому водохранилищу. 26 апреля 1953 года



Филарет Дмитриевич с дочерью Людмилой. Борок. Конец 50-х годов



Людмила Филаретовна (младшая). Борок. Рыбинское водохранилище. «На пути к копринскому берегу». Август 1955 года



Татьяна Филаретовна (младшая) и И.Д. Папанин с «зеброй», которую Иван Дмитриевич привез в Борок и сказал: «Пусть люди посмотрят и порадуются». Борок. 1953(?) год



Э.Д. Мордухай-Болтовская на юбилейном вечере в Калининградском техническом университете. 1994(?) год

УДК 595.142.3–19(285.2)

ФАУНА МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOCHAETA, ANNELIDA) ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

© 2005 г. Н.Р. Архипова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Представлены сведения о фауне малощетинковых червей пяти крупных волжских водохранилищ. Зарегистрированы 90 видов из восьми семейств. Наиболее изучены и многочисленны по видовому составу наидиды (41 вид) и тубифициды (30 видов). Количество выявленных видов олигохет выше в тех водохранилищах, в которых с момента создания проводились специальные исследования группы – в Рыбинском (78 видов) и Ивановском (61 вид), далее следуют Горьковское (52 вида), Чебоксарское (34 вида) и Угличское (23 вида) водохранилища.

ВВЕДЕНИЕ

Малощетинковые черви (Oligochaeta, Annelida) играют важную роль в структурно-функциональной организации водных и наземных экосистем и принадлежат к одной из наиболее многочисленных по видовому разнообразию групп животных. Фауну и экологию олигохет волжских водохранилищ изучали с момента их возникновения. Однако до сих пор группа недостаточно исследована: отсутствуют современные сведения о видовом богатстве, особенностях биологии и экологии структурообразующих видов.

Цель работы – инвентаризация видового состава и оценка степени изученности фауны малощетинковых червей пяти крупных волжских водохранилищ (Ивановского, Угличского, Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского), расположенных в бассейне Верхней и Средней Волги.

История изучения олигохет в четырех (из пяти, указанных выше) водохранилищах с оценкой общей степени изученности группы в донных биоценозах изложена ранее (Архипова, 2000).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Использованы материалы наблюдений автора и литературные данные (152 публикации¹) по фауне и экологии олигохет больших и

¹ Полная библиография в тексте не приводится из-за ограниченного объема статьи.

малых водных объектов в бассейне Верхней и Средней Волги (52–62° с.ш. и 30–48° в.д.). Для составления фаунистического списка олигохет региона обобщены сведения более чем за 100-летний период с момента первых исследований, начатых во второй половине 19-го века.

Собственные многолетние данные получены автором в результате сбора количественных дночерпательных проб макро- и мейобентоса в литорали и профундали водоемов.

В Ивановском и Угличском водохранилищах систематические наблюдения проводили в вегетационный период 1978–1979 гг. на 14 стандартных глубоководных станциях в бывшем русле р. Волги, в устьях рек Шоша и Медведица. В Ивановском водохранилище дополнительно обследовали пять станций в профундали верховья Волжского плеса и в мелководных заливах приплотинного Ивановского плеса. В Рыбинском водохранилище пробы собирали в вегетационный и подледный периоды с 1971 г. по 1982 г. на стандартной глубоководной русловой станции Волжского плеса и в мае 1985 г. на 25 станциях всех плесов. Видовой состав и количественное развитие малощетинковых червей на разнородных биотопах Чебоксарского водохранилища изучены по материалам рекогносцировочной съемки, выполненной на 70 станциях осенью 1991 г.

Проанализировано ~ 94 тысяч особей олигохет из 258 проб со 114 станций. Червей фиксировали 8%-ным формалином, просматривали под микроскопом на тотальных препаратах с применением спирт-глицериновой смеси (1:1). Для идентификации животных использовали классические определители и работы по фаунистике и таксономии олигохет (Тимм, 1987; Тимм, Попченко, 1978; Чекановская, 1962; Brinkhurst, Jamieson, 1971; Sperber, 1950 и др.). Неполовозрелых особей некоторых фенотипически близких видов тубифицид идентифицировали по щетинковому аппарату (Архипова, 1996).

Использованы также сведения об олигохетах Рыбинского и Горьковского водохранилищ, полученные на материале, представленном автору для определения И.А. Скальской и А.А. Кравченко.

Сведения об олигохетах макрозообентоса Горьковского водохранилища взяты из ряда работ (Кравченко, Шахматова, 1985; Мордухай-Болтовской, 1961, 1963; Перова, Щербина, 2002), небольших водохранилищ, созданных на притоках Волги и Оки, – из работ (Баканов, 2002; Бентос Учинского водохранилища, 1980; Жадин, Данильченко, 1941; Каменев, 1982; Поддубная, 1966; Учинское и Можайское

водохранилища, 1963). Также учтены дополнительные данные о фауне малощетинковых червей Рыбинского (Гусаков, 2000; Перова, Щербина, 1998; Щербина, 2002) и Чебоксарского (Назарова и др., 2004) водохранилищ, зооперифитона водохранилищ и других водоемов бассейна Верхней Волги (Луферов, 1966; Скальская, 1978, 1986, 1989, 1998, 2002).

Степень сходства фауны малощетинковых червей водоемов определяли по модифицированному коэффициенту общности Жаккара (Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975):

$$C = (c \times 100) / d,$$

где c – число видов, общих для двух биоценозов; d – общее число видов, обнаруженных в обоих биоценозах.

Понятия, характеризующие частоту встречаемости животных в экосистемах, и шкала оценки встречаемости приняты по Н.К. Дексбаху (1928).

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

Эолосоматиды и потамодрилиды рассматриваются как примитивные семейства в составе класса Oligochaeta (Тимм, Финогонова, 1987; Чекановская, 1962).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В водных объектах бассейна Верхней и Средней Волги зарегистрированы 116 видов малощетинковых червей из 54 родов и 10 семейств. Для семи семейств приводятся также формы, идентифицированные лишь до рода и семейства. В больших и малых водохранилищах региона отмечены 95 видов, из них в пяти крупных волжских водохранилищах – 90 видов из 44 родов и восьми семейств. В литорали, профундали и пелагиали водохранилищ автором обнаружены 55 видов из 31 рода и шести семейств (табл. 1).

Впервые зарегистрированы в Ивановском и Горьковском водохранилищах – по 1 виду, Рыбинском – 9, Угличском – 13 и Чебоксарском – 21 вид. К числу новых для региона принадлежат *Potamothenrix bedoti*, *Bothrioneurum vej dovskyanum*, *Peipsidrilus pusillus*, *Monopylephorus limosus*, *Aulodrilus japonicus* и *Enchytraeus buchholzi*. Три последних вида отнесены к проблемным, для окончательного определения которых требуется дополнительный материал.

Таблица 1
Таксономический список олигохет водоемов бассейна Верхней и Средней Волги

Таксон	Указаны в литературе*								Встречен автором
	Рг	В	О	И	У	Р	Г	Ч	
Сем. Aeolosomatidae									
<i>Aeolosoma hemprichi</i> Ehrenberg, 1828	+	—	+	+	—	—	—	—	Р
<i>A. quaternarium</i> Ehrenberg, 1828	+	—	—	+	—	—	—	—	
<i>A. niveum</i> Leydig, 1865	+	—	—	+	—	+	—	—	
<i>A. headley</i> Beddard, 1888	+	—	—	+	—	—	—	—	
<i>A. variegatum</i> Vejdovský, 1884	+	+	—	—	—	—	—	—	
<i>A. tenebrarum</i> Vejdovský, 1884	+	—	—	—	—	+	—	—	
<i>A. travancorensis</i> Aiyer, 1926	+	—	—	+	—	—	—	—	
<i>A. aurigena</i> Eichwald, 1847	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>A. sp.</i>	+	—	+	—	—	+	—	—	
<i>Rheomorpha neiswestnovae</i> (Lastočkin, 1935)	+	+	+	—	—	—	—	—	
Сем. Potamodrilidae									
<i>Potamodrilus fluviatilis</i> (Lastočkin, 1935)	+	+	+	+	+	—	—	—	
Сем. Naididae									
Подсем. Naidinae									
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУЧ
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin, 1907)	+	—	—	+	—	+	+	+	ИРЧ
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	+	+	+	+	—	+	+	—	Р
<i>Vejdovskya comata</i> (Vejdovský, 1883)	+	—	+	+	—	+	—	—	Р
<i>V. intermedia</i> (Bretscher, 1896)	+	+	+	+	+	+	+	—	ИУР
<i>V. macrochaeta</i> (Lastočkin, 1921)	+	—	—	—	—	—	—	—	Р
<i>V. sp.</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855)	+	—	—	+	—	+	+	—	Р
<i>Dero digitata</i> (Müller, 1773)	+	—	—	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>D. dorsalis</i> Ferroniere, 1899	+	—	—	+	—	+	—	—	
<i>D. obtusa</i> Udekem, 1855.	+	—	—	+	—	+	+	—	Р
<i>D. sp.</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	
<i>Aulophorus furcatus</i> (Müller, 1773)	+	—	—	+	—	+	+	—	
<i>Nais pseudobtusa</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	—	+	+	+	ИРЧ
<i>N. barbata</i> Müller, 1773	+	+	+	+	+	+	+	—	
<i>N. simplex</i> Piguet, 1906.	+	+	+	+	—	+	—	—	Р
<i>N. behningi</i> Michaelsen, 1923	+	+	+	—	—	—	+	—	
<i>N. communis</i> Piguet, 1906	+	—	+	+	—	+	+	+	РЧ
<i>N. elinguis</i> Müller, 1773	+	+	—	+	—	+	+	—	Р
<i>N. variabilis</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	—	+	+	—	И
<i>N. pardalis</i> (Piguet, 1906)	+	+	+	+	—	+	+	—	
<i>N. bretscheri</i> Michaelsen, 1899	+	+	+	—	—	+	+	—	
<i>N. sp.</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	
<i>Specaria josina</i> (Vejdovský, 1883)	+	+	+	+	+	+	—	+	УРЧ
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguet, 1906)	+	+	+	+	+	+	—	+	ИУРЧ
<i>Haemonais waldvogeli</i> Bretscher, 1900	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müller, 1773)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ

Таксон	Указаны в литературе*								Встречен автором
	Рг	В	О	И	У	Р	Г	Ч	
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Öersted, 1842)	+	+	+	+	—	+	+	+	ИРЧ
<i>Homochaeta naidina</i> Bretscher, 1896	+	—	+	—	—	—	+	—	
Подсем. Paranaidinae									
<i>Paranais simplex</i> Hrabě, 1936	+	—	—	—	—	+	—	—	Р
<i>P. friči</i> Hrabě, 1941	+	—	—	—	—	+	+	—	
Подсем. Chaetogastrinae									
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber, 1879	+	+	+	+	—	+	—	—	Р
<i>A. sannio</i> Kallsteinius, 1892	+	—	+	—	—	—	—	—	
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruithuisen, 1828)	+	+	+	+	—	+	+	—	Р
<i>Ch. diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)	+	+	+	+	—	+	+	—	
<i>Ch. crystallinus</i> Vejdovský, 1883	+	+	—	+	—	+	—	—	Р
<i>Ch. langi</i> Bretscher, 1896	+	+	+	+	—	+	+	—	
<i>Ch. limnaei</i> Baer, 1827	+	+	+	+	—	+	—	—	Р
<i>Ch. krasnopolskiae</i> Lastočkin, 1937	+	+	—	—	—	—	—	—	
<i>Ch. setosus</i> Svetlov, 1925	+	—	—	+	—	+	—	+	Р
<i>Ch. fluviatilis</i> Lastočkin, 1936	+	+	—	—	—	—	—	—	
<i>Ch. sp.</i>	+	—	—	+	+	+	—	—	
Подсем. Pristininae									
<i>Pristina foreli</i> (Piguet, 1906)	+	—	—	+	—	—	—	—	Р
<i>P. longiseta</i> Ehrenberg, 1828	+	—	—	+	—	+	+	—	
<i>P. aequiseta</i> Bourne, 1891	+	+	+	+	—	+	—	—	Р
<i>P. breviseta</i> Bourne, 1891	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>P. sp.</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	Р
<i>Pristinella amphibiotica</i> (Lastočkin, 1927)	+	—	—	+	—	—	—	—	
<i>P. bilobata</i> (Bretscher, 1903)	+	—	—	—	—	+	+	—	Р
<i>P. rosea</i> (Piguet, 1906)	+	+	—	—	—	+	—	—	
? <i>P. menoni</i> (Aiyer, 1929)	+	—	—	—	—	—	—	—	
Сем. Tubificidae									
Подсем. Rhyacodrilinae									
<i>Rhyacodrilus coccineus</i> (Vejdovský, 1875)	+	+	+	+	—	+	—	—	Р
<i>Bothrioneurum vejdoskyanum</i> Štolc, 1888	+	—	—	—	—	+	—	—	
<i>Branchiura sowerbyi</i> Beddard, 1892	+	—	—	—	—	—	—	—	Г
? <i>Monopylephorus limosus</i> (Hatai, 1899)	—	—	—	—	—	—	—	—	
Подсем. Tubificinae									
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ Р
<i>T. ignotus</i> (Štolc, 1886)	+	+	+	—	—	+	—	—	
<i>T. smirnovi</i> Lastočkin, 1927	+	—	—	+	—	+	+	—	ИУРЧ ИУРЧ
<i>T. newaensis</i> (Michaelsen, 1902)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ ИУРЧ
<i>Embolcephalus velutinus</i> (Grube, 1879)	+	—	—	—	—	—	+	—	
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel, 1868	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ ИУРЧ
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>L. parvus</i> Southern, 1909	+	+	+	+	—	+	—	—	ИУР ИУР
<i>L. profundicola</i> (Verrill, 1871)	+	+	—	+	+	+	+	+	

Таксон	Указаны в литературе*								Встречен автором
	Рг	В	О	И	У	Р	Г	Ч	
<i>L. udekemianus</i> Claparède, 1862	+	+	+	+	+	+	+	+	УРЧ
<i>Isochaetides michaelsoni</i> (Lastočka, 1936)	+	+	+	+	+	+	+	+	И РЧ
<i>I. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Psammoryctides albicola</i> (Michaelson, 1901)	+	+	+	+	+	+	+	+	Ч
<i>P. barbatus</i> (Grube, 1861)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>P. moravicus</i> (Hrabě, 1934)	+	+	+	+	+	+	+	+	РЧ
<i>Potamotheix bavaricus</i> (Oeschmann, 1913)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>P. bedoti</i> (Piguet, 1913)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИРЧ
<i>P. hammoniensis</i> (Michaelson, 1901)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>P. heuscheri</i> (Bretscher, 1900)	+	+	+	+	+	+	+	+	Р
<i>P. moldaviensis</i> (Vejdovský et Mrázek, 1903)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>P. vejdvovskyi</i> (Hrabě, 1941)	+	+	+	+	+	+	+	+	УРЧ
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (Southern, 1909)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
Подсем. Aulodrilinae									
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>A. plurisetia</i> (Piguet, 1906)	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>A. pigueti</i> Kowalewski, 1914	+	+	+	+	+	+	+	+	ИУРЧ
<i>? A. japonicus</i> Yamaguchi, 1953	+	+	+	+	+	+	+	+	Р
<i>Peipsidrilus pusillus</i> Timm, 1977	+	+	+	+	+	+	+	+	Р
Сем. Propappidae									
<i>Propappus volki</i> Michaelson, 1915	+	+	+	+	+	+	+	+	Ч
Сем. Enchytraeidae									
<i>Mesenchytraeus nodularis</i> Lastočka, 1928	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Henlea ventriculosa</i> (Udekem, 1854)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>H. stollia</i> Bretscher, 1900	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Fridericia callosa</i> (Eisen, 1878)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>F. leydigii</i> (Vejdovský, 1877)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>F. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Enchytraeus albidus</i> Henle, 1837	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>? E. buchholzi</i> Vejdovský, 1879	+	+	+	+	+	+	+	+	Ч
<i>E. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Marionina argentea</i> (Michaelson, 1889)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>M. lobata</i> (Bretscher, 1899)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>M. sphagnetorum</i> (Vejdovský, 1877)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>M. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Enchytraeidae</i> gen. sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	Р
Сем. Lumbriculidae									
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	Р
<i>L. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Lamprodrilus isoporus</i> Michaelson, 1901	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>? L. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>? Trichodrilus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparède, 1862	+	+	+	+	+	+	+	+	Р
<i>S. sp.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	

Таксон	Указаны в литературе*								Встречен автором
	Рг	В	О	И	У	Р	Г	Ч	
<i>Rhynchelmis tetratheca</i> Michaelsen, 1920	+	—	—	—	—	+	—	—	Р
<i>R. limosella</i> Hoffmeister, 1843	+	—	—	+	—	+	+	—	
<i>R. sp.</i>	+	—	—	—	—	+	—	—	
<i>Lumbriculidae</i> gen. sp.	+	—	—	—	—	+	—	—	
Сем. Branchiobdellidae									
<i>Branchiobdella pentodonta</i> Whitmann, 1882	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>B. sp.</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	
Сем. Criodrilidae									
? <i>Criodrilus lacuum</i> Hoffmeister, 1845	+	—	—	—	—	—	—	—	
Сем. Lumbricidae									
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	+	—	+	—	—	+	—	+	
<i>E. sp.</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	(+)	—	—	
<i>A. longa</i> (Ude, 1885)	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>A. rosea</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Allolobophora chlorotica</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	(+)	—	—	
<i>Dendrodrilus rubidus</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	(+)	—	—	
<i>Octolasion lacteum</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	+	—	—	
<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826)	+	—	—	—	—	—	—	—	
<i>L. rubellus</i> Hoffmeister, 1843	+	—	—	—	—	(+)	—	—	
<i>L. terrestris</i> Linnaeus, 1758	+	—	—	—	—	—	—	—	
? <i>Lumbricidae</i> gen. sp.	+	—	—	—	—	—	—	—	

Примечание.* В литературной сводке использованы также публикации автора. Рг – водные объекты региона, В – р. Волга, О – р. Ока, И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское водохранилища. В графе 1 подчеркнуты виды, впервые зарегистрированные автором в регионе; вопросительный знак рядом с таксоном указывает на его провизорное определение. В графах 2–9: – отсутствие вида; + наличие вида; (+) виды, найденные на побережье. В графе 10 подчеркнуты водохранилища, в которых вид впервые обнаружен автором.

Ниже приводятся сведения о состоянии изученности различных семейств олигохет в регионе и водохранилищах.

Семейство Aeolosomatidae Beddard, 1895

Группа архаичных водных малощетинковых червей из состава мейофауны. В водоемах региона известны девять видов из двух родов, из них семь видов отмечены в водохранилищах: в Ивановском – пять (Семерной, 1975), Рыбинском – два (Локшина, 1957; Малевич, Зевина, 1958), Учинском – два (Бентос Учинского водохранилища, 1980).

Большинство видов рода *Aeolosoma*, судя по их биотопической приуроченности в различных водных экосистемах региона, принадле-

жит к типичным лимнофилам. В водохранилищах они зарегистрированы преимущественно в прибрежных зарослях макрофитов, в мелководной открытой литорали и в обрастаниях на искусственных субстратах. Неидентифицированные виды рода отмечены также как часто встречающиеся в профундали (Гусаков, 2000).

В августе 1982 г. автором обнаружены единичные особи *A. niveum* в мейобентосе глубоководной зоны Рыбинского водохранилища (Волжский плес, левобережный склон русла Волги, глубина 11–12 м, серый ил).

Род *Rheomorpha* представлен специфически речным, поли-реофилом, псаммофилом *R. neiswestnovae*. Как многочисленный, вид указан в некоторых речных биоценозах Верхней Волги и р. Ока (Ласточкин, 1944). Зарегистрирован в Учинском водохранилище на песчаных пляжах, где встречался иногда в значительном количестве (Сахарова, 1963), а также среди зарослей макрофитов, в обрастаниях берегов и стенок водопроводного канала (Бентос Учинского водохранилища, 1980). В крупных водохранилищах исследуемого региона пока не обнаружен.

Семейство Potamodrilidae Bunke, 1967

Семейство включает один вид *Potamodrilus fluviatilis*, по анатомо-морфологической организации близкий к золосоматидам. Обитает в реках Европы, специфически речной поли-реофил, псаммофил. В регионе отмечен Д.А. Ласточкиным (1944, 1949) как многочисленный в микробентосе биоценозов плесов и перекатов Верхней Волги (до 200 тыс. экз./м²)¹ и р. Ока, а также в Ивановском водохранилище в первые годы существования водоема во фрагментах речных биоценозов Прорарпетум (до 1000 экз./м²).

Семейство Naididae Benham, 1890

Наидиды широко распространены в водоемах региона. По количеству видов лидируют среди других семейств. Встречаются в планктоне, бентосе, перифитоне.

По собственным и литературным сведениям в бассейне Верхней и Средней Волги присутствуют 47 видов наидид, в крупных водохранилищах Волги – 41 вид. В донных биоценозах четырех водохранилищ автором найдены 23 вида, из них впервые в Угличском – пять, Рыбинском – два, Чебоксарском – восемь видов. В сестоне Рыбинско-

го водохранилища зарегистрированы *Chaetogaster diaphanus* и впервые *Paranais friči* (материал собран И.А. Скальской (1986)).

Не отмечены в водохранилищах специфически речной, поли-реофил, псаммофил *Chaetogaster krasnopolskiae* и проблемные виды. К проблемным видам в регионе отнесены *Amphichaeta sannio*, морфологически близкий к *A. leydigi* и указанный в ряде публикаций как его синоним (Грандильевская-Дексбах и др., 1928; Ласточкин, 1935; Малевич, 1940), *Chaetogaster fluviatilis*, зарегистрированный Д.А. Ласточкиным (1936), как новый для науки, на каменистом грунте рек, и *Pristina menon*, к которому Бринкхерст и Джеμισен (Brinkhurst, Jamieson, 1971) провизорно отнесли два вида пристин, найденных А. Удальцовым (1907) в окрестностях оз. Глубокое. Как проблемные в настоящей работе рассматриваются также виды, указанные в литературе однажды без диагностического описания. К ним принадлежат обнаруженные в озерах: *V. sp.* («testacea») – в бассейне р. Ока (Жадин, 1940: стр. 623) и *Pristina breviseta* – в бассейне Рыбинского водохранилища (Скальская, 2002).

В Ивановском, Угличском, Рыбинском и Чебоксарском водохранилищах наидиды входят в число обитателей дна литорали и профундали. В составе мейобентоса по частоте встречаемости они представляют группу высококонстантных животных. В Рыбинском водохранилище по данным стационарных наблюдений на биотопе серых илов в бывшем русле Волги в Волжском плесе в вегетационный сезон 1982 г. и майской бентосной съемки 1985 г. частота встречаемости наидид в мейобентосе достигала соответственно 100 и 92%. В макрозообентосе наидиды спорадичны. Частота встречаемости группы в профундали Ивановского и Угличского водохранилищ в вегетационный сезон 1978 г. и 1979 г. составила соответственно 63 и 47%, в Чебоксарском водохранилище (в литорали и профундали) осенью 1991 г. – 40%.

По данным автора, полученным для Рыбинского водохранилища в вегетационные сезоны 1982 г. и 1985 г., в мейобентосе речных плесов (русла бывших рек) на илистых биотопах многочисленными среди наидид были виды рода *Vejdovskyella* (> 3 тыс. экз./м²), *Specaria josi-nae* (до 19 тыс. экз./м²), *Piguetiella blanci* (до 2 тыс. экз./м²) и *Amphichaeta leydigi* (> 2 тыс. экз./м²).

Семейство Tubificidae Vejdovský, 1884

Широко распространенная в водоемах региона группа малоце-

¹ Здесь и ниже приводятся максимальные значения численности особей в популяциях.

тинковых червей. По видовому богатству уступает наидидам, но лидирует по своей значимости в структурно-функциональной организации донных сообществ водных экосистем, доминируя по численности и биомассе. В регионе известен 31 вид тубифицид, из них лишь тепловодный *Branchiura sowerbyi* не отмечен в водохранилищах. Автором в исследованных водохранилищах зарегистрированы 25 видов, в том числе пять новых для региона, дополнены фаунистические списки тубифицид (табл. 1).

Лидирующую по обилию группу образуют различные по экологии виды, обитавшие в Волге и водоемах ее бассейна до зарегулирования стока, – фенотипически близкие *Tubifex newaensis* и *Isochaetides michaelsoni*, виды рода *Limnodrilus* (*L. hoffmeisteri* и *L. claparedae*), *Potamothrix moldaviensis*, а также *P. hammoniensis* совместно с *P. bedoti*, *Ilyodrilus templetoni* и *Tubifex tubifex*.

В изученных волжских водохранилищах обнаружены девять видов, пока не известных в других водных экосистемах региона. К ним принадлежат *Peipsidrilus pusillus*, *Potamothrix bedoti*, *P. bavaricus*, *P. heuscheri*, *P. vejnovskyi*, *Emboloccephalus velutinus*, *Bothrioneurum vejnovskyanum*, *Monopylephorus limosus*, *Aulodrilus japonicus*. В 1985 г. *Potamothrix bedoti* встречался повсеместно в Рыбинском водохранилище, достигая в руслах бывших рек значительной численности (> 11.8 тыс. экз./м²). Остальные виды отмечены в водохранилищах как относительно редкие и немногочисленные. Неизвестный по литературным данным в европейской части России *Monopylephorus limosus* обнаружен автором в Горьковском водохранилище (пробы бентоса собраны в первой половине 80-х годов 20-го столетия А.А. Кравченко на мелководье в районе Костромской ГРЭС). По устному сообщению сотрудника ИБВВ РАН В.И. Лазаревой *M. limosus* был зарегистрирован ею в мае 1980 г. на Северо-Западе России в сточных водах Кондопожского целлюлозно-бумажного комбината.

Семейство Propappidae Coates, 1986

В регионе известен один водный вид *Propappus volki*, таксономический близкий к энхитреидам. По экологическому типу *P. volki* характеризуется как специфически речной, поли-реофил, псаммофил. В р. Ока (Неизвестнова-Жакина, Ляхов, 1941) и в Верхней Волге до создания крупных водохранилищ (Ласточкин, 1944) он был многочисленным на реобиотопах в составе микробентоса (до 140–166.9 тыс. экз./м²). В Иваньковском водохранилище встречался в первые годы

его существования на участках переднего русла во фрагментах речных биоценозов *Propappetum* с максимальной численностью > 6 тыс. экз./м² (Ласточкин, 1949). Позднее обнаружен в мейобентосе водоема в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС (Семерной, 1975). Зарегистрирован на песчаных грунтах в верхней половине речной части Горьковского водохранилища (Мордухай-Болтовской, 1963), в литорали и профундали среднего участка Чебоксарского водохранилища (> 2.5 тыс. экз./м²) (Архипова, Баканов, 1998).

Семейство Enchytraeidae Vejnovský, 1879

Семейство объединяет водных, амфибионтных и наземных обитателей. Из-за сложности видовой диагностики группа слабо изучена. В регионе в бентосе, перифитоне и во влажной почве побережья водоемов отмечены 10 видов. Нередко в литературных источниках приводятся указания на присутствие в водоемах, в том числе в водохранилищах, червей, определенных лишь до рода или семейства.

В Шекснинском водохранилище известны как временные обитатели заливной суши *Fridericia callosa* и *Enchytraeus albidus* (Поддубная, 1966). В Чебоксарском водохранилище автором отмечен *Enchytraeus buchholzi* (Архипова, Баканов, 1998), видовой статус которого был установлен только по наружным признакам.

Семейство Lumbriculidae Vejnovský, 1884

Объединяет большую группу видов, обитающих преимущественно в Северном полушарии. В бассейне р. Волги характеризуется как слабо изученное и малочисленное по видовому составу. В исследуемом регионе зарегистрированы 5 видов люмбрикулид, в том числе в водохранилищах 4 вида. Встречаются, главным образом, в донных биоценозах водоемов от побережья, заросшего макрофитами, до глубоководной профундали. К числу редких в регионе принадлежат *Lamprodrilus isoporus* из оз. Неро (Поддубная, 1986) и *Rhynchelmis tetratheca* из Рыбинского водохранилища (Семерной, Митропольский, 1978).

Семейство Branchiobdellidae Grube, 1851

Группа олигохет, приспособившаяся к паразитическому или комменсальному образу жизни на речных раках и пресноводных беспозвоночных. В бассейне р. Волги практически не изучена. В регионе известен *Branchiobdella pentodonta*, найденный И.И. Малевичем (1956) в оз. Белое Московской обл. По одному виду бранхиобделлид (без указания их видовой принадлежности) зарегистрированы А.Г. Камен-

невым (1982, 1988) в реках Мокша и Сура. В водохранилищах региона виды семейства не обнаружены.

Семейство Criodrilidae Vejdovský, 1884

Группа филогенетически почвенных олигохет (Megadrili), обитающих в водоемах. В регионе по провизорному определению известен для Москвы-реки *Criodrilus lacuum* (Малевич, 1956). Теплолюбивый вид. Отмечен в фауне водных малощетинковых червей западных, юго-западных и южных регионов России и сопредельных стран (Малевич, 1956; Сокольская, 1956; Тимм, 1987; Фоменко, 1972).

Семейство Lumbricidae Claus, 1876

Лидирующая по числу видов и широко распространенная на территории России группа «дождевых червей» (Megadrili). Семейство объединяет представителей различных жизненных форм (Перель, 1979). В регионе в водоемах и на их побережье, вблизи болот и на затопленной суше обнаружены 11 видов. В фауне малощетинковых червей больших и малых водохранилищ указаны восемь видов, в том числе Рыбинского – шесть (Малевич, Зевина, 1958), Можайского – три (Учинское и Можайское водохранилища, 1963), Шекснинского (Череповецкого) – четыре (Поддубная, 1966).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Установлено, что фауну олигохет пяти крупных волжских водохранилищ за весь период их существования исследовали, главным образом, в макробентосе открытой литорали и в профундали, реже – в перифитоне на естественных и искусственных субстратах. Недостаточно, слабо или вообще не изучена группа в мейозообентосе, в зарослях прибрежья, на заболачиваемых участках мелководий и во влажных грунтах побережья водоемов.

Наибольшее число видов выявлено в Рыбинском водохранилище (78), наименьшее – в Угличском (23), что составляет соответственно 67 и 20% видового богатства олигохет в водных экосистемах региона. Второе – четвертое места занимают Ивановское (61 вид), Горьковское (52 вида) и Чебоксарское (34 вида) водохранилища. Аналогичное ранговое распределение рассматриваемых водоемов сохраняется по сходству их фауны с фауной малощетинковых червей водохранилищ и озер, и близко к таковому по фаунистическому сходству с реками региона (табл. 2).

Таблица 2

Степень сходства (С) фауны олигохет водных объектов региона

Экосистемы	О	И	У	Р	Г	Ч	Ре	Оз	Во	Рг
В	67	51	31	45	43	34	58	44	43	38
О		57	35	47	48	42	60	47	48	41
И			36	64	57	44	65	64	64	52
У				29	39	58	28	27	24	20
Р					57	41	64	70	82	67
Г						51	53	46	55	44
Ч							40	33	36	29

Примечание. Ре – реки, Оз – озера, Во – водохранилища, остальные обозначения см. в табл. 1.

Максимальное межвидовое сходство фауны малощетинковых червей установлено для Рыбинского и Ивановского водохранилищ (С = 64). Сходство фауны олигохет водохранилищ постепенно снижается по мере уменьшения их изученности. Исключение составляют Чебоксарское и Угличское водохранилища (С = 58), олигохетофауна которых представлена видами, идентифицированными преимущественно в макробентосе.

В водохранилищах, как и в целом в регионе, наиболее изучены и многочисленны по видовому составу наидиды (41 вид) и тубифициды (30 видов). Они лидируют по встречаемости (обитают почти повсеместно) и количественному развитию (тысячи – десятки тыс. экз./м²). В других семействах отмечены от 1 до 6 видов.

В водохранилищах обнаружены 50 из 55 видов, известных в фауне рек Ока и Волга до зарегулирования стока. В бентосе зарегистрированы 80 видов из восьми семейств. Помимо четырех видов люмбрицид, обитателей побережья (табл. 1), не отмечены в донных биоценозах фитофильные *Aeolosoma tenebrarum* и *Nais bretscheri*, комменсал брюхоногих моллюсков *Chaetogaster limnaei*, а также виды с недостаточно изученной экологией – *Homochaeta naidina*, *Paranais simplex*, *P. friči*.

ВЫВОДЫ

Фауна олигохет пяти крупных волжских водохранилищ характеризуется высоким видовым богатством (90 видов). Она включает 77% видового состава малощетинковых червей водных объектов Верхней и Средней Волги. Из восьми семейств группы по видовому разнообразию лидируют наидиды (41 вид) и тубифициды (30 видов).

Наибольшее число видов малощетинковых червей зарегистрировано в Рыбинском (78) и Ивановском (61) водохранилищах, где проводились специальные исследования группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н.Р. Морфология веерных щетинок тубифицид (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamotheix hammoniensis* // Зоол. журн. М., 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 178–187.
- Архипова Н.Р. К истории изучения олигохет волжских водохранилищ // Экология, биоразнообразие и систематика водных беспозвоночных. Часть I. Институт биологии внутренних вод РАН им. И.Д. Папанина. Борок, 1999. С. 38–64, библиограф. 125 назв. (Рукопись деп. в ВИНТИ 18. 01. 2000 г. № 72–В00 (сб.)).
- Архипова Н.Р., Баканов А.И. Олигохеты макробентоса Чебоксарского водохранилища // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 1998. № 3. С. 34–39.
- Баканов А.И. Таксономический состав и обилие бентоса Шекснинского водохранилища в конце XX века // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 2002. № 1. С. 66–75.
- Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 251 с.
- Грандильевская-Дексбах М.Л., Кордэ Н.В., Алексеев В.П., Ласточкин Д.А. Материалы по фауне Плещеева озера // Тр. Переславль-Залесск. истор.-худож. и краеведч. музея. Переславль-Залесский, 1928. Вып. 8. С. 20–78.
- Гусаков В.А. Новые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 2000. № 1. С. 83–91.
- Дексбах Н.К. Донное население озер Мещерской низменности Рязанской губернии. К вопросу об их типологии // Тр. Косинской биол. ст. МОИП. М.: Главнаука, 1928. Вып. 7–8. С. 87–135.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ. Проблема перестройки фауны рек СССР в связи с строительством гидротехнических сооружений // Тр. Зоол. инст. АН СССР. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1940. Т. V. Вып. 3–4. С. 519–922.
- Жадин В.И., Данильченко П.Г. Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища // Тр. Зоол. инст.-та АН СССР. М.–Л.: Наука, 1941. Т. VII. Вып. 1. С. 129–147.
- Каменев А.Г. Донная фауна реки Мокши. Саранск, 1982. 95 с.
- Каменев А.Г. Продуктивность макрозообентоса Сурского залива Чебоксарского водохранилища в первые годы существования // Формирование экосистем Чебоксарского водохранилища и его береговой зоны. Горький: Горьк. ун-т, 1988. С. 92–96. (Рукопись деп. в ВИНТИ 31.08.88 г. № 6788–В88).
- Кравченко А.А., Шахматова Р.А. Фауна олигохет и их распределение в Горьковском водохранилище // Наземные и водные экосистемы. Межвузовский сборник. Горький: Горьк. гос. ун-т, 1985. Вып. 8. С. 107–112.
- Ласточкин Д.А. Материалы по фауне Oligochaeta limicola России. 4. Oligochaeta limicola р. Оки // Раб. Окск. биол. ст. Муром, 1927. Т. 5. Вып. 1. С. 1–36.
- Ласточкин Д.А. Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины // Тр. Ивановск. с.-х. инст.-та. Иваново, 1935. Вып. 1. С. 85–95.
- Ласточкин Д.А. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи // Тр. Ивановск. с.-х. инст.-та. Иваново: Гос. изд-во Ивановской области, 1936. Вып. 2. С. 167–190.
- Ласточкин Д.А. Кормовые ресурсы Верхней Волги // Изв. АН СССР, сер. биол. М.:

- Изд. АН СССР, 1944. № 2. С. 102–120.
- Ласточкин Д.А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ // Тр. ВГБО. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1949. Т. 1. С. 57–72.
- Локишина И.Е. К познанию малощетинковых червей Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина. М., 1957. Т. 65. С. 179–189.
- Луфферов В.П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов Волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.–Л.: Наука, 1966. С. 16–20.
- Малевич И.И. Материалы по фауне Oligochaeta рек СССР // Бюлл. МОИП, отд. Биологии. М.: Изд. Моск. гос. ун-та, 1940. Т. XLIX. Вып. 3–4. С. 181–185.
- Малевич И.И. Малощетинковые черви (Oligochaeta) Московской области // Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В.П. Потемкина. М., 1956. Т. 61. Вып. 4–5. С. 403–439.
- Малевич И.И., Зевина Г.Б. Материалы по фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции "Борок" АН СССР. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 399–406.
- Митропольский В.И., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Макробентос // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 158–170.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Инст. Биол. Водохр. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1961. Вып. 4(7). С. 49–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1960–1962 гг. // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1963. С. 60–77.
- Назарова Л.Б., Семенов В.Ф., Сабиров Р.М., Ефимов И.Ю. Состояние бентосных сообществ и оценка качества воды Чебоксарского водохранилища // Водные ресурсы. М.: Наука, 2004. Т. 31. № 3. С. 347–353.
- Неизвестнова-Жакина Е.С., Ляхов С.М. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов // Тр. Зоол. инст. АН СССР. М.–Л.: Наука, 1941. Т. VII. Вып. 1. С. 193–287.
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 годах // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 1998. № 2. С. 52–61.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 2002. № 3. С. 55–64.
- Поддубная Т.Л. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.–Л.: Наука, 1966. С. 21–33.
- Поддубная Т.Л. Фауна дна и зарослей оз. Неро // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 137–153.
- Сахарова М.И. Микробентос песчаных пляжей Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища (гидробиологические и ихтиологические исследования). М.: Изд. МГУ, 1963. С. 39–70.
- Семерной В.П. О составе фауны олигохет (Oligochaeta) в Ивановском водохрани-

- лище // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1975. № 27. С. 21–24.
- Семерной В.П., Митропольский В.И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 74–103.
- Скальская И.А. Развитие наидид (Naididae, Oligochaeta) в зооценозах обрастаний Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1978. № 40. С. 27–31.
- Скальская И.А. Зооперифитон и сиртон Шекснинского и восточной части Главного плесов Рыбинского водохранилища // Фауна и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1986. С. 20–29. (Рукопись деп. в ВИНТИ 14. 01. 86. № 306–В 86).
- Скальская И.А. Трансформация структуры зооперифитона Горьковского водохранилища при многолетнем воздействии подогретых вод Костромской ГРЭС // Инст. биол. внутр. вод АН СССР – Борок, 1989. 34 с. Библиогр. 18 назв. – рус. (Рукопись деп. в ВИНТИ 28. 12. 89. № 7745–В 89).
- Скальская И.А. Зооперифитон и уровни загрязнения водоемов Верхней Волги // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 1998. № 3. С. 40–51.
- Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 2002. 255 с.
- Сокольская Н.Л. Материалы по фауне водных малощетинковых червей Припятского полесья // Тр. Комплексной экспедиции по изучению водоемов полесья. Минск: Изд. Белорусского гос. ун-та, 1956. С. 189–199.
- Тимм Т. Малошетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: Изд-во "Валгус", 1987. 299 с.
- Тимм Т.Э., Попченко В.И. Малошетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Мурманской области // Гидробиологические исследования. Тарту, 1978. Т. 7. С. 71–132.
- Тимм Т.Э., Финогонова Н.П. Список водных олигохет СССР // Водные малощетинковые черви. Материалы шестого Всесоюзного симпозиума. Рига, 1987. С. 3–11.
- Удальцов А. К фауне Naididae Глубокого озера и его окрестностей // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. М., 1907. Т. II. С. 144–146.
- Учинское и Можайское водохранилища. М.: Изд. МГУ, 1963. С. 419–423.
- Фоменко Н.В. Об экологических группах олигохет (Oligochaeta) р. Днепра // Водные малощетинковые черви: Тр. ВГБО. М.: Наука, 1972. Т. XVII. С. 94–106.
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1962. 411 с.
- Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса на участках верхнего и нижнего бьефов Рыбинского гидроузла // Биол. внутр. вод. М.: Наука, 2002. № 3. С. 44–54.
- Brinkhurst R.O., Jamieson B.G. Aquatic Oligochaeta of the World // With contributions by D.G. Cook, D.V. Anderson, J. Van Der Land. Edinburg: Oliver and Boyd, 1971. 860 p.
- Sperber C. A guide for the determination of European Naididae // Zool. Bidrag. fran. Uppsala, 1950. Bd 29. P. 46–79.

УДК 574.587(285.2):592

МЕЙОБЕНТОС ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2005 г. В.А.Гусаков

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
gva@ibiw.yaroslavl.ru

В работе обобщаются все известные на текущий момент материалы по таксономическому составу и количественному развитию мейобентоса Горьковского водохранилища. Приводятся данные собственных наблюдений в речной части водоема, заливах-охладителях Костромской ГРЭС, Костромском разливе. Обсуждаются причины, обуславливающие особенности распределения показателей сообщества на различных участках акватории.

ВВЕДЕНИЕ

В течение долгого периода при изучении пресных водоемов мейобентосу не уделялось должного внимания, и только во второй половине прошлого столетия в этом вопросе наметился определенный прогресс. Одним из первых на необходимость анализа в составе бентоса внутренних водоемов не только макробеспозвоночных, но и более мелких животных, обратил внимание Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Именно в его работах и работах, выполненных под его руководством, наряду с другими пионерными исследованиями в этом направлении, впервые в отечественной литературе стали появляться сведения о донной мейофауне озер и водохранилищ (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961; Мордухай-Болтовской и др., 1958; Цеев, 1958; Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959; Гурвич, 1961, 1965 и др.). Эти материалы, безусловно, послужили стимулом для дальнейшего изучения мейобентоса и позволили к концу века получить результаты, однозначно указывающие на высокую роль данного сообщества в пресноводных экосистемах (Бентос..., 1980; Гурвич, 1989; Курашов, 1994; Скворцов, 1998 и др.). В большинстве водоемов, тем не менее, донная мейофауна остается пока слабоизученной. Не являются исключением и водохранилища Волжского каскада. Достаточно отметить, что до недавнего времени в основных сборниках, обобщающих многолетние наблюдения на этой крупнейшей реке Европы, сведения о мейобентосе не приводились совсем или носили самый общий характер (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга..., 1978; Ивановское водохранилище..., 1978; Современная экологическая ситуация..., 2000 и др.).

На Верхней Волге на текущий момент наиболее подробно изу-

чен мейобентос Рыбинского водохранилища (Баканов, 1982; Гагарин, 1986; Гусаков, 2000 и др.). Есть данные по Шекснинскому и Ивановскому водохранилищам (Чиркова, Величко, 1974; Величко, 1975; Гагарин, Величко, 1982 и др.). Первые отрывочные сведения о донной мейофауне Горьковского водохранилища относятся к 1956–1958 гг. (Мордухай-Болтовской, 1961), после чего сообщество не изучалось здесь вплоть до 1990-х годов, когда были проведены специальные исследования на отдельных участках водоема. Некоторые предварительные результаты этих наблюдений уже публиковались (Экологические проблемы..., 2001; Гусаков, 2005). Настоящая работа является обобщением всех известных нам литературных и последних (полученных после полной обработки материалов сбора 1990-х годов) данных, о таксономическом составе и количественном развитии мейобентоса рассматриваемого водохранилища.

РАЙОНЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Горьковское водохранилище заполнено в 1955–1957 гг. Площадь его зеркала при НПУ составляет 1591 км², объем – 8.7 км³, средняя глубина – 5.5 м, средний коэффициент водообмена – 6.1. Водоем принадлежит к долинному типу. Его акватория подразделяется на два участка (плеса) – озеровидный и речной. К водохранилищу относится также Костромской разлив – обособленный мелководный плес на месте затопленной поймы р. Костромы с притоками, соединенный с речным участком. Более подробное описание морфометрических, гидрологических, гидрохимических и эксплуатационных характеристик Горьковского водохранилища, а также общей экологической обстановки в пределах его акватории имеется в ряде источников (Волга..., 1978; Современная экологическая ситуация..., 2000; Экологические проблемы..., 2001).

Исследования мейобентоса в водохранилище проводили на речном участке, в водоемах-охладителях Костромской ГРЭС (в районе г. Волгореченска) и в Костромском разливе.

На речном участке работы выполняли в мае, июле 1992 г. и сентябре–октябре 1995 г. на десяти (1–10), шести (1, 3, 4, 6, 8, 10) и одиннадцати (1–11) полуразрезах соответственно (см. схему на рис. 2), на каждом из которых, по возможности, отбирали две станции – в прибрежной и глубоководной (прирусловые склоны) зонах. В последней в ряде случаев пробы собрать не удалось из-за специфического состава

грунта (обилие гальки и раковин отмершей дрейссены) и сильного течения, характерного для данной части водохранилища, во многом сохранившей в себе черты бывшего русла р. Волги и находящейся под сильным влиянием работы Рыбинского гидроузла. Всего за три сезона на участке собрано 49 проб. Прибрежные станции располагались на глубине 1.9–2.5 м, русловые – 4.0–12.0 м. В связи с высокой проточностью на многих станциях (особенно глубоководных) от сезона к сезону наблюдалась смена типа донных осадков, что характерно для речных систем (Неизвестнова-Жакина, 1937). Так, если весной 1992 г. чистый и слабо заиленный песок в русловой зоне отмечался на 1–3, 7 и 9 полуразрезах (на остальных – песчанистый и серый ил, ил с ракушечником), то осенью 1995 г. – на 3, 5 и 7 (на остальных – сильно заиленный песок и песчанистый ил). В прибрежье грунт был представлен преимущественно заиленным песком и песчанистым илом, что служит показателем происходящего здесь процесса седиментации взвесей. Придонная температура в обеих зонах участка колебалась весной от 7.5 до 9.8°C, летом – от 15.2 до 19.0°C, осенью – от 10.2 до 12.2°C. Условия для дыхания гидробионтов на всех станциях были благоприятными все сезоны. Концентрация O₂ у дна изменялась в пределах 8.6–11.0 мг/л, а его насыщение было не ниже 84%.

В районе Костромской ГРЭС и в Костромском разливе мейобентос изучали в мае и июле 1992 г. на 8 и 4 станциях соответственно.

В районе ГРЭС семь станций (I–VII) располагались в заливах рек Шачи и Кешки, служащих водоемами-охладителями, восьмая – в речном плесе у водозаборного канала (см. схему на рис. 3). Самыми глубоководными были станции III и VIII (6.8 и 9.5 м соответственно). На остальных этот параметр варьировал от 1.7–2.2 м (станции IV–VI) до 3.8–4.8 м (станции I, II и VII). Донные осадки на станциях VII и VIII представляли собой серый ил, на III – песчанистый ил, на остальных – песок и почву разной степени заиления. Температура воды в устье р. Шачи весной заметно снижалась по мере удаления от сбросного канала – с 16.5°C на станции III до 13.2°C на станции I. В заливе р. Кешки градиент температуры между станциями не превышал градуса (14.6–15.5°C). В целом, по сравнению со станцией VIII (водозабор), где этот показатель равнялся 8.6°C, и со станциями речного участка температура воды в водоемах-охладителях весной была выше на 3.0–8.0°C. Летом эта разница составляла 3.0–6.0°C. В заливе р. Шачи

летние значения температуры равнялись 20.5–22.0°C, в заливе р. Кешки – 18.8–23.2°C (уменьшались от ст. IV к ст. VII), на ст. VIII – 16.1°C.

Концентрация кислорода в заливах-охладителях в весенний период была не ниже 9.0 мг/л, летом – 8.0 мг/л, а минимальный процент его насыщения за весь период наблюдений равнялся 91.

В Костромском разливе станции располагались вне прибрежной зоны на глубине 2.7–5.5 м (рис. 1). Тип донных осадков везде был одинаковым – серый ил. Весной температура и содержание кислорода на станциях существенно не различались (11.6–12.8°C и 8.0–8.7 мг/л), в том числе и по вертикали водной толщи. Летом у дна эти параметры равнялись 17.2–18.8°C и 5.6–10.5 мг/л, а у поверхности достигали 24.2°C и 11.4 мг/л. Максимальный вертикальный градиент по температуре отмечен на ст. В (7.0°C), по кислороду – на ст. Г (6.0 мг/л). На последней станции в придонном слое воды также зарегистрировано наименьшее насыщение воды кислородом – 59%.

Материал собрали микробентометром «С-1» с площадью сечения

трубки ~9 см² и обрабатывали по стандартной методике (Методика..., 1975). На каждой станции осуществляли по 3 подъема грунта, которые объединяли в одну интегральную пробу и фиксировали 4% раствором формалина. Для исследования брали верхние 5 см донных осадков и такой же слой придонной воды. Для промывания проб использовали газ с ячейей 125 мкм.

В составе сообщества изучали следующие группы гидробионтов: Nematoda, Polychaeta, Oligochaeta, Hirudinea, Tardigrada, Hydrachnellae, Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Gammaridae, Mollusca, Chironomidae и мел-



Рис. 1. Схема расположения станций в Костромском разливе. А-Г – станции.

ких личинок ряда других насекомых. Определение всех организмов, по возможности, осуществляли до видового уровня. В работе принято предложенное Л.Л. Численко (1961) деление мейобентоса на две подгруппы: эумейобентос – совокупность животных, в течение всей жизни не переходящих через размерную границу мейофауны; псевдомейобентос – совокупность молодых особей животных, во взрослом состоянии относящихся к макробентосу. Для разделения фаун мейо- и макробентоса условно принимали границу 3 мм, что соответствует нижнему пределу размера донных животных, до которого они надежно поддаются выборке из проб без применения оптики (Чиркова, Мордухай-Болтовской, 1971). Биомассу организмов определяли по формулам зависимости массы тела от длины (Thorkil, Gregor, 1972; Ankar, Elmgren, 1976; Балушкина, Винберг, 1979; Набережный, Ирмашева, 1980; Панкратова, Балушкина, 1981; Архипова, 1988; Цалолыхин, 1981; Методические рекомендации..., 1984), таблицам средних весов (Мордухай-Болтовской, 1954; Луферова, 1970), номограммам Л.Л. Численко (1968), некоторых крупных представителей водяных клещей и псевдомейобентоса – прямым взвешиванием (с предварительным просушиванием на фильтровальной бумаге) на торсионных весах с ценой деления 0.05 мг. Степень сходства таксономического состава рассчитывали по индексу Чекановского-Серенсена (I_{cs}) (Песенко, 1982). Приводимую в тексте и таблицах ошибку средних значений вычисляли через нормированное стандартное отклонение (σ_{n-1}).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав сообщества в водохранилище. Изучение видового состава является важным и необходимым этапом в познании структуры и функционирования мейобентических сообществ различных водоемов (Скворцов, 1998). Первые сведения об обитании ряда организмов донной мейофауны в пределах рассматриваемого участка Волги были получены еще до заполнения Горьковского водохранилища (Бенинг, 1924; Боруцкий, 1926; Ласточкин, 1935, 1936, 1944; Гунько, 1961 и др.). В дальнейшем они пополнялись за счет работ по макрозообентосу, зоопланктону, перифитону и специальных фаунистических исследований (Мордухай-Болтовской, 1961; Смирнов, 1965; Стругач, 1965; Елагина, 1975; Скальская, 1975, 1978; Митропольский, 1978; Чиркова, 1984; Семенова, 1985; Перова, 1992; Тузовский, 1996; Гагарин, 2000; Ривьер, 2000; Перова, Щербина,

2002 и др.). Несмотря на это, состав большинства групп мейобентоса в водохранилище остается слабоизученным. Сводные фаунистические списки имеются только для нематод (Гагарин, 1978), кладоцер (Смирнов, 1963), остракод (Семенова, 1993, 2000) и хирономид (Шилова, 2000). Данные по другим организмам – немногочисленны и разрозненны. Невозможно сделать однозначных выводов об обитании в Горьковском водохранилище того или иного вида и из крупнейших фаунистических сводок (Волга..., 1978; Limnofauna..., 1978; Экологические проблемы..., 2001), так как места находок животных здесь не конкретизируются, а указываются для региона в целом.

В процессе наших исследований в составе мейобентоса изученных участков водохранилища найдены представители 14 таксономических групп (табл. 1).

Таблица 1

Встречаемость групп мейобентоса (числитель, %) и количество обнаруженных в их составе видов и форм (знаменатель) на исследованных участках водохранилища

Группа	Речной участок		Район Костромской ГРЭС	Костромской разлив	Весь материал
	Прибрежье	Русло			
Nematoda	100 / 62	100 / 47	100 / 32	100 / 22	100 / 73
Polychaeta	11 / 1	5 / 1	–	–	6 / 1
Oligochaeta	100 / 22	100 / 18	100 / 17	100 / 5	100 / 27
Hirudinea	7 / 1	–	–	13 / 1	4 / 2
Tardigrada	93 / 4	41 / 2	69 / 2	13 / 1	63 / 4
Hydrachnellae	74 / 11	55 / 7	63 / 8	25 / 1	61 / 15
Cladocera	100 / 16	73 / 12	100 / 16	100 / 11	92 / 20
Cyclopoida	100 / 14	86 / 13	100 / 15	100 / 14	96 / 19
Harpacticoida	100 / 4	82 / 3	100 / 3	63 / 2	91 / 4
Ostracoda	33 / 5	5 / 1	75 / 11	100 / 10	41 / 16
Gammaridae	7 / 1	14 / 1	–	–	7 / 1
Ceratopogonidae	–	–	13 / 1	13 / 1	4 / 1
Chironomidae	85 / 26	86 / 13	81 / 15	100 / 14	86 / 36
Mollusca	89 / 3	86 / 4	63 / 3	13 / 1	74 / 4
Весь мейобентос	100 / 170	100 / 122	100 / 123	100 / 83	100 / 223

Примечание. Прочерк – представители не обнаружены.

Круглые и малощетинковые черви были обнаружены во всех пробах. Высокую встречаемость ($P = 63$ –100%) в каждом из районов имели также кладоцеры, циклопы, гарпактициды и личинки хирономид, в то время как тихоходки и клещи заметно реже попадались в Костромском разливе и в русловой зоне речного участка, моллюски – в Костромском разливе, а остракоды – в обеих зонах речного участка.

Находки остальных организмов (все они относятся к псевдомейобентосу) в мейофауне были единичны. Около трети всех выявленных видов и форм составляли круглые черви. Преобладание группы по числу представителей было выражено и в каждом из исследованных районов (26–39% от общих списков организмов). Наиболее разнообразно нематофауна была представлена в прибрежье речного участка, наиболее бедно – в Костромском разливе. Заметный вклад в общее богатство сообщества везде вносили также хирономиды (11–17% от всех обнаруженных видов и форм), кладоцеры (9–13%) и циклопы (8–17%), в обеих зонах речного участка и в районе Костромской ГРЭС – олигохеты и клещи (13–15% и 6–7% соответственно). Фауна остракод была относительно богата только в районе ГРЭС и в разливе (9–12%). Число видов и форм у остальных групп было невелико. В целом, максимальное количество представителей мейобентоса было зарегистрировано в прибрежье речного участка. Наиболее бедной мейофауна оказалась в Костромском разливе, что, по-видимому, связано с небольшим количеством исследованного материала и однообразием изученных биотопов.

Всего идентифицировано 223 вида и формы мейобентоса (табл. 2), обитание в Горьковском водохранилище 43 из которых в ранее опубликованных источниках не отмечалось.

Таблица 2

Состав мейобентоса исследованных участков Горьковского водохранилища

Виды и формы ¹	Речной участок		Район Костромской ГРЭС	Костромской разлив
	Прибрежье	Русло		
1	2	3	4	5
Nematoda				
<i>Monhystera stagnalis</i> Bastian	+	+	+	–
<i>M. gr. uncispiculatum</i> Gagarin ²	+++	+++	+++	+++
<i>M. lemani</i> Juget	+	+	–	–
<i>Eumonhystera filiformis</i> (Bastian)	+	+	+	–

¹ Таксоны рангом от подсемейства и выше включены в таблицу только для организмов, которые играют в мейофауне значительную роль и не могут быть определены до рода и вида. В первую очередь это касается представителей псевдомейобентоса (олигохет, личинок насекомых, моллюсков), а также молоди некоторых круглых червей и рачков.

² В данную группу сведены *M. paludicola* de Man и *M. uncispiculatum* Gagarin. Виды надежно различимы только по самцам. В исследованном водоеме (как по встречаемости, так и по обилию) значительно преобладает, по-видимому, второй вид, на что указывают сравнительно частые находки его самцов в пробах на фоне единично встреченных самцов *M. paludicola*.

1	2	3	4	5
<i>E. vulgaris</i> (de Man)	+	–	–	–
<i>E. dispar</i> (Bastian)	+	–	–	–
<i>E. similis</i> (Bütschli)	+	–	–	–
<i>E. tuporis</i> Gagarin	+	+	–	–
<i>Daptonema dubium</i> (Bütschli)	+++	+++	++	+++
<i>Paraplectonema pedunculatum</i> (Hofmänner)	++	++	+	+
<i>Aphanolaimus</i> spp. ¹	+	+	–	–
<i>Paraphanolaimus behningi</i> Micoletzky	+	+	+	++
<i>P. anisitsi</i> (Daday)	+	+	+	+
<i>Chronogaster</i> spp.	–	–	+	–
<i>Plectus</i> spp.	–	+	–	–
<i>P. parietinus</i> Bastian	+	–	+	–
<i>P. cirratus</i> Bastian	+	+	+	–
<i>P. palustris</i> de Man	+	+	–	–
<i>P. parvus</i> Bastian	–	+	–	–
<i>Ceratoplectus assimilis</i> (Bütschli)	+	–	–	+
<i>Prodesmodora circulata</i> (Micoletzky)	+	+	–	–
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man	+++	++	++	+++
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	+	+	–	–
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig)	+	–	+	–
<i>Filenchus</i> spp.	+	–	–	–
<i>F. thornei</i> (Andrassy)	+	–	–	–
<i>Tylenchus davainei</i> Bastian	+	–	–	–
<i>Rotylenchus</i> spp.	+	+	–	–
<i>Hirschmanniella gracilis</i> (de Man)	+	–	–	–
<i>Hemicycliophora</i> spp.	+	–	–	–
<i>Alaimus primitivus</i> de Man	–	+	–	+
<i>Ironus tenuicaudatus</i> de Man	++	+	++	+++
<i>I. ignavus</i> Bastian	+	+	–	–
<i>Tobrilidae</i> gen. spp.	+++	++	++	++
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	+++	+++	+++	+++
<i>T. helveticus</i> (Hofmänner)	+	+	–	–
<i>T. brevisetosus</i> (Schneider)	+++	++	++	–
<i>T. minor</i> Gagarin et Gusakov	–	+	–	–
<i>T. tenuicaudatus</i> Gagarin	++	+	+++	+++
<i>Eutobrilus steineri</i> (Micoletzky)	+	+	–	–
<i>Peritobrilus nothus</i> (Gagarin)	+	+	–	–
<i>P. tumidus</i> Gagarin et Gusakov ¹	++	++	–	–

¹ В водохранилище из представителей рода встречаются преимущественно *A. aquaticus* Daday и *A. viviparus* Plotnikoff, которые надежно различаются только по самцам. Самцы присутствуют в пробах чрезвычайно редко, в связи с чем оба вида сведены в таблице под родовым названием.

1	2	3	4	5
<i>Semitobrilus gagarini</i> (Ebsary)	+	+	+	+
<i>S. longicaudatus</i> (Hofmänner)	–	–	–	+
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micoletzky)	+	+	+	+
<i>Neotobrilus longus</i> (Leydi)	+	+	+	–
<i>Epitobrilus medius</i> (Schneider)	++	++	+	–
<i>E. allophysis</i> (Steiner)	+	+	+	+
<i>Tripyla glomerans</i> Bastian	+	+	+	–
<i>Trischistoma monohystera</i> (de Man)	–	–	+	–
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian	+	+	+	+
<i>M. aquaticus</i> Coetzee	+	–	–	–
<i>M. niddensis</i> Skwarra	+	+	+	–
<i>Mylonchulus brachyurus</i> (Bütschli)	+	–	–	–
<i>Dorylaimidae</i> gen. spp.	+	+	+	+
<i>Prodorylaimus longicaudatoides</i> Altherr	+	–	–	–
<i>P. filiarum</i> Andrassy	–	–	–	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	+++	++	+++	+++
<i>Idiodorylaimus robustus</i> Gagarin	++	+	++	++
<i>Laimydorus pseudostagnalis</i> (Micoletzky)	+	–	–	+
<i>Labronema</i> sp.	+	–	–	–
<i>L. andrassyi</i> Gagarin	–	+	–	–
<i>Eudorylaimus carteri</i> (Bastian)	+	+	–	–
<i>E. centrocerus</i> (de Man)	–	+	–	–
<i>Epidorylaimus</i> sp.	–	+	–	–
<i>E. consobrinus</i> (de Man)	+	–	+	–
<i>Aporcelaimellus obscurus</i> (Thorne et Swanger)	+	–	–	–
<i>A. obtusicaudatus</i> (Bastian)	+	–	–	–
<i>Thornia steatopyga</i> (Thorne et Swanger)	+	–	–	–
<i>Chrysonemoides holsaticus</i> (Schneider)	+	–	–	–
<i>Aquatides aquaticus</i> (Thorne)	+	+	+	–
<i>Longidorus</i> sp.	+	–	–	–
<i>Mermithidae</i> gen. spp.	+	+	+	–
Polychaeta				
<i>Hypania invalida</i> (Grube)	+	+	–	–
Oligochaeta				
<i>Aeolosoma</i> spp. ²	+	+	+	–
<i>A. tenebrarum</i> Vejdosky	+	–	–	–
<i>A. travancorense</i> Aiyer	–	–	+	–

¹ К данному виду, по-видимому, относятся и неполовозрелые черви, идентифицированные ранее как *Tobrilus wesenbergi* Micoletzky (Гагарин, Гусаков, 1994).

² Под родовым названием объединены трудно различимые в фиксированном состоянии виды (имеющие только волосные щетинки). В изученном материале среди них, вероятнее всего, преобладает *A. hemprichi* Ehrenberg.

1	2	3	4	5
<i>Potamodrilus stephensoni</i> (Lastočkin)	–	+	–	–
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)	+	+	+	–
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin)	–	–	+	–
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovsky)	+	+	++	–
<i>V. intermedia</i> (Bretscher)	+++	+++	+++	++
<i>V. macrochaeta</i> (Lastočkin)	+	+	+	–
<i>Slavina appendiculata</i> (d'Udekem)	+	–	–	–
<i>Nais pseudobtusa</i> Piguet	+	–	–	–
<i>N. communis</i> Piguet	+	+	–	–
<i>N. elinguis</i> Müller	+	+	+	–
<i>N. variabilis</i> Piguet	+	+	+	–
<i>N. pardalis</i> Piguet	–	+	–	–
<i>Piguetiella blanci</i> Piguet	+	–	–	–
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müller)	+	–	–	–
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted)	+	–	+	–
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber	+++	+	+	+
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen)	+	+	+	+
<i>Ch. langi</i> Bretscher	+	+	+	+
<i>Ch. setosus</i> Svetlov	+	+	+	–
<i>P. bilobata</i> (Bretscher)	+	+	+	–
<i>P. rosea</i> (Piguet)	+	–	–	–
Tubificidae gen. spp.	+++	+++	+++	+++
Enchytraeidae gen. spp.	+	+	+	–
<i>Propappus volki</i> Michaelsen	–	+	–	–
Hirudinea				
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linné)	–	–	–	+
<i>Glossiphonia heteroclita</i> (Linné)	+	–	–	–
Tardigrada				
<i>Dactylobiotus</i> sp.	+	–	–	–
<i>D. selenicus</i> Bertolani	+	–	+	+
<i>Pseudobiotus megalonyx</i> (Thulin)	+++	+	++	–
<i>Isohypsibius granulifer</i> Thulin	+	+	–	–
Hydrachnellae				
<i>Lebertia</i> spp.	+	+	–	–
<i>L. insignis</i> Neuman	+	–	–	–
<i>Limnesia maculata</i> (Müller)	+	+	+	–
<i>Hygrobatas nigromaculatus</i> (Lebert)	+	+	+	–
<i>Unionicola aculeata</i> (Koenike)	–	–	+	–
<i>U. intermedia</i> (Koenike)	–	–	+	–
<i>Forelia variegator</i> (Koch)	+	+	+	–
<i>F. liliacea</i> (Müller)	+	–	–	–
<i>Piona</i> spp.	–	–	+	–

1	2	3	4	5
<i>P. aplicola</i> (Neuman)	+	–	–	–
<i>P. coccinea</i> (Koch)	–	+	+	–
<i>P. pusilla</i> (Neuman)	+	+	–	–
<i>P. variabilis</i> (Koch)	+	–	–	–
<i>P. rotundoides</i> (Thor)	+	–	–	–
<i>Mideopsis orbicularis</i> (Müller)	+	+	+	+
Cladocera				
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars	+++	++	+++	+
<i>I. sordidus</i> (Liévin)	+++	+	+++	++
<i>I. agilis</i> Kurz	+	+	+	+
<i>I. cornutus</i> Mordukhai-Boltovskoi et Chirkova	–	–	+	–
<i>Macrothrix laticornis</i> (Fischer)	++	+	+++	++
<i>M. spinosa</i> King	–	–	–	+
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (Müller)	+	–	+	–
<i>P. uncinatus</i> Baird	+	+	++	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	–	–	+	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	++	++	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)	+	+	+	+
<i>Ch. gibbus</i> Sars	+	–	–	–
<i>Alona quadrangularis</i> (Müller)	+++	+	+++	++
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+	+	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+	–	–	–
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler	–	–	+	–
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler)	++	+	+++	+++
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	++	+	+	+
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)	+	–	–	–
<i>Monospilus dispar</i> Sars	+	+	+	–
Cyclopoida				
Cyclopoidae gen. spp.	+	+	++	+++
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	+	–	–	–
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	++	+	+++	++
<i>E. speratus</i> (Lilljeborg)	–	–	–	+
<i>E. macrurus</i> (Sars)	–	–	+	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+++	+++	+++	+++
<i>Cyclops</i> spp.	–	+	+	–
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	++	++	+	++
<i>C. vicinus</i> Uljanin	+	++	+	++
<i>C. insignis</i> Claus	+	+	+	–
<i>Acanthocyclops</i> spp.	+	+	–	+
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	–	–	+	–
<i>A. americanus</i> (Marsh)	+	–	+	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	+	+	+

1	2	3	4	5
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	++	++	++	++
<i>Microcyclops varicans</i> (Sars)	–	–	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	++	++	+	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	+	+	–	++
<i>Th. crassus</i> (Fischer)	+	+	+	+
Harpacticoida				
<i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine)	+++	+	+++	–
<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrazek)	+	–	–	–
<i>Attheyella crassa</i> (Sars)	+++	+++	+++	++
<i>Elaphoidella bidens</i> (Schmeil)	+	+	+	+
Ostracoda				
<i>Ilyocypris gibba</i> (Ramdohr)	–	–	+	–
<i>I. decipiens</i> Masi	–	–	–	+
<i>I. bradyi</i> Sars	–	–	–	+
<i>Isocypris priomena</i> Müller	+	–	+	+
<i>Cypridopsis vidua</i> (Müller)	+	+	+	–
<i>Cypria ophthalmica</i> (Jurine)	+	–	+	+++
<i>C. curvifurcata</i> Klie	–	–	–	+
<i>Physocypria fadeevi</i> Dubowsky	–	–	+	–
<i>Candona</i> spp.	+	–	++	+++
<i>C. protzi</i> Hartwig	–	–	–	+
<i>C. fabaeformis</i> (Fischer)	–	–	+	–
<i>C. caudata</i> Kaufmann	–	–	+	–
<i>Darwinula stevensoni</i> (Brady et Robertson)	–	–	+	++
<i>Cytherissa lacustris</i> Sars	–	–	–	++
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird)	+	–	+	+
<i>L. sancti-patricii</i> Brady et Robertson	–	–	+	–
Gammaridae				
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing)	+	+	–	–
Ceratopogonidae				
<i>Ceratopogonidae</i> gen. spp.	–	–	+	+
Chironomidae				
<i>Tanypodinae</i> gen. spp.	–	–	+	–
<i>Procladius</i> spp.	++	+	++	+++
<i>Tanytus punctipennis</i> Meigen	–	–	–	+
<i>Guttipelopodia guttipennis</i> (Van der Wulp)	+	–	–	–
<i>Chironominae</i> gen. spp.	+	+	+	–
<i>Stempellinella minor</i> (Edwards)	–	–	–	++
<i>Stempellina bausei</i> (Kieffer)	–	–	–	+
<i>S. almi</i> Brundin	–	–	–	++
<i>S. subglabripennis</i> (Brundin)	–	–	–	+
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>gregarius</i> Kieffer	+	+	–	+++

1	2	3	4	5
<i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> (Walker)	+	+	+	+++
<i>Chironomus</i> spp.	–	+	+	–
<i>Einfeldia</i> (<i>Fleuria</i> ?) spp.	+	–	+	+
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i> Kieffer	+	–	–	–
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (Fabricius)	+	–	+	+
<i>Cryptotendipes</i> ex. gr. <i>nigronitens</i> (Edwards)	+	–	–	–
<i>Harnischia curtilamellata</i> Kieffer	++	++	+	+
<i>Leptochironomus tener</i> (Kieffer)	+	+	+	++
<i>Parachironomus biannulatus</i> Staeger	+	–	–	–
<i>P. pararostratus</i> Harnisch	++	+	+	–
<i>Limnochironomus</i> ex. gr. <i>nervosus</i> (Staeger)	+	–	–	–
<i>L. ex. gr. tritonus</i> (Kieffer)	–	–	+	–
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen)	–	–	+	–
<i>P. convictum</i> (Walker)	+	–	+	–
<i>P. bicrenatum</i> Kieffer	+	–	+	–
<i>P. scalaenum</i> (Schrank)	+	+	–	+
<i>Paratendipes</i> ex. gr. <i>albimanus</i> (Meigen)	+	–	–	–
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> (Malloch)	+	+	–	+
<i>Orthoclaadiinae</i> gen. spp.	+	+	+	–
<i>Prodiamesa bathyphila</i> Kieffer	–	+	–	–
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	–	–	–
<i>Cricotopus</i> ex. gr. <i>algarum</i> Kieffer	+	+	–	–
<i>Paratrachocladus triquetra</i> (Tshernovskij)	+	–	–	–
<i>Psectrocladius</i> ex. gr. <i>psilopterus</i> Kieffer	+	–	–	–
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zetterstedt)	+	–	–	–
<i>Corynoneura scutellata</i> Winner	+	–	–	–
Mollusca				
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	+	+	+	+
<i>Pisidiidae</i> gen. spp.	+++	+++	++	–
<i>Viviparus viviparus</i> (Linné)	–	+	–	–
<i>Valvata</i> spp.	+	+	+	–

Примечание. «–» – представитель не обнаружен; «+» – встречен (P < 50%); «++» – обычен (P = 50–74%); «+++» – присутствует стабильно (P = 75–100%).

Ниже на основе литературных и вновь полученных данных подробнее рассмотрен состав и наиболее характерные представители основных групп сообщества в водохранилище.

Nematoda. Из 38 видов и форм круглых червей, выявленных А.Л. Бенингом (1924) в Волжском бассейне, на участке будущего Горьковского водохранилища им были отмечены 13. В.Г. Гагарин (1978) для акватории водохранилища привел еще дополнительно 9 видов. Не исключено обитание в водоеме и ряда червей, указанных в

сборнике Волга... (1978) для всей реки, ее верхнего и среднего участков, а также фигурирующих в качестве «широко распространенных» в последней обобщающей сводке нематофауны Волжского бассейна (Гагарин, 2000).

Из 73 видов и форм Nematoda, обнаруженных нами в мейобентосе водохранилища (см. табл. 2), в вышеназванных источниках не указываются совсем или не отмечаются как широко распространенные 11: *Eumonhystera tuporis*, *Plectus palustris*, *Ceratoplectus assimilis*, *Tobrilus minor*, *Tobrilus tenuicaudatus*, *Peritobrilus nothus*, *Ptritobrilus tumidus*, *Prodorylaimus filiarum*, *Idiodorylaimus robustus*, *Labronema andrassyi*, *Aporcelaimellus obscurus*. Часть из них описана только в последние годы (Гагарин, 1992, 1993; Гагарин, Гусаков, 1998). В общем, сопоставляя все материалы, можно отметить, что на дне Горьковского водохранилища обитает около 80 видов круглых червей.

Ранее сведения о встречаемости отдельных видов нематод в водохранилище не публиковались. Согласно нашим данным наиболее распространенными представителями группы на исследованной акватории были *Monhystera* gr. *uncispiculatum* ($P = 86\text{--}100\%$), *T. gracilis* ($81\text{--}100\%$), *Daptonema dubium* ($50\text{--}100\%$), *Dorylaimus stagnalis* ($64\text{--}89\%$), личинки семейства Tobrilidae ($64\text{--}89\%$) и *Ethmolaimus pratensis* ($50\text{--}89\%$). Ряд видов сравнительно широко был распространен только в отдельных районах. Так, везде, за исключением русловой зоны речного участка, с высокой частотой попадались *Ironus tenuicaudatus* ($56\text{--}100\%$), *T. tenuicaudatus* ($63\text{--}94\%$) и *I. robustus* – $50\text{--}74\%$; в прибрежье и на русле речного участка – *Epitobrilus medius* ($63\text{--}73\%$), *P. tumidus* ($55\text{--}67\%$) и *Paraplectonema pedunculatum* ($50\text{--}59\%$); в обеих зонах речного участка и в районе Костромской ГРЭС – *Tobrilus brevisetosus* ($50\text{--}82\%$); в Костромском разливе – *Paraphanolaimus behningi* (63%).

Oligochaeta. По разрозненным литературным данным для водохранилища было известно 30 видов олигохет семейств Aeolosomatidae, Naididae и энхитреида *Propappus volki*, молодь которой легко определяется и входит в состав мейофауны (Бенинг, 1924; Малевич, 1926; Ласточкин, 1935; Мордухай-Болтовской, 1961; Скальская, 1975, 1978; Митропольский, 1978; Перова, 1992; Перова, Щербина, 2002 и др.). В нашем материале дополнительно к этому отмечены *Aeolosoma tenebrarum*, *Aeolosoma travancorense*, *Vejdovskyella comata*, *Vejdovskyella macrochaeta*, *Piguetiella blanci*, *Amphichaeta leydigi*, *Chaetogaster setosus* и *Pristina rosea* (см. табл. 2), из которых в сборнике Волга... (1978)

для верхнего и среднего участков реки не указан только *V. macrochaeta*. Таким образом, в составе донной мейофауны Горьковского водохранилища в настоящее время зарегистрировано около 40 видов малощетинковых червей. Эта цифра не включает в себя макробентические виды (из тубифицид, энхитреид и др.), идентификация молодежи которых возможна, как правило, только до семейства.

Опубликованные данные о встречаемости олигохет в мейофауне Горьковского водохранилища отсутствуют. Во всех изученных нами районах наиболее распространены были Tubificidae gen. spp. ($P = 91\text{--}100\%$) и *Vejdovskyella intermedia* ($63\text{--}100\%$). В прибрежье речного участка часто встречался червь *A. leydigi* (78%), а в районе ГРЭС – *V. comata* (63%). В макробентосе водоема, как известно из ряда наблюдений (Митропольский, 1978; Перова, 1992; Перова, Щербина, 2001 и др.), частота встречаемости отдельных видов наидид не превышает 40% , что объясняется, по-видимому, недоучетом мелких червей при обработке макрофауны.

Tardigrada. Литературных данных о фауне тихоходок водохранилища нет. В исследованном материале обнаружены 4 представителя (см. табл. 2), из которых только *Pseudobiotus megalonux* сравнительно широко отмечался в прибрежье речного участка и в районе Костромской ГРЭС ($P = 56\text{--}82\%$).

Hydrachnellae. Конкретные сведения о гидрахнофауне Горьковского водохранилища в печатных источниках отсутствуют. Из выявленных в мейобентосе водоема 15 видов и форм (см. табл. 2) в сводке П.В. Тузовского (1996), где для верхневолжского бассейна приводятся 212 видов, отсутствуют *Piona rotundoides* и *Unionicola intermedia*. Оба клеща широко распространены в Европейской части (Соколов, 1940), а последний, к тому же, является паразитом жабр крупных двусторчатых моллюсков и в пробу мейофауны попал, очевидно, случайно.

Ни один из видов гидрахнелл не достигал высокой встречаемости в мейобентосе. Возможно, это связано с тем, что излюбленным местом обитания многих гидрахнелл является заросшее макрофитами мелководье (где пробы не отбирались). К тому же, значительная их часть хорошо плавает, ведя, по сути дела, планктонный образ жизни (Соколов, 1940 и др.).

Cladocera. По данным Н.Н. Смирнова (1963), И.К. Вилисовой (1972), Т.С. Елагиной (1975) и З.Н. Чирковой (1984) для водохранилища известно 30 видов ветвистоусых рачков семейств Chydoridae,

Macrothricidae и Ilyocryptidae. В собранном нами материале дополнительно обнаружены еще два – *Macrothrix spinosa* и *Rhynchotalona falcata* (см. табл. 2). Оба вида довольно широко распространены в волжском бассейне (Волга..., 1978; Ривьер, 2000) и ранее не были найдены в Горьковском водохранилище, очевидно, только случайно.

Литературных данных о встречаемости отдельных ветвистоусых рачков в мейобентосе водохранилища нет. В 1992 и 1995 гг. большинство видов, как и группа в целом, чаще попадались в прибрежье речного участка, в районе ГРЭС и в Костромском разливе, чем в более проточной русловой зоне речного участка. Наибольшей частотой находок в первых трех районах отличались *Ilyocryptus sordidus* ($P = 63\text{--}94\%$), *Alona quadrangularis* ($63\text{--}88\%$), *Macrothrix laticornis* ($63\text{--}75\%$) и *Leydigia leydigi* ($56\text{--}88\%$), на русле речного участка – *Disparalona rostrata* (55%) и *Ilyocryptus acutifrons* (50%). В прибрежье речного участка, кроме того, относительно широко были распространены *I. acutifrons* (78%), *D. rostrata* (63%) и *Biapertura affinis* (52%), а в районе Костромской ГРЭС – *I. acutifrons* (75%) и *Pleuroxus uncinatus* (52%).

Cyclopoida. При исследовании зоопланктона водохранилища было выявлено 15 видов циклопов (Вилисова, 1972; Елагина, 1975 и др.). Из найденных в мейобентосе рачков (см. табл. 2), в этих работах не указаны пять – *Eucyclops speratus*, *Eucyclops macrurus*, *Cyclops insignis*, *Acanthocyclops americanus* и *Microcyclops varicans*. Среди них *E. speratus* не фигурирует также и в общих фаунистических сводках по верхневолжскому и всему волжскому бассейну (Волга..., 1978; Экологические проблемы..., 2001), хотя и не является редким для Европейской части (Монченко, 1974).

В большинстве проб всех участков были обнаружены *Paracyclops fimbriatus* ($P = 77\text{--}100\%$) и *Diacyclops bicuspidatus* ($50\text{--}70\%$). В отдельных районах нередко попадались: *Eucyclops serrulatus* – в прибрежье речного участка, в Костромском разливе и в районе ГРЭС ($50\text{--}75\%$); *Cyclops kolensis* – в обеих зонах речного участка и в разливе ($50\text{--}55\%$), *Cyclops vicinus* – в глубоководной зоне речного участка и в разливе ($50\text{--}59\%$), *Mesocyclops leuckarti* – в прибрежье и русловой зоне речного участка ($63\text{--}68\%$), *Thermocyclops oithonoides* – в Костромском разливе (50%).

Harpacticoida. По данным А.Л. Бенинга (1924) и Е.В. Боруцкого (1926) на отрезке Волги, где в дальнейшем было образовано Горьковское водохранилище, обитало 5 видов гарпактицид. Из обнаруженных

нами четырех (см. табл. 2), все, кроме *Attheyella crassa*, не были зарегистрированы указанными авторами. Таким образом, в пределах водоема можно предположить обитание 8 видов рачков данной группы. Полной уверенности (в связи с отсутствием специальных исследований по фауне гарпактицид) в том, что после создания водохранилища все жившие в Волге виды сохранили свое присутствие, нет.

В 1992 и 1995 гг. высокая встречаемость в мейобентосе была отмечена у двух представителей – *A. crassa* и *Canthocamptus staphylinus*. Первый был характерен для всех обследованных биотопов ($P = 63\text{--}100\%$), второй сравнительно часто попадался только в прибрежье речного участка и в районе ГРЭС ($78\text{--}100\%$).

Ostracoda. По последним обобщенным данным (Семенова, 2000) фауна ракушковых рачков в водохранилище насчитывает 47 видов, среди которых не указан *Cytherissa lacustris*, обнаруженный нами в Костромском разливе.

В целом, представители группы в мейобентосе большинства рассмотренных районов были относительно редки, особенно в русловой зоне речного участка, где был найден всего один вид – *Cypridopsis vidua* (см. табл. 2). Наибольшая встречаемость у остракод была отмечена в Костромском разливе: *Cipria ophthalmica* – 100% , *Darwinula stevensoni* и *C. lacustris* – 50% , *Candona* spp. – 88% . Причина редкости ракушковых рачков в исследованном нами материале осталась невыясненной. Обычно, они являются одним из самых распространенных компонентов донной мейофауны водохранилищ и озер.

Chironomidae. Для акватории водохранилища в многочисленных разрозненных работах отмечено около 90 видов комаров-звонцов (Мордухай-Болтовской, 1961; Стругач, 1965, 1979; Скальская, 1975; Митропольский, 1978; Перова, 1992, 1998; Шилова, 2000; Перова, Щербина, 2002 и др.). В этих материалах не указываются еще 7 видов, обнаруженных нами в процессе идентификации мейобентоса водоема. В основном, это относящиеся к эумейобентосу мелкие личинки – *Stempellinella minor*, *Stempellina bausei*, *Stempellina almi*, *Stempellina subglabripennis* и *Corynoneura scutellata*, а также представители псевдомейобентоса – *Guttipelopia guttipennis* и *Parachironomus biannulatus*. Из этих видов два – *S. bausei* и *G. guttipennis* – не фигурируют в сводках фауны сборника Волга... (1978) и А.И. Шиловой (2000), а *C. scutellata* указывается только для нижнего течения реки.

В макробентосе водохранилища наиболее распространены ли-

чинки *Cryptochironomus obreptans* (Walker), некоторые виды родов *Chironomus* и *Procladius* (встречаемость до 100% на отдельных участках), *Tanytarsus* ex. gr. *gregarius* (в среднем по водоему $P = 58\%$) (Митропольский, 1978; Перова, 1992, 1998). В мейобентосе, по нашим материалам, высокой частоты находок достигали 8 представителей группы. Наиболее характерными были особи *Procladius* spp., которые везде, кроме русловой зоны речного участка, встречались в 56–88% проб. В обеих зонах речного участка обычными были личинки *Harnischia curtilamellata* ($P = 50$ –59%), в прибрежье речного участка – *Parachironomus pararostratus* (52%), в Костромском разливе – *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus* (75%), *T.* ex. gr. *gregarius* (75%), *S. almi* (63%), *S. minor* (50%) и *Leptochironomus tener* (50%).

Большинство остальных представителей мейофауны Горьковского водохранилища (см. табл. 2) было обнаружено лишь в отдельных пробах. Только молодые моллюски-пизидииды сравнительно часто встречались на речном участке и в районе Костромской ГРЭС ($P = 50$ –89%).

Таким образом, обобщая все материалы, можно констатировать, что в составе мейобентоса Горьковского водохранилища к текущему моменту известно около 350 видов. Очевидно, что при дальнейших исследованиях этот список будет расширяться. Так, например, в соседнем Рыбинском водохранилище, где группы донной мейофауны изучены гораздо подробнее, по нашим данным (с учетом литературных материалов) в сообществе насчитывается около 600 представителей (Гусаков, 2002).

Ранее уже отмечалось высокое сходство видового состава мейобентоса отдельных участков Горьковского водохранилища (Гусаков, 2002, 2005). Максимальной величиной индекса Чекановского-Серенсена ($I_{cs} = 74\%$) характеризовался мейобентос прибрежной и глубоководной зон речного участка, представляющих собой, по сути, единую акваторию. Наименее похоже с другими сообществом в Костромском разливе ($I_{cs} = 50$ –58%), что может быть следствием как своеобразия и относительной обособленности данного участка, так и сравнительно малого числа исследованных здесь проб. Самыми характерными представителями донной мейофауны в период наших наблюдений следует признать нематод *M.* gr. *uncispiculatum*, *D. dubium*, *E. pratensis*, *T. gracilis* и *D. stagnalis*, олигохету *V. intermedia*, циклопов *P. fimbriatus* и *D. bicuspidatus* и гарпактициду *A. crassa*, имевших высо-

кую встречаемость на всей изученной акватории. Как показано (Гусаков, 2002, 2005), в своем большинстве эта группа соответствует наиболее распространенным видам мейобентоса Рыбинского водохранилища. В обоих водоемах также похожи и наборы характерных видов основных групп мейофауны. Общее же сходство фаунистического состава донной мейофауны Рыбинского и Горьковского водохранилищ по полученным практически в одни и те же годы материалам достигает 74% (Гусаков, 2002). Учитывая смежное расположение водоемов в каскаде, такой высокий показатель вполне ожидаем. Значительная общность фауны мейобентоса наблюдается и в Днепровских водохранилищах (Гурвич, 1989), что, по-видимому, характерно для речных систем, внутри которых возможностей для распространения животных гораздо больше, чем между замкнутыми водоемами.

В целом состав мейобентоса Горьковского водохранилища соответствует европейскому озерно-речному комплексу гидробионтов (Limnofauna..., 1978). Примерно такой же набор видов свойственен сообществу в других крупных водоемах и речных системах этой части континента. Следует отметить, однако, что работы, где приводились бы обобщающие списки организмов, встреченных в мейобентосе, единичны (Бентос..., 1980; Гурвич, 1989; Курашов, 1994). Это чрезвычайно затрудняет сравнительный анализ фауны различных регионов и типов водоемов, что дополнительно усугубляется разной степенью изученности, как самих водных объектов, так и отдельных групп мейофауны. По этой причине мы пока не приводим данные по таксономическому сходству мейобентического сообщества рассматриваемого водохранилища с другими водоемами (кроме исследованного нами Рыбинского водохранилища). На основе известных материалов, однако, некоторые сравнительные выводы сделать можно. Так, по-видимому (ориентируясь на имеющиеся к настоящему моменту данные), в Горьковском водохранилище мейобентос сравним по разнообразию с сообществом донной мейофауны в крупных глубоководных, и ощутимо превосходит таковое в небольших мелководных озерах умеренного пояса. В Ладожском озере, например, за длительный период исследований в составе всех основных групп (кроме Hydrachnellae) было выявлено 185 видов и форм беспозвоночных (Курашов, 1994), а в 35 малых озерах Восточной Европы в общей сложности – 144 (Скворцов, 1998). Не уступает видовое богатство мейобентоса Горьковского водохранилища другим водоемам такого же типа, располо-

женным как на близкой широте, так и более южным. Например, в Учинском водохранилище для 8 групп мейофауны (Nematoda, Oligochaeta, Hydrachnellae, Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Chironomidae) указываются около 205 видов и форм животных (Бентос..., 1980), в водохранилищах днепровского каскада для этих же групп (исключая клещей) – от 155 в Киевском до 229 в Кременчугском, а в целом для Днепра – 341 (Гурвич, 1989).

Количественное развитие мейобентоса Горьковского водохранилища ранее специально не изучалось. Ограниченные сведения о некоторых представителях сообщества имеются только в одном источнике (Мордухай-Болтовской, 1961). В работе отмечается, что после начала заполнения водохранилища в 1956–1957 гг. на дне его озерной части было много молоди хирономид и ветвистоусых рачков. В 1958 г. в пробах встречались циклопы, их копеподиты и остракоды, часто отмечались водяные клещи и нематоды, реже – хидориды и гарпактициды. Общая биомасса в озерной части водоема была низкой. В редких случаях она достигала $1.0\text{--}1.5 \text{ г/м}^2$, а в среднем не превышала 0.4 г/м^2 , составляя около 10% биомассы макробентоса. В отдельных пятнах водной растительности из мейофауны были найдены в основном фитофильные кладоцеры и мелкие хирономиды. В целом же, фауна зарослей, в связи с крайне слабым их развитием в тот период, не играла почти никакой роли в жизни водоема, а ее состав был близок к таковому Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. Данные о количественных параметрах мейобентоса на исследованных нами участках в литературе отсутствуют.

Речной участок водохранилища. На изученном отрезке видовое богатство (S) сообщества было выше в прибрежной зоне, где в среднем равнялось 44 ± 4 (от 26 до 64) таксонам весной 1992 г., 39 ± 2 (от 31 до 48) летом 1992 г. и 57 ± 2 (от 47 до 66) осенью 1995 г. В русловой зоне соответствующие величины составляли 20 ± 3 (от 7 до 31), 31 ± 5 (от 17 до 45) и 43 ± 2 (от 29 до 49) видов и форм. Весной, в период наибольшей проточности, минимальное число видов в прибрежье отмечалось на верхних полуразрезах (1–4), в то время как ниже по течению оно возрастало в 1.5–2.5 раза. Летом и осенью такой закономерности не наблюдалось. В русловой зоне некоторое возрастание видового богатства от верхних створов к нижним прослеживалось весной и летом, а осенью оно было примерно одинаковым почти на всем отрезке. В

общем, по сезонам и полуразрезам число видов и форм мейобентоса варьировало в заметных пределах, что можно объяснить сложной гидрологической обстановкой на исследованном участке, зависящей от естественных (климатические) и антропогенных (работа Рыбинского гидроузла) факторов и во многом определяющей основные для донной фауны параметры экосистемы, в частности – состав донных осадков. В целом для участка можно отметить тенденцию возрастания числа видов и форм мейобентоса от русловой зоны к литорали, от верхних полуразрезом (расположенных ближе всего к гидроузлу) к последующим и от начала вегетационного периода к его концу.

Общая численность (N) донной мейофауны в прибрежье весной 1992 г. варьировала от 79.2 до 609.8 тыс. экз./м² (рис. 2). На большинстве станций количество организмов существенно не различалось, но было в несколько раз выше в непосредственной близости от Костромской ГРЭС (полуразрезы 7–9).

Летом значения N изменялись в меньших пределах – от 162.0 до 292.7 тыс. экз./м². Осенью 1995 г. эта величина составляла 148.7–644.2 тыс. экз./м². В среднем численность прибрежного мейобентоса в осенний период 1995 г. была примерно на треть выше, чем весной и летом 1992 г., когда ее значения почти не различались (табл. 3). В русловой зоне количество организмов на подавляющем большинстве станций было заметно ниже по сравнению с соответствующими прибрежными участками (см. рис. 2). Весной 1992 г. значения N колебались здесь от 4.4 до 109.5 тыс. экз./м². Минимальная численность была отмечена на наиболее проточном верхнем отрезке (полуразрезы 1–3). Летом 1992 г. плотность мейобентоса в русловой зоне изменялась от 78.1 до 370.4 тыс. экз./м², осенью 1995 г. – от 47.0 до 203.9 тыс. экз./м². В среднем в глубоководной зоне численность была наибольшей в летний период (табл. 4).

Характер распределения биомассы (B) мейобентоса на участке в общих чертах соответствовал описанным выше особенностям распределения численности. Исключение составляли случаи, когда в пробах отмечались относительно большие скопления представителей некоторых групп, в частности – моллюсков и циклопов.

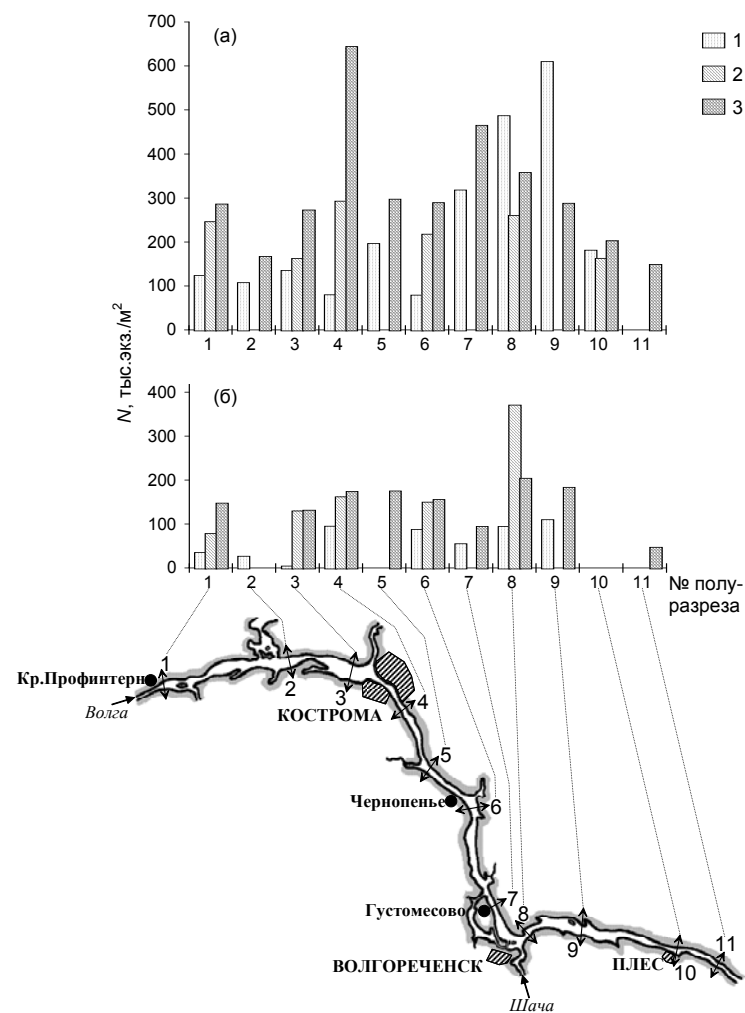


Рис. 2. Схема расположения полуразрезов и численность (N) мейобентоса в прибрежной (а) и русловой (б) зоне речного участка Горьковского водохранилища. Схема: 1–11 – номера полуразрезов. Легенда: 1 – весна 1992 г., 2 – лето 1992 г., 3 – осень 1995 г.

Таблица 3

Средние абсолютные и относительные значения численности (N) и биомассы (B) групп мейобентоса в прибрежье речного участка водохранилища

Группа	N			B		
	весна	лето	осень	весна	лето	осень
Nematoda	71.2 ± 9.5 42.4 ± 6.5	40.0 ± 10.0 20.6 ± 6.4	112.4 ± 19.5 42.6 ± 7.0	0.1 ± 0.0 6.3 ± 2.4	0.1 ± 0.0 1.4 ± 0.5	0.1 ± 0.0 2.7 ± 0.7
Polychaeta	0.1 ± 0.1 $<0.1 \pm 0.0$	0.2 ± 0.2 0.2 ± 0.2	2.8 ± 2.8 1.4 ± 1.4	$<0.1 \pm 0.0$ 0.2 ± 0.2	$<0.1 \pm 0.0$ 0.1 ± 0.1	$<0.1 \pm 0.0$ 0.8 ± 0.8
Oligochaeta	46.6 ± 16.9 19.9 ± 4.6	11.0 ± 2.9 5.4 ± 1.7	41.1 ± 18.1 10.9 ± 3.7	0.4 ± 0.2 28.9 ± 19.5	0.2 ± 0.1 2.9 ± 1.3	0.4 ± 0.1 6.6 ± 1.5
Tardigrada	30.3 ± 24.9 6.8 ± 4.0	2.7 ± 1.2 1.3 ± 0.5	1.2 ± 0.4 0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.4 4.4 ± 2.4	$<0.1 \pm 0.0$ 0.3 ± 0.1	$<0.1 \pm 0.0$ 0.2 ± 0.1
Hydrachnellae	0.6 ± 0.2 0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.2 0.2 ± 0.1	0.9 ± 0.3 0.3 ± 0.1	0.1 ± 0.0 1.2 ± 0.5	0.1 ± 0.1 1.2 ± 0.6	0.2 ± 0.1 2.7 ± 0.9
Cladocera	8.4 ± 4.3 2.8 ± 0.9	63.3 ± 27.3 25.1 ± 9.0	80.0 ± 30.3 20.3 ± 5.5	0.4 ± 0.2 8.0 ± 2.5	1.9 ± 0.7 22.7 ± 8.6	1.6 ± 0.6 22.4 ± 5.7
Cyclopoida	15.5 ± 6.2 6.5 ± 1.3	82.4 ± 29.0 34.8 ± 10.8	46.1 ± 11.6 14.3 ± 3.1	0.5 ± 0.2 11.4 ± 2.8	2.4 ± 1.0 28.5 ± 10.4	1.0 ± 0.3 16.9 ± 3.6
Harpacticoida	51.8 ± 18.7 17.5 ± 3.6	16.8 ± 6.0 9.1 ± 3.9	16.2 ± 4.1 5.9 ± 1.4	0.9 ± 0.3 14.8 ± 2.7	0.4 ± 0.2 5.9 ± 3.3	0.2 ± 0.0 3.9 ± 0.8
Ostracoda	$<0.1 \pm 0.0$ 0.1 ± 0.1	–	0.5 ± 0.2 0.2 ± 0.1	$<0.1 \pm 0.0$ $<0.1 \pm 0.0$	–	$<0.1 \pm 0.0$ 0.5 ± 0.3
Gammaridae	–	–	0.3 ± 0.2 0.1 ± 0.1	–	–	$<0.1 \pm 0.0$ 0.5 ± 0.4
Chironomidae	5.8 ± 1.5 3.1 ± 1.0	1.5 ± 1.3 0.9 ± 0.8	7.9 ± 1.2 3.1 ± 0.6	0.6 ± 0.2 12.9 ± 3.4	0.1 ± 0.1 0.9 ± 0.8	0.5 ± 0.1 11.9 ± 2.9
Mollusca	1.4 ± 0.4 0.7 ± 0.2	4.9 ± 1.0 2.4 ± 0.6	1.1 ± 0.2 0.4 ± 0.1	1.4 ± 0.6 29.9 ± 5.9	2.7 ± 0.7 36.2 ± 9.0	2.1 ± 0.4 30.4 ± 5.8
Varia	0.1 ± 0.1 $<0.1 \pm 0.0$	–	$<0.1 \pm 0.0$ $<0.1 \pm 0.0$	$<0.1 \pm 0.0$ 0.1 ± 0.1	–	$<0.1 \pm 0.0$ 0.6 ± 0.6
Эумейобентос	221.3 ± 56.7 94.3 ± 1.2	209.9 ± 24.3 93.0 ± 2.3	290.2 ± 43.8 91.9 ± 2.1	2.8 ± 1.0 54.2 ± 6.9	4.8 ± 1.0 60.4 ± 9.5	3.3 ± 0.8 51.0 ± 6.4
Псевдо-мейобентос	10.4 ± 1.9 5.7 ± 1.2	13.6 ± 3.0 7.1 ± 2.3	20.4 ± 4.0 8.1 ± 2.1	2.1 ± 0.6 45.9 ± 6.9	2.9 ± 0.7 39.6 ± 9.5	3.0 ± 0.5 49.0 ± 6.4
Весь мейобентос	231.7 ± 57.9	223.5 ± 21.7	310.7 ± 42.5	4.9 ± 1.5	7.7 ± 0.8	6.2 ± 1.1

Примечание. Над чертой – тыс.экз./м² и г/м² (для N и B соответственно), под чертой – %. Прочерк – представители не обнаружены. Выделены ячейки, где средние относительные значения превышают 10 %.

В прибрежье значения B изменялись весной 1992 г. в пределах 0.6–15.4 г/м², летом – 4.4–9.8 г/м², а осенью 1995 г. – 0.9–15.0 г/м². В русловой зоне этот показатель равнялся 0.01–6.6 г/м², 1.2–9.3 г/м² и 2.7–14.0 г/м² соответственно. В среднем биомасса прибрежного мейо-

бентоса по сравнению с русловым была выше только весной и летом 1992 г. Как у берега, так и на русле минимальные средние величины *B* были отмечены весной (см. табл. 3, 4).

Таблица 4

Средние абсолютные и относительные значения численности (*N*) и биомассы (*B*) групп мейобентоса в русловой зоне речного участка водохранилища

Группа	<i>N</i>			<i>B</i>		
	весна	лето	осень	весна	лето	осень
Nematoda	39.3 ± 10.0	30.4 ± 6.3	60.2 ± 6.8	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
	69.4 ± 9.1	18.7 ± 4.0	41.9 ± 2.7	15.6 ± 9.8	1.2 ± 0.1	2.4 ± 1.7
Polychaeta	—	—	0.4 ± 0.4	—	—	<0.1 ± 0.0
			1.0 ± 1.0			<0.1 ± 0.0
Oligochaeta	9.3 ± 3.6	8.2 ± 6.3	16.8 ± 3.7	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.1
	13.6 ± 3.4	3.0 ± 1.6	10.8 ± 1.6	13.2 ± 4.4	1.6 ± 0.9	5.5 ± 1.4
Tardigrada	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.4	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
	0.3 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.3	0.2 ± 0.2	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
Hydrachnellae	0.1 ± 0.1	0.6 ± 0.3	0.4 ± 0.1	<0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.1	<0.1 ± 0.1
	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1	1.7 ± 1.2	0.9 ± 0.6	0.7 ± 0.3
Cladocera	1.2 ± 0.8	45.6 ± 37.8	23.8 ± 6.1	0.1 ± 0.1	1.3 ± 1.0	0.6 ± 0.2
	1.3 ± 0.9	15.4 ± 9.4	15.6 ± 3.8	1.9 ± 1.2	15.5 ± 10.6	12.5 ± 3.4
Cyclopoida	5.9 ± 3.8	78.2 ± 7.8	21.7 ± 4.7	0.2 ± 0.1	2.4 ± 0.5	0.6 ± 0.1
	6.5 ± 4.1	53.9 ± 9.9	14.7 ± 2.1	5.8 ± 3.9	50.8 ± 10.6	10.8 ± 2.9
Harpacticoida	4.6 ± 2.5	10.9 ± 3.5	16.2 ± 3.4	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.0
	5.1 ± 2.4	5.8 ± 1.8	10.7 ± 1.9	2.4 ± 1.2	2.2 ± 0.7	3.3 ± 1.0
Ostracoda	—	—	<0.1 ± 0.0	—	—	<0.1 ± 0.0
			<0.1 ± 0.0			<0.1 ± 0.0
Gammaridae	—	0.5 ± 0.4	<0.1 ± 0.0	—	0.2 ± 0.1	<0.1 ± 0.0
		0.5 ± 0.3	<0.1 ± 0.0		7.7 ± 5.2	0.2 ± 0.2
Chironomidae	1.6 ± 0.7	0.4 ± 0.1	2.5 ± 0.3	0.2 ± 0.1	<0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.0
	2.2 ± 0.8	0.4 ± 0.2	1.9 ± 0.3	13.8 ± 5.8	0.9 ± 0.5	4.2 ± 0.9
Mollusca	1.2 ± 0.4	2.6 ± 1.1	3.1 ± 0.8	1.2 ± 0.6	1.2 ± 0.8	4.6 ± 1.5
	1.4 ± 0.4	1.8 ± 0.9	2.8 ± 1.1	45.4 ± 13.3	19.2 ± 10.7	62.0 ± 6.7
Эумейо-бентос	58.4 ± 12.7	168.6 ± 47.3	129.7 ± 15.0	0.6 ± 0.2	3.9 ± 1.3	1.4 ± 0.2
	92.7 ± 2.2	95.1 ± 1.1	87.9 ± 2.7	34.7 ± 12.1	70.8 ± 10.0	29.2 ± 5.8
Псевдо-мейобентос	5.1 ± 1.9	9.2 ± 3.3	16.1 ± 3.4	1.5 ± 0.7	1.5 ± 0.7	5.0 ± 1.5
	7.3 ± 2.2	4.9 ± 1.1	12.1 ± 2.7	65.3 ± 12.1	29.2 ± 10.0	70.8 ± 5.8
Весь мейобентос	63.5 ± 13.6	177.8 ± 50.2	145.8 ± 16.3	2.1 ± 0.8	5.5 ± 1.4	6.4 ± 1.5

Примечание. Обозначения те же, что и в таблице 3.

В разные сезоны в мейобентосе обеих зон речного участка по численности преобладали пять групп гидробионтов: Nematoda, Oli-

gochaeta, Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida. Основу биомассы составляли, главным образом, Mollusca, Cyclopoida и Cladocera, иногда – также личинки хирономид, олигохеты, гарпактициды и нематоды (см. табл. 3, 4).

Круглые черви доминировали по численности, как у берега, так и на глубине все сезоны. Особенно заметно преимущество группы по абсолютным и относительным величинам проявлялось весной и осенью (см. табл. 3, 4). Весной в глубоководной зоне на верхнем отрезке участка (полуразрезы 1–4) нематоды составляли до 92% от общей численности мейофауны, достигая плотности в 83.6 тыс. экз./м². В прибрежье в это время максимальная относительная роль группы (до 75%) также была отмечена в начале исследованного отрезка, однако абсолютная численность червей была наибольшей на полуразрезе 9 (123.6 тыс. экз./м²). Вместе с нематодами в конце весны доминировали и малощетинковые черви. Их относительная численность достигала в прибрежье и на русле 40 и 34% соответственно, абсолютная – 176.1 и 31.8 тыс. экз./м². Наибольшие абсолютные значения олигохет в обеих зонах наблюдались после Костромской ГРЭС (полуразрезы 8 и 9).

В целом, весной была отмечена тенденция постепенного снижения относительной роли в сообществе нематод и олигохет от верхних створов к нижним при одновременном возрастании доли рачков, в основном – гарпактицид (до 18 и 37% от общей численности на русле и в прибрежье соответственно). Доминирование представителей инфавны (круглых и малощетинковых червей) в начале отрезка и возрастание относительной роли эпиавны (рачки) вниз по течению в весеннее время объясняется, скорее всего, постепенным ослаблением течения по мере удаления от Рыбинской ГЭС. На это же указывает и характер распределения донных отложений на участке (Законнов, 1993).

Основную часть биомассы в весеннем мейобентосе прибрежной зоны участка составляли моллюски (преимущественно молодь пизидид), достигавшие 6.5 г/м² (до 43–45% от общей величины). На русле относительная роль группы по данному показателю была еще выше – до 80%, абсолютная величина *B*, однако, не превышала здесь 4.5 г/м². Там, где моллюски отсутствовали или встречались единично, до 49, 38 и 83% от общей биомассы сообщества составляли соответственно хирономиды, олигохеты и нематоды. Естественно, что в местах преобладания круглых червей (полуразрез 3), интегральные значения *B* сообщества были наименьшими (< 0.1 г/м²).

Дополнительно к вышеизложенному отметим, что на одной из прибрежных станций (полуразрез 9) весной было обнаружено большое скопление тихоходки *P. megalonyx* – 225.7 тыс. экз./м² и 3.5 г/м² (соответственно 37 и 23% от всей мейофауны). Половину всех особей составляли самки с яйцевыми мешками, что характерно для весенних популяций этих животных, когда у них наблюдается период интенсивного размножения (Бисеров, 1988). Такие высокие количественные показатели тардиград до сих пор не отмечались в водохранилищах Верхней Волги, хотя для других водоемов близкие к указанным значения известны (Ковальчук, 1987; Бисеров, 1988).

Летом в обеих зонах рассматриваемого участка численность круглых и малощетинковых червей снизилась (см. табл. 3, 4). Максимальная плотность первых уменьшилась в прибрежье до 66.2 тыс. экз./м², на русле – до 46.6 тыс. экз./м², лишь на отдельных станциях достигая 23–41% от всего сообщества. Олигохеты были еще малочисленнее и не превышали 13% от общего количества мейофауны. На большинстве станций понижение плотности указанных групп произошло на фоне возрастания абсолютных и относительных показателей у циклопов и кладоцер. Общая численность и биомасса Cyclopoida в прибрежье достигли соответственно 187.2 тыс. экз./м² (до 76% от общей) и 6.1 г/м² (до 71%), на русле – 105.1 тыс. экз./м² (до 80%) и 3.8 г/м² (до 83%). В первой зоне преобладал *P. fimbriatus*, во второй – диапаузирующие копеподиты *C. kolensis*. Накопление малоактивных копеподитов *C. kolensis* на дне русловой зоны речного участка свидетельствует о значительном снижении проточности летом по сравнению с весной. Данный вид – массовая форма планктона и мейобентоса Рыбинского водохранилища (Ривьер, 1986, 1996; Гусаков, 2000, 2001). В своем большинстве именно отсюда особи рачка (в том числе и покоящиеся копеподиты) попадают в речной плес Горьковского водохранилища. У ветвистоусых значения *N* и *B* в обеих зонах превысили 190 тыс. экз./м² (53–65% от общей) и 5.2 г/м² (58–62%). Как и весной, в летнее время значительную долю в интегральной биомассе сообщества на многих станциях составляли моллюски – до 59% (5.1 г/м²) в прибрежье и до 57% (4.1 г/м²) на глубине. Кроме того, на отдельных полуразрезах (1, 3) в русловой зоне до 27 % (0.6 г/м²) от общей величины *B* приходилось на молодь бокоплава *Gmelinoides fasciatus*.

В осенний период 1995 г. каких-либо закономерностей в распределении отдельных групп по исследованному участку, как это от-

мечалось весной 1992 г. для червей и рачков, не выявлено. По сравнению с летом 1992 г. средняя относительная численность и биомасса циклопов у берега и на русле осенью 1995 г. была заметно ниже, а у кладоцер практически не отличалась (см. табл. 3, 4). Абсолютные значения *N* у обеих групп оставались сравнительно высокими. Численность первых в прибрежье достигала 129.1 тыс. экз./м² (36% от всего мейобентоса), вторых – 342.3 тыс. экз./м² (53%); на русле – соответственно 47.0 тыс. экз./м² (26%) и 58.1 тыс. экз./м² (33%). Максимальные значения биомассы у циклопов в мелководной зоне равнялись 3.5 г/м² (46%), у кладоцер – 7.0 г/м² (59%); в глубоководной – 1.1 г/м² (27%) и 1.6 г/м² (29%). Биомасса моллюсков в сообществе составляла в этот период до 59% в прибрежье и 95% в русловой зоне, достигая соответственно 4.3 г/м² и 12.2 г/м², а личинок хирономид – соответственно 13 и 9% (0.8 и 0.3 г/м²). Наибольшая численность нематод в прибрежье равнялась 228.3 тыс. экз./м² (78% от общей), на глубине – 81.4 тыс. экз./м² (56%), а олигохет – 174.3 тыс. экз./м² (41%) и 38.1 тыс. экз./м² (21%) соответственно. Отметим также, что ниже г. Плеса (полуразрезы 10, 11) в обеих зонах значительный вклад в общую численность мейобентоса вносили молодые особи полихеты *Hypania invalida*, достигавшие плотности в 30.7 тыс. экз./м² (15% от общей).

Из двух основных подгрупп сообщества – эу- и псевдомейобентоса – на речном участке анализируемого водоема ведущее место по количественному развитию, как правило, занимала первая. По средней численности бесспорное доминирование эумейобентоса было выражено во все сезоны, по средней биомассе – летом (см. табл. 3, 4). Весной и осенью в прибрежье соотношение подгрупп по биомассе было примерно равным, в то время как на русле, вследствие доминирования моллюсков, ведущее положение занимал псевдомейобентос. Преобладание представителей истинной мейофауны над молодью макробентических видов наблюдается и в Рыбинском водохранилище (Гусаков, 2002), что может свидетельствовать о высокой относительной роли мейобентоса в донной фауне водохранилищ Верхней Волги.

Таким образом, как уже отмечалось (Гусаков, 2005), минимальные значения *S* (10–20 видов и форм), *N* (4–40 тыс. экз./м²) и *B* (< 1 г/м²) мейобентоса на речном участке Горьковского водохранилища наблюдались весной в русловой зоне выше г. Костромы, а максимальные (45–65 таксонов, 300–650 тыс. экз./м² и 10–15 г/м² соответственно) – в этот же период, но в прибрежье у г. Волгореченска и осенью на

отдельных полуразрезах как у берега, так и на глубине. По средним величинам численности и биомассы донная мейофауна мелководной зоны заметно богаче сообщества на глубине, особенно весной. Летом и осенью при более низких скоростях течения это различие выражено в меньшей степени (см. табл. 3, 4). В целом, можно утверждать, что качественное и количественное преобладание прибрежного мейобентоса над русловым определяется гидрологическими особенностями рассматриваемого участка, важнейшими из которых являются относительное постоянство уровня, незначительная высота волн (из-за небольшой ширины акватории), наибольшая проточность по бывшему руслу р. Волги при работе гидроузла (Буторин, 1969; Волга..., 1978; Современная экологическая ситуация..., 2000). Указанные факторы определяют характер распределения донных отложений. Вследствие их комплексного воздействия основная седиментация авто- и аллохтонного органического вещества на рассматриваемом участке происходит именно в прибрежной зоне, в то время как в русловой преобладают песчаные грунты (Законнов, 1993). В Рыбинском водохранилище, например, значительные колебания уровня и интенсивная волновая деятельность приводят к тому, что преобладающим типом прибрежья здесь являются песчаные биотопы. Как следствие, мейобентос в данном водоеме обильнее за пределами мелководья (Гусаков, 1993, 2000).

Район Костромской ГРЭС. Весной число видов и форм мейобентоса в районе ГРЭС варьировало от 26 до 40, составляя в среднем 33 ± 2 (рис. 3). Минимальные значения (< 30 таксонов) были отмечены у водозабора (ст. VIII) и на выходе р. Шачи (ст. I), расположенных, по сути, в речном плесе водохранилища. Именно в этих точках в данный период наблюдалась наименьшая температура воды (8.6 и 13.2°C соответственно) по сравнению с остальными (14.2 – 16.5°C).

Летом значения S на станциях были выше в среднем на 10 таксонов, составляя 36 – 49 видов и форм (43 ± 2). В этот период какой-либо зависимости видового богатства от расположения точек относительно сброса термальных вод не прослеживалось.

Общая численность и биомасса мейобентоса на участке весной изменялись в пределах 70.3 – 351.5 тыс. экз./м² и 1.9 – 6.3 г/м² (см. рис. 3). Летом минимальные и максимальные величины N и B различались здесь более чем на порядок – 110.6 – 1193.3 тыс. экз./м² и 4.7 – 47.6 г/м².

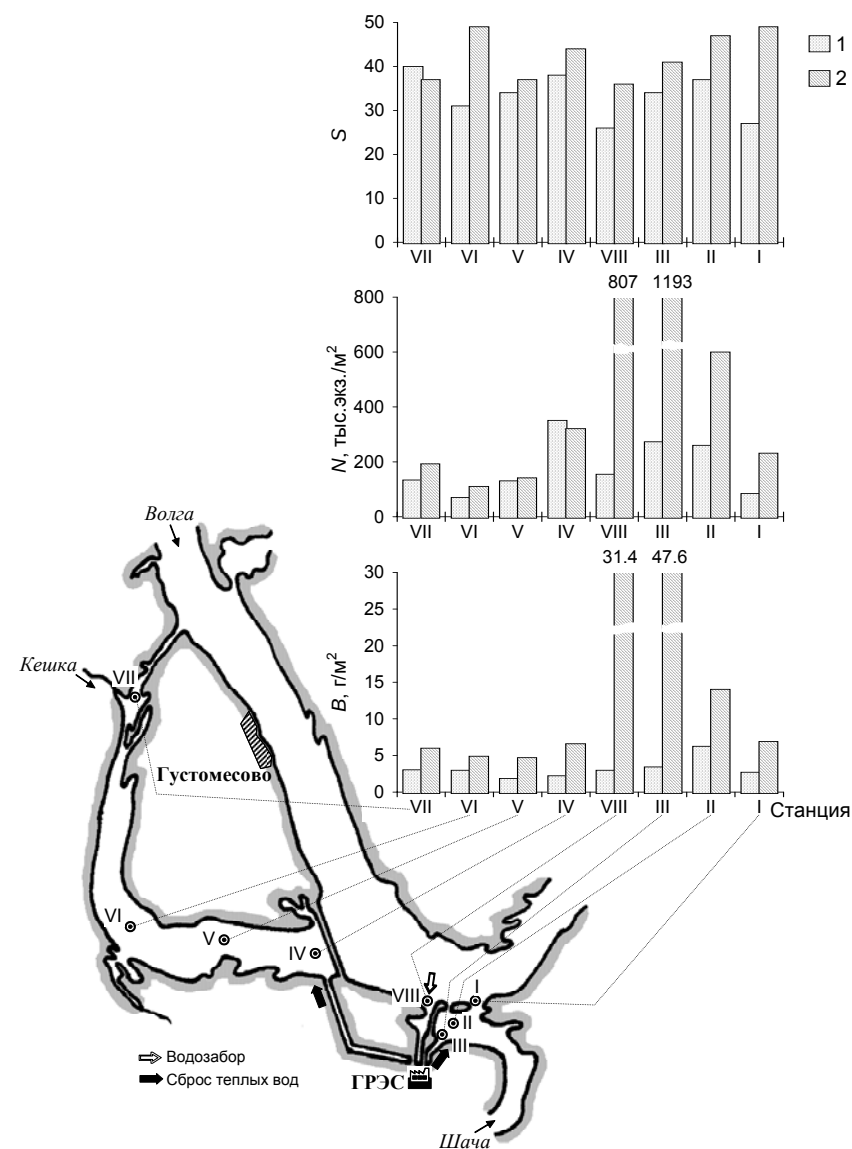


Рис. 3. Схема расположения станций, число видов и форм (S), численность (N) и биомасса (B) мейобентоса в районе Костромской ГРЭС. Схема: I-VIII – номера станций. Легенда: 1 – весна, 2 – лето.

На большинстве станций в весенний период количество особей мейофауны не превышало 150 тыс. экз./м² (см. рис. 3), и только в непосредственной близости от мест сброса подогретых вод (ст. II–IV) численность была в 2–5 раз больше, хотя заметная разница в температуре воды (14.2–16.5°C) наблюдалась здесь только по отношению к ст. VIII (8.6°C). Максимальная весенняя биомасса отмечена на ст. II. К лету величины *N* и *B* на подавляющем большинстве станций возросли в 1.5–3 раза. Наиболее интенсивный рост показателей произошел в двух точках – у водозабора (ст. VIII) и у сброса подогретых вод в залив р. Шачи (ст. III) (более чем в 4.5 раза по численности и в 10 раз по биомассе).

Отмеченные летом на ст. III и VIII значения *N* и *B* сравнительно высоки для сообщества и наглядно демонстрируют, какую роль он может играть в донных биотопах. Такие показатели редко указываются для мейобентоса водоемов умеренного пояса, а для Горьковского водохранилища – это пока наибольшие из известных величин.

Рассмотренные выше особенности количественного развития мейобентоса в районе ГРЭС в разные сезоны нашли свое отражение в средних показателях. Средняя численность мейофауны на участке летом была в 2.5 раза выше, чем весной, а биомасса – почти в 5 раз (табл. 5).

По числу особей весной основу сообщества составляли круглые и малощетинковые черви, циклопы и гарпактициды (см. табл. 5). Для всех представителей были характерны значительные колебания плотности особей по станциям, что, вероятнее всего, связано с большим разнообразием донных осадков в исследованных точках (от илов до размытых почв). Так, у нематод численность варьировала в диапазоне 1.9–228.3 тыс. экз./м², у олигохет – 2.6–129.1 тыс. экз./м², у циклопов – 3.0–35.2 тыс. экз./м², у гарпактицид – 3.0–69.2 тыс. экз./м². Соответственно широко изменялись и относительные значения *N* у каждой группы: 3–78%, 2–50%, 2–32% и 1–28%. Аналогичная закономерность прослеживалась и по биомассе. У ведущих групп ее величина по станциям изменялась в широких пределах, но в целом для сообщества существенно не различалась (см. рис. 3). По данному показателю доминировали гарпактициды (до 45% в относительных и 2.8 г/м² в абсолютных значениях от интегральной величины), кладоцеры (до 50% и 1.1 г/м²), моллюски (до 66% и 1.8 г/м²), личинки хирономид (до 40% и 0.7 г/м²) и олигохеты (до 31% и 1.4 г/м²).

Таблица 5

Средние абсолютные и относительные значения численности (*N*) и биомассы (*B*) групп мейобентоса в районе Костромской ГРЭС.

Группа	<i>N</i>		<i>B</i>	
	весна	лето	весна	лето
Nematoda	70.3 ± 24.5 37.1 ± 9.3	43.8 ± 10.5 12.9 ± 4.0	0.1 ± 0.0 3.3 ± 1.0	0.1 ± 0.0 1.0 ± 0.2
Oligochaeta	43.9 ± 18.4 18.8 ± 6.8	14.6 ± 7.8 3.7 ± 1.5	0.4 ± 0.2 11.2 ± 4.0	0.2 ± 0.1 1.6 ± 0.5
Tardigrada	8.2 ± 3.6 3.1 ± 1.2	1.0 ± 0.6 0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.0 2.4 ± 1.2	<0.1 ± 0.0 0.1 ± 0.0
Hydrachnellae	0.2 ± 0.1 0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.2 0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1 2.9 ± 2.2	0.2 ± 0.1 1.2 ± 0.4
Cladocera	13.8 ± 4.2 8.5 ± 2.6	123.8 ± 43.9 29.9 ± 7.6	0.4 ± 0.2 17.0 ± 6.2	3.4 ± 1.2 28.0 ± 8.0
Cyclopoida	14.2 ± 4.1 12.1 ± 4.1	154.0 ± 85.5 26.5 ± 6.0	0.3 ± 0.1 9.3 ± 2.6	5.6 ± 3.3 28.2 ± 6.5
Harpacticoida	24.5 ± 8.4 14.2 ± 3.9	95.0 ± 68.1 15.5 ± 8.0	0.9 ± 0.3 23.2 ± 6.5	3.5 ± 2.5 15.4 ± 7.6
Ostracoda	4.1 ± 2.6 3.6 ± 2.3	11.1 ± 6.2 8.1 ± 5.1	0.1 ± 0.1 4.9 ± 2.7	0.5 ± 0.3 10.2 ± 6.3
Ceratopogonidae	–	0.2 ± 0.1 0.1 ± 0.1	–	<0.1 ± 0.0 0.4 ± 0.4
Chironomidae	2.6 ± 0.9 2.1 ± 0.8	3.3 ± 1.4 2.1 ± 1.2	0.3 ± 0.1 11.1 ± 4.5	0.2 ± 0.1 4.5 ± 2.5
Mollusca	0.5 ± 0.2 0.5 ± 0.2	2.4 ± 0.8 1.0 ± 0.6	0.5 ± 0.3 14.7 ± 8.0	1.6 ± 0.8 9.4 ± 3.6
Эумейобентос	173.9 ± 34.7 94.8 ± 0.9	438.0 ± 136.1 95.1 ± 2.0	2.3 ± 0.4 71.5 ± 7.0	13.3 ± 4.9 84.5 ± 3.9
Псевдомейобентос	8.4 ± 2.1 5.2 ± 0.9	11.7 ± 1.8 5.0 ± 2.0	0.9 ± 0.2 28.5 ± 7.0	2.0 ± 0.8 15.5 ± 3.9
Весь мейобентос	182.4 ± 35.6	449.7 ± 136.5	3.2 ± 0.5	15.3 ± 5.6

Примечание. Обозначения те же, что и в таблице 3.

Летом в районе электростанции, как и в речном плесе водохранилища, произошло снижение относительной роли червей в сообществе и возросло значение ракообразных, главным образом – циклопов и кладоцер (см. табл. 5). Общая численность Cyclopoida в отдельных точках повысилась до 744.1 тыс. экз./м² (62% от всей мейофауны), а биомасса – до 28.0 г/м² (59%), Cladocera – до 345.6 тыс. экз./м² (58%) и 8.8 г/м² (62%) соответственно. Наибольшие показатели ветвистоусых рачков наблюдались на ближайших к сбросам подогретых вод станции.

ях – II–V. Самого массового развития здесь достигала хидорида *A. quadrangularis* (до 43 и 40% от общей численности и биомассы всего мейобентоса), обитающая в широком диапазоне температур (Смирнов, 1971). Указанная максимальная плотность циклопов была отмечена на ст. III. Именно эта группа определяла здесь рекордно высокие значения *N* и *B* (см. рис. 3), причем почти половину всего мейобентоса по обоим показателям составляли особи одного вида – копеподиты *C. kolensis*. Как известно, *C. kolensis* – холодолюбивый рачок, впадающий к началу лета в диапаузу (Монченко, 1974; Ривьер, 1986 и др.). В условиях заливов-охладителей ГРЭС на фоне постоянно повышенных температур массовое развитие данного вида и образование значительных его скоплений на дне вряд ли возможно по тому же механизму, как это было описано для Рыбинского водохранилища (Ривьер, 1996; Гусаков, 2001). Вероятнее всего, основное количество копеподитов *C. kolensis* попадает в заливы рек Шачи и Кешки через водозаборную систему ГРЭС из русловой части водохранилища (пока они еще не успели опуститься на дно для диапаузы), где рачок, как отмечалось выше, в этот период весьма многочислен, оседая затем недалеко от сброса термальных вод. На наш взгляд, подтверждением этому может служить факт снижения плотности *C. kolensis* по мере удаления от водосброса в заливе р. Шачи. Так, на ст. III (см. рис. 3) она равнялась 531.3 тыс. экз./м², на ст. II – 62.5 тыс. экз./м², а на ст. I – 15.9 тыс. экз./м². В заливе р. Кешки, очевидно по причине его сравнительной мелководности, заметно большего размера акватории и расстояния между исследованными точками, такой закономерности выявлено не было. Следует отметить, что по рукописным данным И.К. Ривьер (ИБВВ РАН) значительное количество зимне-весенних циклопов при прохождении системы охлаждения Костромской ГРЭС гибнет. Таким образом, вероятно, что в обнаруженном нами скоплении копеподитов *C. kolensis* какая-то часть особей была нежизнеспособной, что на зафиксированном материале проследить не удалось.

В районе водозабора (ст. VIII), второй выделяющейся летом значениями *N* и *B* станции (см. рис. 3), также доминировали покаящиеся стадии рачков. Здесь, однако, ведущее место занимала гарпактицида *C. staphylinus*, составлявшая 70% численности и 67% биомассы всего мейобентоса. Данный рачок интересен своей биологией. Являясь холодолюбивым стенотермическим видом, он теплый период года проводит во взрослом состоянии в цистах. Инцистирование, как пред-

полагается, служит в качестве приспособления к переживанию неблагоприятных условий, в частности – высыхания водоемов. Наблюдается оно, тем не менее, и в крупных водоемах с постоянным уровнем (Боруцкий, 1952; Sarvala, 1979; Frenzel, 1980; Курашов, 1994 и др.). Несмотря на то, что образование цист является, по-видимому, обязательным этапом жизненного цикла *C. staphylinus* во всех водоемах, установлено, что в некоторых из них определенная часть его популяции пребывает в активном, а не в инцистированном состоянии. Так, в прибрежье Ладожского озера полностью покаяющаяся популяция рачка (100% в цистах) была обнаружена только на одной из станций в июле, когда вода прогрелась до ~20°C, на других же при сходной температуре наблюдались и не инцистированные особи (Курашов, 1994).

С позиций приведенных данных интересно несколько подробнее рассмотреть биологию *C. staphylinus* – массового представителя мейофауны в районе Костромской ГРЭС – в условиях влияния подогретых вод. Известно, что одной из форм воздействия термальных вод электростанций на гидробионтов является фенологический сдвиг фаз их жизненных циклов (Мордухай-Болтовской, 1974 и др.). Подобный момент был четко зафиксирован в районе Костромской ГРЭС на примере популяции *C. staphylinus*. Так, весной на речном участке водохранилища, где температура воды была равна 7.6–8.6°C, не было обнаружено ни одного инцистированного рачка, в то время как на станциях в заливах рек Шачи и Кешки при 13.2–16.5°C до 26% его особей уже находилось в цистах. Отметим, что температура в 12°C указывается как критическая в сезонном развитии *C. staphylinus* во многих водоемах (Sarvala, 1979; Frenzel, 1980; Курашов, 1994 и др.). Летом у водозабора на ст. VIII (при 16.1°C) в инцистированном состоянии находилось уже более 97% всех особей рачка. Характерно, однако, что не инцистированные особи, хотя и единично, отмечались в этот период и в заливах-охладителях, включая точки с максимальной зарегистрированной температурой (23.2°C).

В районе ГРЭС, в отличие от речного участка, были более многочисленны ракушковые рачки (см. табл. 3–5). В июле на отдельных станциях они составляли до 41 и 52% общей численности и биомассы мейобентоса, достигая плотности в 44.7 тыс. экз./м² и 2.5 г/м². Моллюски же, наоборот, на большинстве станций, а также по средним показателям, играли заметно меньшую роль по сравнению с речным участ-

ком. Отметим, что оба сезона для мейофауны района Костромской ГРЭС была характерна очень высокая относительная роль эумейобентоса, который по численности составлял в среднем 95%, а по биомассе – 72–85% от всего сообщества (см. табл. 5).

В целом, в водоемах-охладителях Костромской ГРЭС отчетливо выраженное воздействие повышенной температуры на мейобентос проявлялось у некоторых животных только в смещении фаз жизненного цикла, как это описано для *C. staphylinus*. В остальном различия между зонами с повышенной и нормальной температурами четко не прослеживались. Как отмечал Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1974), влияние подогрева на бентос обычно завуалировано другими, более значимыми факторами – типом донных отложений, например. Так, в нашем случае в заливах рек Шачи и Кешки, как и в самом водохранилище, количественные показатели мейобентоса на заиленных песках были закономерно выше, чем на чистых песках и глинистых грунтах, независимо от расстояния до водосброса.

С указанной выше причиной (возможным воздействием других более значимых факторов), очевидно, связана противоречивость немногочисленных литературных данных о влиянии сбросов подогретых вод на мейобентос. В единственной известной нам зарубежной работе такого рода (Oden, 1979) отмечается снижение числа видов и плотности мейофауны в термально нарушенных биотопах по сравнению с естественными. Мейобентос глубоководных участков Мошковичского залива Ивановского водохранилища, принимающего в себя подогретые воды из системы охлаждения Конаковской ГРЭС, и других частей водоема сходен по видовому составу, в то время как количественные показатели сообщества наиболее высоки в заливе (Чиркова, Величко, 1974). Максимальные значения численности и биомассы отмечены в зоне умеренного подогрева, где доминируют циклопы и гарпактициды (67% от общего количества мейофауны), многочисленны ветвистоусые рачки, круглые и малощетинковые черви. За вегетационный период численность и биомасса мейобентоса в подогреваемой глубоководной части залива в среднем составляли 105.8 тыс. экз./м² и 2.0 г/м², что примерно вдвое выше, чем вне зоны влияния теплых вод. В прибрежье Мошковичского залива, где влияние подогрева менее выражено, видовой состав и обилие мейобентоса сходны с таковыми на остальной акватории водохранилища (средняя численность – 88.2 тыс. экз./м², биомасса – 1.9 г/м²). Искусственный подогрев воды за-

метно сказывается на сроках созревания и размножения животных в Мошковичском заливе, а также способствует вселению в него теплолюбивых видов, которые в обычных условиях не отмечаются на данных широтах. Сдвиг фенологических фаз наблюдался у кольчатых червей и донных кладоцер (Семерной, 1974; Чиркова, 1974). Из вселенцев в зоне влияния теплых вод отмечены олигохеты и ракушковые рачки (Семерной, 1974; Семенова, Гусаков, 1996). В глубоководной зоне Новотроицкого водохранилища, служащего водоемом-охладителем Ставропольской ГРЭС, на участке влияния подогретых вод мейобентос значительно богаче (в среднем 499.2 тыс. экз./м² и 4.7 г/м²), чем в естественных условиях (105.3 тыс. экз./м² и 1.6 г/м²) (Величко, 1981). Здесь, как и в заливах-охладителях Костромской ГРЭС, в зоне подогрева были отмечены большие скопления копеподитов пелагических циклопов. В литорали Новотроицкого водохранилища наблюдалась обратная картина – в районах термального воздействия количественное развитие сообщества было ниже (в среднем 94.1 тыс. экз./м² и 1.5 г/м²), чем вне его влияния (220.3 тыс. экз./м² и 1.8 г/м²).

Костромской разлив. На четырех исследованных в разливе станциях число видов и форм мейобентоса колебалось весной от 26 до 41, летом – от 28 до 52, в среднем составляя 35±3 и 35±6 соответственно. В целом, можно только констатировать факт незначительного роста видового богатства на одних станциях и его снижения на других летом по сравнению с весной.

Общая численность сообщества в разливе весной была невелика. Она изменялась от 47.0 до 101.0 тыс. экз./м² и в среднем примерно соответствовала таковой в русловой зоне речного участка (см. табл. 4, 6).

Летом интервал значений *N* на участке был не на много большим – от 41.0 до 198.3 тыс. экз./м². Заметное увеличение количества особей мейофауны в этот период (более чем в 3 раза) было отмечено только на станции В (см. рис. 1), в то время как на некоторых других оно даже снизилось. Средняя численность мейобентоса в разливе летом была в 1.6–4.0 раза ниже, чем на других участках водохранилища (см. табл. 3–6). Весной наибольшую плотность среди других групп мейофауны имели круглые черви (41–66% от общей) и хирономиды (15–28%). К лету их роль снижалась более чем в два раза. Доминирующее значение занимали циклопы (до 55% от общего количества организмов) и кладоцеры (до 36%). Ракушковые рачки в летнем мейобентосе Костромского разлива достигали 17% от общей величины *N*.

Таблица 6

Средние абсолютные и относительные значения численности (*N*) и биомассы (*B*) групп мейобентоса в Костромском разливе

Группа	<i>N</i>		<i>B</i>	
	весна	лето	весна	лето
Nematoda	38.9 ± 8.3	19.9 ± 5.9	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
	53.3 ± 5.2	19.8 ± 4.4	2.8 ± 0.5	1.7 ± 0.4
Oligochaeta	2.7 ± 0.6	2.0 ± 0.6	<0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0
	4.1 ± 0.9	2.4 ± 1.0	2.3 ± 0.9	3.0 ± 1.5
Tardigrada	0.1 ± 0.1	–	<0.1 ± 0.0	–
	0.2 ± 0.2	–	0.1 ± 0.1	–
Hydrachnellae	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.6 ± 0.6	0.3 ± 0.3
Cladocera	2.3 ± 0.5	21.6 ± 8.1	0.1 ± 0.0	0.6 ± 0.2
	3.6 ± 0.8	21.0 ± 5.5	5.6 ± 2.1	24.4 ± 4.0
Cyclopoida	5.1 ± 1.5	41.7 ± 21.8	0.1 ± 0.0	0.9 ± 0.4
	7.7 ± 2.5	34.6 ± 11.1	7.8 ± 2.2	36.7 ± 12.6
Harpacticoida	3.2 ± 2.2	1.5 ± 1.2	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
	4.1 ± 2.2	0.9 ± 0.6	2.7 ± 1.7	0.5 ± 0.3
Ostracoda	5.6 ± 1.7	13.0 ± 4.2	0.1 ± 0.0	0.3 ± 0.1
	7.5 ± 2.0	12.3 ± 1.7	7.4 ± 2.0	12.0 ± 2.6
Ceratopogonidae	–	0.1 ± 0.1	–	<0.1 ± 0.0
	–	0.1 ± 0.1	–	0.3 ± 0.3
Chironomidae	13.0 ± 0.9	9.4 ± 5.9	1.0 ± 0.0	0.6 ± 0.4
	19.4 ± 3.0	8.3 ± 4.6	70.3 ± 2.8	20.6 ± 8.9
Mollusca	–	0.2 ± 0.2	–	<0.1 ± 0.1
	–	0.5 ± 0.5	–	0.4 ± 0.4
Varia	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.2	<0.1 ± 0.0	<0.1 ± 0.0
	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.2
Эумейобентос	60.0 ± 11.2	98.5 ± 32.8	0.5 ± 0.1	1.9 ± 0.4
	83.6 ± 2.5	89.5 ± 4.4	36.0 ± 4.1	76.1 ± 9.2
Псевдомейобентос	10.9 ± 0.8	11.2 ± 6.0	0.9 ± 0.0	0.7 ± 0.4
	16.4 ± 2.5	10.5 ± 4.4	64.1 ± 4.1	23.9 ± 9.2
Весь мейобентос	70.9 ± 11.4	109.7 ± 34.0	1.3 ± 0.9	2.5 ± 0.6

Примечание. Обозначения те же, что и в таблице 3.

Биомасса мейофауны в разливе весной равнялась 1.3–1.6 г/м², летом – 1.0–3.8 г/м². По средним значениям она была заметно меньше, чем в соответствующие периоды на речном участке водохранилища и в районе ГРЭС (см. табл. 3–6). Это было связано с практически полным отсутствием в пробах представителей «тяжелой» фауны – моллюсков (см. табл. 6). В результате, доминирующее положение по био-

массе (62–74% от интегральной величины в пробах) весной занимали личинки хирономид.

Летом относительная роль группы по данному показателю уменьшалась более чем в 3 раза. Одновременно, как и на других участках водохранилища, существенно возрастало значение циклопов, кладоцер, но, кроме того, еще и остракод. Биомасса первых в отдельных точках достигла 64% от общей, кладоцер – 32%, остракод – 17%. По средним значениям численности, а летом и биомассы, эумейобентос в разливе, как в принципе и везде (см. табл. 3–6), значительно преобладал над псевдомейобентосом.

Таким образом, по сравнению с другими изученными участками Горьковского водохранилища, мейобентос Костромского разлива по численности и биомассе в среднем заметно беднее. Как уже отмечалось (Гусаков, 2005), это, возможно, связано с более низким трофическим статусом данного района в целом и малым содержанием биогенов в его донных осадках в частности (Современная экологическая ситуация..., 2000 и др.). В структуре доминирующих групп, согласно имеющимся на текущий момент материалам, несколько большую роль здесь играют личинки хирономид и остракоды, меньшую – моллюски. Относительно небольшое количество данных по разливу пока не позволяет провести более объективную сравнительную оценку.

Подводя общий итог раздела, заметим, что уровень количественного развития мейобентоса Горьковского водохранилища в целом отвечает тому, что наблюдается в аналогичных по трофическому статусу водохранилищах и озерах (или в соответствующих по уровню трофности их участках) данного климатического пояса (Stańczykowska, 1967; Сахарова, 1970, 1985; Гурвич, 1972, 1989; Holopainen, Paasivirta, 1977; Гагарин, Величко, 1982; Преснова, Кузнецова, 1983; Скворцов, 1998; Курашов, 1997; Петухов, 1999 и др.). Уже подчеркивалось (Экологические проблемы..., 2001; Гусаков, 2005), что, несмотря на существенный антропогенный пресс, которому подвержено Горьковское водохранилище, в ходе наших исследований явных зон, где эвтрофирование и загрязнение носили бы катастрофический для мейобентоса характер, выявлено не было. Это дает возможность в качестве основного фактора, определяющего на современном этапе количественное развитие сообщества в водохранилище, указать все-таки тип донных отложений, о чем уже говорилось выше. С другой стороны, естественно, что состав и характер распределения грунтов на

изученной акватории определяется не только природными, но и антропогенными причинами (дополнительное поступление биогенов и неорганических веществ, изменение и регулирование гидрологического режима и т.д.).

ВЫВОДЫ

Исследованы таксономическая структура и количественные параметры мейобентоса ряда участков акватории Горьковского водохранилища.

В составе сообщества выявлены 223 вида и формы из 14 таксономических групп. Впервые для водохранилища указаны 43 представителя. Наибольшую частоту встречаемости на всех участках имели шесть групп беспозвоночных: Nematoda, Oligochaeta, Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida, Chironomidae. Ведущее место по видовой представленности занимали круглые черви, составляя треть–четвертую часть от общих списков, как в отдельных районах, так и в водоеме в целом. Отмечено высокое (50–81%) сходство видового состава сообщества между изученными районами водохранилища, а также между данным водоемом и соседним Рыбинским водохранилищем (74%). Сходны в них и наборы видов, имеющих высокую встречаемость.

Сравнение с имеющимися литературными данными показывает, что мейобентос Горьковского водохранилища представлен характерным для рек и озер Европы набором организмов, а его видовое богатство сходно с таковым в других водохранилищах и крупных озерах умеренного пояса.

Общий уровень количественного развития донной мейофауны Горьковского водохранилища достаточно высок и подобен данному показателю в других водоемах умеренной зоны с близким трофическим статусом. Можно констатировать, что на определенных участках дна исследованной части водохранилища видовое богатство, численность и биомасса сообщества определяются в настоящее время, главным образом, характером донных отложений. Основу численности сообщества в изученных районах образовывали нематоды, олигохеты, кладоцеры, циклопы, гарпактициды и личинки хирономид; биомассы – эти же группы рачков, хирономиды и моллюски. Распределение относительной роли указанных групп зависело от сезона и характера биотопа. Значительное численное и, нередко, весовое превосходство

эумейобентоса над псевдомейобентосом (молодью макробентоса) косвенно свидетельствует о высоком значении мейофауны в донных биоценозах водохранилища. Сравнительно (с другими участками) низкие количественные показатели сообщества в Костромском разливе – скорее всего, следствие малого количества данных и однообразия исследованных биотопов.

В водоемах-охладителях Костромской ГРЭС отчетливо выражено воздействие повышенной температуры на мейобентос проявлялось только в смещении фаз жизненного цикла у некоторых животных. В остальном различия между зонами с повышенной и нормальной температурами явно не прослеживались.

Исследования поддержаны программой фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», гос. контракт №10002–251/ОБН–2/151–171/200404–102.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н.Р. Зависимость между линейными размерами и массой тела у некоторых тубифицид // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1988. – № 79. – С. 44–48.
- Баканов А.И. О мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1982. – № 53. – С. 12–17.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. – Л.: ЗИН АН СССР, 1979. – С. 58–79.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни р. Волги // Моногр. Волжской биол. ст. – 1924. – № 1. – 398 с.
- Бентос Учинского водохранилища. – М.: Наука, 1980. – 252 с.
- Бисеров В.И. Пресноводные тихоходки некоторых районов СССР // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 12. – С. 1798–1811.
- Боруцкий Е.В. Сопредельные Harpacticoida бассейна р. Волги // Русск. гидробиол. журн. – 1926. – Т. 5, № 10–12. – С. 210–218.
- Боруцкий Е.В. Harpacticoida пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 3., № 4. – 426 с.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. – Л.: Наука, 1969. – 323 с.
- Величко Е.С. Предварительные данные по мейобентосу Ивановского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1975. – № 28. – С. 36–39.
- Величко Е.С. О мейобентосе Новотроицкого водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1981. – № 52. – С. 16–19.
- Вилисова И.К. Зоопланктон Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 77. – С. 146–153.
- Волга и ее жизнь. – Л.: Наука, 1978. – 348 с.
- Гагарин В.Г. Донные нематоды некоторых волжских водохранилищ // Гидробиол. журн. – 1978. – Т. 14, № 5. – С. 29–33.

Гагарин В.Г. Мейобентос Рыбинского водохранилища и его притоков // Фауна и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1986. – С. 30–47. Деп. в ВИНТИ 14.01.86, № 306–В86.

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод СССР. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 152 с.

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран (отряды Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida, Mononchida). – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 352 с.

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды водоемов Волжского бассейна // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. – С. 174–204.

Гагарин В.Г., Величко Е.С. О мейобентосе озер Северо-Двинской системы и Шекнинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. – Л.: Наука, 1982. – С. 112–126.

Гагарин В.Г., Гусаков В.А. О виде *Tobrilus wesenbergi* (Nematoda, Enoplida, Tobrilidae) // Зоол. журн. – 1994. – Т. 73, № 7–8. – С. 233–234.

Гагарин В.Г., Гусаков В.А. Два новых вида свободноживущих пресноводных нематод (Tobrilidae) из бассейна Волги // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, № 9. – С. 1064–1067.

Гунько А.Ф. Донная фауна Волги в районе Горьковского водохранилища до его сооружения // Тр. ИБВ АН СССР. – 1961. – № 4(7). – С. 178–186.

Гурвич В.В. Формирование фауны микробентоса и придонного планктона Каховского водохранилища в первые годы его становления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Киев, 1961. – 16 с.

Гурвич В.В. К эколого-зоогеографической характеристике придонного планктона и микробентоса Каховского водохранилища // Гидробиол. журн. – 1965. – Т. 1, № 4. – С. 67–68.

Гурвич В.В. Формирование микро- и мезобентоса Киевского водохранилища // Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность. – Киев: Наукова думка, 1972. – С. 342–364.

Гурвич В.В. Микро- и мезобентос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К.: Наукова думка, 1989. – С. 73–95.

Гусаков В.А. Видовой состав и распределение мейобентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 74–93.

Гусаков В.А. Новые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. – 2000. – № 1. – С. 83–91.

Гусаков В.А. Влияние гидрологического режима на распределение и динамику донных циклопов в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. – 2001. – Т. 28, № 1. – С. 99–109.

Гусаков В.А. Структурная характеристика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ: Дис. ... канд. биол. наук, Борок, 2002. – 247 с.

Гусаков В.А. Состав, количественное развитие и динамика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ – Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. – С. 106–118.

Елагина Т.С. Зоопланктон Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС

// Экология организмов водохранилищ-охладителей. – Л.: Наука, 1975. – С. 244–256.

Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений Волжских водохранилищ. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 3–16.

Иваньковское водохранилище и его жизнь. – Л.: Наука, 1978. – 304 с.

Ковальчук Н.Е. К фауне и экологии тихоходок (*Tardigrada*) водоемов бассейна Днестра // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66, № 2. – С. 298–301.

Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. – СПб.: Алга-Фонд, 1994. – 224 с.

Курашов Е.А. Мейобентос озерных экосистем: экология и реакция на антропогенные воздействия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук, СПб., 1997. – 51 с.

Ласточкин Д.А. Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины // Тр. Ивановского с/х ин-та. – 1935. – № 1. – С. 85–95.

Ласточкин Д.А. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи // Тр. Ивановского с/х ин-та. – 1936. – № 2. – С. 167–190.

Ласточкин Д.А. Кормовые ресурсы Верхней Волги // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1944. – № 2. – С. 102–120.

Луфферова Л.А. Весовая характеристика некоторых пресноводных Ostracoda // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – 1970. – № 5. – С. 35–39.

Малевич И.И. Заметки по фауне Oligochaeta СССР // Русск. гидробиол. журн. – 1926. – № 10–12. – С. 223–225.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – 240 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. – Л.: Минрыбхоз РСФСР, ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1984. – 52 с.

Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971–1973 гг. // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1978. – № 38. – С. 38–43.

Монченко В.І. Щелепнороти циклопоподібні, циклопи (Cyclopidae) // Фауна України. – Київ: Наукова думка, 1974. Т. 27, № 3. – 452 с.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН. – 1954. – № 2. – С. 223–241.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. "Борок". – 1955. – № 2. – С. 31–88.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. ИБВ АН СССР – 1961. – № 4(7). – С. 49–177.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Формы воздействия тепловых и атомных электростанций на жизнь водоемов // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов: Мат. второго симпози. Борок, 26–28 авг. 1974 г. – Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. – С. 107–110.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Митропольский В.И. Бентос Белого озера // Тр. ИБВ АН СССР – 1959. – № 2(5). – С. 85–101.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Мордухай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. "Борок". – 1958. – № 3. – С. 142–194.

Набережный А.И., Ирмашева С.Г. Соотношение размеров и массы тела у гарпактицид (Crustacea: Harpacticoida) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. – 1980. – № 4. – С. 75–76.

Неизвестнова-Жакина Е.С. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1937. – № 4. – С. 1247–1275.

Панкратова В.Я., Балушкина Е.В. Зависимость массы тела от длины и интенсивности обмена у личинок хирономид // Основы изучения пресноводных экосистем. – Л.: ЗИН АН СССР, 1981. – С. 92–97.

Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1992. – № 94. – С. 34–40.

Перова С.Н. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. – 1998. – № 3. – С. 29–33.

Перова С.Н., Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса различных участков Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. – 2001. – № 2. – С. 93–100.

Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. – 2002. – № 3. – С. 55–64.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 288 с.

Петухов В.А. Структурно-функциональная характеристика мейобентоса разнотипных озер Северо-Запада Российской Федерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, СПб., 1999. – 25 с.

Преснова Е.В., Кузнецова Л.А. Мейобентос заливов Камского водохранилища в связи с характером донных отложений // Биологические ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. второго рег. совещ. гидробиологов Урала. Ч. I. Пермь, 18–20 янв. 1983 г. – Пермь: ВГБО АН СССР, 1983. – С. 55–57.

Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. – Л.: Наука, 1986. – 160 с.

(Ривьер И.К.) Rivier I.C. Ecology of diapausing copepods of *Cyclops kolensis* Lill. in reservoirs of the Upper Volga // Hydrobiologia. – 1996. – V. 320, № 1–2. – P. 235–241.

Ривьер И.К. Cladocera каскада Волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. – С. 217–221.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. – Л.: Наука, 1972. – 364 с.

Сахарова М.И. Сезонная динамика микробентоса Учинского водохранилища // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, № 12. – С. 1767–1774.

Сахарова М.И. Мезобентос // Комплексные исследования водохранилищ. – М.: Изд-во МГУ, 1985. № 6. – С. 209–216.

Семерной В.П. Некоторые данные по Oligochaeta зоны влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов: Мат. второго симпозиума. Борок, 26–28 авг. 1974 г. – Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. – С. 157–160.

Семенова Л.М. Видовой состав и распределение ракушковых ракообразных (Ostracoda) в водохранилищах Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. – Л.: Наука, 1985. – С. 105–118.

Семенова Л.М. Ракушковые ракообразные (Ostracoda) бассейна Волги // Пресновод-

ные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 109–119.

Семенова Л.М. Остракоды (Crustacea, Ostracoda) Волжского бассейна // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. – С. 222–228.

Семенова Л.М., Гусаков В.А. Первое нахождение видов рода *Stenocypris* (Ostracoda, Crustacea) в водоемах России и Украины // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75, № 2. – С. 315–319.

Скальская И.А. Состав и распределение зообентоса Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. – Л.: Наука, 1975. – С. 258–271.

Скальская И.А. Развитие наидид (Naididae, Oligochaeta) в зооценозах обрастаний Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. – 1978. – № 40. – С. 27–31.

Скворцов В.В. Закономерности формирования мейобентоса и его роль в экосистемах малых озер различных географических зон: Автореф. дис. ... докт. биол. наук, СПб., 1998. – 46 с.

(Смирнов Н.Н.) Smirnov N.N. On inshore Cladocera of the Volga water reservoirs // Hydrobiologia. – 1963. – V. 23, № 1–2. – P. 166–176.

Смирнов Н.Н. Macrothricidae и Sididae волжских водохранилищ // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. – М., Л.: Наука, 1965. – С. 54–57.

Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. – Л.: Наука, 1971. Т. 1, № 2. – 531 с.

Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. – 284 с.

Соколов И.И. Hydracarina – водяные клещи // Фауна СССР. Паукообразные. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 5, № 2. – 511 с.

Стругач М.Б. Бентос Горьковского водохранилища (по материалам 1956–1960 гг.) // Изв. ГосНИОРХ. – 1965. – Т. 59. – С. 149–166.

Стругач М.Б. Бентос Горьковского водохранилища (Материалы 1972–1974 гг.) // Тр. ГосНИОРХ. – 1979. – № 142. – С. 91–98.

Тузовский П.В. Водяные клещи Верхней Волги. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. – 82 с.

Цалолыхин С.Я. Определение веса пресноводных нематод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. – Л.: ЗИН АН СССР, 1981. – С. 80–85.

Цееб Я.Я. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма // Зоол. журн. – 1958. – Т. 37, № 1. – С. 3–12.

Чиркова З.Н. Донные Cladocera (Crustacea) Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов: Мат. второго симпозиума. Борок, 26–28 авг. 1974 г. – Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. – С. 187–188.

Чиркова З.Н. Палеарктические виды *Iliocryptus* (Cladocera, Macrothricidae). – Апатиты: ММБИ АН СССР, 1984. – 106 с.

Чиркова З.Н., Величко Е.С. Мейобентос Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС // Влияние тепловых электростанций на

- гидрологию и биологию водоемов: Мат. второго симпозиума. Борок, 26–28 авг. 1974 г. – Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. – С. 189–191.
- Чиркова З.Н., Мордохай-Болтовской Ф.Д. О микробентосе озер Белого, Кубенского и системы Северо-Двинского канала // Биология и физиология пресноводных организмов. – Л.: Наука, 1971. – С. 63–81.
- Численко Л.Л. Роль Harpacticoida в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитали Белого моря // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, № 7. – С. 983–996.
- Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. – Л.: Наука, 1968. – 107 с.
- Шилова А.И. Хиროномиды бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. – С. 241–251.
- Экологические проблемы Верхней Волги. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. – 427 с.
- Ankar S., Elmgren R. The benthic macro- and meiofauna of the Asko Landsort area. A stratified random sampling survey // Contribution from the Asko Laboratory. – 1976. – № 11. – 115 p.
- Frenzel P. Die populationsdynamik von *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) (Copepoda, Harpacticoida) im litoral des Bodensees // Crustaceana. – 1980. – V. 39, № 3. – P. 282–286.
- Holopainen I.J., Paasivirta L. Abundance and biomass of the meiozoobenthos in the oligotrophic and mesohumic lake Pääjärvi, southern Finland // Ann. Zool. Fenn. – 1977. – V. 14, № 3. – P. 124–134.
- Limnofauna Europaea. – Stuttgart, N. Y., Amsterdam: Gustav Fischer Verlag & Swets en Zeitlinger B.V., 1978. – 532 p.
- Oden B.J. The freshwater littoral meiofauna in a South Carolina reservoir receiving thermal effluents // Freshwat. Biol. – 1979. – V. 9, № 4. – P. 291–304.
- Sarvala J. A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida) // Hydrobiologia. – 1979. – V. 62, № 2. – P. 113–129.
- Stańczykowska A. Comparison of the zoomicrobenthos occurring in the profundal of several lakes in Northern Poland // Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. biol. sci. Pt. II. – 1967. – V. 15, № 6. – P. 349–353.
- Thorkil E.H., Gregor W.Y. Tardigrada of the soil and litter of Danish beech forest // Pedobiologia. – 1972. – V. 12. – P. 287–304.

УДК 595.324.2

МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ *DAPHNIA CURVIROSTRIS* EYLMANN ВО ВРЕМЕННОМ ВОДОЕМЕ ПОБЕРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2005 г. А.Г. Кирдяшева

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Впервые в бассейне Рыбинского водохранилища обнаружена *Daphnia curvirostris*. Показано, что наиболее лабильны длина хвостовой иглы и отношение длины хвостовой иглы к длине тела. Наиболее стабильно отношение высоты головы к длине тела. Максимальной плотности популяция *D. curvirostris* достигает в конце июля.

ВВЕДЕНИЕ

Daphnia curvirostris Eylmann, 1887 относится к группе видов *D. pulex*. От других представителей группы отличается рядом признаков. У самок *D. curvirostris* редуцированы основания антенн I (рис. 1), что сближает ее с видами группы *D. longispina*. Самцы имеют хорошо развитый рострум (рис. 3) и короткий абдоминальный вырост (рис. 1) (Глаголев, 1995).

Вид распространен в Евразии от субтропиков на север до юга Норвегии, Ленинградской обл., среднего Байкала, Приморья (Глаголев, 1995). Отмечен в горных водоемах Памира и Тибета на высоте ~ 4000 м над уровнем моря. Помимо Евразии, известны местонахождения *D. curvirostris* в восточной экваториальной Африке (Harding, 1958) и на северо-западе Канады (Glagolev, 1986).

Сведения об экологии вида фрагментарны. Обычно эта дафния обитает в прудах и временных водоемах, но может встречаться и в литорали озер (Glagolev, 1986). По данным Хрбачека (Hrbacek, 1987) типичные местообитания *D. curvirostris* в Центральной Европе – временные водоемы лиственных лесов. Вода таких водоемов интенсивно окрашена в коричневый цвет из-за разложения листового опада и богата биогенными веществами. *D. curvirostris* в достаточной степени эвритермна. С. М. Глаголев находил этих рачков под ледяным покровом в прудах Московской обл. а так же во временном водоеме г. Худжанд (Таджикистан) при температуре воздуха 40°C (Glagolev, 1986). Причем в обоих случаях дафнии партеногенетически размножались.

Для бассейна Рыбинского водохранилища вид ранее не отмечался.

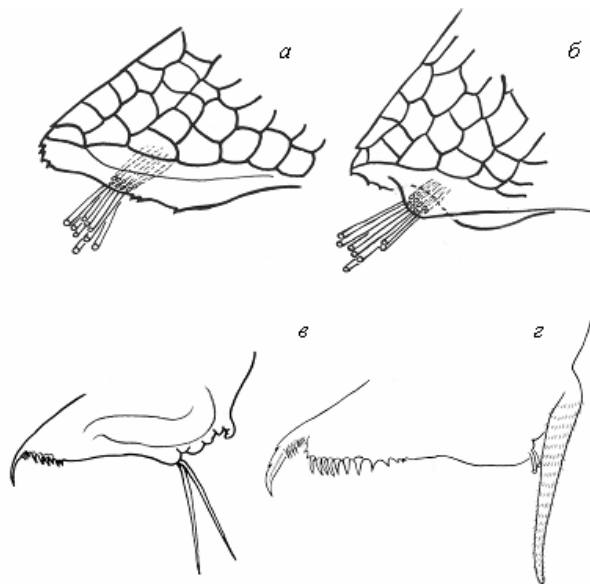


Рис. 1. Детали строения тела *Daphnia curvirostris* и *D. pulex*: а, б – антенны I самок, в, г – постабдомен самцов; а, в – *D. curvirostris* из исследуемого водоёма; б, г – *D. pulex* из р. Латка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2004 г. на временном водоеме диаметром ~ 3 м, расположенном на территории пос. Борок Ярославской обл. По всему периметру водоем окружен лиственными деревьями и фактически всегда затенен. Дно покрыто толстым слоем листового опада. Вода коричневого цвета, с сильным запахом сероводорода. Глубина, в зависимости от погодных условий, колебалась от 10 до 50 см. В жаркие годы водоем обычно пересыхает к середине лета. В 2004 г. из-за частых дождей он был заполнен водой в течение всего периода наблюдений.

Материал собирали каждые 7–14 сут с мая по август. Одновременно с качественными пробами (для морфологического анализа животных) отбирали и количественные. Для этого 20–25 л воды процеживали через планктонную сеть из мельничного газа №76. Пробы фиксировали 4%-ным формалином.

Структурные особенности популяции *D. curvirostris* оценивали по общей численности рачков, экз./л, и процентным соотношениям

разных возрастных и половых групп. Морфологический анализ проводили по следующим признакам: форма головы и тела, длина головы, тела и хвостовой иглы, отношение длины головы к длине тела, отношение длины хвостовой иглы к длине тела. Для морфометрических показателей рассчитывали коэффициент вариации (C_v , %).

Морфологические рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованном водоеме из представителей рода *Daphnia* обнаружена только *D. curvirostris*. Рачки имеют типичную для данного вида форму (рис. 2).

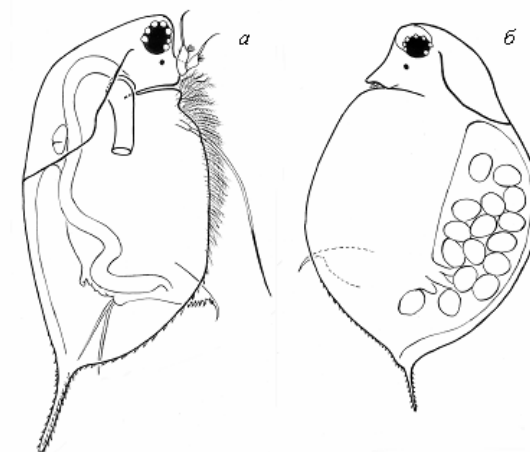


Рис. 2. Внешний вид *Daphnia curvirostris* из исследуемого водоёма: а – самец, б – партеногенетическая самка.

Незначительные отличия наблюдаются в форме головы и вооружении зубчиками спинной стороны створок раковины самок, форме рострума самцов. Зубчики на брюшной стороне створок самок покрывают $\frac{1}{2}$ или менее их длины, что согласуется с описаниями вида в литературе. У всех самок из изучаемого водоема зубчики на спинной стороне створок отсутствуют. У рачков из других популяций зубчики обычно имеются, но покрывают не более $\frac{1}{4}$ части спинной стороны створок (Glagolev, 1986).

С. М. Глаголев отмечает, что передненижний край головы самок *D. curvirostris* почти всегда прямой (Glagolev, 1986). А. Л. Бенинг, на-

оборот, как систематический признак *D. pulex* var. *curvirostris*, приводит сильно вогнутый край головы – «романский нос» (Бенинг, 1941). Однако указывает, что и у других видов дафний такая форма головы иногда встречается. В исследуемом водоеме одновременно находились половозрелые самки *D. curvirostris* с прямым и вогнутым краем. Также попадались единичные, уродливые экземпляры с очень сильно вогнутым краем головы (рис. 3). Молодь и неполовозрелые самки имели прямой край головы.

Самцы из исследованного водоема отличались от типичных форм чрезвычайно сильно развитым рострумом (рис. 3), Форма головы и тела у них фактически не варьировали.

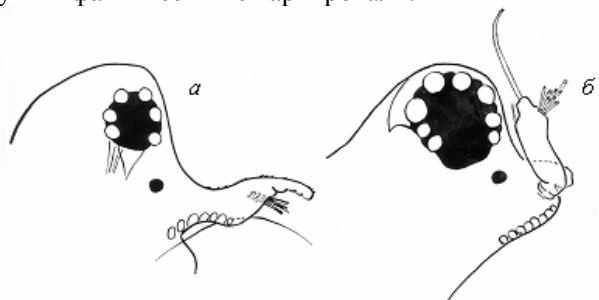


Рис. 3. Голова *Daphnia curvirostris*: а – самка с уродливой формой передненижнего края головы, б – самец.

В течение сезона размерные характеристики дафний мало менялись. Максимальные размеры партеногенетических самок отмечены в конце мая, когда дафнии только появились в водоеме (рис. 4). В это время максимальная длина тела (без хвостовой иглы) достигала 2.86 мм. С. М. Глаголев (Glagolev, 1986) отмечал наибольшую длину *D. curvirostris* (по материалам из разных регионов мира) 2.88 мм. С. Негреа (Negrea, 1983) приводит максимальные размеры партеногенетических самок 2.4 мм. Большие размеры особей в начале сезона характерны для дафний, вышедших из покоящихся яиц. Так, И. К. Ривьер отмечала наиболее крупные размеры у самок *D. pulex*, вышедших весной из эфиппиумов (Ривьер, 1973).

Отношение длины головы к длине тела партеногенетических самок *D. curvirostris* было относительно стабильным в течение сезона. Изменения наблюдали только в отношении длины хвостовой иглы к длине тела, к концу лета этот показатель снижался (рис. 4). Расчет коэффициента вариации показал, что наиболее лабильными морфологи-

ческими признаками у партеногенетических самок являются длина хвостовой иглы ($C_v = 40\%$) и отношение длины хвостовой иглы к длине тела ($C_v = 35.5\%$). Наиболее стабильным признаком оказалось отношение длины головы к длине тела ($C_v < 10\%$). Длина тела и длина головы также варьировали слабо, C_v составлял соответственно 13% и 12.3%.

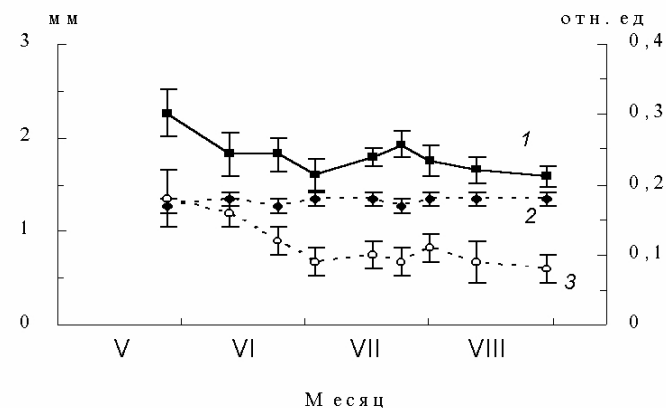


Рис. 4. Размеры партеногенетических самок *Daphnia curvirostris* в течение сезона: 1 – длина тела, мм; 2 – отношение длины головы к длине тела, относительные единицы; 3 – отношение длины хвостовой иглы к длине тела, относительные единицы.

У эфиппиальных самок размеры и отношения размерных показателей изменялись незначительно (рис. 5). Максимальная длина тела (2 мм) наблюдалась в конце июня, когда они появились в планктоне. С. М. Глаголев отмечает максимальную длину тела гамогенетических самок *D. curvirostris* из оз. Глубокое 1.75 мм, а в пробах из разных регионов 2.26 мм (Glagolev, 1986). С. Негреа приводит максимальный размер 1.7 мм (Negrea, 1983).

В исследуемом водоеме у эфиппиальных самок, как и у партеногенетических, наиболее варьировали длина хвостовой иглы ($C_v = 27.6\%$) и отношение длины хвостовой иглы к длине тела ($C_v = 25.4\%$). Остальные признаки были относительно стабильными. Аналогичную картину наблюдали и у самцов (рис. 6): C_v длины хвостовой иглы равнялся 24%, C_v длины хвостовой иглы к длине тела – 27.1%. Длина тела самцов также почти не менялась в течение сезона ($C_v = 7.7\%$). Низкие значения коэффициента вариации длины головы и отношения

длины головы к длине тела обычно характерны для дафний, у которых отсутствует цикломорфоз, именно к таким видам и относится *D. curvirostris*.

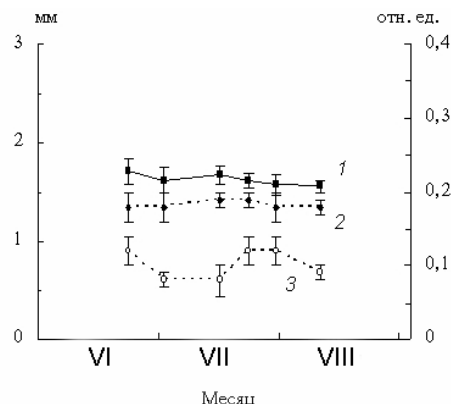


Рис. 5. Размеры эфиппийальных самок *Daphnia curvirostris* в течение сезона. Обозначения как на рис. 4.

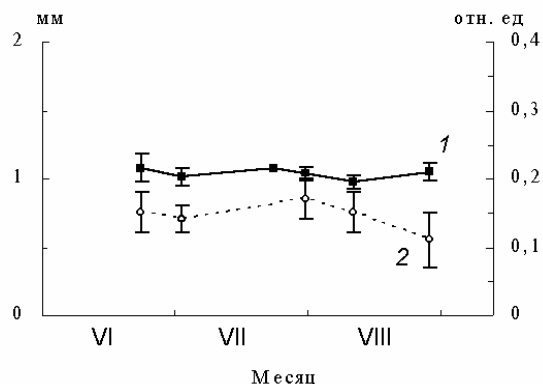


Рис. 6. Размеры самцов *Daphnia curvirostris* в течение сезона: 1 – длина тела, мм; 2 – отношение длины хвостовой иглы к длине тела, относительные единицы.

Все дафнии в популяции были густо покрыты сувойками, то же самое С. М. Глаголев отмечал у *D. curvirostris* из оз. Глубокое (Glagolev, 1986). В лабораторных условиях автором прослежено как после линьки рачка сувойки покидают сброшенную раковину, превращаясь в «бродяжек», и пересаживаются на перелинявшую дафнию. Рачки полностью покрываются сувойками через 20–30 мин, на сброшенной раковине остаются только стебельки от инфузорий.

В изучаемом водоеме дафнии появились в конце мая, их численность была очень низкая (рис. 7).

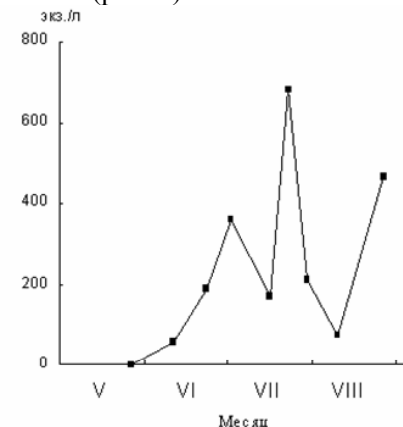


Рис. 7. Динамика численности *Daphnia curvirostris* в исследуемом водоёме.

В пробе присутствовали партеногенетические самки, вышедшие из покоящихся яиц и достигшие половозрелости, и молодь. Материнские особи активно размножались, и доля молоди в популяции была максимальной, составляя 87.3% численности вида (рис. 8). В течение июня происходило постепенное возрастание общей численности дафний до 360 экз./л и уменьшение доли молоди до 39%. Последовавшее за этим снижение плотности дафний 16-го июля возможно связано с лимитированием пищевых объектов или ухудшением кислородного режима.

Тем не менее, общая численность рачков была относительно высокая (> 100 экз./л), а количество молоди возросло до 46.3%. Максимальной численности популяция достигла 23 июля, плотность рачков составила > 680 экз./л, на долю молоди приходилось 75.6% численности вида. В это время температура в водоеме была максимальной, а уровень воды, из-за интенсивного испарения, минимальным. К 10-му августа общая численность снизилась примерно на порядок, а к 27-му августа снова повысилась.

С конца июля доля молоди постепенно снижалась и к концу лета достигла минимального значения. При максимальных значениях численности партеногенетических самок количество молоди было минимальным и наоборот. И.К. Ривьер, наблюдая за *D. pulex* из времен-

ного водоема, отмечала возрастание доли самцов от общей численности рачка после достижения популяцией максимальной плотности (Ривьер, 1973). В исследуемом водоеме изменение доли самцов в популяции и общей численности *D. curvirostris* носили синхронный характер в течение всего периода наблюдений. Лишь в конце июля высокая доля самцов наблюдалась на неделю позже пика общей численности. Процент гамогенетических самок в течение всего сезона был низок и колебался от 1.7% до 7.5%.

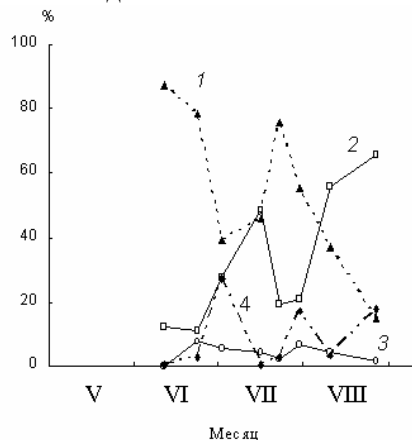


Рис. 8. Численность возрастных и половых групп *Daphnia curvirostris* (% общей численности): 1 – молодь; 2 – партеногенетические самки; 3 – эфиппийальные самки; 4 – самцы.

Очень высокая плотность крупной *D. curvirostris* связана, скорее всего, с повышенной устойчивостью вида к неблагоприятным факторам среды. Также имеют значение и особенности ее местообитания – наличие большого слоя гниющего листового опада, детрита, достаточно крутые берега водоема, обеспечивающие смыв большого количества биогенов. Все это позволяет предположить, что в водоеме постоянно присутствует большое количество бактерий, служащих дафниям кормовыми объектами.

ВЫВОДЫ

Впервые в бассейне Рыбинского водохранилища обнаружена *Daphnia curvirostris*.

Выявлена степень варьирования основных морфологических признаков. Наиболее лабильны длина хвостовой иглы и отношение

длины хвостовой иглы к длине тела. Наиболее стабильно отношение длины головы к длине тела. Плотность популяции в водоеме очень высокая и достигает в конце июля 681 экз./л.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси.: Грузмедгиз, 1941. 384 с.
- Глаголев С. М. Род *Daphnia* // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. С. 48–58.
- Ривьер И. К. Особенности структуры популяции *D. pulex* (De Geer) во временных водоемах в районе Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 20. С. 21–25.
- Glagolev S. M. Species composition of *Daphnia* in lake Glubokoe with notes on the taxonomy geographical distribution of some species // Hydrobiologia, 1986. V. 141. P. 55–82.
- Harding J. P. Crustacea: Cladocera // Res. Sci. Explor. Hidrobiol. Lac Taganyika. 1958. V. 3. P. 55–89.
- Hrbacek J. Systematics and biogeography of *Daphnia* species in the Northern temperate regions // Mem. inst. Ital. Idrobiol. 1987. V. 45. P. 44–48.
- Negrea S. Cladocera. Fauna Rep. Socialiste Romania. Crustacea. V. 4. Fasc. 12, Bucurest: Ed. Acad. Rep. Soc. Romania, 1983. 399 p.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ ТУРБЕЛЛЯРИЙ БАССЕЙНА ВОЛГИ

© 2005 г. Е.М. Коргина

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Прослежена история изучения турбеллярий Волжского бассейна, начиная с конца 19 века. Приведен список видов турбеллярий, обнаруженных от начала исследования и до наших дней, включающий 116 видов ресничных червей.

Турбеллярии являются обычными представителями водных биоценозов различных типов континентальных водоемов. Большинство из них являются мелкими паренхимными животными. К сожалению, трудности в определении (в живом состоянии, кроме представителей отр. Tricladida) не позволяют зоологам и гидробиологам идентифицировать червей в полевых условиях, поэтому более мелкие представители всех остальных отрядов турбеллярий остаются малоизученными, а количественные данные указываются очень редко.

Первые, сколько-нибудь достоверные, данные о пресноводных турбелляриях России относятся к середине 19 века. В 1844 году Эйхвальд (Eichwald) описывает из стоячих вод окрестностей Петербурга 4 вида ресничных червей, которых он отнес к сборному в то время роду *Planaria*.

Первые сведения о турбелляриях Волги и ее бассейна в районе г. Казани и его окрестностях появились в работах И.П. Забусова (1894, 1895) и Мейснера (Meissner, 1904). В первой работе И.П. Забусов рассматривает сем. Microstomidae и отмечает 4 вида червей, относящихся к 2 родам: *Microstoma* и *Stenostoma*. Во второй работе он описывает фауну турбеллярий окрестностей Казани, где указывает 18 видов. Мейснер изучает зимнюю фауну и отмечает 2 вида червей: *Stenostomum leucops* и *Microstomum lineare*. Значительно позднее в окрестностях г. Казани был найден вид *Phaenocora polyceria* Bek (Забусов, 1935).

Фауну ресничных червей Волги и окрестностей Саратова исследуют В.П. Зыков (Зыков, 1900, 1901, 1903; Zykov, 1900), А.С. Скориков (1903), И.П. Забусов (1903). Список насчитывает чуть больше десятка видов.

«Грустно признать, но фауне (кроме ихтиофауны) и флоре ве-

ликой русской реки не посчастливилось найти до сих пор ревностных и преданных исследователей. Течет она искони веков до сего времени неизвестная, неведомая, и что несет она в своих водах – то никому неизвестно» – так писал В.П. Зыков в 1900 г. об исследованиях Волги.

Интенсивное изучение ресничных червей ведется в первые три десятилетия XX-го века. В это время работают крупнейшие российские специалисты по турбелляриям – профессора В.Н. Беклемишев и Н.В. Насонов.

В.Н. Беклемишев (1916) изучает фауну червей в Калужской губернии в лесистом и болотистом водоразделе между притоками Десны и Оки. В результате он описывает 30 видов турбеллярий в этой местности, проводит ревизию червей рода *Macrostomum*, изучает морфологию копулятивных органов рода *Dalyellia*, делает первый анализ географического распространения пресноводных триклад (Беклемишев, 1923, 1924, 1926, 1951).

Н.В. Насонов обследует фауну турбеллярий водоемов Саратовской губернии, выделяет видовые комплексы червей, приуроченные к почвенно-растительным зонам России (Насонов, 1919, 1923; Nasonov, 1924).

Первые работы по фауне ресничных червей Верхневолжского бассейна проведены Н.В. Кордэ. Ею исследовалась фауна Иваново-Вознесенской губернии (Кордэ, 1923), оз. Плещеева (Переславского) Владимирской губернии (Кордэ, 1928). Д.А. Ласточкин (1930) продолжил изучение фауны береговой области Переславского (Плещеева) озера. Ими было отмечено 34 вида турбеллярий. В Валдайском озере, обнаружено 13 видов червей (Кордэ, Ласточкин и др., 1926). А в фауне р. Оки близ Муром Н.В. Кордэ (1940) указывает 22 вида.

В 1940 году на участке р. Волги, в 3 км от биологической станции «Борок», Н.В. Кордэ находит всего 3 вида турбеллярий: *Stenostomum leucops*, *Macroctomum appendiculatum*, *Otomesostoma auditivum* (Кордэ, 1950). В следующем году этот участок реки был скрыт водами Рыбинского водохранилища.

Огромный вклад в дело изучения триклад сделан сотрудниками Казанского университета. В монографии «Планарии Европейской части СССР» Н.А. Порфирьевой и Р.Я. Дыгановой (1987) содержатся сведения о нахождении триклад в Волжском бассейне.

Наблюдался значительный перерыв в изучении фауны других отрядов турбеллярий. Но для оценки роли ресничных червей в пре-

сноводных экосистемах необходимы объективные знания фауны турбеллярий, биологии, питания, жизненных циклов, количественного распределения, поэтому в 1976 г. в лаборатории экологии водных беспозвоночных под руководством д.б.н., профессора Ф.Д. Мордухай-Болтовского при участии В.Г. Гагарина и Е.М. Коргиной было начато изучение данной группы животных.

Первая сводка литературных данных по видовому составу турбеллярий Волги была опубликована В.Г. Гагариным в приложении монографии «Волга и ее жизнь» (1978). К тому моменту фауна червей насчитывала 72 вида и подвида. Позднее, в 1982 г., В.Г. Гагариным и Е.М. Коргиной (1982) был составлен «Каталог Turbellaria пресных вод СССР», включающий 258 видов, где каждый из них сопровождался ссылками на работы, в которых эти виды впервые отмечены для региона, а также работы, в которых устанавливается таксономический ранг и валидность названий. Для бассейна Волги указано 88 видов.

В конце 70-х – начале 80-х гг. проводились исследования фауны турбеллярий водоемов Верхневолжского бассейна. В 1981–1983 гг. исследовались Рыбинское и Ивановское водохранилища (Коргина, 1983, 1984, 1986, 1987), видовой состав которых соответственно равнялся 44 и 45 видам. Большое количество видов можно объяснить наличием разнообразных биотопов в крупных водоемах. Наибольшее разнообразие наблюдалось в июле при прогреве воды и пышной вегетации растительности в водохранилищах. Особенно выделялись защищенные и полужащищенные мелководья. Большинство видов относилось к сем. Typhloplanidae, родам *Castrada*, *Mesostoma*, *Gyratrix*. Осенью, с понижением температуры воды, количество видов снижалось, а наиболее распространенными были *Otomesostoma auditivum*, *Tetracelis marmorosa*, *Stenostomum leucops*, *Microstomum lineare*, *Prorhynchus stagnalis*.

В 1976–1983 гг. изучалась фауна прудов окрестностей пос. Борок (Ярославская обл.) (Коргина, 1982, 1985). Из 36 отмеченных видов обычными были: *Stenostomum leucops*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Microstomum lineare*, *Microdalyellia brevimana*, *Castrella truncata*, *Bothromesostoma essenii*.

В 1988 г. материал по фауне турбеллярий был собран в прибрежье девяти водоемов Северо-Двинской системы. В них обнаружено 32 вида ресничных червей, относящихся к 5 отрядам. Наибольшее количество видов (по 13) зарегистрировано в оз. Сиверском и Вазерин-

ском. В фауне преобладали широко распространенные виды, некоторые из которых характерны для заболоченных и стоячих водоемов северных широт: *Castrada inermis* (оз. Кубенское) и *C. luteola* (р. Пороховица), а также встречен вид *Stenostomum bryophilum*, который был известен только из заболоченных озер Скандинавии (Коргина, 1999).

В 1996 г. после 70-летнего перерыва изучалась фауна ресничных червей оз. Плещеево. Исследования озера показали, что видовой состав турбеллярий сократился, и в настоящее время их фауна представлена 24 видами из 12 семейств и 6 отрядов. Из них 8 видов указаны впервые для этого водоема, а 16 – ранее отмечены Н.В. Кордэ (см. табл.). Наибольшее количество видов (18) встречено в зарослях прибрежья западной части озера. Менее разнообразна фауна рек Вексы и Трубеж, минимальное количество видов зафиксировано в юго-восточной части озера. Описан новый вид *Castrada tamkaevi* sp.n. Коргина из сем. Typhloplanidae (Коргина, 2001).

Параллельно с изучением видового состава, изучались жизненные циклы *Mesostoma lingua* и *Bothromesostoma essenii* – наиболее характерные для фаунистического комплекса обследованных водоемов. Установлено, что продолжительность жизни особей *Mesostoma lingua* в среднем составляет 74 дня. За это время особь откладывает до 90 яиц. Различимы летние и зимние яйца, летнее яйцо через 22 дня дает половозрелую особь. Популяция *M. lingua* в водоеме существует около 4-х месяцев, представлена особями генерации, вышедшей из перезимовавших яиц, и ее потомками.

Популяция *B. essenii* развивается 4 месяца, с середины мая до середины сентября, за счет особей, имеющих четко выраженный одногодичный жизненный цикл. В зимнее время в водоеме находятся только покоящиеся зимние яйца. Продолжительность жизни особи *B. essenii* составляет в среднем 57 дней, максимально 97 дней, производя за это время в среднем 17.6 яиц (Коргина, 1986).

За период с 1994 по 1996 гг. получены материалы по фауне турбеллярий малых рек, впадающих в Рыбинское водохранилище (Коргина, 2003). В них отмечено 33 вида ресничных червей, относящихся к 6 отрядам и 9 семействам. Видовой состав различался незначительно. Все виды ранее были описаны для фауны Верхневолжских водохранилищ, кроме *Macrostomum orthostylum*, который впервые зарегистрирован на Верхней Волге. Позднее в фауне турбеллярий малых рек обнаружено еще два вида триклад – *Polycelis nigra* и *Dugesia lugubris*.

Таким образом, за весь период исследований фаунистический список данной группы животных в бассейне р. Волга существенно увеличился.

Таким образом, за весь период исследований фаунистический список данной группы животных в бассейне р. Волга существенно увеличился.

Список видов турбеллярий бассейна р. Волги

[illegible]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>M. cyathus</i> O. Schmidt.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. productum</i> O. Schmidt 1848	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. gonocephalum</i> W. Sillm.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. lingua</i> Abildgaard 1789	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. punctatum</i> M. Braun 1885	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. platygastrium</i> Hofsten 1924	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. viridatum</i> Müller	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. rhynchotum</i> M. Braun 1885	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. tetragonum</i> Müller 1774	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesostoma</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bothriomesostoma personatum</i> O. Schmidt 1848	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. essenii</i> M. Braun 1885	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phaenocora unipunctata</i> Orsted 1843	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Syn. <i>Derostoma unipunctata</i> Orsted 1843	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ph. typhlops</i> Vejdosky 1880	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ph. typhlops</i> var. <i>vjakensis</i> Nasonov 1924	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ph. rufodorsata</i> Sekera 1904	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ph. stagnalis</i> Fuhrmann 1894	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phaenocora</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Megaloderostoma polycirra</i> W. Beklemischev 1929	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Syn. <i>Phaenocora polycirra</i> Beklemischev	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Opisthomum pallidum</i> O. Schmidt 1848	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. arsenii</i> Nasonov 1917	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. immigrans</i> Ax 1956	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. fuscum</i> Weise 1942	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. schultzeanum</i> Nasonov 1921	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Ресничные черви, собранные летом 1915 г. в Калужской губернии. – Ежегодник Зоол.Музея РАН . 1916. Т. 21. № 4. С. 347–368.
- Беклемишев В.Н.* Некоторые вопросы географического распространения пресноводных триклад. – Рус. гидробиол. ж., 1923. Т.2. № 8–10. С. 167–173.
- Беклемишев В.Н.* О некоторых новых или мало известных формах Rhabdocoela. – Изв. биологич. науч. – исслед. ин-та при Пермском ун-те. Пермь, 1924. Т. 2. С. 295–302.
- Беклемишев В.Н.* К морфологии копулятивных органов рода *Dalyellia*. –Изв. биологич. научн.-исслед. ин-та и биологич. станции при Пермском ун-те. Пермь, 1926. Т.4. Вып. 6. С. 237–248.
- Беклемишев В.Н.* О видах рода *Macrostomum* (Turbellaria, Rhabdocoela) СССР. – Бюлл. Московского об-ва испыт. природы, отд. биологич. М., 1951. Т. 56. №4. С. 34–40. Волга и ее жизнь. 1978. Л. «Наука». 350 с.
- Гагарин В.Г., Коргина Е.М.* Каталог Turbellaria пресных вод СССР // АН СССР Борок. 1982. 57 с. Деп. в ВИНТИ. 1983. №4265–82.
- Забусов И.П.* Microstomidae O. Schm. окрестностей г. Казани. – Тр. Казанского общ-ва естествоисп. 1894. Т. 27. Вып. 5. С. 1–36.
- Забусов И.П.* Очерк фауны прямокишечных турбеллярий окрестностей Казани. – Прилож. к протоколам засед. общ-ва естествоисп. при Казанском ун-те. Казань, 1895. № 151. С.1–15.
- Забусов И.П.* Список турбеллярий, собранных летом 1902 г. у г. Саратова и в пределах Саратовской губернии. – Ежегодник Саратовской биол. станции. Саратов, 1903в. Т.2. Ч.1. С. 157–158.
- Забусова З.Н.* Нахождение *Phaenocora polycirra* Бек. в Татарской республике. – Учен. зап. Казанского гос. ун-та. 1935. Т.95. Кн. 8. С. 7–9.
- Зыков В.П.* Отчет о деятельности Волжской биологической станции в Саратове за летние месяцы 1900 года. – Раб. Волжской биол. ст., 1900. Т. I. №1. С. 1–34.
- Зыков В.П.* Два представителя морской фауны в Волге – Тр. об-ва естествоисп. Саратов, 1901. Т. III. Вып. I. С. 1–4.
- Зыков В.П.* Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии. – Тр. Московского об-ва естествоисп. 1903. №1. С. 48–52.
- Коргина Е.М.* Динамика численности турбеллярий в пруду // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1982. №54. С. 26–29.
- Коргина Е.М.* К фауне турбеллярий прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов: Тез. докл. 3 Поволжской конф. Казань, 1983. С. 187.
- Коргина Е.М.* Некоторые данные по фауне турбеллярий Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. Л., 1984. №64. С. 26–28.
- Коргина Е.М.* Фауна и динамика численности турбеллярий в прудах // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. Л., 1985. №65. С. 31–34.
- Коргина Е.М.* Состав и численность турбеллярий прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. Л., 1986. №70. С. 32–33.
- Коргина Е.М.* К биологии *Mesostoma lingua* (Abild) и *Bothriomesostoma essenii* (M. Braun) // Фауна и морфология водных беспозвоночных. ИБВВ АН СССР, Борок, 1986. С. 90–102. Деп. в ВИНТИ. 14.01.1986. №306–В86.

- Коргина Е.М. Фауна турбеллярий Иваньковского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987. С. 149–155.
- Коргина Е.М. Фауна турбеллярий водоемов бассейна Верхней Волги // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1990. С. 3–17.
- Коргина Е.М. Фауна турбеллярий водоемов Северо-Двинской системы // Зоол. журн. 1999. Т. 78. №10. С. 1245–1247.
- Коргина Е.М. Турбеллярии (Turbellaria) бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 166–173.
- Коргина Е.М. Турбеллярии озера Плещеево (Ярославская область) с описанием нового вида *Castrada tamkaevi* (Neorhabdocoela, Typhloplanoida, Typhloplanidae) // Зоол. журн. 2001. Т.80. № 11. С. 1292–1296.
- Коргина Е.М. Обзор фауны турбеллярий Верхневолжского бассейна // Зоол. журн. 2002. Т. 81. №8. С. 1019–1024.
- Коргина Е.М. Состояние фауны ресничных червей (Turbellaria) малых рек бассейна Рыбинского водохранилища // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука. 2003. С. 119–126.
- Коргина Е.М. Фауна и динамика численности турбеллярий (Turbellaria) временного водоема (Ярославская обл.) // Биология внутренних вод. 2004. №3. С. 110–112.
- Кордэ Н.В. Исследования по фауне Иваново-Вознесенской губернии, организованные сельскохозяйственным факультетом Иваново-Вознесенского политехнического института летом 1920 года. 6. Фауна турбеллярий района исследования. – Изв. Иваново-Вознесенского политех. ин-та. 1923. Т. 7. Вып. 3. С. 40–49.
- Кордэ Н.В. Cladocera, Rotatoria и Turbellaria Плещеева (Переславского) озера Владимирской губернии. –Тр. Переславско-Залесского историко-худож. и краевед. музея, 1928. Вып. 8. С. 37–58.
- Кордэ Н.В. Turbellaria – В кн.: Жадин В.Н. Фауна рек и водохранилищ. Тр. ЗИН АН СССР, 1940. Т.5. Вып. 3–4. 992 с.
- Кордэ Н.В. О зависимости между микробентосом и потамопланктоном. – Тр. биол. ст. Борок, 1950. Т. I. С. 164–190.
- Кордэ Н.В., Ласточкин Д.А., Охотина М.А., Цешинская Н.И. Прибрежные сообщества Валдайского озера. – Зап. гос. гидрол. ин-та, 1926. Т. I. С. 35–42.
- Ласточкин Д.А. Ассоциации животного населения береговой области Переславского (Плещеева) озера. – Изв. Иваново-Вознесенского политех. ин-та. Иваново-Вознесенск, 1930. Т. 17. С. 3–99.
- Насонов Н.В. Материалы по фауне Turbellaria России. I–IV, – Изв. Российск. АН. Петроград, 1919 (1921), I. С. 619–646; II с. 1039–1046; III с. 1047–1053; IV. С. 1179–1197.
- Насонов Н.В. Географическое распространение Turbellaria rhabdocoela в Европейской России. – Докл. Российск. АН, 1923. С.2–3.
- Порфирьева Н.А., Дыганова Р.Я. Планарии Европейской части СССР. 1987. Изд-во Казанск. ун-та. 190 с.
- Скорилов А.С. Список организмов etc. –Ежегодник Волжской биол. ст. Саратовск. общ-ва естествоисп., 1903. Т. 2. Ч.I. С.34.
- Eichwald E. Beitrag zur Infusorien Kunde Russland. – Bull. Soc.Nat. Moscou. 1844. Bd. 17. S. 23–26.

- Meissner W. Über die Winterfauna im Kaban-See. – Тр. Казанск. ун-та. 1904. Т. 39. №3. С. 44–52.
- Nasonov N. Les traits generaux de la distribution géographique des Turbellaria Rhabdocoelida dans la Russie d' Europe. – Изв. Российск. АН. 1924. С. 327–352.
- Zykov W. Beitrage zur Turbellarienfauna Russland's. –Zool.Anz., 1900. Bd.23. S. 634–63.

УДК 574.593(28):591

ЗООПЛАНКТОН ПРОТОЧНЫХ, ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ И БРОШЕННЫХ БОБРАМИ УЧАСТКОВ МАЛОЙ РЕКИ НА ТЕРРИТОРИИ ГПЗ «РДЕЙСКИЙ»

© 2005 г. А.В. Крылов

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
krylov@ibiw.yaroslavl.ru

Изменения зоопланктона на различных участках малой реки – притока р. Ловать, впадающей в оз. Ильмень, сходны с закономерностями, описанными для водотоков бассейна Верхней Волги. Однако бобровые пруды отличались относительно невысокими показателями количества зоопланктона, чему способствовало увеличение уклона русла в среднем и нижнем течении, а также относительно малое число плотин и, как следствие, меньшая обособленность участков.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важных и приоритетных направлений гидробиологических исследований выступает изучение влияния на речные системы зарегулирования стока. Ф.Д. Мордухай-Болтовской большое внимание уделял выявлению закономерностей трансформации сообществ гидробионтов при создании крупных водохранилищ. Зарегулирование стока рек и в особенности малых, происходят под влиянием деятельности как человека, так и животных. Бобры (род *Castor*) – ключевые виды, влияющие на гидрологический и гидробиологический режим малых водотоков (Балодис, Цимдинь, 1980; Гончаров, 1994; Завьялов, 1999; Крылов, 1995, 1996а, 1996б, 1999, 2001, 2002а, 2002б, 2003а, 2003б, 2004; Крылов, Завьялов, 1996, 1998, 2000; Легайда и др., 1987; Легайда, Сергиенко, 1981; Легайда, Рогозянская, 1981; Никаноров и др., 1987; Maret et al., 1987; McDowell, Naiman, 1986; Townsend, 1989; Naiman, 1988; Naiman R.J. et al., 1986; Naiman et al., 1988; Naiman et al., 1991; Naiman et al., 1994; Nummi, 1989).

Наиболее заметные изменения в результате зарегулирования стока малых рек бобрами происходят в зоопланктоне, который в обычных условиях потока, представляет собой количественно бедный комплекс организмов, зачастую случайно попавших в русло из пойменных водоемов. Наиболее обширные исследования зоопланктона «бобровых рек» были проведены в бассейне Верхней Волги на территории Дарвинского заповедника (Вологодская обл., Череповецкий р-н и Ярославская обл., Брейтовский р-н), а также на р. Латка (Ярославская обл., Некоузский р-н). Однако обширный ареал бобров и большое разнообразие заселенных ими водотоков ставят задачу расширения исследований в разных регионах с целью выявления как общих закономерностей реакции зоопланктона на жизнедеятельность бобров, так и специфических черт, присущих данному региону. Это послужило причиной проведения исследований на территории Рдейского государственного природного заповедника (Новгородская обл., Холмский р-н). Реки этого региона вытекают из крупнейших в Европе верховых болот, характеризуются низкими значениями pH воды, относительно высокими скоростями течения, цветностью и залесенностью водосборного бассейна. Цель исследования – характеристика видового состава и количественного обилия зоопланктона по продольному профилю малой реки Горелка на проточных, зарегулированных и брошенных бобрами участках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Протяженность р. Горелка 11 км, площадь водосбора 25.725 км², общий уклон русла 2.7 м/км течения. Сборы зоопланктона проводили в периоды гидрологической весны, лета и осени 2004 г. Через планктонную сеть с размером ячеи 0.064 мм процеживали 50 л воды с последующей фиксацией 4%-ным раствором формалина. Параллельно со сборами зоопланктона измеряли температуру воды, содержание растворенного кислорода, pH, скорость течения. Камеральную обработку проб осуществляли согласно принятой в гидробиологии методике (Методика изучения..., 1975).

В разные сезоны исследовано от 5 до 12 станций. Ст.1 – брошенный бобровый пруд в истоке реки на краю верхового болота. Ст. 2 – медленнотекущий участок на месте спущенного пруда в верхнем течении реки. Ст. 3 – медленнотекущий участок в среднем течении реки на месте спущенного пруда с остатками плотины, снижающими

скорость течения. Ст. 4 – проточный верхний пруд каскада в среднем течении реки. Ст. 4а – второй пруд каскада. Ст. 4б – третий пруд каскада. Ст. 5 – быстротекущий незарегулированный участок ниже каскада бобровых прудов. Ст. 6 – проточный пруд в нижнем течении реки. Ст. 7 – быстротекущий участок в нижнем течении реки. Ст. 8 – плес на месте спущенного бобрового пруда. Ст. 9 – бобровый пруд под пологом леса. Ст. 10 – плес в нижнем течении реки. Среди станций было выделено несколько групп: 1) по положению в континууме реки: 1 – станции верхнего участка (1–2), 2 – среднего (3–5) и 3 – нижнего (6–10) течения; 2) по скорости течения и степени влияния жизнедеятельности бобров: 1 – незарегулированные участки (5, 7, 10), 2 – оставленные (брошенные) бобрами участки (2, 3, 8) и 3 – зарегулированные бобрами участки (1, 4а–в, 6, 9).

Состояние зоопланктона оценивали по числу видов, численности, биомассе, соотношению таксономических и экологических групп зоопланктона, индексу трофности (Мяэметс, 1980), индексу Шеннона-Уивера.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вода реки характеризовалась низкими значениями pH – 5.0–6.0. Наиболее проточными были участки среднего и нижнего течения (в среднем – 0.16 м/с), но в среднем течении наблюдались более резкие перепады скорости – от 0.01 на зарегулированных бобрами станциях до 0.45 м/с на незарегулированных. В нижнем течении на большинстве станций скорости составляли 0.13–0.24 м/с. В верхнем течении реки средняя скорость потока была минимальной – в среднем 0.025 м/с.

Содержание растворенного кислорода зависело от скорости течения ($r=0.63$; $p<0.05$), в связи с чем минимальными величинами – 0.6–2.0 мг/л характеризовались станции участка верхнего течения, максимальными – 9.5–10 мг/л – нижнего. В среднем течении содержание растворенного кислорода составляло 8.1–9.7 мг/л.

На станциях верхнего течения реки температура воды была, как правило, на 0.5–0.7°C выше, чем в среднем и нижнем течении.

В зоопланктоне реки обнаружено 55 видов планктонных беспозвоночных, из которых 27 – коловраток, 8 – веслоногих и 20 – ветвистоусых ракообразных (табл. 1).

Таблица 1

Список видов зоопланктона р. Горелка в 2004 г.

Виды	Весна	Лето	Осень
КЛАСС ROTATORIA			
Сем. Synchaetidae			
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb.	+	+	
Сем. Trichocercidae			
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse)	+	+	+
<i>T. longiseta</i> (Schrank)			+
Сем. Brachionidae			
<i>Keratella serrulata</i> (Ehrenberg)	+	+	+
<i>K. quadrata</i> (Müller)		+	
<i>K. testudo</i> (Ehrenberg)		+	
<i>Platylabus quadricornis</i> (Ehrenberg)			+
<i>Notholca caudata</i> Carlin		+	
Сем. Euchlanidae			
<i>Eudactylota eudactylota</i> (Gosse)			+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	+	+	
<i>E. incisa</i> Carlin		+	+
<i>E. lyra</i> Hudson		+	
Сем. Conochilidae			
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank)			
Сем. Asplanchnidae			
<i>Asplanchna girodi</i> Guerne			+
Сем. Lecanidae			
<i>Lecane luna</i> (Müller)		+	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)		+	+
<i>L. brachydactyla</i> (Stenroos)			+
Сем. Dicranophoridae			
<i>Dicranophorus lutkeni</i> (Bergendal)			+
Сем. Notommatidae			
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg			+
<i>Eosphora najas</i> Ehrenberg			+
Сем. Mytilinidae			
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	+		
<i>M. ventralis</i> Ehrenberg			+
Сем. Colurellidae			
<i>Lepadella patella</i> (Müll.)		+	
<i>L. ovalis</i> (Müller)		+	+
Сем. Testudinellidae			
<i>Testudinella patina</i> (Herm.)			+
Сем. Colurellidae			
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse)		+	
КЛАСС CRUSTACEA			
КОПЕПОДА			
Сем. Cyclopidae			

Виды	Весна	Лето	Осень
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+	+
<i>E. macrurus</i> (Sars)		+	
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	+		+
<i>Cyclops strenuus</i> (Fischer)	+	+	
<i>C. vicinus</i> Uljanin		+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)			+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)		+	
<i>Paracyclops fimbriatus fimbriatus</i> (Fischer)		+	
КЛАСС CLADOCERA			
Сем. Chydoridae			
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+	+	+
<i>Biapetura affinis</i> (Leydig.)	+		
<i>Alona quadrangularis</i> (Fischer)	+	+	+
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	+	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird		+	
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller)	+		
<i>P. laevis</i> Sars			+
<i>P. uncinatus</i> Baird		+	
<i>P. aduncus</i> (Jurine)			+
Сем. Daphniidae			
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	+		+
<i>D. middendorffiana</i> Fischer		+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)			+
<i>S. serrulatus</i> (Koch)		+	
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)		+	
<i>C. dubia</i> Richard		+	+
Сем. Macrothricidae			
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady			+
Сем. Polyphemidae			
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)		+	
Сем. Moinidae			
<i>Moina brachiata</i> (Jurine)		+	
Всего Rotatoria 27	7	16	17
Всего Copepoda 8	3	6	4
Всего Cladocera 20	9	13	13
Всего 55	19	35	34

Максимальное число видов зафиксировано летом и осенью, минимальное – весной (табл. 1). Столь малое разнообразие видов весной объясняется меньшим количеством станций отбора проб, максимальной проточностью реки и разрушением паводковыми водами боль-

шинства плотин, высокое осенью – большим числом станций отбора проб и активизацией строительной деятельности бобров. В целом по числу видов первенствовали участки верхнего и среднего течения, причем максимальные величины отмечены в бобровых прудах (табл. 2).

Таблица 2
Число видов зоопланктона на исследованных участках за период изучения

Таксон	Станция											
	1	2	3	4	4a	4б	5	6	7	8	9	10
Rotatoria	10	9	10	10	4	5	4	3	3	1	3	3
Copepoda	4	3	2	5	2	1	1	1	1	1	1	1
Cladocera	11	6	7	11	7	4	3	1	4	4	4	4
Всего	25	18	19	26	13	10	8	5	8	6	8	8

Основную роль в распределении видов по продольному профилю водотока играла скорость течения. Так, число видов ветвистоусых ракообразных достоверно уменьшалось при увеличении скорости течения ($r = -0.56$; $p < 0.05$). При повышении скорости течения по продольному профилю реки снижалось число видов всех таксономических групп (для коловраток $r = -0.80$; для веслоногих $r = -0.68$; для ветвистоусых $r = -0.65$; для всего комплекса организмов $r = -0.75$; $p < 0.05$). Аналогичное распределение числа видов было характерно для всех исследованных сезонов (табл. 3).

Численность зоопланктона весной варьировала от 0.2 до 6.8 тыс. экз./м³, при максимальной величине в бобровом пруду среднего течения реки (рис. 1а). Плотность зоопланктона верхнего бобрового пруда и оставленных бобрами участков в верхнем и среднем течении была ниже почти в 2.5 раза. Резкое снижение численности происходило и во втором пруду каскада среднего течения. Минимальное количество зоопланктона зарегистрировано на незарегулированном быстротекущем участке. Основу численности в верхнем течении реки и на брошенном бобрами участке среднего течения составляли ветвистоусые ракообразные при доминировании *Chydorus sphaericus*, *Eurycercus lamellatus*, а также ювенильных стадий циклопов. В каскаде бобровых прудов среднего течения возрастало обилие веслоногих за счет доминирования науплиусов и копеподитов циклопов, однако во втором в каскаде пруду одновременно увеличивалась доля коловраток при массовом развитии *Keratella serrulata* (рис. 2а).

Летом наибольшая плотность зоопланктона отмечена в бобро-

вых прудах, причем максимальная величина – в среднем течении (рис. 1б). На брошенных бобрами участках численность сокращалась в 3.8–8.2 раз, а на незарегулированных станциях нижнего течения имела минимальные значения.

Таблица 3
Число видов беспозвоночных планктона в течение вегетационного периода

Сезон	Станция	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Всего
Весна	1	4	2	4	10
	2	1	1	4	6
	3	3	2	6	11
	4	2	2	5	9
	4a	1	0	1	2
Лето	5	1	0	1	2
	1	5	3	9	17
	2	3	2	3	8
	3	8	0	4	12
	4	8	3	7	18
Осень	6	1	0	4	5
	6a	3	1	2	6
	1	5	1	3	9
	2	5	0	2	7
	3	1	0	1	2
	4	1	2	6	9
	4a	4	2	7	13
	4б	5	1	4	10
	5	3	1	3	7
	6	3	1	4	8
	7	3	0	1	4
	8	1	0	4	5
	9	3	0	4	7
	10	0	0	2	2

В верхнем течении основу численности составляли веслоногие ракообразные за счет ювенильных стадий Cyclopoida. На среднем и нижнем участках течения преобладали ветвистоусые рачки (рис. 2б). При этом в бобровом пруду доминировали *Polyphemus pediculus* и *Scapholeberis mucronata*, а на незарегулированных участках *Chydorus sphaericus*.

Осенью по численности также первенствовал зоопланктон первого в каскаде бобрового пруда среднего течения, в верховье реки, на брошенных бобрами и незарегулированных участках плотность зоопланктона снижалась более чем в 11 раз (рис. 1в).

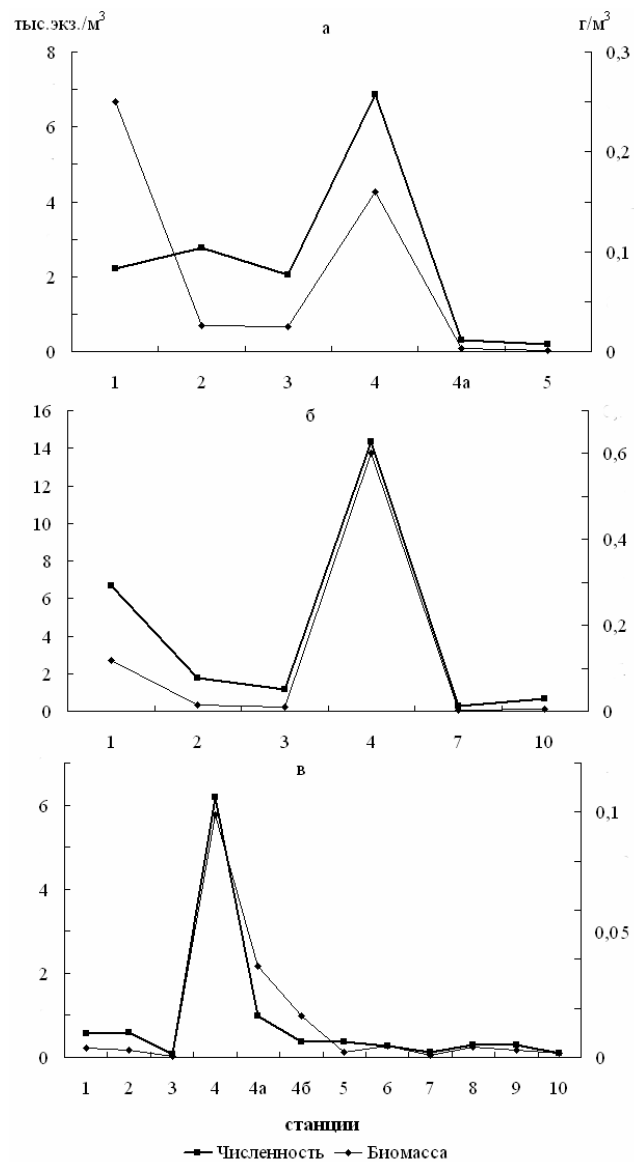


Рис.1. Численность и биомасса зоопланктона р. Горелка в 2004г. а – весна; б – лето; в – осень.

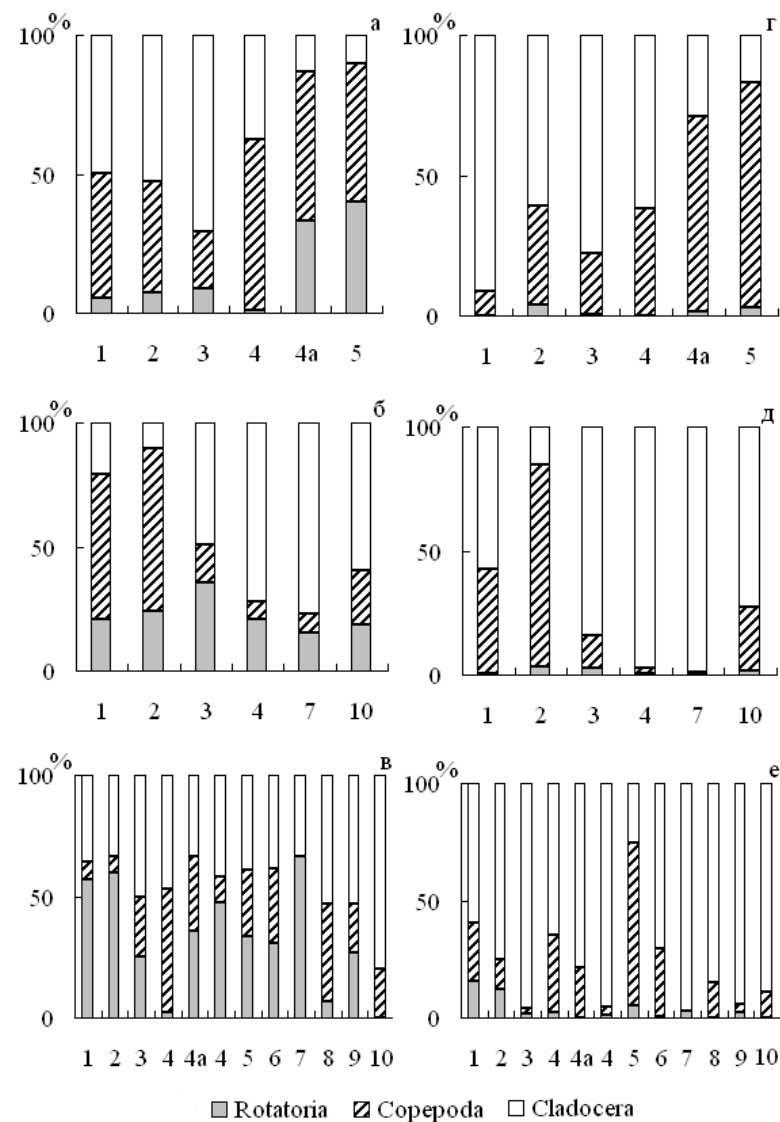


Рис.2. Соотношение таксономических групп зоопланктона р. Горелка по численности весной (а), летом (б), осенью (в) и по биомассе весной (г), летом (д) и осенью (е).

В верхнем течении первенствовали коловратки *Eosphora najas*, *Synchaeta pectinata*, *Asplanchna girodi*, *Euchlanis incisa*, а также ветвистоусые рачки *Chydorus sphaericus* и *Alona rectangulara* (рис. 2в).

На участке среднего течения увеличивалась доля Cladocera, при этом в первом в каскаде бобровом пруду максимально снижалось обилие коловраток, доминировали *Simocephalus vetulus* и *Scapholeberis mucronata*. В нижних в каскаде бобровых прудах обилие коловраток повышалось при массовом развитии *Dicranophorus lutkeni*, *Conochilus hippocrepsis*, *Testudinella patina*, *Keratella serrulata*, и оставалась высокой доля ветвистоусых – *Ch.sphaericus*, *A.rectangulara*, *Acroperus harpae*.

Величины индекса Шеннона свидетельствовали об относительно высокой выравненности видов по численности (табл. 4).

Таблица 4
Индексы Шеннона, рассчитанные по численности (H_N) и биомассе (H_B)

Сезон	Станция	H_N	H_B
Весна	1	2.66	0.76
	2	2.33	2.30
	3	2.30	2.53
	4	2.80	2.59
	4a	1.69	1.08
	5	1.85	1.11
Лето	1	2.83	1.75
	2	2.33	2.9
	3	2.83	2.20
	4	2.64	1.19
	7	2.20	1.78
	10	2.26	1.9
Осень	1	2.89	2.60
	2	2.54	1.41
	3	1.50	0.29
	4	3.17	2.93
	4a	3.10	2.44
	4б	3.14	1.43
	5	2.93	2.31
	6	3.24	2.11
	7	1.92	0.23
	8	2.47	1.92
	9	2.79	2.12
	10	1.37	0.80

Однако наблюдалась достоверная зависимость увеличения индекса по мере перехода: незарегулированные быстротекущие участки → незарегулированные плесы → оставленные бобрами → зарегулированные бобрами ($r = 0.46$; $p < 0.05$).

Распределение биомассы зоопланктона было аналогичным распределению численности – во все сезоны максимальные величины зарегистрированы в первом в каскаде бобровом пруду среднего течения – $0.09\text{--}0.6 \text{ г/м}^3$, лишь весной она была выше в бобровом пруду верховья (рис. 1а–в). На брошенных бобрами и незарегулированных участках биомасса составляла минимальные величины. Основа биомассы представлена ветвистоусыми ракообразными (рис. 2г–е). Лишь весной исключение составляли второй в каскаде пруд и незарегулированный участок среднего течения, летом – бобровый пруд и брошенные бобрами участки верхнего течения, осенью – незарегулированный быстротекущий участок среднего течения, где преобладали веслоногие ракообразные. Кроме этого, осенью в бобровом пруду и брошенном участке верхнего течения была значительной доля коловраток.

В зависимости от типа участка, его положения по продольному профилю реки и сезона изменялся состав доминирующих по биомассе видов. В бобровом пруду верхнего течения весной доминировали *Eurycercus lamellatus* и копепоиды циклопов, летом *Megacyclops viridis*, *Simocephalus vetulus*, *E.lamellatus*, осенью *Alona quadrangularis*, *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops serrulatus*, *Synchaeta pectinata*. На брошенных участках верхнего течения доминировали *Chydorus sphaericus*, *Scapholeberis mucronata* и копепоиды Cyclopoida, летом – копепоиды Cyclopoida, *Ch.sphaericus* и *Polyphemus pediculus*, осенью – *Macrothrix hirsuticornis* и *Ch.sphaericus*. В каскаде бобровых прудов среднего течения реки весной массового развития достигали *S.mucronata*, *Daphnia longispina*, копепоиды Cyclopoida и *Acroperus harpae*, летом – *D.longispina* и *Ceriodaphnia dubia*, осенью – *D.longispina*, *D.middendorffiana*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*. На незарегулированном участке среднего течения весной доминировали копепоиды Cyclopoida и *C.sphaericus*, осенью – *Cyclops vicinus*, копепоиды Cyclopoida и *C.sphaericus*. На всех участках нижнего течения среди доминантов отмечены *Eucyclops serrulatus*, *Ch.sphaericus*, *Alona quadrangularis*, *A.rectangulara*, *A.harpae*.

Величины индекса Шеннона, рассчитанные по биомассе, как правило, были ниже, чем по численности (табл. 4). Наиболее заметное

снижение выравненности зоопланктона наблюдалось в условиях проточности на участках нижнего течения, а также в бобровых прудах (ст. 1 весной, ст. 4 летом) и вниз по каскаду прудов.

По величине индекса трофности все участки верхнего и среднего течения (станции 1–5) характеризовались, как эвтрофные, участки нижнего течения – мезотрофные, чему способствовала повышенная проточность (табл. 5).

Таблица 5

Величины индекса трофности												
Показатель	Станции											
	1	2	3	4	4а	4б	5	6	7	8	9	10
Е	2.0	2.0	3.7	2.5	1.33	1.6	2.0	0.6	0.6	0.5	0.7	0.6

На исследованной акватории зафиксированы различия соотношения экологических групп зоопланктеров. Весной на участках верхнего течения преобладали организмы, добыча пищи у которых связана с субстратом (табл. 6). Наибольшая доля приходилась на ползающе-плавающих вторичных фильтраторов. В среднем течении преобладали смешанная по способам питания и передвижения в пространстве группа ювенильных стадий циклопов, а также повышалась доля зоопланктеров, добывающих пищу в толще воды. Причем, на брошенном бобрами участке это происходило за счет хищников, а в бобровых прудах и ниже по течению – первичных фильтраторов и вертикаторов.

Летом в верхнем течении преобладала смешанная по способам питания и передвижения в пространстве группа ювенильных стадий циклопов (табл. 6). На брошенном участке среднего течения, а также на незарегулированных биотопах нижнего течения основу трофической структуры составляли беспозвоночные, связанные с субстратом за счет доминирования ползающе-плавающих вторичных фильтраторов. В бобровом пруду среднего течения первенствовали организмы, питающиеся в толще воды при доминировании первичных фильтраторов. Кроме этого, максимального обилия достигали и прикреплено-плавающие первичные фильтраторы (фитофильные виды).

Осенью на всем протяжении реки повышалась доля зоопланктеров питающихся на субстрате и толще воды, на участках верхнего течения основу которых составляли плавающе-ползающие вертикаторы, а в среднем и нижнем течении – ползающе-плавающие вторичные фильтраторы (табл. 6).

Таблица 6

Показатели трофической структуры зоопланктона														
Сезон	Станция	1	2	3	1	4	5	6	7	II	8	9	III	IV
Весна	1	1.9	0	0	1.9	2.7	49.5	4.5	2.7	59.4	0	0	0	38.7
	2	0	7.2	0	7.2	0	52.5	0	0.7	53.2	0	0	0	39.6
	3	2.9	0	5.8	8.7	2	60.8	6.9	0	69.7	5.9	0	5.9	15.7
	4	8.1	0	2.8	10.9	0.3	28.8	8.7	0	37.8	14.6	0	14.6	36.7
	4a	33.3	0	0	33.3	0	13.4	0	0	13.4	0	0	0	53.3
	5	40	0	0	40	0	10	0	0	10	0	0	0	50
Лето	1	19.6	0	0.3	19.9	3	17.4	2.4	1.5	24.3	1.8	0	1.8	54
	2	11.5	0	1.1	12.6	14.8	7.1	5.1	0	27	0	0	0	60.4
	3	25.3	1.7	0	27	6.8	42.2	0	0	49	3.4	0	3.4	20.6
	4	58.3	0.3	0.1	58.7	0.5	22.9	0.7	0	24.1	10.2	0	10.2	7
	7	15.3	0	0	15.3	0.1	61.6	0	0	61.7	15.4	0	15.4	7.6
	10	15.6	0	0	15.6	3.1	53.1	3.1	0	59.3	6.3	0	6.3	18.8
Осень	1	3.6	14.3	0	17.9	39.3	35.6	3.6	0	78.5	0	0	0	3.6
	2	0	16.7	0	16.7	43.3	30	3.3	0	76.6	0	0	0	6.7
	3	0	0	0	0	25	50	0	0	75	0	0	0	25
	4	27.3	0	0	27.3	3.5	7.4	0.6	1	12.5	9.2	0	9.2	51
	4a	12.4	0	4.1	16.5	2	34.5	10.2	0	46.7	6.1	0	6.1	30.7
	4б	36.6	0	0	36.6	15.9	21.1	5.3	0	42.3	15.8	0	15.8	5.3
	5	16.6	0	5.6	22.2	16.7	38.9	0	0	55.6	0	0	0	22.2
	6	23	0	0	23	15.4	15.4	15.4	0	46.2	15.4	0	15.4	15.4
	7	33.3	0	0	33.3	33.4	33.3	0	0	66.7	0	0	0	0
	8	6.6	0	0	6.6	0	46.7	0	0	46.7	6.7	0	6.7	40
9	26.6	0	0	26.6	0	46.7	0	0	46.7	6.7	0	6.7	20	
10	0	0	0	0	0	80	0	0	80	0	0	0	20	

I – плавающие организмы, добывающие пищу в толще воды; II – плавающе-ползающие и ползающе-плавающие организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата и в толще воды; III – прикрепленно-плавающие организмы; IV – смешанная по способам питания и передвижения в пространстве группа ювенильных стадий Сусорода. 1 – вертикаторы и первичные фильтраторы толще воды; 2 – фильтративия-захват, захват+всасывание, фильтративия+активный захват в толще воды; 3 – хищники толще воды; 4 – плавающе-ползающие вертикаторы; 5 – ползающе-плавающие вторичные фильтраторы; 6 – ползающе-плавающие фито-детритофаги, собиратели-эврифаги; 7 – ползающе-плавающие хищники; 8 – прикреплено-плавающие первичные фильтраторы; 9 – прикреплено-плавающие вертикаторы.

В бобровых прудах (в особенности среднего течения) зарегистрировано максимальное обилие первичных фильтраторов, питающихся в толще воды, а также прикрепленно-плавающих первичных фильтраторов, которые составляли значительную долю и на участках нижнего течения реки за счет вымывания из бобровых прудов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зоопланктон по продольному профилю р. Горелка различался по видовому составу, количественному обилию и трофической структуре, что определялось разными факторами, среди которых ведущую роль играла скорость течения.

Наиболее заметное увеличение числа видов наблюдалось на участках, преобразованных бобрами в пруды (станции 1, 4, 4а–б, 6, 9), а также на участках верхнего и среднего течения, хотя и оставленных бобрами, но до настоящего времени сохраняющих замедленные скорости течения под влиянием остатков плотин (станции 2, 3). В плесах и оставленных бобрами участках нижнего течения разнообразие видов было меньше.

Изменялась и выравненность зоопланктона, что особенно ярко проявлялось в колебании индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе. В конце весеннего гидрологического периода и летом в бобровых прудах регистрировалось его снижение, что характерно для бобровых прудов, как систем, испытывающих влияние избыточного количества органических и биогенных веществ, приводящих в эвтрофированию (Крылов, 2002б). Исключение составлял верхний в каскаде пруд среднего течения реки и оставленные бобрами участки, характеризующиеся более высоким водообменом, который стабилизировал эффект эвтрофирования на ранних стадиях.

К снижению индексов Шеннона приводило и увеличение скорости потока на незарегулированных участках среднего и нижнего течения. Повышение расходов воды в осенний гидрологический сезон в связи с атмосферными осадками вызывало снижение выравненности зоопланктона на оставленных бобрами и незарегулированных участках. В бобровых прудах стабильные гидрологические условия способствовали высокой выравненности зоопланктона.

Неравномерное распределение численности и биомассы зоопланктона в большей степени определялось не просто изменением скорости течения, но и глубиной преобразований различных участков

бобрами. Так, в верховье реки, характеризующемся низкими величинами рН и менее посещаемом бобрами, обилие зоопланктона оставалось высоким, благодаря влиянию как действующих, так и полуразрушенных плотин. Максимального количества зоопланктон достигал в среднем течении реки на биотопах, где не только функционировали неразрушенные плотины, а которые и активно посещались бобрами. Лишь весной – в период максимальной проточности реки и частичного разрушения плотин – наибольшие величины обилия беспозвоночных были характерны для верховья реки, с малыми уклонами русла и большей обособленностью.

Распределение зоопланктона в пределах одного каскада прудов соответствовало закономерностям, описанным для водотоков Дарвинского заповедника и заповедника «Брянский лес» – максимальные численности и биомассы были характерны для верхнего пруда каскада (Крылов, Завьялов, 2004).

Наименьшее увеличение количества зоопланктона было в бобровых прудах нижнего течения реки, что связано с их высокой проточностью из-за увеличивающегося уклона русла. Аналогичные процессы наблюдались и на преобразованных бобрами быстротекущих участках р. Искра (Дарвинский государственный заповедник) в начальный период ее освоения (Крылов, Завьялов, 1996, 1998). По причине изменений уклона русла и, следовательно, степени сохранности и влияния полуразрушенных брошенных бобрами плотин на изменение скорости течения, различалось обилие зоопланктона на участках, оставленных бобрами. Так, в верхнем и среднем течении численность и биомасса планктонных животных, а также обилие ветвистоусых ракообразных было больше, чем на участке нижнего течения.

В трофической структуре зоопланктона бобровых прудов возрастала доля организмов, добывающих пищу в толще воды за счет первичных фильтраторов и вертикаторов. Однако большой уклон русла и сохраняющаяся проточность даже зарегулированных участков способствовали развитию смешанной по типу питания и способам передвижения в пространстве группы ювенильных стадий Cyclopoidea во все сезоны, высокой доле ползающе-плавающих вторичных фильтраторов весной и летом, а также прикрепленно-плавающих (фитофильных) первичных фильтраторов, сносимых из зарастающих макрофитами биотопов летом и осенью.

В целом изменения зоопланктона на различных участках малой

реки Горелка соответствовали закономерностям, описанным для водотоков бассейна Верхней Волги. Однако бобровые пруды отличались относительно невысокими показателями количественного обилия зоопланктона, чему способствовало увеличение уклона русла в среднем и нижнем течении, а также относительно малое количество плотин и, как следствие, меньшая обособленность участков. Аналогичные результаты были получены на реках в бассейне Верхней Волги в первые годы активного заселения бобрами (Крылов, Завьялов, 1998).

ВЫВОДЫ

1. Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона р. Горелка определялась изменениями скорости течения.
2. Наиболее заметное увеличение обилия зоопланктона, повышение доли ветвистоусых ракообразных – первичных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды, происходило при зарегулировании участков бобрами и их активной жизнедеятельности при малых уклонах русла.
3. На оставленных бобрами участках развитие зоопланктона также определялось уклоном русла и скоростью течения: при малых уклонах полуразрушенные плотины продолжали способствовать снижению скорости течения.
4. Изменения видового и трофического состава зоопланктеров на различных участках малой реки Горелка в целом соответствовали трансформациям, наблюдаемым на аналогичных по гидрологическим условиям водотоках бассейна Верхней Волги.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», Гос. контракт № 10002–251/П–12/151–171/190504–280.

Автор приносит самые искренние благодарности администрации и водителям ГПЗ «Рдейский», Н.А. Завьялову и Л.Ф. Завьяловой (ГПЗ «Рдейский»), Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) за неоценимую помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балодис М.М., Цимдинь П.А. Бобры Латвии // Охота и охотничье хозяйство. 1981. № 12. С. 10–11.
- Гончаров А.В. Фитопланктон малых рек Московского региона. Автореф. дисс. к. биол. наук. М.: 1994. 18 с.
- Завьялов Н.А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике. Автореф. дисс. к. биол. наук. Москва, 1999. 25 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон малых рек в условиях антропогенного и естественного (зоогенного) эвтрофирования // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних во-

доемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1995. С. 143–144.

Крылов А.В. Зоопланктон малых рек: развитие и распределение // Материалы 7 съезда ВГБО РАН. Казань, 1996а. С. 132–134.

Крылов А.В. Экология малых рек Ярославского Поволжья. Ярославль, 1996б. 26 с.

Крылов А.В. Гетерогенность среды и состояние биологических ресурсов малых рек (на примере сообществ зоопланктона) // Биологические ресурсы их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль, 1999. С. 113–118.

Крылов А.В. Сравнительная характеристика развития зоопланктона малых рек в различных биотопах (контакт сточных и природных вод; контакт вод реки и водохранилища; жизнедеятельность бобров) // Труды первого евро-американского конгресса по бобру. Казань, 2001. С. 158–166.

Крылов А.В. Изменение структурной организации зоопланктона малой реки в условиях различной проточности. Биология внутренних вод, № 2. 2002а. С. 51–54.

Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек. Экология, №5. 2002б. С. 350–357.

Крылов А.В. Видовой состав зоопланктона малых рек бассейна Верхней Волги // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003а. С. 74–83.

Крылов А.В. Зоопланктон малых рек в условиях различных нарушений // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003б. С. 226–268.

Крылов А.В. Распределение зоопланктона по продольному профилю двух нарушенных малых рек бассейна Верхней Волги // Экология, № 5. 2004. С. 358–365.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Зоопланктон малой северной реки, заселенной бобрами // Гидробиологические исследования в заповедниках. Москва, 1996. С. 32–41.

Крылов А. В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища). Бюл. Моск. Общ. Испыт. природы. Отд. Биол. 1998. С. 3–7.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов. Экология, №1. 2000. С. 24–27.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Распределение зоопланктона в малых реках в зависимости от строительной деятельности бобров // Биология внутренних вод, №1. 2004. С. 48–51.

Легейда И.С., Долинский В.Л., Rogozanskaya Т.Д. О влиянии бобров на гидрофауну. Гидробиол. журн., 1987, Т. 23, № 6. С. 97–98.

Легейда И.С., Сергиенко А.И. О влиянии метаболитов бобра на буферные свойства воды и физико-химическое состояние поверхностных вод // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Киев, 1981. С. 35–38.

Легейда И.С., Rogozanskaya Т.Д. Зоопланктон мест обитания бобров Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 16–21.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

Никаноров Н.А., Погребов В.Б., Рябова В.Н. Распределение зоопланктона в водотоке, заселенном бобром *Castor fiber* // Вестн. ЛГУ. Л., 1987. Сер. 3. Вып.3, № 17. С. 102–105.

- Maret J.J., Parker M., Fanny T.E. The effect of beaver ponds on the non-point source water quality of stream in south-western Wyoming // Water Resources. 1987. V.21. №3. P. 263–268.
- McDowell D.M., Naiman R.J. Structure and function of benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Oecologia (Berlin), 1986. V.68. P. 481–489.
- Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. N. Am. Benthol. Soc., 1989. V.8. P. 36–50.
- Naiman R.J. Animal influences on ecosystem dynamics // BioScience, 1988. V.38. P. 750–752.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J. E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology, 1986. V.67, № 5. P. 1254–1269.
- Naiman R.J., Johnston C. A., Kelley J.C. Alteration of North American streams by beaver // BioScience, 1988. V.38. P. 753–761.
- Naiman R.J., Manning T., Johnston C.A. Beaver population fluctuation and tropospheric methane emissions in boreal wetlands // Biogeochemistry, 1991. V.12. P. 1–15.
- Naiman R.J., Pinay G., Johnston C.A., Pastor J. Beaver influenced on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forests drainage networks // Ecology, 1994. V.75. P. 905–921.
- Nummi P. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // Ann. Zool. Fennici, 1989. V. 26. P. 43–52.

УДК 574.583.(285.2):591

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТАВА И ОБИЛИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1987–1988 И 1997–2004 ГГ.

© 2005 г. В.И. Лазарева

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
laz@ibiw.yaroslavl.ru

По летним сборам (июнь–август) 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. дан сравнительный анализ состава и структуры сообщества зоопланктона Рыбинского водохранилища. Приведена оценка численности и биомассы зоопланктона. Обсуждаются изменения состава доминантных видов и общего количества планктона.

ВВЕДЕНИЕ

Созданное в 1941 г. Рыбинское водохранилище в гидробиологическом отношении представляет один из наиболее хорошо исследованных водоемов центральной России. Первые сведения о распределении зоопланктона по акватории водохранилища относятся к 1946–1953 гг. (Киселева, 1954; Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959; Преображенская, 1960). В последующем к этому вопросу неоднократно обращались при описании результатов горизонтальных съемок, охватывавших основную часть акватории и включавших от 20 до 80 станций (Монаков, Семенова, 1966; Рыбинское водохранилище., 1972; Ривьер, 1988, 1993, 2000).

Количественное описание доминантных комплексов летнего (июнь–август) зоопланктона водохранилища с указанием встречаемости и относительной биомассы преобладающих «руководящих» форм впервые приведены в работах (Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959). Спустя 10 лет в 1963–1964 гг. при повторном обследовании не было выявлено существенного изменения состава доминантов (Монаков, Семенова, 1966). На это указывали также данные регулярных «стандартных» наблюдений за зоопланктоном, которые с 1956 г. проводили каждые две недели на 6 станциях в центральной части водоема (Луферова, Монаков, 1966). В большинстве последующих работ распределение обилия между видами зоопланктона водохранилища количественно не анализировали. Приводили только список «руководящих», «массовых», «ведущих» и/или «обычных» видов, включающий

не только многочисленные, но и постоянно встречающиеся малочисленные формы (Рыбинское водохранилище..., 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988; Экологические проблемы..., 2001; Столбунова, 2003б).

Динамика состава доминантов по результатам мониторинга зоопланктона на «стандартных» станциях в центре водохранилища в 1956–1995 гг. рассмотрена в работе (Лазарева и др., 2001). В этой статье выделены два периода в эволюции водохранилища, когда наблюдались наиболее заметные изменения состава доминантных видов зоопланктона: 70-е и 90-е годы XX в. Там же обсуждены несоответствия в наименовании ряда массовых видов, связанные с изменением их систематического положения. После 1995 г. состав доминантных видов не анализировали. Настоящая работа продолжает ряд исследований динамики состава и обилия зоопланктона водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рыбинское водохранилище – озеровидный водоем, третий в каскаде волжских водохранилищ после Иваньковского и Угличского. Площадь его водосбора 150000 км², площадь водного зеркала при нормальном подпорном уровне 4550 км², средняя глубина 5.6 м, коэффициент условного водообмена 1.86 год⁻¹ (Рыбинское водохранилище..., 1972; Экологические проблемы..., 2001). Выделяют три речных плеса Волжский, Моложский, Шекснинский и один озеровидный Главный (рис. 1), их границы приняты по (Фортунов, 1974).

Сроки и орудие сбора, а также количество проб зоопланктона в пелагиали (рис. 1а) и литорали (рис. 1б) представлены в табл. 1.

В работе также использованы архивные материалы мониторинга зоопланктона на шести «стандартных» станциях в Главном и Волжском плесах (архив лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН, пробы обрабатывали И.М. Лебедева и Н.К. Овчинникова).

Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили под микроскопом МБС-9 в камере Богорова. Малочисленные виды с длиной тела >0.4 мм просчитывали в трети, в половине или в целой пробе. Доминантные виды выделяли по относительной численности отдельно в таксономических группах ракообразных и коловраток. За нижнюю границу доминирования принимали обилие 5% суммарного, виды с численностью <5% считали второстепенными и не включали в число доминантов (Лазарева и др., 2001).

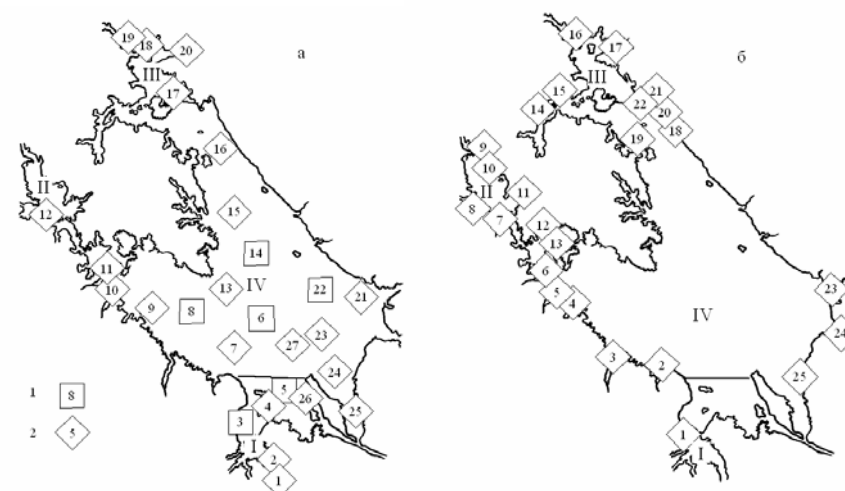


Рис. 1. Карта-схема расположения гидробиологических станций в пелагиали (а) и в литорали (б) Рыбинского водохранилища. I–IV – плесы водохранилища: I – Волжский, II – Моложский, III – Шекснинский, IV – Главный; 1 – «стандартные», 2 – прочие станции.

В таблицах 3–11 приведены средние значения относительной численности видов для тех плесов водохранилища, где они входили в состав доминантов зоопланктона. Численность популяций копепоид рассчитывали с учетом копепоидов и науплиусов, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием взрослых рачков. Для циклопов распределение обилия между видами ювенильных особей рассчитывали по соотношению самцов, самок и копепоидов IV–V, последних определяли до вида. То же для диаптомид рассчитывали по соотношению самцов, поскольку самки *Eudiaptomus gracilis* Sars, *E. graciloides* (Lill.) в Рыбинском водохранилище характеризуются смешанными признаками обоих видов. Таксономическую принадлежность видов этого рода рекомендуют определять по самцам (Боруцкий и др., 1991). Биомассу животных рассчитывали по формулам связи массы с длиной тела (Мордухай-Болтовской, 1954; Балушкина, Винберг, 1979). Латинские названия видов приведены как в работах (Кутикова, 1970; Определитель пресноводных..., 1995).

Таблица 1

Структура и объем собранного материала

Годы	Плес*	Станции	Орудие лова
Июнь			
1987	Гл,В,М	3, 5, 6, 8, 10, 11, 14, 22	Сеть малая (вход 12 см, сито №70), батометр ДК (10 л)
1988	Гл,В,М	3, 5, 6, 8, 10, 11, 14, 22	Сеть малая (вход 12 см, сито №70), батометр ДК (10 л)
2003	Гл,В	3–5, 26	Сеть большая (вход 22 см, сито №47) и сеть малая (вход 12 см, сито №70)
2004	Гл,В,М,Ш	2, 3, 5, 6, 10, 11, 13, 16, 17, 18, 23, 26	Сеть малая (вход 12 см, сито №70)
Июль–Август			
1987	Гл,В,М	3, 5, 6, 8, 10, 11, 14, 22	Сеть малая (вход 12 см, сито №70), батометр ДК (10 л)
1988	Гл,В,М	3, 5, 6, 8, 10, 11, 14, 22	Сеть малая (вход 12 см, сито №70), батометр ДК (10 л)
1997	Гл,В,М,Ш	3, 5, 6, 8, 11, 12, 14–18, 20, 22–26	Сеть большая (вход 22 см, сито №47), осадочный метод (1 л)
1998	Гл,В,Ш	3–9, 13–19, 22, 27	Сеть большая (вход 22 см, сито №47), осадочный метод (1 л)
1999	Гл,В	1–3, 26	Сеть большая (вход 22 см, сито №47), осадочный метод (1 л)
2002**	Гл,В,М,Ш	1–25	Сеть малая (вход 12 см, сито №70)
2003	Гл,В,М,Ш	3, 5, 6, 8–11, 13–17, 23, 24	Сеть большая (вход 22 см, сито №47), сеть малая (вход 12 см, сито №70)

Примечание: * – Здесь и в таблицах 3–11 буквами обозначены плесы водохранилища: Гл – Главный, М – Моложский, В – Волжский, Ш – Шекснинский; ** – в 2002 г. пробы собирали в устьях рек и литорали (рис. 16).

Различия состава и структуры доминантных комплексов зоопланктона на акватории водохранилища исследовали методом одностороннего присоединения иерархического кластерного анализа. В качестве меры различия использовали нормированное евклидово расстояние (Е), выраженное в %.

$$E = e/e_{\max} \times 100,$$

где: e и $e_{\max}$ – измеренное и максимальное значения евклидова расстояния.

Трофический индекс «Е» определяли по общему списку видов для трех периодов наблюдений (табл. 2) по формуле (Мязметс, 1980).

Результаты исследований зоопланктона в 1987–1988 гг. относятся к многоводному периоду гидрологического цикла водохранилища, за 1997–2004 гг. – к маловодному (Литвинов и др., 2005). Исключительно холодным было лето 1987 г., средняя за вегетационный

период (май–октябрь) температура воды в водохранилище составляла $<13.8^{\circ}\text{C}$, максимальная не поднималась выше 18°C . Холодными были также весна и начало лета 2004 г. Лето 1988, 1999, 2002 гг. было жарким и сухим, средняя температура воды в мае–октябре $>15^{\circ}\text{C}$, максимальная достигала $23\text{--}25^{\circ}\text{C}$. Остальные годы по термическому режиму были близки к норме. В конце августа 2002 г. уровень воды в водохранилище был аномально низким (~ 99 м БС). Ниже нормы средний за безледный период уровень был в 1999 и 2003 гг. В течение всего лета 2004 г., напротив, отмечали очень высокий уровень воды (>101.0 м БС). Выше нормы его значения наблюдали также в 1997, 1998 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Состав и встречаемость видов. Комплексные экспедиционные обследования на большом числе станций представляют наилучший способ достаточно полного описания состава и структуры биотических сообществ водохранилища. Они проводятся ИБВВ РАН с начала 50-х годов прошлого века. С 1997 г. был прерван мониторинг на «стандартных» станциях и экспедиционные сборы стали единственным источником данных об изменении состава зоопланктона. Подобные работы важны еще и потому, что большинство новых видов планктона проникают в водохранилище с речным стоком, и первое время находят убежище в речных плесах, устьевых участках и литорали, благодаря существующему там разнообразию микробиотопов.

В Рыбинском водохранилище летом 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. обнаружено 79 видов ракообразных и 59 видов коловраток (табл. 2). Среди них 81 планктонные формы, остальные факультативно планктонные или случайные, преимущественно бентосные. Каждое лето в планктонных сборах находили 15–43 вида коловраток, из которых 70–95% составляли эвпланктонные. В ежегодных сборах ракообразных насчитывали 8–20 видов копепоид и 13–39 видов кладоцер, доля пелагических форм изменялась от 40 до 80%. Трофический индекс «Е» варьировал в пределах 0.99–1.2, по зоопланктону водохранилище относилось к слабо эвтрофным водоемам. Указанные значения показателя выше, чем приведенные ранее для центральной части водоема (Лазарева, 1997). Различия определяются тем, что в настоящей статье учтен состав видов-индикаторов в речных плесах, которые эвтрофированы сильнее центральной области водохранилища.

Таблица 2

Список видов, встречаемость зоопланктона Рыбинского водохранилища, найденных в июне–августе в разные периоды наблюдений

Виды	Биотоп*	Периоды наблюдения, гг.		
		1987–1988	1997–1999	2002–2004
Класс Rotatoria				
Сем. Notommatidae				
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenb.)	д	—	—	+
<i>C. globata</i> (Gosse)	д	—	+	—
Сем. Trichocercidae				
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. et Zachar.)	л	+	—	+
<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	л	+	+	+
<i>T. longiseta</i> (Schränk)	п	—	—	+
<i>T. mucosa</i> (Stokes)	л	—	—	+
<i>T. pusilla</i> (Lauterb.)	п	—	+	+
<i>T. (Diurella) similis</i> (Wierz.)	п	—	+	+
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse)	п	+	+	+
<i>T. (D.) intermedia</i> (Stenroos)	п	—	—	+
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings)	п	—	—	+
<i>T. (D.) rousseleti</i> (Voigt)	п	—	++	+
<i>T. (D.) parvula</i> Carlin	п	—	+	+
Сем. Gastropodidae				
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	л	—	—	+
Сем. Synchaetidae				
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenb.	п	+++	+	+++
<i>S. grandis</i> Zachar.	п	—	—	++
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller)	п	—	—	++
<i>S. oblonga</i> Ehrenb.	п	—	++	+
<i>S. kitina</i> Rouss.	п	—	—	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	п	—	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	п	+++	++	+
<i>P. major</i> Bruckh.	п	—	+++	+++
<i>P. minor</i> Voigt	п	—	+	+
<i>P. longiremis</i> Carlin	п	+	—	+
<i>P. euryptera</i>	п	+	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova	п	—	+	++
<i>Bipalpus hudsoni</i> Imhof	д	+	+	+++
<i>Ploesoma triacanthum</i> (Berg.)	л	—	—	+
<i>P. truncatum</i> (Levander)	п	+	+	+
Сем. Asplanchnidae				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	п	+++	++	+++
<i>A. girodi</i> Guerne	п	—	—	+
<i>A. herricki</i> Guerne	п	+	++	++
<i>A. sieboldi</i> (Leydig)	п	—	—	+
<i>A. henrietta</i> Langh.	п	—	—	+
Сем. Lecanidae				

Виды	Биотоп*	Периоды наблюдения, гг.		
		1987–1988	1997–1999	2002–2004
<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller)	д	—	+	+
Сем. Trichotriidae				
<i>Trichotria pocillum</i> (O.F. Müller)	д	—	—	+
<i>T. truncata</i> Whitel.	д	—	—	+
<i>T. tetractis</i> Ehrenb.	д	—	—	+
Сем. Euchlanidae				
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenb.	п	+	+	++
<i>E. lucksiana</i> Hauer	п	+++	++	+++
<i>E. lyra</i> Hudson	д	—	—	+
<i>E. deflexa</i> Carlin	д	—	—	+
<i>E. meneta</i> Myers	д	—	—	+
<i>E. triquetra</i> Ehrenb.	д	—	—	+
Сем. Brachionidae				
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	п	+	+	++
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	п	+	+	++
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	п	+	+	+
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	л	+	—	+
<i>B. nilsoni</i> Ahlstr.	л	—	—	+
<i>B. variabilis</i> Hempel	л	—	—	+
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller)	п	+++	++	+++
<i>K. cochlearis</i> Carlin	п	+++	+++	+++
<i>K. irregularis</i> (Lauterb.)	л	—	—	+
<i>Kellicottia longispina</i> Kell.	п	+++	+++	+++
Сем. Conochilidae				
<i>Conochilus unicornis</i> Rouss.	п	++	++	+++
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk)	п	+++	++	+++
Сем. Testudinellidae				
<i>Pompholix sulcata</i> Hudson	п	—	+	—
Сем. Filiniidae				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenb.)	п	+++	+	++
<i>F. major</i> (Colditz)	п	—	—	+
Класс Crustacea				
Сем. Sididae				
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	л	—	+	+
<i>Limnoscia frontosa</i> Sars	п	+++	+++	+++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	п	++	+++	+++
<i>D. orghidani</i> Negrea	п	—	—	+
Сем. Holopediidae				
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	п	—	—	+
Сем. Daphniidae				
<i>D. longispina</i> O.F. Müller	п	—	—	+
<i>D. cucullata</i> Sars	п	+++	++	++
<i>D. galeata</i> Sars	п	+++	+++	+++
<i>D. cristata</i> Sars	п	+++	++	+++

Виды	Биотоп*	Периоды наблюдения, гг.		
		1987–1988	1997–1999	2002–2004
<i>D. longiremis</i> Sars	п	—	+	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	п	—	—	+
<i>C. dubia</i> (Rich.)	л	—	—	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)	п	++	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	л	—	—	+
Сем. Macrothricidae				
<i>Macrothrix laticornis</i> (Fischer)	д	—	—	+
Сем. Ilyocryptidae				
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz	д	—	—	+
<i>I. acutifrons</i> Sars	д	—	+	+
<i>I. sordidus</i> (Lievin)	д	—	—	+
Сем. Chydoridae				
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	л	—	+	+
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	д	+	+	+
<i>P. aduncus</i> (Jurine)	л	—	—	+
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller)	д	—	+	—
<i>Alonella nana</i> (Baird)	д	—	—	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	д	—	+	+
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)	д	+	—	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	п	+++	+++	+++
<i>C. gibbus</i> Sars	д	—	+	+
<i>Alona rectangula</i> Sars	д	+	—	+
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller)	д	+	+	+
<i>A. costata</i> Sars	д	—	+	+
<i>A. karelica</i> Stenroos	л	—	—	+
<i>Acroperus harpae</i> Baird	л	+	—	+
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	д	—	+	+
<i>B. intermedia</i> (Sars)	л	—	—	+
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedl.	л	+	—	+
<i>Monospilus dispar</i> Sars	д	—	+	+
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedl.)	д	—	+	+
<i>L. acanthocercoides</i> (Fisch.)	д	—	—	+
Сем. Bosminidae				
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	п	+++	+	+++
<i>B. longispina longispina</i> Leydig	п	+++	+++	+++
<i>B. longispina obtusirostris</i> Sars	п	—	+	++
<i>B. coregoni coregoni</i> Baird	п	+++	+++	+++
<i>B. coregoni gibbera</i> (Schoedl.)	п	—	+	+
<i>B. coregoni kessleri</i> (Uljan.)	п	—	+	+
<i>B. crassicornis</i> P.E. Müller	п	++	+++	+++
<i>Bosminopsis deitersi</i> Rich.	п	—	—	+
Сем. Polyphemidae				
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	л	—	—	+
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	п	+++	+++	+++

Виды	Биотоп*	Периоды наблюдения, гг.		
		1987–1988	1997–1999	2002–2004
Сем. Leptodoridae				
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	п	+++	+++	+++
Сем. Cyclopidae				
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	л	—	+	—
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.)	д	—	+	+
<i>E. macrurus</i> Sars	д	—	+	+
<i>E. macruroides</i> (Lill.)	д	—	+	—
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch.)	д	+	+	++
<i>Cyclops kolensis</i> Lill.	п	++	+	+
<i>C. vicinus</i> Uljan.	п	++	+++	+++
<i>C. scutifer</i> Sars	п	—	+	+
<i>C. strenuus</i> Fisch.	л	—	+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fisch.)	д	+	+	++
<i>A. robustus</i> (Sars)	д	—	+	+
<i>A. americanus</i> (Marsch.)	д	—	+	+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	д	++	+	+
<i>Diacyclops languidoides</i> (s. lat)	д	—	—	+
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus)	д	—	+	—
<i>D. crassicaudis</i> (Sars)	д	—	—	+
<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg)	д	—	+	+
<i>Microcyclops rubellus</i> (Lill.)	д	—	—	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	п	+++	+++	+++
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fisch.)	л	+	++	++
<i>T. oithonoides</i> (Sars)	п	+++	+++	+++
Сем. Diaptomidae				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	п	+++	+++	+++
<i>E. graciloides</i> (Lill.)	п	+	++	++
<i>Arctodiaptomus laticeps</i> Sars	п	—	—	+
Сем. Temoridae				
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	п	+++	++	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lill.)	д	+	+	+
<i>E. lacustris</i> (Poppe)	п	—	—	+
<i>E. affinis</i> (Poppe)	д	—	—	+
Фаунистический индекс трофности "Е"		1.2	0.99	1.2

Примечания: * местообитание: п – планктонный, д – донный, л – литоральный, +++ вид широко распространен (> 80% станций), ++ вид обычен (30–79% станций), + вид редок (< 30% станций), прочерк – вид не обнаружен.

Из видов, не отмеченных для Рыбинского водохранилища в ранее опубликованных списках, обнаружены пелагические рачки *Diaphanosoma orghidani* Negrea, *Arctodiaptomus laticeps* Sars, коловратки, фитофильные *Trichocerca mucosa* (Stokes), *T. (Diurella) weberi* (Jennings) и пелагические *Synchaeta kitina* Rouss., а также ряд бентос-

ных форм *Biapertura intermedia* (Sars), *Diacyclops crassicaudis* (Sars) и комменсал на рачках *Brachionus variabilis* Hempel. Среди них наиболее важны как объекты мониторинга крупные эвпланктонные ракообразные *Diaphanosoma orghidani*, *Arctodiaptomus laticeps*, которыми в случае их массового размножения могут питаться рыбы-планктофаги.

Ветвистоусый рачек *Diaphanosoma orghidani* обнаружен летом 2003 г. в Ивановском, Угличском водохранилищах и Волжском плесе Рыбинского (10–300 экз./м³), максимальная численность отмечена в июне в Угличском водохранилище. Ранее вид в верхней Волге не находили, основная часть ареала распространения *D. orghidani* расположена к югу от таежной зоны (Korovchinsky, 1992). По морфологии и биологии он сходен с *D. brachyurum* (Lievin), широко распространенным в водоемах европейской России и, в том числе, в водохранилищах волжского каскада.

В июне 2004 г. в северной части Рыбинского водохранилища (ст. 16) впервые найдены размножающиеся самки веслоногого рачка *Arctodiaptomus laticeps* (4–7 экз./м³). Он относится к пелагическим формам северных и горных озер, ранее был известен преимущественно из водоемов северной Европы. Еще В.М. Рылов (1930) указывал, что *A. laticeps* вполне может обитать в водоемах Российской части Евразии, но, возможно, смешивается с другими видами диаптомид. Видовая идентификация ракообразных этого семейства очень сложна, по общему габитусу большинство видов фактически не отличаются друг от друга. Его находки в России считают спорными (Боруцкий и др., 1991). Тем не менее, отметим, что в 1962 г. этот вид был обнаружен в оз. Белое (Вологодская обл.) (Пидгайко, 1969), в 1977 г. его отмечали повторно (Антропогенное..., 1981). По внешнему виду и плодовитости (~13 яиц/экз.) новый представитель диаптомид близок к обычному в водохранилищах верхней Волги *Eudiaptomus gracilis*, но несколько крупнее его (длина тела 1.7–1.8 мм). Вероятно, *Arctodiaptomus laticeps* проник в Рыбинское водохранилище из оз. Белое. Вполне возможны его находки также в других крупных озерах Северо-Запада России.

К широко распространенным в летнем планктоне водохранилища относятся 27 видов, среди них ветвистоусые ракообразные *Bosmina longispina* Leydig, *B. coregoni* Baird, *B. crassicornis* P.E. Müller, *Daphnia galeata* Sars, *D. cristata* Sars, *D. cucullata* Sars, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Diaphanosoma brachyurum*, *Limnospida frontosa* Sars, *Lepidodora kindtii* (Focke), *Bythotrephes longimanus* Leydig, веслоногие

Mesocyclops leuckarti (Claus), *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops vicinus* Uljan., *Heterocope appendiculata* Sars и коловратки *Polyarthra major* Bruck., *Kellicottia longispina* (Kell.), *Keratella cochlearis* (Gosse), *K. quadrata* (O.F. Müller), *Conochilus hippocrepis* (Schrank), *C. unicornis* Rouss., *Synchaeta pectinata* Ehrenb., *Euchlanis lucksiana* Hauer, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Bipalpus hudsoni* (Imhof). Эти виды в июне–августе встречаются во всех четырех плесах водоема в 80–100% проб.

Таблица 3

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона Рыбинского водохранилища в июле–августе 1987–1988 гг. (n=36)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность*, тыс. экз./м ³	Биомасса*, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл,В,М	14–62	0.8–88.0	0.01–0.8
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл,В	6–36	0.7–30.0	0.01–0.4
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл,В	7–24	0.7–33.0	0.01–0.34
<i>Daphnia galeata</i>	В,М	8–22	0.2–21.0	0.02–2.9
<i>Bosmina coregoni</i>	В	11–12	1.2–24.2	0.08–0.31
<i>Chydorus sphaericus</i>	Гл,В	7–11	7–33.5	0.06–0.31
<i>Daphnia cristata</i>	В	11	2.5–4.2	0.16–0.2
<i>Limnospida frontosa</i>	М	9	0.2–1.2	0.01–0.09
<i>Bosmina longispina</i>	В	5–6	3.7–9.2	0.38–0.55
<i>Daphnia cucullata</i>	В	5	0.8–2.3	0.04–0.33
Коловратки				
<i>Keratella quadrata</i>	В	55	1.1–9.3	<0.01
<i>Conochilus unicornis</i> +	Гл,М	29–46	0.2–64.3	0.01–0.05
<i>C. hippocrepis</i>	Гл,В,М	9–43	0.2–22.5	<0.01
<i>Polyarthra vulgaris</i>	Гл,В	9–35	0.9–98.4	0.01–0.1
<i>Synchaeta sp.</i>	М	25	0.4–2.4	0.01–0.04
<i>Asplanchna herricki</i>	Гл,В,М	5–24	0.1–28.5	0.01–0.06
<i>Euchlanis lucksiana</i> +	Гл,В,М	5–22	0.1–7.2	<0.01
<i>E. dilatata</i>	М	10	0.2	<0.01
<i>Kellicottia longispina</i>	М	9	0.2	<0.01
<i>Brachionus diversicornis</i>	М	5	0.3	<0.01
<i>Trichocerca (Diurella) porcellus</i>	М	5	0.2–0.4	<0.01
<i>Polyarthra euryptera</i>	М	5		
<i>Brachionus angularis</i>	М	5		

В таблицах 3–11– * приведен разброс значений численности и биомассы в пробах, где вид доминировал.

В последние 10–15 лет возросли встречаемость и/или численность многих ранее редких, малочисленных форм. Среди них следует

отметить группу мелких (длина тела 110–150 мкм) коловраток из рода *Trichocerca*, подрод *Diurella* (*T.(D.)porcellus* (Gosse), *T.(D.)rousseleti* (Voigt), *T.(D.)parvula* Carlin, *T.(D.)similis* (Wierz.), которые в открытом водохранилище обитают на комочках водорослевого детрита и пеллетах ракообразных. Первые два вида встречались повсеместно уже в 50–60-е годы XX в., но были немногочисленны (Рыбинское водохранилище., 1972). Летом 1987–1988 гг. *T.(D.)porcellus* формировала до 9% численности коловраток в Моложском плесе (табл. 3). Численность до 70 тыс. экз./м³ *T.(D.)rousseleti* впервые отмечали в Главном плесе водохранилища в 1993 г., в августе 1997 г. Моложском и Шекснинском плесах вид образовывал до 29% обилия коловраток при численности 2–46 тыс. экз./м³ (табл. 4).

Таблица 4

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона в открытой части Рыбинского водохранилища в августе 1997 г (n=19)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл, В, М, Ш	20–46	2.7–47.9	0.01–0.1
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	М, В, Ш	11–23	4.8–41.2	0.11–0.96
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл, В, М, Ш	10–22	3.5–40.8	0.03–0.12
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	В	19	1.9–23.3	0.05–0.2
<i>Bosmina coregoni</i>	М	15	5.9–7.8	0.05–0.06
<i>Daphnia galeata</i>	Гл, М, В	6–11	1.7–17.7	0.2–1.33
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл, М, Ш	6–10	2.8–11.9	0.07–0.3
<i>Daphnia cristata</i>	М	7	1.6–5.1	0.04–0.1
<i>Daphnia cucullata</i>	Ш	7	6.6–11.5	0.1–0.26
<i>Thermocyclops crassus</i>	В, Ш	5	0.5–13.6	0.01–0.1
Коловратки				
<i>Keratella cochlearis</i>	Гл, М, В, Ш	23–27	2–126	<0.01
<i>Trichocerca (D.) rousseleti</i>	М, Ш	17–29	2–46	<0.01
<i>Polyarthra vulgaris</i>	Гл, В	14–21	6–122	0.01–0.06
<i>Conochilus hippocrepis</i>	Гл	21	60–506	0.05–0.4
<i>Polyarthra major</i>	Гл, В, Ш	11–17	2–92	<0.01–0.08
<i>Trichocerca (D.) parvula</i>	Ш	11	6	<0.01
<i>Kellicottia longispina</i>	Гл, Ш	5–9	2–60	<0.01
<i>Trichocerca (D.) similis</i>	Ш	7	2–6	<0.01
<i>Polyarthra euryptera</i>	Гл	7	12	0.02
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	М	7	4	<0.01

Другие два вида впервые были найдены в литорали и на мелководьях Рыбинского водохранилища в 1970–1971 гг. *T.(D.)similis* (Владимирова, 1978) и в 1983–1985 гг. *T.(D.)parvula* (Лазарева, 1988). В 1997 г. и 2003 г. они достигали 6–10 тыс. экз./м³ и входили в число доминантов зоопланктона в речных плесах водохранилища (табл. 4 и 5).

Таблица 5

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона Рыбинского водохранилища в августе 2003 г (n=15)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл, В, М, Ш	17–66	8.8–73.7	0.25–0.8
<i>Daphnia galeata</i>	Гл, В, М, Ш	9–28	1–20	0.1–1.3
<i>Chydorus sphaericus</i>	Ш	27	19.3	0.1
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл, Ш	9–18	3–12.6	0.1–0.3
<i>Daphnia cucullata</i>	В	15	5.9	0.2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл, М	5–8	0.9–9.1	0.01–0.2
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	М	6	0.3–1.2	0.01–0.04
<i>Leptodora kindtii</i>	М	5	0.1–0.5	0.05–0.2
Коловратки				
<i>Euchlanis lucksiana</i>	М, Ш	28–38	1–7	<0.01
<i>Polyarthra major</i>	Гл, М	5–29	0.7–38.8	0.01–0.1
<i>Asplanchna priodonta</i>	В	28	25	0.25
<i>Brachionus angularis</i>	В, М	22	12.5–20	<0.01
<i>Kellicottia longispina</i>	Гл, Ш	7–23	0.8–6	<0.01
<i>Filinia major</i> + <i>F. longiseta</i>	В, Ш	6–23	5.6–6	<0.01
<i>Conochilus unicornis</i>	Гл	16	0.02–5	<0.01
<i>Keratella cochlearis</i>	Гл, Ш	11–14	1–16.7	<0.01
<i>A. henrietta</i>	В	14	12.6	0.13
<i>Synchaeta sp.</i>	В, М	5–13	3–12	0.01–0.02
<i>Keratella quadrata</i>	М	8	0.4–3	<0.01

Из прочих видов этого рода в литорали водохранилища в прошлом веке были обычны (30–50% проб) крупные до 300 мкм планктонные *Trichocerca cylindrica* (Imhof), *T.capucina* (Wierz. et Zach.), их численность не превышала 6 тыс. экз./м³ (Владимирова, 1978; Лазарева, 1988; Столбунова, 2003). В 2002 г. в литорали Волжского плеса количество *T.cylindrica* достигло 159 тыс. экз./м³, вид формировал более 50% численности коловраток (табл. 6). Численность *T. capucina* не

превышала 11 тыс. экз./м³, но *T. capucina* встречалась чаще, чем *T. cylindrica* (40 и 17% проб соответственно). В открытом водохранилище оба вида по-прежнему редки.

К 2004 г. резко увеличилась встречаемость крупного (до 400 мкм) *Bipalpus hudsoni*, которого единично находили в литорали водоема с 50-х годов прошлого века (Рыбинское водохранилище., 1972; Лазарева, 1988). В настоящее время он распространен по всему водохранилищу (90% проб), в Волжском плесе в 2003 г. входил в число доминантов планктона (табл. 7).

Таблица 6

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона в устьях рек-притоков Рыбинского водохранилища в августе 2002 г (n=23)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл,В,М,Ш	11–42	1–37.2	0.01–0.33
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл,В,М,Ш	7–38	1–158.1	0.02–1
<i>Bosmina longirostris</i>	М,В	16–17	2–84	0.01–0.2
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Ш	14	4.2–15.9	0.02–0.1
<i>Chydorus sphaericus</i>	Ш	13	5.9–7.2	0.02–0.04
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Ш	7	0.5–3.6	<0.05
<i>Daphnia cucullata</i>	Ш	7	0.9	0.01
Коловратки				
<i>Trichocerca cylindrica</i>	В	51	159.3	0.18
<i>Conochilus unicornis</i>	М,Ш	6–38	0.1–23.1	<0.01
<i>Polyarthra major</i>	Гл,В,М,Ш	8–26	0.04–78.7	<0.01–0.14
<i>Euchlanis lucksiana</i>	М	25	0.3–9.7	<0.01–0.02
<i>Asplanchna priodonta</i>	Гл,В,М,Ш	5–24	1.2–40.7	0.02–0.7
<i>Keratella quadrata</i>	Гл,М,Ш	5–22	0.06–20.1	<0.01–0.03
<i>Brachionus diversicornis</i>	Гл	19	64.7–529.3	0.17–1.28
<i>Trichocerca capucina</i>	Ш	10	0.04–0.9	<0.01
<i>Filinia longiseta</i>	В	8	26.4	0.02
<i>Synchaeta grandis</i>	М	7	0.9–3.2	<0.01
<i>Synchaeta pectinata</i>	Гл,Ш	5	1.5–5	<0.01
<i>Brachionus angularis</i>	М	5	0.9–3.9	<0.01
<i>Polyarthra euryptera</i>	Гл,Ш	5–6	0.5	<0.01
<i>Polyarthra vulgaris</i>	В	5	15	0.01

Другой крупный (250–300 мкм) южный пелагический вид *Brachionus diversicornis* (Daday) впервые отмечен в Моложском плесе в теплом 1988 г (200 экз./м³). Как и прочие виды рода *Brachionus*, он

относится к α-β-мезосапробам, индикаторам эвтрофных вод (Мяэметс, 1980). Летом 1989 г. он был многочислен (> 60 тыс. экз./м³) в Шекнинском плесе, его развитие связывали с высокой (до 22–25°C) температурой воды (Ривьер, 1993). В конце августа 2002 г. в литорали Главного плеса водохранилища (ст.2) интенсивное размножение (самки несли до 4 яиц) и численность *B. diversicornis* до 530 тыс. экз./м³ отмечали при температуре воды 14–17°C. Летом 2003 г. в Ивановском и Угличском водохранилищах его количество составляло 100–200 экз./м³. В Рыбинском вид обнаружен на 30% станций в Моложском и Главном плесах (10–350 экз./м³). Вероятно, вид успешно адаптировался к термическому режиму верхневолжских водоемов и стал обычным компонентом их планктона.

Таблица 7

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона Рыбинского водохранилища в июне 2003 г (n=4)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Daphnia galeata</i>	Гл,В	5–25	0.5–23.0	0.04–3.2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	В	13–23	0.6–2.9	<0.01
<i>Cyclops vicinus</i>	Гл,В	6–22	0.3–10.4	0.01–0.1
<i>Bosmina coregoni</i>	Гл,В	5–19	0.7–4.7	0.01–0.05
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	В	6–18	0.7–0.9	<0.01
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл,В	13–17	0.6–16.2	0.01–0.1
<i>Daphnia cucullata</i>	В	8–17	0.8–1.5	0.02–0.04
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	Гл	12	11.3	0.04
<i>Bosmina longirostris</i>	Гл	10	9.7	0.03
<i>Daphnia cristata</i>	В	7–8	0.4–0.9	0.01–0.02
<i>Metacyclops gracilis</i>	Гл	7	6.2	0.1
<i>Bosmina crassicornis</i>	Гл	5	5.1	0.06
Коловратки				
<i>Synchaeta oblonga</i>	В	47	0.2	<0.01
<i>Polyarthra vulgaris</i>	В	12–39	0.02–0.03	<0.01
<i>Synchaeta pectinata</i>	В	28–35	0.05–0.1	<0.01
<i>Asplanchna priodonta</i>	Гл	30	36.3	3.0
<i>Conochilus hippocrepis</i>	Гл	27	32.5	<0.01
<i>Keratella quadrata</i>	Гл,В	16–26	0.02–31.0	<0.01–0.04
<i>Polyarthra major</i>	В	19–23	0.01–0.03	<0.01
<i>Trichocerca (D) similis</i>	В	19	0.01	<0.01
<i>Bipalpus hudsoni</i>	В	5–16	0.02–0.03	<0.01
<i>Conochilus unicornis</i>	Гл	12	14.0	<0.01

Роды *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Asplanchna* долгое время были представлены в Рыбинском водохранилище 1–2 многочисленными видами. В 90-х годах XX в. возросли встречаемость и обилие ряда ранее редких и/или новых представителей этих таксонов, некоторые из них вошли в состав доминантов зоопланктона отдельных участков водохранилища. В 1987–1988 гг. наиболее многочисленным видом рода *Polyarthra* был *P. vulgaris* Carlin (до 22 тыс. экз./м³), который доминировал в летнем планктоне большей части водохранилища (табл. 3 и 8).

Таблица 8

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона
Рыбинского водохранилища в июне 1987–1988 гг. (n=24)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл,В,М	16–44	1–41.0	0.01–0.3
<i>Bosmina longispina</i>	Гл,В,М	6–31	4–41.5	0.2–4.15
<i>Bosmina coregoni</i>	В,М	11–26	1–21.0	0.06–1.28
<i>Daphnia galeata</i>	Гл,В,М	5–26	0.5–7.5	0.02–1.73
<i>Daphnia cucullata</i>	Гл,В	5–17	2.5–8.3	0.16–1.17
<i>Daphnia cristata</i>	Гл,В,М	6–16	0.8–25.5	0.01–3.57
<i>Cyclops vicinus</i>	В	6–11	2.2–2.9	0.03–0.16
<i>Limnospira frontosa</i>	М	7–9	0.6–1.1	0.02–0.15
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл,В	5–8	1.4–14	0.02–0.3
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл,В,М	6	1–8.0	0.01–0.06
<i>Thermocyclops crassus</i>	В	8	1.0	0.02
<i>Bosmina longirostris</i>	В	6	5.4	0.07
Коловратки				
<i>Conochilus unicornis</i> +	Гл,В,М	6–69	4.6–478.0	0.01–0.41
<i>C. hippocrepis</i>	Гл,В,М	6–32	0.1–36.9	0.01
<i>Kellicottia longispina</i>	Гл,В,М	8–52	0.2–40.6	0.01–0.02
<i>Polyarthra vulgaris</i>	Гл,В,М	5–20	0.1–22.5	<0.01
<i>Ploesoma truncatum</i>	М	9–20	0.04	<0.01
<i>Polyarthra longiremis</i>	М	17	0.07	<0.01
<i>Asplanchna priodonta</i>	В	15	6.1	0.12
<i>Filinia longiseta</i>	М	10	0.02	<0.01
<i>Synchaeta sp.</i>	Гл,В	5–10	2–44.0	0.01–0.08
<i>Euchlanis lucksiana</i>	В	8	0.1–1	<0.01
<i>Keratella cochlearis</i>	М	5	0.02	<0.01

В начале 90-х годов увеличилась численность *P. major*, ранее встречавшейся в литорали в середине лета (Владимирова, 1978). Она начала вытеснять *P. vulgaris* из доминантного комплекса зоопланктона

открытого водохранилища (Лазарева и др., 2001). В 1997–2004 гг. *P. major* стала одним из наиболее распространенных и многочисленных видов летнего зоопланктона, ее количество достигает 92 тыс. экз./м³ (табл. 4–7 и 9–11).

Коловратка *P. vulgaris* остается многочисленной (до 120 тыс. экз./м³) преимущественно в Волжском плесе и не каждый год. Кроме того, в пелагиали Главного и Шекснинского плесов возросла численность (до 12 тыс. экз./м³) литоральной *P. euryptera* Wierz. (табл. 4 и 6), обитающей в водохранилище с первых лет его существования (Воронина, 1959; Владимирова, 1978). Сравнительно недавно в 1983–1985 гг. отмечена в водохранилище *P. luminosa* Kut. (Лазарева, 1988). В июне 2004 г. этот вид входил в состав доминантов Главного плеса (до 20 тыс. экз./м³) (табл. 9).

Таблица 9

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона
Рыбинского водохранилища в июне 2004 г. (n=13)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Cyclops vicinus</i>	Гл,В,М	8–47	0.9–18.1	<0.01–0.1
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл,В,М,Ш	17–44	1.0–25.1	0.01–0.05
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл,Ш	14–25	4.5–14.8	0.01–0.1
<i>Bosmina longispina</i>	Гл,М	9–25	0.4–29.9	0.01–0.62
<i>Daphnia galeata</i>	Гл,Ш	9–10	0.7–10.9	0.06–0.8
<i>Daphnia cristata</i>	В	10	0.7–3.6	0.02–0.1
<i>Daphnia cucullata</i>	В	11	1.0–3.5	0.01–0.1
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл,В,Ш	5–9	1.6–5.0	<0.01–0.03
<i>Bosmina longirostris</i>	Гл,М	5–8	0.5–9.0	0.01–0.06
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	М	8	0.2–2.4	<0.01
<i>Thermocyclops crassus</i>	В	8	1.6–2.2	<0.01
Коловратки				
<i>Polyarthra luminosa</i>	Гл	5	2.2–19.6	<0.01–0.02
<i>Polyarthra major</i>	Гл,В	6–8	11.3–55.1	0.01–0.06
<i>Asplanchna henrietta</i>	М	6	2.2	0.02
<i>Conochilus hippocrepis</i>	Гл,Ш	11–41	6.0–204.1	0.01–0.06
<i>Conochilus unicornis</i>	М,Ш	23–57	3.3–42.9	<0.01–0.01
<i>Kellicottia longispina</i>	Ш	7	3.2–5.2	<0.01
<i>Keratella cochlearis</i>	Гл,Ш	5–6	2.2–31.6	<0.01
<i>Synchaeta pectinata</i>	Гл,В,М,Ш	11–80	4.1–215.7	0.01–0.4

Среди коловраток рода *Synchaeta* до начала 70-х наиболее многочисленной была *S. pectinata* (Рыбинское водохранилище., 1972). В 1970–1971 гг. наряду с этим видом в весеннем планктоне (май) Волжского плеса была обильной *S. tremula* (O.F. Müller), а в летнем (июнь–

июль) *S.stylata* Wierz., впервые была отмечена в водохранилище *S.oblonga* Ehrenb. (Владимирова, 1978). В 1979–1983 гг. *S.oblonga* отмечали как массовую форму ранне-весеннего (март–апрель) планктона в Главном плесе, численность вида достигала 12–20 тыс. экз./м³ (Ривьер, 1986). В 1990 г. в мае были многочисленны *S.oblonga*, *S.tremula* (Ривьер, 2000). В 1997 г. *S.oblonga* была широко распространена (50–100% проб) в Волжском плесе и формировала 12–49% общей численности зоопланктона в июле наряду с *S.pectinata* (29–48%) (Столбунова, 2003а, б). Летом 1997–2004 гг. наиболее многочисленна в планктоне водохранилища была *S.pectinata* (табл. 5–7 и 9). Лишь в августе 1999 г. 24–71% обилия коловраток в Главном плесе образовывала *S.oblonga* (до 75 тыс. экз./м³) (табл. 11), в июне 2004 г. в Главном и Волжском плесах в 70% проб (до 5 тыс. экз./м³) находили *S.tremula*.

Таблица 10

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона
Рыбинского водохранилища в августе 1998 г (n=21)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл, В, Ш	21–39	0.3–25.1	0.01–0.06
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	Гл, В	9–26	0.7–2.1	0.01–0.04
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл, В, Ш	10–21	0.4–10.2	0.01
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл, Ш	15–18	0.6–8.4	0.01–0.1
<i>Thermocyclops crassus</i>	В, Ш	7–11	0.4–2.6	<0.01
<i>Bosmina coregoni</i>	В	8	0.7	<0.01
<i>Daphnia galeata</i>	Гл, Ш	6	0.4–2.5	0.01–0.1
<i>Bosmina longispina</i>	Гл	5	0.5–1.8	0.01–0.04
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	Ш	5	0.5–1.7	0.01–0.05
Коловратки***				
<i>Keratella cochlearis</i>	Гл	41	1–5	<0.01
<i>Euchlanis lucksiana</i>	Гл	22	1–6	<0.01
<i>Polyarthra vulgaris</i>	Гл	10	1–2	<0.01
<i>Polyarthra major</i>	Гл	5	1	<0.01

*** коловраток исследовали только в Главном плесе.

В настоящее время из Рыбинского водохранилища известно 6 видов рода *Asplanchna* (*A. priodonta*, *A. herricki* Guerne, *A. henrietta* Langh., *A. girodi* Guerne, *A. sieboldi* (Leydig), *A. brightwelli* Gosse), преобладает по обилию и встречаемости *A. priodonta* (Лазарева, 2004а). Заслуживает внимания распространение по акватории водохранилища в последние годы *A. henrietta*. Эта мелкая коловратка (0.4–0.6 мм) впервые обнаружена в 1985 г. на мелководьях Главного плеса (вблизи

ст. 14) (2–8 тыс. экз./м³) (Лазарева, 1988). Ранее этот вид был известен только из водохранилищ средней и нижней Волги (Волга и ее жизнь, 1978). В 2001 г. он найден в литорали Волжского плеса (до 15 тыс. экз./м³), в 2003–2004 гг. *A. henrietta* встречена в Волжском, Главном и Моложском плесах водохранилища (до 4.5–12 тыс. экз./м³). В Волжском плесе в августе 2003 г. он формировал до 14% численности коловраток, в июне 2004 г. в северной части Главного (ст. 16) – до 17% (табл. 5 и 9). В 2003 г. вид найден в Ивановском и Угличском водохранилищах (90–110 экз./м³).

Таблица 11

Численность и биомасса доминантных видов зоопланктона
Рыбинского водохранилища в июле 1999 г (n=4)

Вид	Плес	Относительная численность, %	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Ракообразные				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Гл, В	42–65	42.2–86.8	0.1–0.4
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Гл, В	8–27	5.3–56.8	0.02–1.5
<i>Daphnia galeata</i>	Гл	7–16	7.9–21.1	0.1–0.3
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	Гл, В	10–14	7.0–28.4	0.03–0.9
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	Гл, В	5–12	4.7–13.0	<0.01–0.02
<i>Thermocyclops crassus</i>	Гл	5	6.1	<0.01
Коловратки				
<i>Synchaeta oblonga</i>	Гл	24–71	5.4–74.5	0.01–0.03
<i>Polyarthra major</i>	Гл	16–50	3.3–41.9	<0.01–0.11
<i>Kellicottia longispina</i>	Гл	22–28	2.1–4.9	<0.01
<i>Conochilus unicornis</i>	Гл, В	15–16	1.2–13.0	<0.01
<i>Keratella cochlearis</i>	Гл	7–8	0.5–1.9	<0.01

В том же году *A. henrietta* появилась и широко расселилась в оз. Неро (бассейн Горьковского водохранилища), численность вида в июле превышала 1 млн. экз./м³ при биомассе 4–6 г/м³ (Лазарева, 2004в). По биологии и спектру питания вид близок к широко распространенному в верхневолжских водохранилищах *A. priodonta* (Лазарева, 2004б).

В группе ракообразных обращает на себя внимание распространение и рост численности в водохранилище пелагических копепод *Eurytemora lacustris* (Poppe) и *Cyclops vicinus*. До 1955 г. *Eurytemora lacustris* находили в среднем течении Волги ниже г. Куйбышев (Дзюбан, 1976), в 1956–1958 гг. он был обнаружен в Рыбинском водохранилище (Маловицкая, 1959). В последующие годы эти рачки единично встречались в северных речных плесах водоема (Лазарева, 1988). В

1997 г. *E. lacustris* регулярно (до 60% проб) находили в Волжском плесе (Столбунова, 2003а). В августе 2002 г. в Моложском плесе водохранилища выше г. Весъегонск, численность *E. lacustris* достигла 5.9 тыс. экз./м³. В 2003–2004 гг. вид отмечали в Волжском и Главном плесах водоема (10–20 экз./м³), а также в Угличском и Иваньковском водохранилищах (150–200 экз./м³). Рачка относят к пелагическим формам озерного планктона, пик численности в холодное время года (Боруцкий и др., 1991). В водохранилищах он наиболее обилен в августе–сентябре на участках с высокой проточностью вод (затопленные русла и устья рек).

Второй вид *Cyclops vicinus* впервые был описан из сборов планктона в Волжском плесе Рыбинского водохранилища 1947–1954 гг., где его количество не превышало 100–170 экз./м³ (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1968). До середины 70-х годов XX в. численность *C. vicinus* была низкой, хотя вид указывали как постоянный компонент планктона Главного и Волжского плесов (Рыбинское водохранилище..., 1972; Столбунова, 1976). Впервые высокую численность вида (> 8 тыс. экз./м³) в Главном плесе наблюдали в 1983–1985 гг. (Лазарева, 1986; 1988). В июне 1987–1988 гг. в Волжском плесе он образовывал до 11% общей численности ракообразных при численности 2–3 тыс. экз./м³ (табл. 8), в 1989 и 1997 гг. *C. vicinus* отмечали как один из наиболее многочисленных видов (Ривьер, 1993; Столбунова, 2003б). В июне 2003–2004 гг. вид доминировал в Главном, Волжском и Моложском плесах водохранилища, его количество достигало 18 тыс. экз./м³ (до 47% численности ракообразных) (табл. 7 и 9). В мейобентосе Волжского плеса максимальная численность копепоидов IV–V *C. vicinus* составляет 50 тыс. экз./м², он один из доминантных видов в этом биотопе (Гусаков, 2001). Из копепод, вселившихся в Рыбинское водохранилище в 90-е годы прошлого века, в сборах зоопланктона 1997–2004 гг. регулярно встречались *Acanthocyclops americanus* (March.), *A. robustus* (Sars), *Metacyclops gracilis* Lill., последний в 2003 г. входил в число доминантов зоопланктона Главного плеса (табл. 7).

В группе ветвистоусых рачков следует отметить увеличение встречаемости и численности *Bosmina crassicornis*, распространение в пелагиаль литоральной *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) и восстановление *Diaphanosoma brachyurum* в доминантном комплексе летнего зоопланктона речных плесов. Сравнительно крупная (длина взрослых особей 0.4–0.6 мм) *Bosmina crassicornis* впервые отмечена в Рыбин-

ском водохранилище в 1965–1966 гг. как подвид в составе сборного вида *Bosmina coregoni* Baird¹ (Семенова, 1968). До середины 80-х годов XX в. вид был редок и малочислен (Лазарева, 1988), в составе ведущих форм зоопланктона водоема его не указывали до начала 90-х годов (Рыбинское водохранилище..., 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988, 1993, 2000). В 1997–2004 гг. встречаемость *Bosmina crassicornis* возросла до 70–100% проб, численность вида достигала 7 тыс. экз./м³, в отдельные годы он входил в число доминантов Главного плеса водохранилища (табл. 7).

Самая мелкая из босмин (не >0.4 мм) *Bosmina longirostris* в 60–70-х годах прошлого века была многочисленной преимущественно в литорали водохранилища (Семенова, 1968; Столбунова, 1976). Она достигала высокой численности за пределами литорали только в речных плесах и мелководных заливах (Воронина, 1959; Преображенская, 1960; Лазарева, 1986, 1988). Встречаемость вида на «стандартных» станциях в Главном плесе водохранилища в 80–90-х годах XX в. варьировала в пределах 15–30% общего количества проб. Вид доминирует в зоопланктоне Иваньковского и Угличского водохранилищ (Столбунова, 1999), с биостоком которых поступает в Волжский плес Рыбинского. В июне 1987–1988 гг. его численность на этом участке водохранилища составляла 5 тыс. экз./м³ (табл. 8). В августе 2002 г. количество *B. longirostris* в устьевых участках рек-притоков водохранилища достигало 84 тыс. экз./м³ (табл. 6). В июне 2003–2004 гг. вид входил в число доминантов в пелагиали Главного и Моложского плесов при численности до 10 тыс. экз./м³ (табл. 7 и 9). В июне 2004 г. он встречался в открытой части всех четырех плесов в 100% проб.

В пелагиали Волжского плеса *Diaphanosoma brachyurum* входила в число массовых, доминантных форм планктона в 1944–1945 гг. (Монаков, 1958), в 1947–1949 гг. была многочисленна в Моложском плесе (Преображенская, 1960). В 50–60-х годах XX в. вид был обычным, на отдельных участках многочисленным, в летнем планктоне литорали и открытого водохранилища (Монаков, Семенова, 1966; Рыбинское водохранилище..., 1972). В последующем до 1990 г. как ведущий вид *D. brachyurum* не указывали (Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988, 1993; Лазарева, 1988). В 1990 и 1997 гг. в Волжском плесе вид был

¹ Подробно изменение систематического положения видов рода *Bosmina*, обитающих в Рыбинском водохранилище, описано в работе (Лазарева и др., 2001).

многочислен в середине лета (Ривьер, 2000; Столбунова, 2003б). В 1997–2003 гг. он входил в доминантный комплекс зоопланктона Моложского и Шекснинского плесов, его численность в пелагиали достигала 41 тыс. экз./м³ (до 23% обилия ракообразных) (табл. 4, 5 и 10). В августе 1997 г. его количество в открытом водохранилище на выходе из Шекснинского и Волжского плесов, на пришлозовом участке Главного плеса (ст. 5, 16, 26) составляло 5–10 тыс. экз./м³. Исследование сезонного цикла развития, проведенное в 2001 г., показало, что пик численности *D.brachyurum* в водохранилище наблюдается в июле–августе (до 50 тыс. экз./м³), в первую половину лета рачки интенсивно выедаются молодью рыб, отмечены две стратегии избегания хищников (Лазарева, 2003).

В числе редких в водохранилище пелагических форм ветвистых рачков в 1997–2004 гг. регулярно встречались в пробах из Шекснинского плеса *Bosmina coregoni gibbera* (Schoedl.), *B.c.kessleri* Uljan., в Главном плесе сравнительно часто (до 70% проб), особенно в 2004 г., находили *B.longispina obtusirostris* Sars (до 300 экз./м³), там же единично отмечали *Holopedium gibberum* Zadd. и *Daphnia longiremis* Sars. В северной части Моложского плеса в зоне выклинивания подпора водохранилища в 2002 г. обнаружен *Bosminopsis deitersi* Rich. (20 экз./м³).

Таким образом, в 1997–2004 гг. были найдены 8 новых для Рыбинского водохранилища видов ракообразных и коловраток, заметно возросли встречаемость и численность ряда видов, обитающих в водоеме в течение 20–30 лет. Аборигенные и новые формы, встречаемость и обилие которых в отдельные периоды наблюдений увеличиваются «взрывными» темпами, выделены в специальную экологическую группу «агрессивных» видов (Лазарева, 2004в). Некоторые из них (*Polyarthra major*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Cyclops vicinus*) уже прочно вошли в число постоянных доминантов зоопланктона (табл. 3–11). Другие, перечисленные в данном разделе виды, лишь спорадически образуют пятна высокой концентрации на отдельных участках водоема. Однако на ближайшие 5–10 лет они представляют наиболее вероятный набор потенциальных доминантов зоопланктона водохранилища. Появление в сообществе «агрессивных» форм указывает на начало трансформации структуры пелагической трофической сети водохранилища. Последняя, вероятно, вызвана интенсивным «штурмом» экосистемы водоема инвазионными видами, начавшимся в 90-х годах

прошлого века (Лазарева, 2005).

Доминантные виды. Доминантный комплекс зоопланктона, выделенный для Главного плеса водохранилища («стандартные станции») по усредненным за май–октябрь значениям относительной численности видов, насчитывает 9 видов ракообразных и 12 видов коловраток (Лазарева и др., 2001). Представленные в таблицах 3–11 наборы доминантов включали до 12 видов рачков и до 14 коловраток каждый, поскольку охватывали всю акваторию водохранилища и относились к отдельным летним месяцам. Наряду с видами, многочисленными в течение всего вегетационного периода, в них вошли летние формы с относительно коротким циклом развития, а также виды, специфичные для речных плесов и литорали.

К доминантным видам, распространенным на всей акватории водохранилища и многочисленным с июня до конца августа, относились рачки *Mesocyclops leuckarti* (11–66% численности ракообразных), *Thermocyclops oithonoides* (5–38%), *Eudiaptomus gracilis* (5–36%), *Daphnia galeata* (5–28%). Среди коловраток в состав доминантов, общих для всего водоема, вошли *Synchaeta pectinata* (5–80% обилия коловраток), *Conochilus unicornis* et *C.hippocrepis* (6–68%), *Keratella quadrata* (8–52%), *Polyarthra major* (5–50%), *Keratella cochlearis* (5–41%), *Kellicottia longispina* (5–32%), а также *Euchlanis luksiana* et *E.dilatata* (5–38%), многочисленный во второй половине лета, и *Asplanchna priodonta* (5–28%), доминировавшая преимущественно в литорали и устьях рек-притоков (табл. 3–11). Эти виды в полной мере можно ассоциировать с «руководящими», «массовыми» и «обычными» формами, отмеченными в работах других авторов. В приведенном списке нет таких видов, которых не указывали бы в предыдущих статьях (Мордухай-Болтовская, 1956; Лазарева и др., 2001). Однако в нем отсутствуют босмины *Bosmina longispina*, *B.coregoni*, в предыдущие годы формировавшие до 17% численности рачков в среднем за сезон и до 40–70% биомассы зоопланктона в июне (Монаков, Семенова, 1966; Лазарева и др., 2001). В число широко распространенных доминантов не вошел также *Chydorus sphaericus*. Ранее этот вид был многочислен во второй половине лета (Мордухай-Болтовская, 1956; Ривьер, 2000), он формировал 6–11% средне сезонной численности ракообразных (Лазарева и др., 2001).

Преимущественно в речных плесах водохранилища доминировали рачки *Cyclops vicinus* (6–47%), *Diaphanosoma brachyurum* (5–

23%), *Daphnia cucullata* (5–17%), *Bosmina longirostris* (6–17%), *Daphnia cristata* (6–16%), *Thermocyclops crassus* (Fisch.) (5–8%). В Главном и Волжском плесах к числу доминирующих видов относился *Eudiaptomus graciloides* (9–26%), во второй половине лета его численность на отдельных станциях достигала 28 тыс. экз./м³ и была больше, чем *Eudiaptomus gracilis*. Во всех плесах, кроме Шекснинского, в состав доминантов входили коловратки *Polyarthra vulgaris* (5–43%), в Главном и Волжском – *Syncheta oblonga* (24–71%), в Волжском и Моложском – *Brachionus angularis* Gosse (5–22%) *Asplanchna henrietta* (6–14%). Только в Главном плесе в июне 2004 г. была многочисленна (до 20 тыс. экз./м³) коловратка *Polyarthra luminosa* (5%) (табл. 9).

Таким образом, в 1987–2004 гг. выявлено 4 вида, которых до 1987 г. не отмечали в числе «руководящих» форм планктона в указанных биотопах. Два из них (*Cyclops vicinus*, *Syncheta oblonga*) как массовые виды зоопланктона Волжского плеса указаны в работе (Столбунова, 2003б). Два других (*Asplanchna henrietta*, *Polyarthra luminosa*) проникли в водохранилище в 1983–1985 гг. (Лазарева, 1988, 2004а). В качестве доминантных они приведены впервые. В 1987–1988 гг. в планктоне Моложского плеса были сравнительно многочисленны *Limnospira frontosa* Sars (7–9% количества рачков) и *Asplanchna herricki* (до 25% обилия коловраток) (табл. 3 и 8). В этом плесе они доминировали и в предыдущие годы (Воронина, 1959; Лазарева, 1986, 1988, 2004а). В 1997–2004 гг. указанные виды не входили в состав доминантного комплекса зоопланктона.

К видам, наиболее многочисленным в устьях рек-притоков и в литорали водохранилища, относились рачки *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller) и коловратки *Asplanchna priodonta*, *Trichocerca cylindrica*, *T. capucina*, *Brachionus diversicornis* (табл. 6). Последние три вида в составе доминантов приведены впервые. В конце лета 2002 г. значительное количество зоопланктона в этих биотопах формировали те же виды, что и в открытом водохранилище. В основном циклопы *Thermocyclops oithonoides* (7–38% обилия рачков), *Mesocyclops leuckarti* (11–42%) и коловратки *Polyarthra major* (8–26% численности коловраток), *Keratella quadrata* (5–22%). Общее количество планктона было максимально в эстуариях рек (до 1.2 млн. экз./м³). В заливах и на открытых мелководьях слой воды часто составлял <0.5 м, зоопланктона было не много (<30 тыс. экз./м³). Наибольшее обилие зоопланктона отмечали в Главном плесе (табл. 12). В

предыдущие годы в составе доминантов литорали не отмечали коловраток рода *Trichocerca*, *Polyarthra major*, *Brachionus diversicornis* (Столбунова, 1976, 2003а, б; Крылов, 1992). Биомасса планктона в конце лета в Волжском, Моложском и большей части Главного плеса не превышала 1 г/м³, что сравнимо с наблюдаемыми ранее значениями показателя (Столбунова, 1976, 2003а, б; Лазарева, 1986). В устьях рек Чеснава (ст. 2) и Кесьма (ст. 7) отмечали существенно более высокую биомассу (2.6–7.2 г/м³), до 1.2 г/м³ достигали ее значения в литорали Шекснинского плеса у г. Череповец (ст. 17) (рис. 16).

Таблица 12

Средняя численность и биомасса зоопланктона в литорали Рыбинского водохранилища в августе 2002 г.

Показатель	Плес			
	Главный (n=7)*	Моложский (n=10)	Волжский (n=1)	Шекснинский (n=4)
Численность кладоцер, тыс. экз./м ³	20.3±14.2	17.8±9.3	7.4	12.6±6.4
Численность копепоид, тыс. экз./м ³	78.9±47.6	38.4±18.8	29.6	23.5±9.7
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	154.5±92.2	23.8±8.1	311.6	12.2±7.9
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	4.3±2.9	2.5±1.1	0	0.3±0.28
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	253.6±154.1	80.0±32.0	348.6	48.3±20.1
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.3±0.99	0.5±0.24	0.8	0.5±0.27

*n – число проб

Наибольшие различия состава и структуры зоопланктона между отдельными станциями наблюдали в июне 2004 г. при уровне воды, близком к нормальному подпорному. Доминантные комплексы были «размыты» и отличались друг от друга более чем на 50% (рис. 26). Наиболее сходен (~45%) оказался июньский зоопланктон в Моложском плесе (станции 10, 11) и в центре Главного плеса водохранилища (станции 5, 13, 26). В августе 2003 г. состав и структура сообщества большинства станций различались также более чем на 50%, более тесно (сходство >60%) группировались станции 6, 13, 15 в центрально-восточной части Главного плеса (рис. 2а). Таким образом, состав видов и, особенно, распределение обилия между доминантами летнего зоопланктона на отдельных станциях водохранилища существенно различаются.

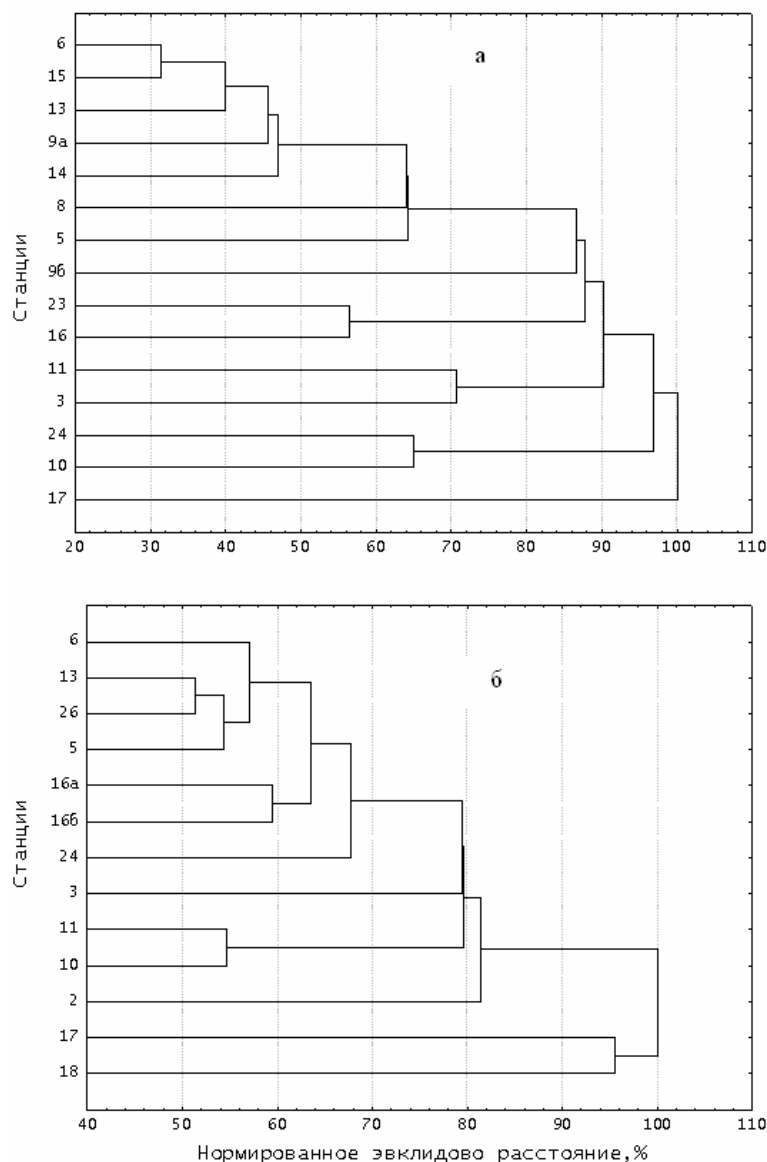


Рис. 2. Дендрограммы различия доминантных комплексов зоопланктона Рыбинского водохранилища. (а – август 2003 г., б – июнь 2004 г.)

Прочие виды, указанные в составе доминантных комплексов (табл. 3–11), доминировали в планктоне эпизодически. В целом выявлено 11 таксонов, которых ранее не отмечали в списках «руководящих» и которые в период исследования были сравнительно многочисленны на отдельных участках водохранилища. К ним относятся коловратки *Polyarthra euryptera*, *P. luminosa*, *Trichocerca cylindrica*, *T. capucina*, *T. rousseleti*, *T. similis*, *T. parvula*, *Asplanchna henrietta* и рачки *Eurytemora lacustris*, *Metacyclops gracilis*, *Bosmina crassicornis*.

В 1997–2004 гг. найдено 14 видов, не относившихся к числу доминантных в 1987–1988 гг. и 5 видов из ранее доминировавших не вошли в состав доминантов (табл. 3–11). Это свидетельствует о большой подвижности состава и структуры летнего доминантного комплекса зоопланктона водохранилища. Перераспределение обилия между видами затрагивает весь комплекс, включая главных доминантов. Изменение состава касается преимущественно группы видов с относительным обилием в пределах 5–10%, которые по классификации (Пидгайко, 1978; Лазарева и др., 2001) относятся к характерным. Такие флуктуации происходят фактически ежегодно (табл. 3–11). Многие новые виды проникают в доминантный комплекс при небольшой численности популяции на фоне низкого обилия сообщества. В периоды, когда количество обычных доминантов невелико, возникают благоприятные условия для захвата трофической ниши другими видами (Джиллер, 1988).

Значительно реже, каждые 10–20 лет, наблюдается частичное или полное замещение одного из главных доминантов, субдоминантов: *Bosmina longispina* ↔ *B. coregoni*, *Polyarthra major* ↔ *P. vulgaris*, *Conochilus hippocrepis* ↔ *C. unicornis*, *Eudiaptomus gracilis* ↔ *E. graciloides*. В зоопланктоне Рыбинского водохранилища изменения такого рода обычно с некоторым запаздыванием следуют за сменой фаз гидрологического цикла (Лазарева и др., 2001). Как правило, в них участвуют близко родственные таксоны: подвиды сменяют друг друга внутри вида, виды – внутри рода. В сообществе коловраток, в котором состав доминантных видов пульсирует наиболее интенсивно, это приводит к появлению среди доминантов целой группы родственных видов вместо одного. В 1997–2004 гг. такое наблюдали в родах *Polyarthra*, *Asplanchna* (табл. 3–11).

Крайне редки ситуации, когда резко снижается численность одного–двух видов из группы главных доминантов или субдоминантов.

Например, в водохранилище в начале 70-х годов XX века отмечали низкую численность *Bosmina longispina* (Ривьер, 2000; Лазарева и др., 2001), к 2004 г. резко уменьшилось количество двух видов *Bosmina longispina*, *B. coregoni*. Подобное наблюдали также в одном из болотных озер с *Holopedium gibberum* (Лазарева, 1991). В сообществе обычно отсутствуют таксоны, которые могли бы быстро занять место доминантных. Реализованная ниша доминантов и субдоминантов велика и близка по объему к фундаментальной (Джиллер, 1988). В таком случае освободившуюся нишу осваивают сразу несколько видов, конкурентные отношения между которыми складываются в течение нескольких лет.

Численность и биомасса зоопланктона. Сезонный цикл развития зоопланктона в Рыбинском водохранилище характеризуется двумя пиками биомассы в июне и в сентябре–октябре и одним максимумом численности в июне–июле (Мордухай-Болтовская, 1956; Ривьер и др., 1982). В речных плесах, как правило, осенний подъем биомассы отсутствует (Мордухай-Болтовская, 1956). Из анализа кривых сезонной динамики на «стандартных» станциях в 1970–1997 гг. следует, что летняя депрессия биомассы наблюдается в 60% сезонов. Особенно часто это происходило в многоводные 80–90-е годы XX в.

Таким образом, представленные в настоящей работе данные за июнь характеризуют максимальное обилие зоопланктона. Сопоставление данных за июль–август 1987, 1988 и 1997 гг. с архивными материалами по динамике планктона на «стандартных» станциях и средними за сезон численностью и биомассой по (Лазарева и др., 2001) показало, что они лежат в промежутке между средними значениями за сезон и максимальными.

Июнь. В Главном плесе водохранилища численность рачков в начале лета 1987–1988 гг. определяли *Bosmina longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia cristata*, вместе они формировали >70% количества ракообразных (табл. 8). В речных плесах преобладали *Mesocyclops leuckarti* (16–53%), *Bosmina coregoni* (11–26%), *Daphnia galeata* (6–26%). Среди коловраток повсеместно доминировали *Kellicottia longispina* (8–32% обилия коловраток), в Главном плесе был многочислен *Conochilus hippocrepis* (57–68%), в речных – *C. unicornis* (до 35%). Основную часть биомассы зоопланктона (60–90%) в этот период формировали кладоцеры. В холодном 1987 г. доминировала *Bosmina longispina*, которая образовывала 50–80% общей биомассы зоопланктона в

Главном плесе и до 25% в речных. В теплом 1988 г. босмины *B. coregoni*, *B. longispina* определяли 30–60% биомассы в речных плесах, в центре водохранилища преобладали дафнии *Daphnia cristata*, *D. galeata*, *D. cucullata* (15–50%).

В июне холодного 2004 г. >65% количества ракообразных в Главном плесе формировали *Bosmina longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia galeata* (табл. 9). В речных плесах доминировали циклопы *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops vicinus* (45–65%). В более теплом 2003 г. к ним присоединялись дафнии *Daphnia galeata*, *D. cucullata* (17–25%) и *Thermocyclops oithonoides* (13–23%). Среди коловраток в 2003–2004 г. в планктоне повсеместно преобладала *Synchaeta pectinata* (11–80% численности коловраток), часто встречались ранневесенние *S. tremula*, *S. oblonga*. Как и в предыдущие годы в Главном плесе был многочислен *Conochilus hippocrepis* (до 41%), в речных – *C. unicornis* (23–57%). Кладоцеры образовывали 60–70% общей биомассы зоопланктона в Главном плесе и 30–60% в речных. В центре водохранилища преобладали *Daphnia galeata* (25–45%), *Bosmina longispina* (9–25%). В речных плесах – *Daphnia galeata* (24–50%), *Leptodora kindtii* (13–40%), 15–30% общей биомассы формировали циклопы *Cyclops vicinus*.

В июне 1987–1988 гг. численность *Bosmina longispina* достигала в Главном плесе 10–60 тыс. экз./м³ в 70% проб, максимальная биомасса превышала 4 г/м³. Количество *B. coregoni* 5–21 тыс. экз./м³ отмечали в 20% проб, биомасса в речных плесах до 1.3 г/м³. Летом 1990 г. биомасса *B. longispina* в Главном плесе водохранилища не превышала 1 г/м³ (Ривьер, 2000). В июне 2003–2004 гг. *B. longispina*, формировала 9–25% обилия рачков в Главном и Моложском плесах и не входила в состав доминантов Волжского и Шекснинского. Высокую численность 10–30 тыс. экз./м³ находили в 40% проб, биомасса не превышала 0.6 г/м³ (табл. 7 и 9). Максимальная численность рачков наблюдалась в центре водоема в треугольнике, ограниченном станциями 5, 13, 23 (рис. 1а).

Таким образом, к 2004 г. произошло снижение в 1.5 раза встречаемости пятен высокой концентрации *B. longispina*. Низкую биомассу популяции определило уменьшение линейных размеров тела половозрелых рачков. В 2004 г. преобладали особи <0.6 мм, тогда как в 1987–1988 гг. >0.6 мм. Второй вид – *B. coregoni* – в начале лета доминировал в основном в Волжском плесе (до 19%), в августе – иногда в Молож-

ском (до 15%), обилие вида в большинстве случаев <5 тыс. экз./м³. Снижение численности *B.longispina* отмечали также в 1971–1975 гг. в конце маловодной фазы предыдущего гидрологического цикла водоема, тогда в составе доминантов ее сменяла *B.coregoni* (Лазарева и др., 2001). В настоящее время сравнительно низкая численность обоих, ранее массовых представителей кладоцер служит, вероятно, основной причиной отмеченного выше распространения в пелагиали водохранилища других видов этого рода *B.longirostris* и *B.crassicornis*.

Общая численность зоопланктона для обоих периодов наблюдений не превышала 700 тыс. экз./м³ в Главном и 200 тыс. экз./м³ в речных плесах. Распределение обилия зоопланктона в 2004 г. показано на рис. 3.

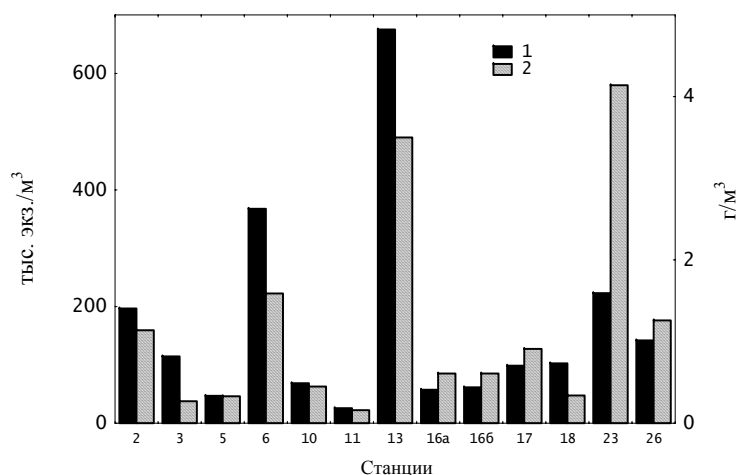


Рис. 3. Численность (1) и биомасса (2) зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в июне 2004 г. (Номера станций как на рис. 1а)

Численность сообщества определялась уровнем развития коловраток. В 1987–1988 гг. их количество >150 тыс. экз./м³ встречалось в 60% проб из Главного плеса водохранилища, а в 2003–2004 гг. – только в 30%. Однако средние значения показателя в 2003–2004 гг. во всех плесах были сравнимы с таковыми в 1987 и 1988 гг. (табл. 13 и 14). Исключение составило аномально низкое (<10 тыс. экз./м³) обилие зоопланктона в Волжском плесе в июне 2003 г. (табл. 15).

Июньский пик биомассы в 2003–2004 гг. был в 2.5–6 раз ниже, чем в предыдущий период. Особенно сильно уменьшились значения

этого показателя в Волжском плесе. Высокую биомассу зоопланктона (до 7.5 г/м³) наблюдали только на пришлозовом участке (ст. 26) в июне 2003 г., на остальной акватории водохранилища ее значения были <2 г/м³ (рис. 3). Биомассу до 8 г/м³ при среднем значении за июнь–сентябрь 3.8 г/м³ отмечали также в 2000 г. (Крылов, Добрынин, 2001). В конце 80-х годов XX в. средняя июньская биомасса сообщества в Главном плесе превышала 4 г/м³ (табл. 13).

Таблица 13

Средняя численность и биомасса зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в июне 1987–1988 гг.

Показатель	Плес		
	Главный (n=15)	Моложский (n=6)	Волжский (n=3)
1987			
Численность кладоцер, тыс. экз./м ³	42.1±6.0	3.1	15.0
Численность копепоид, тыс. экз./м ³	48.4±6.0	4.6	12.7
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	151.5±23.1	0.15	21.9
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	242.0±29.1	7.8	49.6
Биомасса зоопланктона, г/м ³	4.12±0.63	0.45	1.29
1988			
Численность кладоцер, тыс. экз./м ³	37.4±8.9	3.3±1.1	50.0
Численность копепоид, тыс. экз./м ³	43.6±7.5	5.9±2.6	34.0
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	204.7±100.4	0.7±0.46	40.0
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	285.7±87.9	9.8±3.4	124.0
Биомасса зоопланктона, г/м ³	4.59±1.01	0.41±0.21	3.92

Таким образом, июньский комплекс видов зоопланктона, определяющих основу его обилия, по составу близок к наблюдавшемуся ранее (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, Семенова, 1966). Основные отличия отмечены в распределении обилия между видами, то есть в структуре сообщества. Особенностью раннелетнего планктона Рыбинского водохранилища в 2003–2004 гг. были сравнительно низкое количество босмин и относительно высокое дафний и лептодоры, а также тот факт, что значительную часть биомассы (до 30%) в Волжском и Моложском плесах формировал *Cyclops vicinus*. Ранее основу биомассы зоопланктона в июне определяла *Bosmina longispina* (Монаков, Семенова, 1966), в маловодную фазу гидрологического цикла ее замещала *B. coregoni* (Лазарева и др., 2001). Копепоиды *Cyclops vicinus*

до конца 70-х гг. XX-го в. были немногочисленны (Монаков, 1958, 1968; Лазарева, 1988). Кладоцеры определяли до 93% общей биомассы зоопланктона (Монаков, Семенова, 1966). В 1987–1988 гг. эта группа зоопланктона образовывала также до 90% биомассы, к 2004 г. – не >70%.

Таблица 14

Средняя численность и биомасса зоопланктона в пелагиали
Рыбинского водохранилища в июне 2004 г.

Показатель	Плес			
	Главный (n=7)	Моложский (n=2)	Волжский (n=2)	Шекснинский (n=2)
Численность клadoцеры, тыс. экз./м ³	31.0±10.0	3.1	11.8	9.3
Численность копепоид, тыс. экз./м ³	25.7±4.5	9.0	21.7	27.3
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	168.2±76.4	35.2	122.5	64.1
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	<0.1	0	3.7	<0.1
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	224.9±86.8	47.3	155.8	100.7
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.72±0.57	0.31	0.71	0.63

Таблица 15

Средняя численность и биомасса зоопланктона в пелагиали
Рыбинского водохранилища в июне 2003 г.

Показатель	Плес	
	Главный (n=1)	Волжский (n=3)
Численность клadoцеры, тыс. экз./м ³	46.9	3.1±0.5
Численность копепоид, тыс. экз./м ³	46.5	5.9±1.9
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	121.3	0.2±0.13
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	0.9	0.1±0.01
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	214.7	9.3±2.5
Биомасса зоопланктона, г/м ³	7.5	0.2±0.05

Основной причиной снижения «пиковой» биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище послужила низкая численность и небольшие размеры тела рачков *Bosmina longispina*. Значения показателя в Главном плесе водохранилища в 2004 г. составили в среднем 1.7 г/м³, максимум 4.2 г/м³, что сравнимо с отмеченным в 1952 г. (среднее 2.2 г/м³, максимум 4.6 г/м³) (Мордухай-Болтовская, 1956).

Для сравнения средняя июньская биомасса на «стандартных» станциях водохранилища в Главном плесе в 50–60-х годах XX в. составляла 0.5–1.7 г/м³, в 70-х – 0.8–2.8 г/м³ (Ривьер и др., 1982). В 80-х годах наблюдались максимальные ее значения 4.1–4.6 г/м³ (табл. 13), наибольших значений достигала также средняя биомасса зоопланктона за вегетационный период (Лазарева и др., 2001). Снижение «пиковых» июньских значений показателя началось в 90-х годах прошлого века, в 1991–1995 гг. они редко (<20% проб) превышали 3 г/м³. Для современного зоопланктона Рыбинского водохранилища характерно преобладание низких «пиковых» значений биомассы (<2 г/м³) по всей акватории, что ближе всего к уровню 70-х годов прошлого века.

Июль–август. В июле–августе 1987–1988 гг. в планктоне Главного плеса водохранилища основу численности ракообразных (до 80%) составляли копепоиды *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis* (табл. 3), что характерно для этого времени года (Мордухай-Болтовская, 1956; Рыбинское водохранилище., 1972). В речных плесах доминировали *Mesocyclops leuckarti* (14–62% обилия рачков), *Eudiaptomus gracilis* (6–36%), *Daphnia galeata* (8–22%). Среди коловраток повсеместно были многочисленны представители рода *Euchlanis* (5–25% численности коловраток) и *Polyarthra vulgaris* (9–43%). В центре водохранилища наиболее массовым видом этой группы был *Conochilus hippocrepis* (36–46%), в речных плесах его замещали *C.unicornis* (до 30%), *Kellicottia longispina* (до 22%). Как и в начале лета, общую биомассу зоопланктона в Главном плесе чаще всего (60% проб) образовывали клadoцеры, преимущественно *Daphnia galeata* (15–70%). Холодным летом 1987 г. к ней присоединялась *Bosmina longispina* (10–30%). В речных плесах те же два вида формировали 20–85% и 20–30% биомассы соответственно. В Волжском плесе наряду с ними были многочисленны *B.coregoni*, *Daphnia cucullata* (до 16% каждый). В сумме клadoцеры определяли 60–90% общей биомассы зоопланктона водохранилища.

В августе 1997–2003 гг. среди ракообразных в Главном плесе водохранилища преобладали *Mesocyclops leuckarti* (20–66% численности рачков), *Thermocyclops oithonoides* (10–22%), *Eudiaptomus gracilis* (10–18%), *Daphnia galeata* (6–11%) (табл. 4, 5 и 10, 11). В речных плесах доминировали те же два вида циклопов (10–50%), *Eudiaptomus graciloides* (до 26%), *Daphnia cucullata* (7–15%).

В отдельные годы были многочисленны *Bosmina coregoni*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Thermocyclops crassus*, *Chydorus sphaericus*.

В группе коловраток в центре водохранилища преобладали *Keratella cochlearis* (27–41% обилия коловраток), *Polyarthra major* (15–50%), *Conochilus hippocrepis* (16–21%), *Polyarthra vulgaris* (10–14%), иногда высокую численность формировали *Euchlanis lucksiana*, *Synchaeta oblonga*, *Kellicottia longispina*. В 1998–2002 гг. по всей акватории водохранилища был распространен *Conochilus unicornis* (до 38% обилия), который практически полностью вытеснял обычного в Главном плесе *C. hippocrepis*. В речных плесах доминировали *Keratella cochlearis* (20–60%), *Polyarthra vulgaris* (до 21%), *P. major* (10–17%), с 1998 г. был многочислен (до 38%) *Euchlanis lucksiana* (табл. 5, 6 и 10, 11).

Один из массовых видов зоопланктона водохранилища во второй половине лета *Chydorus sphaericus* в 1987–1988 гг. формировал в Главном и Волжском плесах 7–11% численности рачков, его количество достигало 34 тыс. экз./м³ (табл. 3). В 1997–2003 гг. он доминировал только в Шекснинском плесе, численность не превышала 19 тыс. экз./м³ (табл. 5, 6 и 10, 11). В Главном плесе водохранилища количество *C. sphaericus* составляло не более 2 тыс. экз./м³, на многих станциях вид отсутствовал. В 70-х годах XX в. в предыдущую маловодную фазу гидрологического цикла численность вида была в несколько раз выше, чем в многоводные годы (Ривьер, 2000; Лазарева и др., 2001).

В 1997 г. более половины биомассы зоопланктона (50–60%) на всей акватории водохранилища (90% проб) формировали кладоцеры, в основном *Daphnia galeata* (20–65%). На отдельных участках водохранилища к ней присоединялись *Leptodora kindtii* (7–40%), *Limnospila frontosa* (8–30%), в речных плесах *Diaphanosoma brachyurum* (18–50%). Максимальная биомасса зоопланктона достигала 3.1 г/м³ (ст. 26), значения показателя >1.5 г/м³ отмечали в 60% проб преимущественно в восточной и южной частях Главного плеса (рис. 4а).

В 1998–2003 гг. во второй половине лета, перечисленные выше кладоцеры, доминировали по биомассе лишь в речных плесах. В Главном плесе до 80% общей биомассы зоопланктона формировали копеподы, в основном *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* (60–76% проб). В 1999 г. эти виды доминировали на большей части Волжского плеса и в волжской водной массе пришлозового участка водохранилища (ст. 26). Массовые виды копепоид Рыбинского водохранилища не отличаются большими размерами. Индивидуальная масса диаптомид при максимальной длине тела 1–1.3 мм меньше, чем у дафний такого же размера почти в 2 раза. Для циклопов эти различия возрастают до 4 раз. Кроме того, популяции медленно растущих копепоид представлены в планктоне преимущественно ювенильными

особями (обычно >50%). Их индивидуальная масса в 5–65 раз меньше таковой дафний, приступающих к размножению в течение первой недели жизни.

Начиная с 1998 г. в августе в Рыбинском водохранилище, в том числе из-за преобладания копепоид, наблюдали сравнительно низкую биомассу зоопланктона (рис. 4). В Главном плесе значения показателя (1.3–2.8 г/м³), сравнимые с данными 1987–1988 гг., отмечали в 1997, 1999, 2002 гг. (табл. 12, 16, 17). В 1998 г. средние значения биомассы были на порядок ниже (табл. 18), максимальные не превышали 0.5 г/м³. В августе 2003 г. на большинстве станций биомасса была <1.5 г/м³, на отдельных участках (станции 9, 17) достигала 2.6 г/м³.

Таблица 16

Средняя численность и биомасса зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в августе 1997 г.

Показатель	Плес			
	Главный (n=13)	Моложский (n=2)	Волжский (n=1)	Шекснинский (n=3)
Численность кладоцер, тыс. экз./м ³	17.0±5.7	23.0	28.3	46.8±2.2
Численность копепоид, тыс. экз./м ³	46.4±7.4	43.1	35.1	30.0±4.4
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	237.4±69.4	17.2	77.0	121.3±51.5
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	27.4±12.7	0.12	2.1	1.3±1.3
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	300.8±69.4	83.2	140.4	198.1±52.9
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.5±0.25	1.2	2.3	1.8±0.17

Наибольшую численность зоопланктона >500 тыс. экз./м³ отмечали в 1997 г. в Главном плесе водохранилища (станции 8, 15) (рис. 4). В речных плесах в течение всего периода наблюдений обилие зоопланктона в августе не превышало 260 тыс. экз./м³. В большинстве случаев общее его количество определялось развитием коловраток и/или копепоид (табл. 16–20). Тогда как в 1987–1988 гг. обилие коловраток в августе всегда существенно превышало таковое копепоид (табл. 19). Относительно 1987–1988 гг. в 1998 и 2003 гг. численность зоопланктона была в 2–6 раз ниже, а в 1997, 1999 г. в 1.5–3 раза выше.

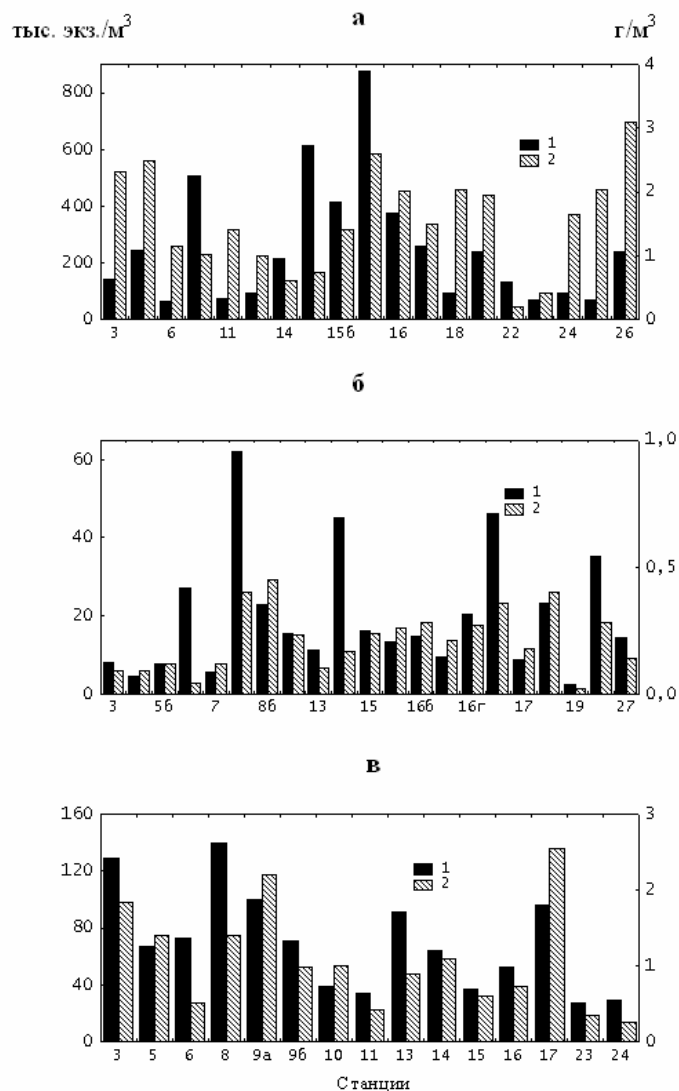


Рис. 4. Численность (1) и биомасса (2) зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в августе. а – 1997 г., б – 1998 г., в – 2003 г.

Таблица 17

Средняя численность и биомасса зоопланктона в Рыбинском водохранилище в июле 1999 г.

Показатель	Плес	
	Главный (n=3)	Волжский (n=1)
Численность клadoцер, тыс. экз./м ³	16.1±3.9	3.0
Численность копепоd, тыс. экз./м ³	132.0±29.2	62.1
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	45.0±30.3	84.5
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	3.5±1.0	0.64
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	193.1±32.0	149.6
Биомасса зоопланктона, г/м ³	2.8±0.98	0.69

Таблица 18

Средняя численность и биомасса зоопланктона в Рыбинском водохранилище в августе 1998 г.

Показатель	Плес		
	Главный (n=17)	Волжский (n=1)	Шекснинский (n=3)
Численность клadoцер, тыс. экз./м ³	3.4±0.6	1.1	3.9±2.0
Численность копепоd, тыс. экз./м ³	13.9±2.5	6.9	7.3±4.2
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	4.6±0.6	0.01	0.3±0.07
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	1.6±1	0	0.01±0.01
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	21.9±3.9	8.0	11.5±6.2
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0.22±0.03	0.1	0.2±0.1

Таким образом, отличительными чертами позднелетнего зоопланктона водохранилища в последние годы были низкая численность *Chydorus sphaericus* и «копеподный» характер сообщества. По сравнению с предыдущим маловодным периодом 1963–1976 гг. численность копепоd была выше ~ в 2 раза. Общая биомасса зоопланктона в Главном плесе в 1997–2003 гг. составляла в среднем 0.2–1.5 г/м³ (табл. 16–20), что близко к данным 70-х годов прошлого века (0.4–1.8 г/м³) (Ривьер и др., 1982). По данным тех же авторов в 50–60-х годах этот показатель не превышал 1 г/м³. Максимальные значения биомассы в августе в центре водохранилища наблюдали в 80-х – 1.6–2.1 г/м³ (табл.

19).

Таблица 19

Средняя численность и биомасса зоопланктона в
Рыбинском водохранилище в июле–августе 1987–1988 гг.

Показатель	Плес		
	Главный (n=25)	Моложский (n=6)	Волжский (n=5)
1987			
Численность клadoцер, тыс. экз./м ³	7.6±1.4	12.7	14.3
Численность копепод, тыс. экз./м ³	44.5±6.0	4.3	16.6
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	54.4±17.5	3.5	1.7
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	106.5±16.8	20.4	32.6
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.58±0.29	0.72	1.74
1988			
Численность клadoцер, тыс. экз./м ³	15.7±3.2	6.9±3.1	32.7±7.7
Численность копепод, тыс. экз./м ³	90.1±8.8	19.3±5.9	29.7±10.4
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	26.3±4.9	3.2±1.3	12.7±5.8
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	132.2±11.4	29.4±8.2	75.0±17.9
Биомасса зоопланктона, г/м ³	2.14±0.34	1.24±0.43	2.21±0.64

Таблица 20

Средняя численность и биомасса зоопланктона в
Рыбинском водохранилище в августе 2003 г.

Показатель	Плес			
	Главный (n=11)	Моложский (n=2)	Волжский (n=1)	Шекснинский (n=1)
Численность клadoцер, тыс. экз./м ³	6.2±1.7	7.0	17.6	45.3
Численность копепод, тыс. экз./м ³	38.6±7.9	10.9	21.3	24.9
Численность коловраток, тыс. экз./м ³	23.4±7.1	18.7	90.1	25.6
Численность велигеров дрейссены, тыс. экз./м ³	13.9±1.9	46.6	6.2	1.7
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	68.2±10.1	36.6	129.0	95.8
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1.0±0.17	0.7	1.8	2.6

В отсутствие данных о полном сезонном цикле развития сообщества трудно дать общую оценку обилия зоопланктона водохрани-

лища, которое обычно описывают по средним значениям численности и биомассы за вегетационный период (май–октябрь). Однако представленные в статье результаты однозначно свидетельствуют о снижении общей биомассы зоопланктона относительно уровня 80-х и начала 90-х годов XX в., которое прослеживается как по «пиковым» июньским, так и по позднелетним значениям. Ориентировочно современный уровень обилия планктона близок к таковому в 1971–1978 гг., то есть к наблюдавшемуся в предыдущий маловодный период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 1997–2004 гг. были найдены 8 видов – *Diaphanosoma orghidani*, *Arctodiaptomus laticeps*, *Trichocerca mucosa*, *T.(Diurella) weberi*, *Synchaeta kitina*, *Biapertura intermedia*, *Diacyclops crassicaudis*, *Brachionus variabilis*, ранее не отмеченных в списках фауны Рыбинского водохранилища. В последние 10–15 лет возросли встречаемость и численность большой группы видов коловраток и ракообразных. Аборигенные и новые виды, распространение и обилие которых увеличиваются «взрывными» темпами, выделены в целях мониторинга биоресурсов в специальную экологическую группу.

Выявлено 11 таксонов, в период исследований сравнительно многочисленных, которые в предыдущих работах не упоминались в списке «руководящих». Состав доминантов, формирующих основу численности и биомассы зоопланктона водохранилища, заметно изменился. Новые виды-доминанты обнаружены не только в речных плесах и литорали, где их развитию способствует биотопическое разнообразие среды, но и в Главном плесе, в котором условия обитания зоопланктона наиболее стабильны. Большинство из них проникли в водоем в 70–80-х годах прошлого века, но только теперь стали многочисленными. Эти изменения связаны с эволюцией экосистемы водохранилища и отражают новый этап ее развития, связанный с активизацией инвазионных видов.

К 2004 г. отмечено снижение обилия ряда видов ракообразных и коловраток по сравнению с 1987–1988 гг., 5 видов выпали из состава доминантов. В Главном плесе водохранилища уменьшилось количество ранее массовых *Bosmina longispina*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus*, в Моложском – *Limnospira frontosa*, *Asplanchna herricki*.

Особенностью современного раннелетнего планктона водохранилища служит сравнительно низкое количество босмин и относи-

тельно высокое дафний и лептодоры, в речных плесах также крупных циклопов *Cyclops vicinus*. Основу биомассы зоопланктона (70–90%) в этот период по-прежнему определяют клadoцеры. В позднелетнем планктоне с 1998 г. до 80% биомассы образуют копеподы, тогда как ранее доминировали крупные дафнии.

Наблюдается снижение биомассы сообщества относительно уровня 80-х годов XX в. Общая биомасса зоопланктона в 1997–2004 гг. близка к таковой в предыдущую маловодную фазу гидрологического цикла водохранилища (1963–1976 гг.). Основная причина снижения биомассы – изменение структуры сообщества на уровне крупных таксонов и отдельных видов-доминантов. Эти трансформации представляют в основном результат циклических сукцессий зоопланктона, зависящих от гидротермического режима экосистемы.

Работа выполнена при поддержке Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» Госконтракт № 10002–251/ОБН–2/151–171/160503–116(8)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 2. Л.: Наука, 1981. 254 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л. Наука, 1991. 504 с.
- Владимирова Т.М. Коловратки побережья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978. С. 5–15.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронина Н.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. Т.9. 1959. С. 249–278.
- Гусаков В.А. Влияние гидрологического режима на распределение и динамику донных циклопов в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 2001. №1. С. 99–109.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Дзюбан Н.А., Дзюбан М.Н. Зоопланктон Волги до образования каскада водохранилищ // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука. 1976. С. 82–88.
- Киселева Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 22–31.
- Крылов А.В. Зоопланктон и качество вод нижнего течения малых рек – притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1992. №95. С. 38–46.
- Крылов А.В., Добрынин А.Е. Структурная организация зоопланктона как кормовой

базы рыб-планктофагов // Тез. докл. Американско-Российского симпозиума по инвазионным видам. Ярославль: ИБВВ РАН, 2001. С. 99–100.

Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л., Наука. 1970. 744 с.

Лазарева В.И. К изучению водных беспозвоночных в Дарвинском заповеднике (зоопланктон) // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 135–146.

Лазарева В.И. Фауна Дарвинского заповедника. Зоопланктон. // Флора и фауна заповедников СССР. М., ВИНТИ, 1988. С. 6–20.

Лазарева В.И. Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления. Дисс. канд. биол. наук. Москва. 1991. 198 с.

Лазарева В.И. Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы, 1997, №1. С. 90–96

Лазарева В.И. Пресс хищников и стратегия выживания ветвистоусых рачков *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) из Рыбинского водохранилища и лесного пруда // Экологические проблемы бассейнов крупных рек–3. Тез. Междунар. конф. Тольятти, Ин-т Экол. Волжского бассейна РАН. 2003. С. 149.

Лазарева В.И. Состав, распределение и многолетняя динамика хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2004а. №2. С. 61–68.

Лазарева В. И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток *Asplanchna priodonta* Gosse в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2004б. №4. С. 59–68.

Лазарева В.И. Экспансия редких и новых видов зоопланктона в водохранилищах верхней Волги в начале XXI века // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Матер. Всероссийской научно-практической конф. Ярославль: Ярославский госуниверситет, 2004в. С. 119–125.

Лазарева В.И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 162–177.

Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. №4. С. 62–73.

Литвинов А.С., Девяткин В.Г., Роцупко В.Ф., Шихова Н.М. Многолетние изменения характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 190–199.

Луфферова Л.А., Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 40–55.

Маловицкая Л.М. О нахождении *Eurytemora lacustris* (Poppo) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1959. №5. С. 17–18.

Монаков А.В. Зоопланктон волжского устьевых участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. станции «Борок». Вып.3. 1958. С. 214–225.

Монаков А.В. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука, 1968. С. 33–40.

- Монаков А.В., Семенова Л.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 56–67.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 223–241.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 2. 1956. С. 108–124.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука. 1980. С. 54–64.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1995. Т.2. 628 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон Белого озера в связи с рыбохозяйственным значением водоема // Изв. ГосНИОРХ, 1969. т.65. С. 111–120.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктоценозы водоемо различных почвенно-климатических зон // Зооценозы озер и прудов западных, центральных и южных областей РСФСР. Л.: ГосНИОРХ, 1978. С. 3–109.
- Преображенская Е.Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского госзап. Вологда, 1960. Вып. 6. С. 253–322.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
- Ривьер И.К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–111.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. С-Пб.: Гидрометеиздат. 1993. С. 205–232.
- Ривьер И.К. Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбообъединения. Ярославль. Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 175–194.
- 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.
- Рылов В.М. Пресноводные Calanoida СССР. вып.1. Л.: Наука, 1930. 288 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. 21–26.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. С. 170–212.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутренних вод. 1999. №1–3. С.

- 92–100.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутренних вод. 2003а. №2. С. 80–85.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: сезонная динамика // Биология внутренних вод. 2003б. №3. С. 67–71.
- Фортунатов М.А. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Дарвинский госзаповедник. 1974. Ч.3. С. 5–31.
- Экологические проблемы верхней Волги. Ярославль, Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Korovchinsky N.M. Sididae and Holopedidae (Crustacea, Daphniiformes). The Hague: SPB Academic Publishing, 1992. 82 p.

УДК 574.583(26):591

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BYTHOTREPHE* (POLYPHEMOIDEA, CLADOCERA) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

© 2005 г. Л.Ф. Литвинчук

Зоологический институт РАН, 199034 Санкт-Петербург,
Университетская наб., д. 1; llitvinchuk@yahoo.com

Рассматривается история изучения систематики и распространения видов широкоареального палеоарктического рода *Bythotrephes* в России и сопредельных странах. Отдельные виды этого рода различаются по морфологическим и биохимическим признакам. Для каждого из них перечислены типы характерных биотопов и описываются ареалы. В месте перекрывания ареалов между видами образуются гибридные популяции.

Изучению рода *Bythotrephes* посвящено большое количество работ. Систематика рода долгое время претерпевала изменения. Некоторые исследователи выделяли в этом роде несколько видов (Мязметс, 1966; Ischreyt, 1935а, б; 1936; Nilsson, 1979; Pejler, 1975). Другие авторы считали этот род монотипическим (Зозуля, 1979; Мордухай-Болтовская, 1959; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Rivier, 1998). Недавно была проведена таксономическая ревизия (Литвинчук, 2000; 2002; Litvinchuk, 2001а, б), в ходе которой было установлено, что в состав рода *Bythotrephes* входят пять видов: *B. brevimanus*, *B. cederstroemii*, *B. crassicaudus*, *B. longimanus* и *B. transcaucasicus*.

Представители этого рода населяют водоемы разного типа – мелкие тундровые озера, небольшие озера лесной зоны, высокогорные озера, огромные озера (например, Ладожское озеро) и водохранилища. Часто этих ракообразных можно встретить в реках, вытекающих из крупных водоемов. Род широко распространен в Палеарктике – от Альпийских гор до Дальнего Востока и от северной части Кольского полуострова до горных озер Турции. С середины 80-х годов прошлого столетия представители рода *Bythotrephes* переселились (возможно, с балластными водами судов) в водоемы Северной Америки.

История изучения систематики

Bythotrephes longimanus был впервые описан Ф. Лейдигом (1860) из Боденского озера (Boden или Constance) в Германии по особям, найденным в желудке сига (*Coregonus* sp.).

В 1863 году Д.Э. Шодлер (1863) описал другой вид этого рода – *B. Cederströmii* (= *B. brevimanus*; в скобках здесь и далее приводятся современное название), пойманный в мелких озерах провинции Емтланд («Binnenseen in Jemtland»), озерах Вомб («Womb-See in Schonen») и Меларен («Mälar-See bei Flottsund») в Швеции. Оба вида имели общий, важный для таксономии этого рода, признак – прямой хвостовой придаток.

Впоследствии П.Е. Мюллер (1867) обнаружил представителей этого рода в Дании и отнес их к *B. cederstroemii* (как более северному таксону). Однако позднее, учитывая, что особи из Дании и Швеции очень сходны по своему строению с особями из Боденского озера, он предложил рассматривать и скандинавскую, и альпийскую формы как один вид – *B. longimanus* (Müller, 1870).

Учитывая вышесказанное, Д.Э. Шодлер (1877), впервые обнаружив необычно крупных и имеющих изгиб на хвостовом придатке представителей рода *Bythotrephes* в озере Саксен («Saxen-See in Werm-land») на юге Швеции, предложил использовать уже для этой формы название *B. cederstroemii*.

В 1876 году О.А. Гримм и К.К. Пенго нашли представителей рода «*Bythotrephes*» в Каспийском и Азовском морях. Каспийский вид был описан О.А. Гриммом (1877) как *B. socialis*, азовский – Н. Пенго (по: Weltner, 1888) как *B. asovicus* (= *Cercopagis pengoi*).

Неонила Пенго (1879), не зная об описании *B. socialis* и переописании *B. cederstroemii*, провела ревизию рода *Bythotrephes*. Ею было обнаружено большее сходство между особями *B. longimanus* из Бо-

денского озера и первоначальным описанием «*B. cederstroemii*», с одной стороны, и между каспийской и азовской формами «*Bythotrephes*», с другой. Исходя из этого, она предложила рассматривать западноевропейские формы как один вид (*B. longimanus*), а азовско-каспийские – как другой (название в работе приведено не было). Однако позже формы из Азова и Каспия были отнесены к другому, новому роду *Cercopagis* (Sars, 1897).

Дж.О. Сарс (1890), опираясь на рукописи лекций В. Лилльборга 1880 года, ввел в номенклатуру описания двух новых таксонов – *B. borealis* (= *B. cederstroemii* × *B. crassicaudus*) из болот провинции Финмарк на севере Норвегии и *B. crassicauda* (= *B. crassicaudus*) из небольшого водоема рядом с бухтой Корабельной («Karabella») на Кольском полуострове. Оба этих вида характеризовались очень крупными размерами (4.5 и 5.0 мм, соответственно) и, по мнению Дж.О. Сарса, практически не отличались друг от друга.

А.К. Линко (1901), найдя *B. borealis* и *B. cederstroemii* на севере европейской части России, посчитал недостаточными признаки, отличающие эти два вида от *B. longimanus*, и предложил их рассматривать как вариететы последнего вида.

В 1901 году вышла большая работа В. Лилльборга (1901), посвященная ветвистоусым ракообразным Швеции. В ней автор предлагал делить род *Bythotrephes* на два вида по наличию или отсутствию изгиба на хвостовом придатке. Первый вид, *B. longimanus*, характеризующийся прямым хвостовым придатком, был разделен на три вариетета: *B. longimanus* s. str., *B. longimanus* var. *arcticus* и *B. longimanus* var. *brevimanus*. Второй вид, *B. cederstroemii*, отличительной чертой которого являлось наличие изгиба на хвостовом придатке, также был разделен на три вариетета: *B. cederstroemii* s. str., *B. cederstroemii* var. *robustus*, *B. cederstroemii* var. *connectens*. Ранее выделенные виды *B. borealis* и *B. crassicaudus* были синонимизированы с *B. cederstroemii* var. *robustus* и *B. longimanus* var. *arcticus* (соответственно). Кроме того, В. Лилльборг указал на находку переходных форм (*B. cederstroemii* var. *connectens*) между *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) и *B. cederstroemii* в озере Веттерн (= Mullsee). Существование промежуточных форм В. Лилльборг объяснял возможной гибридизацией между этими двумя видами.

Дж.О. Сарс (1903) не принял систему, предложенную В. Лилльборгом, и продолжал рассматривать *B. arctica* (= *B. crassicaudus*) как

самостоятельный вид, указывая на значительные различия между ним и *B. longimanus* по длине тела, форме каудальных когтей и особенно по типу местообитаний.

Детальное изучение географической изменчивости у представителей рода *Bythotrephes*, проведенное Г. Ишрейтом (1930; 1935а, б; 1936; 1937; 1939; 1942), позволило этому автору выделить в этом роде шесть видов. При этом *B. longimanus* был разделен на четыре вида: собственно *B. longimanus* (Альпы: Италия, Швейцария, Германия), *B. styriacus* (Восточные Альпы: Австрия), *B. balticus* (Швеция, Дания, северная Германия, страны Балтии) и *B. crassicauda* (= *B. crassicaudus*) (северная Швеция). Часть этих видов, в свою очередь, была разделена на подвиды (или вариететы). У собственно *B. longimanus* (= *B. l. brigantinus* по (Ischreyt, 1930) этот автор выделил две формы: типичную и *B. longimanus* var. *carnica* (Ischreyt, 1939). Четыре подвида было описано у *B. balticus*: *B. b. livonicus*, *B. b. borussicus*, *B. b. danicus* и *B. b. suecicus* (Ischreyt, 1936). Этот автор ошибочно вывел форму *brevimanus* из номенклатурного обращения (Ischreyt, 1930; 1939). Ранее описанный В. Лилльеборгом *B. longimanus* var. *arcticus* Г. Ишрейт (1935а) синонимизировал с *B. crassicauda* (= *B. crassicaudus*). И, наконец, *B. cederstroemii* был разделен на два вида: собственно *B. cederstroemii* и *B. borealis* (Ischreyt, 1935а) *B. cederstroemii* var. *robustus*, ранее выделенный В. Лилльеборгом, Г. Ишрейт свел в синонимы *B. borealis*.

Впоследствии, система, предложенная Г. Ишрейтом, не была поддержана другими авторами. Род по-прежнему продолжали делить на два основных вида (с подвидами): *B. longimanus* и *B. cederstroemii* (Мануйлова, 1964; Мязметс, 1966; Flössner, 1972; Hrbacek et al., 1967; Lieder, 1958; Nilsson, 1979; Pejler, 1975; Rylov, 1935; Scourfield, 1966; Wagler, 1937).

В 1941 году в книге А.Л. Бенинга «Кладоцера Кавказа» (1941) был описан новый подвид, *B. longimanus transcaucasicus* (Арпиличское водохранилище, озера Табацкури и Чилдыр), который рассматривался как морфологически промежуточная форма между *B. l. balticus* (= *B. brevimanus*) и *B. l. arcticus* (= *B. crassicaudus*).

В Рыбинском водохранилище обитают особи с признаками *B. longimanus* (= *brevimanus*) и *B. cederstroemii*, а также переходные формы между ними. В ходе экспериментальных исследований Э.Д. Мордухай-Болтовская (1959) установила, что у партеногенетических са-

мок *B. cederstroemii* из этой популяции могут рождаться особи, внешне похожие на *B. longimanus*, и наоборот. На основании этих данных, Э.Д. Мордухай-Болтовская сделала вывод о том, что «в роде *Bythotrephes* существует один вид *B. longimanus*, а *B. cederstroemii* представляет одну из форм этого вида».

Эта точка зрения была поддержана С.С. Зозулей и Ф.Д. Мордухай-Болтовским (Зозуля, 1975; 1979; Зозуля, Мордухай-Болтовской, 1977). Авторы провели опыт, в ходе которого представители рода *Bythotrephes* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) из Рыбинского водохранилища были перенесены в мелководный безрыбный пруд. В течение трех лет в пруду сформировалась популяция, все особи которой имели большие размеры тела и укороченные хвостовые придатки. По мнению авторов, эти особи напоминали вариетет «*arcticus*» (= *B. crassicaudus*), и этот факт рассматривался как еще одно доказательство высокой полиморфности одного вида – *B. longimanus*.

При изучении сезонной изменчивости морфологических признаков у представителей рода *Bythotrephes* в Рыбинском водохранилище С.С. Зозуля и Ф.Д. Мордухай-Болтовской (Зозуля, 1975; Зозуля, Мордухай-Болтовской, 1977) обнаружили циклический характер изменений этих признаков. В начале и конце вегетационного периода в водохранилище в основном встречались особи с прямым хвостовым придатком, а в середине – преобладали особи с изгибом на хвостовом придатке. Переходные формы между *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) и *B. cederstroemi* (= *B. cederstroemii*) наблюдались на протяжении практически всего вегетационного периода.

С другой стороны, шведскими исследователями (Nilsson, 1979; Pejler, 1975) было показано, что в озере Венерн (Vänern) на юге Швеции обитают совместно *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) и *B. cederstroemi* (= *B. cederstroemii*). Причем переходные формы между ними обнаружены не были, что однозначно говорило в пользу видового статуса этих форм.

В последнее время рядом авторов (Berg, Garton, 1994; Berg et al., 2002; Therriault et al., 2002) были проведены биохимические исследования *B. cederstroemi* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) из Великих Американских озер и Ладожского озера, *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) из северогерманских, шведских и голландских озер, а также «синтопических» популяций *B. longimanus* и *B. cederstroemii* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) из Финляндии и Волгоградского водохра-

нилища. В ходе этих работ было показано, что особи из «синтопических» популяций, относящиеся к разным морфотипам (наличие или отсутствие изгиба на хвостовом придатке), генетически не отличаются друг от друга. На основании этих данных авторы сделали вывод о существовании двух морфологически дискретных форм в пределах одного вида – *B. longimanus*. Однако в этих же работах (Berg, Garton, 1994; Berg et al., 2002) было показано наличие глубокой генетической дифференциации между *B. longimanus* (= *B. brevimanus*; Швеция и Германия) и *B. cederstroemii* из озера Куолимо (Kuolimo) в восточной Финляндии.

Таким образом, вопрос о таксономическом статусе *B. cederstroemii* и других «форм» битотрефесов оставался открытым.

В вышеописанных исследованиях использовался материал, собранный в сравнительно небольших по площади частях ареала рода. Изучение обширного материала, собранного в большом количестве водоемов Северо-Западной части России, и коллекционных сборов из альпийских, кавказских и многих других озер по морфологическим признакам позволило выделить пять основных дискретных групп, рассматриваемых как отдельные виды (*B. brevimanus*, *B. cederstroemii*, *B. crassicaudus*, *B. longimanus* и *B. transcaucasicus*) (Литвинчук, 2000; 2002; Litvinchuk, 2001a, б). Было установлено, что эти группы хорошо различаются по биологии, экологии и географическому распространению. Кроме того, был произведен анализ биохимических (аллозимных) признаков для трех таксонов (*B. brevimanus*, *B. cederstroemii* и *B. crassicaudus*), распространенных на Северо-Западе России. Результаты анализа подтвердили дискретность этих групп (Литвинчук, 2002; Litvinchuk, 2001a, б). Между двумя видами (*B. brevimanus* и *B. cederstroemii*) по биохимическим признакам была обнаружена гибридизация. Гибриды между *B. brevimanus* и *B. cederstroemii* могут иметь как промежуточные морфологические признаки, так и признаки, характерные для одного из родительских видов (Литвинчук, 2002; Litvinchuk, 2001a, б).

История изучения географического распространения в России

Изучение распространения битотрефесов в России также имеет длительную историю. Первое упоминание о находке представителя рода *Bythotrephes* на территории России относится еще к 1874 году. Согласно этому упоминанию, летом 1869 года А.П. Федченко обнаружил «*Bythotrephes* sp.» (по-видимому, *B. brevimanus*) в озере Глубо-

ком на западе Московской губернии (Ульянин, 1874). Позже этот вид был найден здесь В.Д. Лепешкиным (Зограф, 1895). Впоследствии в озере Глубоком он обнаружен не был (Коровчинский, 1991; Новиков, 1907).

В 1880 году в своей рукописи В. Лилльеборг упомянул находку *Bythotrephes crassicauda* (= *crassicaudus*). Она была сделана Ф. Трибомом (F. Trybom) летом 1877 года в бухте Корабельной (= Karabella) во время шведской экспедиции Сандеберга (Sandeberg) к Баренцеву побережью Кольского полуострова (Levander, 1905; Lilljeborg, 1901; Sars, 1890).

В июне 1885 года финский исследователь Оскар Нордквист (1887) исследовал пелагическую фауну Ладожского озера и обнаружил здесь *B. longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*). Чуть позднее (август 1885 года) французский исследователь М.Х. Рабо (M.Ch. Rabot) посетил Кольский полуостров. Его сборы были обработаны Ж. Ричардом (Sars, 1890), и в озерах Колозеро и Имандра им был обнаружен *B. longimanus* (= *B. cederstroemii* и *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*, соответственно). В 1886 году А.П. Корчагин нашел *B. Cederströmii* (= *B. cederstroemii*) в озере Сенежское в западной части Московской губернии (Богданов, 1888; Грезе, 1912).

Летом 1894 года финский исследователь К.Е. Стенрос (1897) посетил Русскую Карелию. Здесь в десяти озерах он обнаружил очень необычных, как ему показалось, *B. longimanus* (= *B. cederstroemii*). Они имели очень длинный хвостовой придаток с S-образным изгибом и длинными когтями. Этот автор не решился сказать, является ли эта форма *B. borealis* или это какая-то местная разновидность. Кроме того, в небольшом озере Лаайясенярв (современное название – Ургани) им были обнаружены очень крупные особи *B. longimanus* с длиной тела 4.0–6.0 мм, которые, судя по размерам, напоминали *B. crassicaudus*. Однако после появления фундаментальной сводки В. Лилльеборга (Lilljeborg, 1901) финскими коллегами К.Е. Стенроса для Русской Карелии указывался только один вид – *B. cederstroemii* (Levander, 1901).

В том же 1894 году Н.М. Книпович, изучая фауну острова Кильдин, находящегося в Баренцевом море, обнаружил в местных болотах *B. crassicaudus*. Два года спустя Н.А. Варпаховский впервые обнаружил этот вид в Сибири, в долине реки Северная Сосьва у поселка Березово. Оба этих сбора хранятся в коллекциях ЗИН РАН (Литвинчук, 2002).

Летом 1897 года А.К. Линко (1898) производилось изучение фауны Петрозаводской губы Онежского озера. Здесь этим автором впервые в одном и том же водоеме были обнаружены оба вида, *B. longimanus* и *B. Cederströmii* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*). Кроме того, им была упомянута находка *B. Cederströmii* (= *B. cederstroemii*), сделанная в 1898 году Р.К. Минкевичем в озере Бологое в Новгородской губернии. Несколько лет спустя, этот же автор, обследуя Мурманское побережье Баренцева моря, обнаружил *B. longimanus* var. *borealis* (= *B. crassicaudus*) в небольшом озере у Александровска (сейчас Мурманск) и на острове Кильдин (Линко, 1901а). В этой же работе он упомянул находку *B. longimanus* var. *cederströmii* (= *B. cederstroemii* × *B. crassicaudus*; «от онежских особей отличаются более крупными размерами»), сделанную «господином Пельцам» в озерах тундры у устья реки Печора. В дополнение к этому А.К. Линко (1901б; 1903) опубликовал списки кладоцер, собранных И.В. Кучиным в Вологодской губернии. Здесь им приводятся *B. longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) для озера Белое и *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*) для озер Илозеро и Новозеро.

Летом 1898 года финским исследователем К.М. Левандером (1901) была изучена гидрофауна некоторых островов Баренцева моря. В мелком водоеме на острове Еретик им был обнаружен *B. longimanus* var. *arctica* (= *B. crassicaudus*).

В июне–июле 1902 года А.С. Скориковым (1905; 1914) проводилось изучение озер Пестово и Селигер. Здесь им был обнаружен *B. longimanus* (= *B. brevimanus*). Позднее этот же автор исследовал планктон Ладожского озера, где отмечал *B. cederströmi* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) (1909).

В июне 1905 года Московским университетом была организована экспедиция по северу европейской части России. Ее сборы были обработаны В. Жуковым (Zukoff, 1906), который в озере Кубенское обнаружил *B. cederstroemii* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*). В 1909 году Н.А. Самсоновым были собраны пробы из Псковско-Чудского озера, в которых впоследствии А.Х. Мязметсом (1966) был обнаружен только *B. longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*).

В августе 1908 года была проведена Ямальская экспедиция под руководством Б.М. Житкова (Верещагин, 1913). На побережье Обской губы у поселка Пуйко в двух небольших водоемах был обнаружен *Bythotrephes*, определенный Н.Ю. Зографом как *B. longimanus* var.

longimanus (= *B. cederstroemii* × *B. crassicaudus*). По-видимому, эта же форма была отмечена Н. Воронковым (1911) на Ямале. К этому же периоду относятся находки *B. crassicaudus*, сделанные А.В. Журавским в долине реки Печора у поселка Пустозерск и Ульрихом на реке Енисей у поселка Туруханск, хранящиеся в ЗИН РАН (Литвинчук, 2002).

С 1909 года нашими знаменитыми гидробиологами А. Бенингом, Б.С. Грезе, Н.К. Дексбахом, В.М. Рыловым и Н.Л. Чугуновым был проведен целый ряд исследований, посвященных изучению водоемов бассейна реки Волга. В июле 1909 года Федотовым были собраны пробы на озере Селигер, в которых В.М. Рыловым (1917) был найден *B. longimanus* (= *B. brevimanus*). В 1910–1911 годах Б.С. Грезе (1912) трижды посетил озеро Сенежское и собрал здесь *B. cederströmii* var. *robusta* (= *B. cederstroemii*). В 1911 году экскурсией студентов Петровской сельскохозяйственной академии в Москве были собраны планктонные пробы в озере Заболотское Владимирской губернии. Эти сборы были обработаны Н.К. Дексбахом (1922), и среди них в довольно большом количестве был обнаружен *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*). В 1913 году П.С. Гальцовым были собраны пробы в озере Святом во Владимирской губернии и А.Э. Жадовским в озере Чухломское Костромской губернии. Впоследствии эти пробы были изучены Н.К. Дексбахом (1921) и в обеих из них был обнаружен *B. longimanus* (= *B. brevimanus*). В августе 1913 года Н.Л. Чугуновым (1922) были отловлены несколько экземпляров *B. cederstroemii* var. *connectens* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) в дельте реки Волга, а летом 1914 года А. Бенингом – *B. cederströmi* var. *connectens* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*) в озере Подвенечное в низовьях реки Волга (Behning, 1941). В августе 1915 года *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*) был отмечен в озере Ягорба в долине реки Шексна (Дексбах, 1921).

В этот же период было продолжено изучение водоемов Кольского полуострова. В.М. Рылову (1916) были переданы пробы, собранные здесь П.Д. Резвым в июле 1915 года. В планктоне из озера Имандра были обнаружены достаточно многочисленные экземпляры *B. longimanus* var. *longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*), а в пробе из Мурдозеро был отмечен единственный экземпляр *B. Cederstroemii* (= *B. cederstroemii*).

Таким образом, уже в начале XX века для территории России были указаны все три обитающие здесь вида рода *Bythotrephes*, и уже

достаточно хорошо было известно их распространение.

В 1919–1923 годах богатейший материал по планктонным ракообразным был собран Олонецкой научной экспедицией под руководством Г.Ю. Верещагина. Впоследствии, результатами этой экспедиции пользовались многие авторы (Филимонова, 1965). И.И. Спизарный (1929) нашел *B. cederstroemii* в сборах В.А. Яшнова из Энгозера. Работая на юге Ладожского озера, М.Ф. Соколова (1930) неоднократно отмечала здесь *B. cederstroemii*. В 1930 году В.К. Черновым были изучены пробы зоопланктона из Шальской губы и устья реки Водла на Онежском озере (Веселов, 1932), среди которых был отмечен *B. longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*). В результате исследований Бородинской биологической станции на Кончезерских озерах С.С. Смирнов (1933) обнаружил на реке Лососинке *B. cederstroemii* var. *connectens* и *B. longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*), а Г. Ишрейт (1935б, в) нашел *B. cederstroemii* в пробах зоопланктона из озера Габ, переданных ему Б.В. Перфилиевым.

В волжском бассейне были продолжены исследования, начатые еще до революции. В 1925 году *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*) был найден С. Уломским (1928) в озере Харлам в Мологском уезде Ярославской губернии. В августе 1925 года *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*) был обнаружен Б.С. Грезе (1929) в озере Идоломское в Костромской губернии. Через несколько лет этим же автором была опубликована сводка по зоопланктону Валдайских озер (1933), где *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) указывается для озер Валдайское и Серемо, а *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*) для озер Сухое, Черное, Белое, Шерегодро и Игорьь. В 1926 году была проведена экспедиция к истокам реки Волга (Бенинг, 1927), в ходе которой *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) был обнаружен в озере Селигер. Этот же вид летом 1933 года здесь был отмечен и А.Л. Брюхатовой (1936). Кроме того, ею же (1933) *B. longimanus* (= *B. brevimanus*) был найден и в озере Татное на севере Московской области. В июне 1926 года И.И. Спизарный (1929), изучая зоопланктон некоторых озер Рязанской губернии, обнаружил в трех из них *B. cederstroemii* var. *connectens* и *B. longimanus* (= *B. brevimanus* × *B. cederstroemii*).

В августе 1921 года во время изучения зоопланктона дельты реки Енисей впервые для азиатской части России был отмечен *B. cederstroemii* (Березовский, 1925; Пирожников, 1937). Позднее этот же вид был найден Е.В. Бурмакиным (1941) и в водоемах бассейна Гыданско-

го залива.

В 1926 году в работе Н.К. Дексбаха (Decksbach, 1926), посвященной зоопланктону бассейна реки Печора, указывалось наличие двух форм – *B. longimanus* s. str. (= *B. cederstroemii* × *B. crassicaudus*) и *B. cederströmii* (= *B. cederstroemii*).

В послевоенный период работы по изучению распространения представителей рода *Bythotrephes* в значительной степени интенсифицировались. Это, прежде всего, было связано с изучением строящихся новых каналов и водохранилищ (Зенкевич, 1953), а также с исследованием питания ценных пород рыб (Карзинкин, 1953). Однако в 60–70-х годах после появления работ сначала Э.Д. Мордухай-Болтовской (1959), а затем С.С. Зозули и Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1975; 1977) рядом авторов разделение рода *Bythotrephes* на отдельные виды более не проводилось. В этот период наиболее важным с зоогеографической точки зрения было обнаружение представителей этого рода (*B. cederstroemii* и *B. crassicaudus*) в Восточной Сибири (Жадин, Герд 1961; Карасев, Шкатулова, 1977; Кожов, 1950; Ларионов, 1969; Соколова, 1972, 1979, 1981; Стрелецкая, 1975; Шкатулова и др., 1977).

Таким образом, в ходе анализа литературных и коллекционных данных (Литвинчук, 2000, 2002; Litvinchuk, 2001a, б), установлено, что *B. brevimanus* (с прямым хвостовым придатком) является западно-палеарктическим видом, распространение которого совпадает с зоной широколиственных и смешанных лесов в бассейне рек Балтийского и Северного морей. *B. crassicaudus* (крупный арктический вид с длиной тела более 3 мм и прямым хвостовым придатком) населяет в основном тундровые или горные мелкие водоемы северной Палеарктики, однако реликтовые (со времени ледникового периода) популяции этого вида отмечены в таежной и даже степной зонах, например, в Казахстане. *B. cederstroemii* (с изгибом на хвостовом придатке) населяет водоемы, преимущественно в таежной зоне (иногда в зонах смешанных лесов, тундры и степи) северной Палеарктики. *B. transcaucasicus* и *B. longimanus* (оба с прямым хвостовым придатком) являются реликтовыми видами, населяющими крупные озера в Закавказье и западных Альпах.

В России род *Bythotrephes* представлен тремя видами, *B. brevimanus*, *B. cederstroemii* и *B. crassicaudus*, которые ранее рассматривались как подвиды (или формы) *B. longimanus* (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Наиболее редким и северным из них является *B. crassicaudus*. Два других вида, *B. brevimanus* и *B. cederstroemii*, широко рас-

пространены на северо-западе России. Здесь в ряде мест, как упоминалось ранее, особи этих видов контактируют друг с другом и образуют гибридные популяции (Литвинчук, 2002; Litvinchuk, 20016). При нахождении особей рода *Bythotrephes* с промежуточными для отдельных видов признаками, рекомендуется в публикациях называть таких особей *Bythotrephes* sp. или, например, *B. brevis* × *B. cederstroemii*.

Исследование проводилось при частичной поддержке грантов РФФИ № 05–04–49703, РФ НШ–1634.2003.4, Госконтракта №152, а также программ «Биологические ресурсы» и «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенинг А.Л. Заметка о Cladocera водоемов истоков реки Волга // Рус. гидробиол. ж. Саратов. 1927. Т. 6. № 3–5. С. 95–97.
- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси. 1941. 482 с. Березовский А.И. Гидробиологические исследования реки Енисей (предварительный очерк) // Тр. Сиб. ихт. лаб. Красноярск. 1925. Т. 2. Вып. 2. С. 19–42.
- Богданов А.П. Летопись зоологических трудов общества любителей естествознания за первое десятилетие его существования // Изв. Имп. о-ва люб. Естествозн. 1888. Т. 4.
- Брюхатова А.Л. Зоопланктон Петровских озер // Зоол. ж. 1933. Т. 12. Вып. 3. С. 73–93.
- Брюхатова А.Л. Материалы по изучению Осташковских озер. Система озера Селигер. Зоология // Уч. зап. Моск. Гос. ун-в. 1936. Вып. 8. С. 50–63.
- Бурмакин Е.В. Пелядь (*Coregonus peled* Gmelin) бассейна Гыданского залива // Тр. НИИ полярного землед., животнов. и промысл. хоз. Л.М. 1941. Вып. 15 (Рыбы и рыболовство бассейна Гуданского залива). С. 89–119.
- Верецагин Г.Ю. Планктон водоемов полуострова Ямала (Материалы, привезенные Ямальской экспедицией Б.М. Житкова, 1908 г.). Cladocera // Ежег. Зоол. Муз. Имп. АН. СПб. 1913. Т. 18. С. 169–220.
- Веселов Е.А., Коровина В.М. Рыбы реки Водлы и Шальской губы Онежского озера // Тр. Бородинской пресноводной биол. ст. в Карелии. 1932. Т. 6. Вып. 1 (Научно-промысловые исследования реки Водлы и Шальской губы Онежского озера). С. 26–61.
- Воронков Н. Планктон водоемов полуострова Ямала. Коловратки и общая характеристика планктона // Ежег. зоол. муз. Имп. АН. 1911. Т. 16. С. 180–214.
- Грезе Б.С. К биологии пойменных озер. 1. Зоопланктон озер долины реки Костромы // Тр. Костромского научн. о-ва по изучению местного края. 1929. Вып. 43. С. 1–20.
- Грезе Б.С. Лимнологический очерк Валдайских озер и их предварительная рыбохозяйственная оценка // Изв. ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 66–128.
- Грезе Б.С. Отчет об экскурсиях на Сенежское озеро // Тр. отд. Ихтиол. Имп. Рус. О-ва акклиматизации животных и растений. Т. 8. Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. М. 1912. Т. 4. С. 7–19.
- Гримм О.А. Каспийское море и его фауна // Тр. СПб о-ва естествоисп., приложение:

- Труды Арало-каспийской экспедиции, СПб. 1877. Т. 2. № 2. С. 1–105.
- Дексбах Н.К. К гидрофауне Средней России // Рус. гидробиол. ж. Саратов. 1922. Т. 1. Вып. 4. С. 129–133.
- Дексбах Н.К. Материалы по фауне Cladocera бассейна реки Волги // Работы Волж. биол. ст. Саратов. 1921. Т. 4. – №. 1 (Тр. Саратовского о-ва естествоисп. и любит. естествозн. Т. 8. № 2). С. 41–51.
- Дексбах Н.К. Протокол осмотра озера Ягорба // Тр. Яросл. Ест.-ист. О-ва. Ярославль. 1921. Т. 3. Вып. 1. С. 126–127.
- Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М. 1961. 599 с.
- Зенкевич Л.А. Комплексный метод изучения биологических процессов в водоемах // Тр. ВГО АН СССР. 1953. Т. 5. С. 212–223.
- Зограф Н.Ю. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России // Изв. Имп. АН. 1895. Т. 3. № 2. С. 1–19.
- Зозуля С.С. Функциональная морфология и поведение *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera). Дис. ... кбн. М.: МГУ. 1979. 20 с.
- Зозуля С.С., Мордохай-Болтовской Ф.Д. К морфологии и систематике рода *Bythotrephes* (Cladocera) // Биол. Внутр. Вод. Инф. Бюл. 1975. 27. С. 24–28.
- Зозуля С.С., Мордохай-Болтовской Ф.Д. О сезонной изменчивости *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera) // ДАН СССР. 1977. Т. 232. № 2. С. 493–495.
- Карасев Г.Л., Шкатулова А.П. Питание и пищевые взаимоотношения местных и акклиматизированных рыб в Еравно-Харгинских озерах // Тр. Байкал. отд. Сибрыб-НИИпроект. Улан-Уде. 1977. Т. 1. Вып. 1 (Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири). С. 55–83.
- Карзинкин Г.С. Биологическая продуктивность водоемов // Тр. Всес. конф. по вопросам рыб. хоз. М.: АН СССР. 1953. Вып. 1. С. 509–528.
- Кожов М.М. Пресные воды Восточной Сибири (бассейн Байкала, Ангары, Витима, верхнего течения Лены и Нижней Тунгуски). Иркутск: Иркут. обл. гос. изд. 1950. 337 с.
- Коровчинский Н.М. Насколько нам хорошо известен видовой состав зоопланктона «хорошо изученного» озера? // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1991. Т. 96. Вып. 2. С. 17–29.
- Ларионов Ю.П. Ихтиофауна озера Долган и ее промысловое значение // Тр. Якутского отд. СибНИИ рыбного хозяйства. Якутск. 1969. Вып. 3. С. 206–217.
- Линко А.К. Материалы для фауны Онежского озера // Тр. Имп. СПб о-ва естествоисп. 1898 [1897]. Т. 29. Вып. 1. С. 1–14.
- Линко А.К. Материалы по фауне Phyllopoda Европейской России // Тр. Имп. СПб о-ва естествоисп. 1901а. Т. 31. Вып. 4. С. 79–89.
- Линко А.К. Список Cladocera, собранных в озерах: Азеровки, Белое, Бологое, Валдай, Змеино, Лунево // Тр. пресн. биол. ст. Имп. о-ва естествоисп. 1901б. Т. 1. С. 239–243.
- Линко А.К. Cladocera Белозера и некоторых других с ним соседних // Изв. Никольского рыб. завода. 1903. № 7. С. 70–77.
- Литвинчук Л.Ф. Морфометрическая изменчивость *Bythotrephes longimanus*. Тезисы докладов конференции “Проблемы гидробиологии на рубеже веков”. С.-

Петербург. 2000. С. 100–101.

Литвинчук Л.Ф. Систематика и распространение ветвистоусых ракообразных семейства Cercopagidae (Crustacea, Cladocera) на Северо-Западе России. Дисс ... кбн., СПб: ЗИН РАН. 2002. 261 с.

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.–Л. 1964. – 326 с.

Мордохай-Болтовская Э.Д. К вопросу о систематике рода *Bythotrephes* Leydig (Cladocera) // Бюлл. ИБибВВ. 1959. № 4. С. 29–32.

Мордохай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 1987. 182 с.

Мязметс А.Х. О летнем зоопланктоне Псковско-Чудского озера // Гидробиологические исследования. Таллин. 1966. Т. 4 (Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера). С. 80–96.

Новиков А.О. Cladocera Глубокого озера и его окрестностей // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком оз. 1907. Т. 2. С. 1–17.

Пенго Н. О *Bythotrephes* Азовского моря и о видовых признаках этого рода вообще // Тр. О-ва испыт. прир. при Харьков. ун-те. 1879. Т. 13. С. 47–67.

Пирожников П.Л. Зоопланктон реки Енисей и Енисейской губы и его роль в питании рыб // Тр. Всес. арктич. ин-та. Л. 1937. Т. 98. С. 1–61.

Рылов В.М. К фауне Cladocera русской Лапландии // Тр. Петроградского о-ва естествоисп. 1916. Т. 45. Вып. 4. С. 106–135.

Рылов В.М. Материалы к познанию Соперода и Cladocera Тверской губернии // Тр. Бородинской биол. ст. Петроградского о-ва естествоиспыт. Петроград. 1917. Т. 4. Вып. 1. С. 1–92.

Скорилов А.С. Зоологические исследования Ладожской воды как питьевой. Ладожское озеро как источник водоснабжения города С.-Петербурга // Тр. Имп. СПб о-ва естествоисп. 1909. Т. 4. Вып. 14. С. 1–123.

Скорилов А.С. К планктону нижнего течения реки Волги, в связи с вопросом о «потамопланктоне» // Тр. Астраханской ихтиол. лаб. 1914. Т. 3. Вып. 5. С. 21–23.

Скорилов А.С. К сведениям о планктоне озера Пестово (Новгородская губерния) // Никольский рыбноводный завод. СПб. 1905. № 9. С. 50–75.

Смирнов С.С. Материалы к познанию зоопланктона озер Карелии. I. Зоопланктон Кончезерской группы озер // Тр. Бородинской биол. ст. 1933. Т. 7. Вып. 1. С. 27–45.

Соколова В.А. Зоопланктон // Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск. 1979. С. 90–135.

Соколова В.А. Зоопланктон Кусагано-Белляхского разлива Вилюйского водохранилища. Биология гидробионтов в водоемах Якутии с различным гидрологическим режимом. Якутск: Якутский филиал СО АН СССР. 1981. С. 23–30.

Соколова В.А. Зоопланктон озер Колымо-Индибирской низменности // Рыбохозяйственное освоение озер бассейна Средней Колымы. Якутск. 1972. С. 87–108.

Соколова М.Ф. К зоопланктону Ладожского озера // Исследования реки Невы и ее бассейна. Л. 1930. С. 52–67.

Стижарный И.И. Материалы к фауне Cladocera Мещерской низменности // Тр. Косинской биол. Ст. МОИП. 1929. Т. 9. С. 17–24.

Стрелецкая Э.А. Список коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных водоемов бассейна реки Колымы и Анадырь // Гидробиологические исследования

внутренних водоемов Северо-востока СССР. Владивосток. 1975. С. 32–60.

Уломский С. К фауне Cladocera Ярославской губернии // Тр. Яросл. ест.-ист. и краевед. о-ва. Ярославль. 1928. Т. 4. Вып. 2. С. 21–31.

Ульянин В.Н. Cladocera и Соперода некоторых озер Средней полосы России // Протокол заседаний о-ва люб. естествозн., антроп. и этногр. 1874. Т. 9. С. 3–14.

Филимонова З.И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.Л. 1965. С. 111–146.

Чугунов Н.Л. О *Bythotrephes cederstroemii* Schoedl. Из низовьев р. Волги // Рус. гидробиол. ж. Саратов. 1922. Т. 1. Вып. 3. С. 81–88.

Шкатулова А.П., Дзюменко З.М., Карасев Г.Л., Крупенникова Т.В. Состав и количественное развитие зоопланктона Еравно-Харгинских озер // Тр. Байкал. отд. Сиб-рыбНИИпроект. Улан-Уде. 1977. Т. 1. Вып. 1 (Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири). С. 106–121.

Behning A. Aussergewöhnliche und seltene Funde im Volgabassin // Int. Rev. Hydrob. Hydrogr. 1941. Bd. 6. Biol. suppl. P. 1–5.

Berg D.J., Garton D.W. Genetic differentiation in North American and European populations of the cladoceran *Bythotrephes* // Limnol. Oceanogr. 1994. V. 39. N. 7. P. 1503–1516.

Berg D.J., Garton D.W., MacIsaac H.J., V.E. Panov, Telesh I.V. Changes in genetic structure of North American *Bythotrephes* populations following invasion from Lake Ladoga, Russia // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 275–282.

Decksbach N.K. Studien über das Zooplankton des Peschora-Bechens und der südlichen Nebenflüsse der Dwina (Nord Russland) // Inter. Rev. Hydrobiol. 1926. V. 14. N. 1–6. P. 322–338.

Flössner D. Über familie Polyphemoidea (Onychopoda) // Kiemen- und Blattfüsser, Brachiopoda Fischlaue, Branchiura. Jena. 1972. P. 386–407.

Hrbacek J., Straskraba M., Korinek V. Cladocera. // Limnofauna Europaea. Stuttgart. 1967. P. 156–163.

Ischreyt G. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Polyphemiden // Zeitschr. Wiss. Zool, Leipzig. 1935a. Bd. 146. P. 236–282.

Ischreyt G. Über *Bythotrephes cederstroemi* Schödler // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrograph. 1935b [1934]. Bd. 31. P. 181–202.

Ischreyt G. Über Körperbau und Lebensweise des *Bythotrephes longimanus* Leydig // Arch. Hydrobiol. 1930. Bd. 21. P. 241–323.

Ischreyt G. Über die Abgrenzung der *Bythotrephes*-formen auf Grund von Merkmalsgruppen // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrograph. 1937. Bd. 35. P. 51–64.

Ischreyt G. Über den *Bythotrephes subalpinus* Seen // Arch. Hydrobiol. 1939. Bd. 34. P. 105–129.

Ischreyt G. Über die Variabilität von *Bythotrephes* // Arch. Hydrobiol. 1936 [1935]. Bd. 29. P. 130–136.

Ischreyt G. Zooplankton des Gab-Sees in Karelien // Тр. Бородинской биол. Ст. 1935в. Т. 7. Вып. 3. С. 29–30.

Ischreyt G. Zur Cladoceren Forschung im Ostbaltischen Gebiet // Korresp. Naturf. Ver. Riga. 1942. P. 68–69.

Levander K.M. Beiträge zur Fauna und Algenflora der süßen Gewässer an der Murmanküste // Acta Soc. Fauna Flora Fennica. Helsingfors. 1901. Bd. 20. N. 8. P. 1–35.

- Levander K.M. Zur Kenntnis des Planktons einiger Binnenseen in Russisch-Lapland // Festschrift für Palmen. Helsingfors. 1905. N. 11. P. 1–49.
- Leydig F. Naturgeschichte der Daphniden. – Tübingen: H. Laupp. 1860. 252 p.
- Lieder U. Über das Vorkommen der Gattung *Bythotrephes* Leydig (Crustacea, Cladocera) im norddeutschen Gebiet zwischen Elbe und Oder // Zool. Anz. 1958. Bd. 161. Hf. 7/8. P. 193–198.
- Lilljeborg W. Cladocera Sueciae // Nov. Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis, Upsala. 1901 [1900]. Bd. 19. P. 1–701.
- Litvinchuk L.F. Morphological variation of the predatory cladocerans of family Cercopagidae (Crustacea) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2001a. V. 289. P. 125–132.
- Litvinchuk L.F. Systematics and distribution of the predatory cladocerans of family Cercopagidae (Crustacea) in North-West Russia // Американо-Российский симпозиум по инвазионным видам. Тезисы докладов. Борок. 2001б. С. 115–117.
- Müller P.E. Denmark Cladocera // Schiodtes Naturhist. Tidsskrift. Kjøbenhavn. 1867. R. 3. B. 5. P. 53–240.
- Müller P.E. Note sur les Cladoceres des grands lacs de la Suisse // Archiv Sc. Phis. Nat. 1870. T. 37. P. 317–340.
- Nilsson N.-A. Food and habitat of the fish community of the offshore region of Lake Vanern, Sweden // Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep. 1979. V. 58. P. 26–139.
- Nordquist O. Die pelagische und Tiefsee-fauna der grosseren finnischen Seen // Zool. Anz. 1887. Bd. 10. N. 254–255. P. 1–12.
- Pejler B. On the long-term stability of zooplankton composition // Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep. 1975. V. 54. P. 107–117.
- Richard J. Note sur les peches effectuees par M.Ch. Rabot dans les lacs Enara Imandra et dans le Kolozero // Bull. Soc. Zool. France. Paris. 1889. V. 40. P. 100–104.
- Rivier I.K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the World. – Leiden, Backhuys Publishers. 1998. 213 p. (Guides to the Identification of the Microvertebrates of the Continental Waters of the World, 13).
- Rylov W.M. Das Zooplankton der Binnengewasser // Die Binnengewasser. Stuttgart. 1935. Bd. 15. P. 150–155.
- Sars G.O. Oversigt af Norges Crustaceer. Forhandl // Vidensk. Selsk., Christiania. 1890. Bd. 1. P. 1–80.
- Sars G.O. On the Crustacean Fauna of Central Asia // Ежег. Зоол. Муз. Имп. АН. 1903. Т. 8. С. 157–187.
- Sars G.O. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea // Ежегодник Зоол. Муз. Имп. АН. 1897. Т. 2. С. 1–73.
- Schödler J.E. Mittheilungen zur Diagnose einiger Cladoceren // Sitzungs-Bericht Ges. Naturf. Freunde, Berlin. 1877. P. 232–233.
- Schödler J.E. Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Cladoceren (Crustacea, Cladocera). Berlin. 1863. 80 p.
- Scourfield D.J., Harding J.P. A Key to the British Freshwater Cladocera with Notes on Their Ecology // Freshwater Biological Association Scientific Publication (5). 1966. 52 p.
- Stenroos K.E. Zur Kenntniss der Crustaceen-fauna von Russisch-Karelien. Cladocera, Calanidae // Acta soc. fauna flora Fennica. 1897. Bd. 15. N. 2. P. 7–71.

- Therriault T.W., Grigorovich I.A., Cristescu M.E., Ketelaars H.A.M., Viljanen M., Heath D.D., MacIsaac H.J. Taxonomic resolution of the genus *Bythotrephes* Leydig using molecular markers and re-evaluation of its global distribution, with notes on factors affecting dispersal, establishment and abundance // Diversity and distributions. 2002. T. 8.
- Wagler E. Klasse: Crustacea, Krebstiere // Die Tierwelt Mitteleuropas. Leipzig. 1937. Bd. 2. P. 1–224.
- Weltner W. Über das Vorkommen von *Bythotrephes longimanus* Leydig und *Dendrocoelum punctatum* Pall. in dem Werbellinsee bei Berlin sitzungsber // Gesamt. Naturf. Freunde, Berlin. 1888. P. 171–173.
- Zukoff W. Das plankton einiger gewasser Nordrusslands // Zool. Anz. 1906. B. 30. N. 6. P. 163–168.

УДК 574.583(26):591

EVADNE ANONYX SARS, 1897 (CLADOCERA, POLYPHEMOIDEA, PODONIDAE) – НОВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ФАУНЫ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2005 г. Л.Ф. Литвинчук

Зоологический институт РАН, 199034 Санкт-Петербург,
Университетская наб., д. 1; llitvinchuk@yahoo.com

Evadne anonyx Sars, 1897, хищный ветвистоусый рачок из Понто-Каспийского бассейна, был впервые встречен нами в августе 2004 года в Балтийском море (акватория Финского залива). Приводятся данные по географическому распространению, морфологии и биологии *E. anonyx*. Численность и биомасса рачка в Финском заливе были невелики (до 11.74 экз./м³ и 1.06 мг/м³, соответственно). Температурные особенности Финского залива не позволяют *E. anonyx* населять в летнее время горизонты воды, расположенные ниже 10 м. Рассматривается возможность конкурентных пищевых отношений между *E. anonyx* и аборигенного балтийского вида *E. nordmanni*. Учитывая морфологическое сходство *E. anonyx* из Финского залива с особями из черноморско-азовской популяции и способность существовать при низкой солености воды, можно предположить, что эта популяция происходит из Понто-Азовского бассейна.

ВВЕДЕНИЕ

В течение длительного времени Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской изучал систематические и экологические аспекты, связанные с группой хищных ветвистоусых ракообразных (надсемейство Polyphemoidea). В 60 и 70-е гг. были изданы его работы, посвященные фауне полифемид Аральского, Каспийского, Азовского, Черного морей и их бассейнов (Мордухай-Болтовской, 1960; 1965; 1968; 1969; 1974а, б; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Mordukhai-

Boltovskoi, 1967; Mordukhai-Boltovskoi F.D., Rivier, 1971; Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965a, б).

В два последние десятилетия возросло количество случаев расселения видов за пределы их ареалов. Примером такого расселения может служить появление ряда видов беспозвоночных животных в Балтийском море. В число так называемых «биоинвазий» входит вселение в начале 90-х годов прошлого столетия в Балтийское море из Понто-Каспийского бассейна хищного ветвистоусого ракообразного *Cercopagis pengoi*.

В августе 2004 года Финском заливе Балтийского моря нами впервые был обнаружен вид *Evadne anonyx* G.O. Sars, 1897 – представитель семейства Podonidae (Cladocera, Polyphemioidea). Этот вид, относящийся к понтоаралокаспийским эндемикам, населяет Средний и Южный Каспий, Аральское море, а также, в незначительных количествах, он встречался в опресненных участках Азовского и Черного морей (Бенинг, 1935; Мордухай-Болтовской, 1968; 1969; 1974a; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965a, б; Sars, 1897; 1902).

В этой работе представлены данные о морфологических, биологических и экологических особенностях *E. anonyx* во вновь заселенном водоеме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы зоопланктона были собраны с 1 по 8 августа 2004 г. в ходе экспедиционного рейса научно-исследовательского судна «Сибиряков» (в рамках программы «Балтийский плавучий университет» под руководством Т.Р. Ереминой) по Финскому заливу, восточному Готландскому, Гданьскому и Борнхольмскому бассейнам Балтийского моря (было собрано 38 проб).

Взятие проб производилось вертикальными (по возможности) ловами (глубина 0–20 м) с помощью планктонной сети (диаметр входного отверстия 18 см, размер ячеи 67 мкм). Все сборы были сделаны в дневное время. Прозрачность, температура и соленость воды измерялись при каждом взятии проб. Пробы фиксировались 4%-ным раствором формалина. Определение численности, структуры популяции и плодовитости *E. anonyx* производилось с использованием бинокля МБС–9. Математическая обработка данных проводилась с применением компьютерных программ EXCEL и STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе исследования были просмотрены зоопланктонные пробы, собранные в Финском заливе, а также в открытой части Балтийского моря. Особи *E. anonyx* были встречены только в Финском заливе (на всей его акватории, за исключением эстуарной части реки Невы).

Биологические особенности. В Финском заливе были встречены только взрослые партеногенетические самки *E. anonyx*.

У особей *E. anonyx* из Финского залива выводковая раковина удлинненная, суживающаяся кверху и на вершине более или менее заостренная. Выемка позади головы отсутствует, иногда слабо выражена. Экзоподит первой пары ног почти равен по длине первому членику эндоподита. Вооружение экзоподита первой пары грудных конечностей соответствует формуле 2.2.2.1. Кaudальные когти отсутствуют – постабдомен заканчивается двумя закругленными выростами. На вершине выводковых раковин отсутствуют яркие черно-коричневые клетки гиподермы (рис. 1).

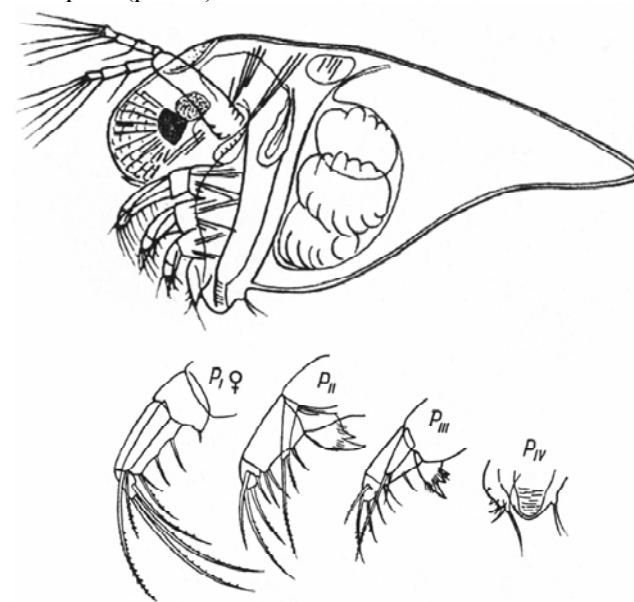


Рис. 1. *Evadne anonyx typica* G. Sars: взрослая партеногенетическая самка; грудные конечности самки I–IV пар (по Карсу, 1897)

Длина тела в среднем составляла 0.53 (± 0.05) мм, «высота» самки не превышала 1.1 мм (в среднем 0.88 мм). Средняя плодовитость *E. anonyx* была равна 7.01 (± 2.14) эмбрионов на самку. Причем у большей части самок в выводковых камерах были эмбрионы, находящиеся на поздних (с, с–d, d) стадиях развития.

Численность и биомасса *E. anonyx* в Финском заливе в среднем составляли 7.09 (от 2 до 12) экз./м³ и 0.57 (от 0.18 до 1.06) мг/м³, соответственно. Доля *E. anonyx* от общей биомассы зоопланктона была невысокой – в среднем 0.37%. Рассчитанный для этого вида физиологическим методом рацион также невелик – 0.04 мгС/м³.

Распределение *E. anonyx* в Финском заливе практически совпадало с границами существования в этом водоеме *E. nordmanni* и *C. pengoi*. Зависимости между численностью *E. anonyx* и численностями этих двух видов не выявлены ($r = 0.07$ и 0.01 , соответственно).

Влияние факторов среды. Соленость воды в районе нахождения *E. anonyx* составляла от 3.51 до 5.59‰, в среднем 4.67‰, прозрачность – 2.84 (± 0.66) м. Средняя (для горизонта 0–20 м) температура воды была равна 14.81 (± 1.36)°С. Горизонты воды, прогретой до температуры выше 10°С, находились на глубине от 0 до 10–20 м. Причем на всех станциях на глубине 10 м средняя температура воды была равна 16.5°С, на глубинах 15 и 20 м – 12.7 и 7.6°С, соответственно. Все станции, на которых были пойманы особи *E. anonyx*, находились над глубинами 28–76 м (средняя глубина – 53.15 м).

Величина первичной продукции в Финском заливе в период исследований изменялась в незначительных пределах и в среднем была равна 0.22 гС/м³. Концентрация хлорофилла «а» в среднем составляла 6.68 (± 1.51) мкг/л).

При проведении корреляционного анализа выяснилось, что длина тела и высота выводковой камеры *E. anonyx* в Финском заливе, по мере продвижения с востока на запад, уменьшались с увеличением прозрачности, температуры, солености воды, а также глубины (слабая и средняя связи; значения коэффициента линейной корреляции (r) менялись от -0.18 до -0.54). Плодовитость самок увеличивалась с повышением прозрачности воды и глубины ($r = 0.77$ и 0.73 , соответственно).

Численность и биомасса *E. anonyx* практически не зависели от величин первичной продукции, концентрации хлорофилла «а» и про-

зрачности воды, а также от средней для слоя 0–20 м температуры воды. Важным фактором, влияющим на численность *E. anonyx*, была соленость воды ($r = 0.73$). Биомасса *E. anonyx* возрастала при увеличении солености воды и глубины ($r = 0.66$ и 0.56 , соответственно, значения достоверны при $p = 0.05$). Необходимо отметить, что биомасса *E. anonyx* находилась в обратной зависимости от температуры (17.2–21.1°С) поверхностного (0–1 м) слоя воды ($r = -0.57$, при $p = 0.04$). Численность *E. anonyx* повышалась с увеличением ширины слоя воды, прогретой выше 10°С ($r = 0.61$, при $p = 0.03$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Внешняя морфология *E. anonyx* практически полностью соответствует описанию особей типичной формы этого вида из Каспийского моря (Sars, 1897) и из бассейна Черного и Азовского морей (Мордухай-Болтовской, 1969). Характерной особенностью особей из балтийской и черноморско-азовской популяций является отсутствие ярких черно-коричневых клеток гиподермы на вершине выводковой раковины.

Сарс в 1897 г. выделял у *E. anonyx* две формы (*typica* и «*producta*») и отмечал, что высота тела самки (от фронтального края тела до вершины выводковой камеры) типичной формы *E. anonyx* из Каспийского моря не превышает 1.0 мм. Длина особей формы *E. anonyx* («*producta*») в среднем составляет 0.6 мм, высота – 1.4 мм, крупные особи могут достигать в длину до 2.1 мм (Мордухай-Болтовской, 1968; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Sars, 1902). Размер самок *E. anonyx* (обе формы) из Аральского моря равен в длину 0.6–0.7 мм, в высоту 0.8–1.5 мм (Мордухай-Болтовской, 1974а; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). В южных и западных частях Азовского моря и Днепровско-Бугском лимане высота тела *E. anonyx* не превышает 1.5 мм (Мордухай-Болтовской, 1969). Особи *E. anonyx* из Финского залива по высоте тела близки к типичной форме этого вида из Каспийского моря и Аральского морей. Популяция *E. anonyx* из Финского залива характеризуется наименьшей длиной тела (в среднем 0.53 мм).

В Каспийском море плодовитость партеногенетических самок составляла до 19 зародышей. Причем, самки с зародышами, находящимися на поздних стадиях развития, были встречены только в горизонте 0–10 м в ночное время (Mordukhai-Boltovskoi, Rivier, 1971).

Максимальное количество партеногенетических зародышей у самок из Финского залива было равно 10. Самки со зрелыми эмбрионами были встречены в поверхностных горизонтах воды в дневное время.

Максимальные численности *E. anonyx* в Каспийском море были отмечены при солености воды 12–13‰ (Ривьер, Мордухай-Болтовской, 1966). В Черноморско-Азовском бассейне (Днепровско-Бугском лимане) *E. anonyx* способна жить при крайне низких значениях солености (0–8‰) (Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965a, б).

В Каспийском море *E. anonyx* в значительных количествах встречалась над глубинами 20–100 метров (Ривьер, Мордухай-Болтовской, 1966). В Финском заливе *E. anonyx* держалась над меньшими, но, в то же время, значительными для данного водоема глубинами.

Массовое развитие *E. anonyx* в Каспии наблюдалось при 16–20°C (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Mordukhai-Boltovskoi F.D., Rivier, 1971). Температура является основным лимитирующим фактором расселения полифемоидей вглубь (Ривьер, 1968; Ривьер, Мордухай-Болтовской, 1966). По всей видимости, в Финском заливе летом *E. anonyx* не может опускаться на глубину более 10–15 м. Оптимальные температурные условия *E. anonyx* может найти только в хорошо прогремом слое воды (0–10 м).

Большая часть особей популяции в Среднем Каспии в дневное время находилась в горизонте 15–25 м, ночью рачки поднимались в верхние слои воды (Mordukhai-Boltovskoi, Rivier, 1971). Характер вертикального распределения *E. anonyx* в целом соответствовал ходу суточных вертикальных миграций массового каспийского вида веслоногих ракообразных *Eurytemora grimmeri* (Mordukhai-Boltovskoi, Rivier, 1971). По данным И.К. Ривьера (1968) в Среднем Каспии в августе–сентябре *E. anonyx* питается, главным образом, молодыми особями *E. grimmeri* (рацион более чем на 50% состоит из копеподитов этого вида), мелкими видами Podonidae и *Polyphemus exiguus* (до 28% рациона). Молодые особи *E. anonyx* потребляют в основном инфузорий, коловраток и науплиев (Ривьер, 1968). В Финском заливе Балтийского моря взрослые особи *E. anonyx*, по всей видимости, могут потреблять в пищу молодь доминирующих видов копепод *Eurytemora hirundoides* и *Centropages hamatus*, а также некрупных подонид *Pleopis polyphemoides*. Молодые особи *E. anonyx* могут питаться коловратками рода *Synchaeta*, численность которых в восточной (глубоководный

район) и в западной частях Финского залива достигает высоких значений. Массовые формы панцирных коловраток, *Keratella cochlearis* и *K. quadrata*, вероятно, не могут служить в качестве пищи для *E. anonyx*. Наиболее близким *E. anonyx* по отношению к факторам среды в Финском заливе является балтийский представитель этого рода *E. nordmanni*. Но зависимость между численностью этих двух видов выявить не удалось.

Несмотря на небольшие численность и величину рациона в Финском заливе, *E. anonyx* может, наряду с недавно вселившимся и ставшим массовым в Финский залив представителем надсемейства Polyphemoidea *C. pengoi*, стать причиной снижения численности мелких планктонных беспозвоночных.

Для крупных хищных ветвистоусых ракообразных (семейство Cercopagidae) в число предпочитаемых кормовых объектов могут входить меньшие по размеру полифемиды (Мордухай-Болтовская, 1960). В Финском заливе *C. pengoi*, не оказывает влияния на численность *E. anonyx*.

При проведении гидробиологических работ важно уделять пристальное внимание морфологическим особенностям исследуемых таксонов. Вследствие близкого морфологического сходства с видом, характерным для Балтийского моря, *Evadne nordmanni* Loven, 1836, исследователи долгое время (не менее 3–4 лет) могли принимать *E. anonyx* за *E. nordmanni*. Это предположение может быть подтверждено данными по биологии и экологии *E. anonyx* в Финском заливе. Для видов, вселившихся в новые водоемы (например, представителя надсемейства Polyphemoidea *C. pengoi*), характерны увеличение размеров тела, усиление роли гамогенетического поколения, повышение числа партеногенетических зародышей, высокая численность популяции (Литвинчук и др., 2001; Litvinchuk, 2001). Для *E. anonyx* из Финского залива подобные закономерности не отмечены.

С другой стороны, принимая во внимание гидрологические особенности (температурная стратификация), в Финском заливе *E. anonyx* в летние месяцы может жить только в верхнем (10 м) слое воды. Это может влиять на размер тела, плодовитость и численность популяции этого теплолюбивого вида. В Финском заливе существуют межгодовые различия температурного режима. Вероятно, особенности популяции *E. anonyx* в разные годы также изменяются.

В Финском заливе, согласно проведенному корреляционному

анализу, для *E. anonychus* нет угрозы со стороны хищников (так как в местах обитания этого вида единственным массовым и соответствующим по размерам хищником является *C. pengoi*) и практически исключается вероятность проявления конкурентных отношений с близкородственным балтийским видом *E. nordmanni*. Причем, у этих трех видов в Финском заливе характер горизонтального и вертикального распределений практически одинаковый, только у *C. pengoi* диапазон соленостной толерантности шире, у *E. nordmanni* – более узкий, чем у *E. anonychus*. Возможно, что кормовые ресурсы в Финском заливе достаточны для этих видов хищных ракообразных.

Основными факторами, влияющими на плотность балтийской популяции *E. anonychus*, являются температура и соленость воды.

Учитывая морфологическое сходство *E. anonychus* из Финского залива с особями из черноморско-азовской популяции и способность существовать при низкой солености воды, можно предположить, что эта популяция происходит из Понто-Азовского бассейна.

Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской (1974б) отмечал: «...если рачки, как можно полагать, распространялись с балластной водой судов, то, пока продолжается судоходство, будет действовать и фактор распространения полифемонидей. Возможно, что они, в конце концов, могут заселить все волжские водохранилища, хотя виды каспийского происхождения, в общем, все-таки более теплолюбивы и плохо приживаются севернее 56–57° с.ш.». Прошло 2–3 десятилетия и «южные вселенцы» проникли выше 60° с.ш. Найти объяснение подобному феномену пока не удается.

Автор выражает благодарность Т.Р. Ереминой и А.А. Максимова за организацию, проведение полевых исследований, а также за предоставление возможности использовать данные по абиотическим и биотическим факторам среды.

Исследование проводилось при частичной поддержке гранта РФФИ № 05–04–49703, грантом Минпромнауки РФ НШ–1634.2003.4, Госконтракт 152, а также программ «Биологические ресурсы» и «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенинг А.Л. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря (гидро-биология, планктон и бентос «Малого моря») // Тр. Аральского отд. НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. Аральск. 1935. Вып. 4. С. 139–195.
- Литвинчук Л.Ф., Ривьер И.К., Панов В.Е. Динамика численности, структура популяции и плодовитость черноморско-каспийского ветвистоусого ракообразного *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Polyphemoidea, Cercopagidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Биология внутренних вод. Борок. 2001. №1.

С. 57–62.

- Мордухай-Болтовская Э.Д. О питании хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. – Бюл. Ин-та биол. Водохр. АН СССР. 1960. № 6. С. 21–22.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. – М.–Л.: АН СССР. 1960. 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра. Экология и биология пресноводных беспозвоночных // Труды ИБиВВ АН СССР. М. Л.: Наука. 1965. Т. 8. Вып. 11. С. 37–44.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые (Cladocera) // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М. 1968. С. 120–160.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые (Cladocera) // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1969. С. 12–31.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Подкласс Листоногие, Branchiopoda // Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность. 1974а. С. 112–134.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Галинский В.Л. О дальнейшем распространении каспийских полифемонидей по водохранилищам Понтокаспийских рек // Биология внутренних вод. Инф. бюл. 1974б. № 21. С. 40–44.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 1987. 182 с.
- Ривьер И.К. О питании и вертикальных суточных перемещениях каспийских полифемид // Тр. ИБиВВ АН СССР. 1968. Вып. 17 (20) (Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб). С. 70–75.
- Ривьер И.К., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по биологии каспийских полифемид // Тр. ИБиВВ АН СССР. 1966. Вып. 12 (15) (Планктон и бентос внутренних водоемов). С. 159–169.
- Litvinchuk L.F. Morphological variation of the predatory cladocerans of family Cercopagidae (Crustacea) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2001. V. 289. P. 125–132.
- Mordukhai-Boltovskoi F.D. On the males and gamogenetic females of the Caspian Polyphemidae (Cladocera) // Crustaceana. Leiden. 1967. Bd. 12. Hf. 2. P. 113–123.
- Mordukhai-Boltovskoi F.D., Rivier I.K. A brief of the ecology and biology of the Caspian Polyphemoidea (Cladocera) // Mar. Biol. 1971. V. 8. N. 2. P. 160–169.
- Mordukhai-Boltovskoi F.D. și Șt. Negrea. Date noi asupra polyphemidelor caspice din bazinele Dunării și Niprului // Studii și cercet. de Biol. Ser. zoologie. București. 1965a. T. 17. Nr. 1. P. 29–38.
- Morduchaj-Boltovskoj F.D. et Șt. Negrea. Nouvelles données sur les Polyphémides caspiens des bassins du Danube et du Dnieper // Vestn. českosl. společnosti. 1965b. Sv. 29. Č. 3. S. 197–204.
- Sars G.O. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea // Ежегодник Зоол. Муз. Имп. АН. 1897. Т. 2. С. 1–73.
- Sars G.O. On the Polyphemoidea of the Caspian Sea // Ежегодник Зоол. Муз. Имп. АН. 1902. Т. 7. С. 32–54.

**О НАХОЖДЕНИИ ПОНТО-АЗОВСКОГО РАКООБРАЗНОГО
CORNIGERIUS MAEOTICUS MAEOTICUS (PENGO, 1879)
(CLADOCERA, POLYPHEMOIDEA, PODONIDAE) В ФИНСКОМ
ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

© 2005 г. Л.Ф. Литвинчук, О.Б. Максимова*

Зоологический институт РАН, 199034 Санкт-Петербург,

Университетская наб., д. 1; llitvinchuk@yahoo.com

*ГосНИОРХ, 199053 Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 26

В конце июля 2004 г. в Финском заливе Балтийского моря был встречен вид хищных ветвистоусых ракообразных из Черноморско-Азовского бассейна *Cornigerius maeoticus maeoticus*. Особи *C.m.maeoticus* найдены в пробах, собранных в Выборгском заливе, недалеко от Сайменского канала. *C.m.maeoticus* из Финского залива был представлен партеногенетическими самками. Морфологические признаки этих особей соответствуют признакам *C.m.maeoticus* из Понто-Азовского бассейна. Средняя длина тела была равна 1.0 мм.

Численность этого вида составляла около 6 экз./м³. Соленость воды сильно варьировала – 0–3‰, температура воды составляла 20–24°C. Глубина в месте взятия проб была равна 6 м.

Род *Cornigerius* Mordukhai-Boltovskoi, 1967 (Polyphemoidea, Podonidae) представлен четырьмя видами. Один из этих видов обитает в озере Гельджик (Турция). Три вида являются эндемичными для Понто-Каспийского бассейна. Виду *Cornigerius maeoticus* принадлежат два подвида *C. m. hircus* (Sars, 1902) и *C. m. maeoticus* (Pengo, 1879). *C.m.hircus* широко расселен по всему Каспийскому морю (включая опресненные районы Северного Каспия) (Мордухай-Болтовской, 1968; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). *C.m.maeoticus* ранее населял только опресненные и солоноватые районы черноморско-азовского бассейна.

Этот подвид был встречен в черноморских лиманах и озерах морского происхождения: Днепровско-Бугском лимане (Мордухай-Болтовской, 1969), озерах Сютгёл и Головица (в районе пролива Портица) (Negrea, 1962), озере Разелм в районе города Саринасуф (Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965a, б), а также в придунайских лиманах: озерах дельты Дуная – Братец, Ялпуг и др. (Пидгайко, 1961; Morduk-

hai-Boltovskoi, Negrea, 1965a, б) и в районе устья реки Прут (Цееб, 1961). С 1959 г. *C. m. maeoticus* заселил Каховское (Цееб, 1962) и Цимлянское водохранилища (Шейнин, 1964). С 1965 года этот подвид был отмечен в прибрежной зоне и открытых частях Запорожского и Днепродзержинского водохранилищ (Мордухай-Болтовской, Галинский, 1974), а в 1969 году – в Кременчугском водохранилище (Зимбалева и др., 1972). По Волго-Донскому пути *C. m. maeoticus* проник в Волгоградское водохранилище (Вьюшкова, 1971).

C. m. maeoticus населяет в Понто-Азовском бассейне водоемы с соленостью от 0 до 10‰ и температурой воды, достигающей в летнее время 22–27°C (Мордухай-Болтовской, 1969; Мордухай-Болтовской, Галинский, 1974; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965a, б). Численность высокая – от 1 до 4 тысяч экз./м³ (Мордухай-Болтовской, Галинский, 1974). Длина тела (от основания когтей до основания рогов) 0.5–0.8 мм, высота (от фронтального края тела до вершины выводковой камеры) 0.6–0.9 мм (Мордухай-Болтовской, Галинский, 1974; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

По морфологическим признакам особи *C. m. maeoticus* из Финского залива сходны с особями из Понто-Азовского бассейна. Для видов, вселившихся в новые водоемы (например, представителя надсемейства Polyphemoidea *Cercopagis pengoi*), характерны увеличение размеров тела (Litvinchuk, 2001). Длина тела *C. m. maeoticus* из Финского залива превышает длину тела особей этого подвида из нативных водоемов. Численность *C. m. maeoticus* в Финском заливе небольшая по сравнению с его численностью в водоемах черноморско-азовского бассейна. Экологические условия (соленость и температура) *C. m. maeoticus* в Финском заливе в целом соответствуют его условиям обитания в бассейне Черного и Азовского морей. Вполне вероятно, этот новый вид из числа Черноморско-Азовских полифемид войдет в состав Балтийской фауны в качестве постоянного ее представителя.

Исследование проводилось при частичной поддержке гранта РФФИ № 05–04–49703, грантом Минпротнауки РФ НШ–1634.2003.4, Госконтракт 152, а также программ «Биологические ресурсы» и «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вьюшкова В.П. Находка *Cornigerius maeoticus* (Polyphemoidea, Cladocera) в Волгоградском водохранилище // Зоол. журн. 1971. Т. 50. Вып. 12. С. 1875–1876.
Зимбалева Л.Н., Оливари Г.А., Ковальчук Т.В. Результаты и перспективы акклиматизации ракообразных в водохранилищах Днепровского каскада. Акклиматизация

- рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые (Cladocera) // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М. 1968. С. 120–160.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые (Cladocera) // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1969. С. 12–31.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Галинский В.Л. О дальнейшем распространении каспийских полифемоидей по водохранилищам Понтокаспийских рек // Биология внутренних вод. Инф. бюл. 1974. № 21. С. 40–44.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 1987. 182 с.
- Пидгайко М.Д. О формировании зоопланктона придунайских водоемов // Труды Ин-та гидробиологии АН УССР. 1961. № 36. С. 70–121.
- Цееб Я.Я. Зоопланктон советского участка Дуная // Труды Ин-та гидробиологии АН УССР. 1961. № 36. С. 20–27.
- Цееб Я.Я. Влияние плотины Каховской ГЭС на состояние кормовых ресурсов для рыб низовьев Днепра. Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 236–268.
- Шейнин М.С. О нахождении *Cornigerius maeoticus* в Цимлянском водохранилище и на Дону // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 8. С. 1240–1241.
- Litvinchuk L.F. Morphological variation of the predatory cladocerans of family Cercopagidae (Crustacea) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2001. V. 289. P. 125–132.
- Mordukhai-Boltovskoi F.D. și Șt. Negrea. Date noi asupra polyphemidelor caspice din bazinele Dunării și Niprului // Studii și cercet. de Biol. Ser. zoologie. București. 1965a. T. 17. Nr. 1. P. 29–38.
- Morduchaj-Boltovskoj F.D. et Șt. Negrea. Nouvelles données sur les Polyphémides caspiens des bassins du Danube et du Dnieper // Vestn. českosl. společnosti. 1965b. Sv. 29. Č. 3. S. 197–204.
- Negrea Șt. Conspectul faunistic și chorologic al cladoceriilor (Crustacea, Cladocera) din R.P.R. // Probl. Biol. Edit. Acad. R.P.R. București. 1962. P. 403–511.

УДК 595.18

ОСНОВЫ ПОСТРОЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ КОЛОВРАТОК

© 2005 г. Г.И. Маркевич

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
markgi@ibiw.yaroslavl.ru

В статье рассматриваются методологические принципы построения естественной системы коловраток. Показано, что неэквивалентность прежних классификаций ротаторий обусловлена произвольным выбором признаков, принадлежащих различным системам органов или особенностям биологии. На примере внутримастаксовой комбинаторики проведена реконструкция филогенеза коловраток и построена филогенетическая система данной группы. Приводятся ключи для определения высших таксонов ротаторий.

«Для коловраток в настоящее время характерна нестабильность системы, классификации и номенклатуры» (Кутикова, 1985, с. 4). Примечательно, что в подобной оценке систематики данной группы находят редкое взаимопонимание даже сторонники противоположных взглядов на ход ее эволюции, безоговорочно присоединяющиеся к мнению Косте об уровне «каменного века», царящем в современной таксономии коловраток (Koste, 1978; Dumont, 1980; Кутикова, 1985). Негативное отношение ротаториологов к имеющейся ныне системе коловраток вполне естественно, так как последняя строится только как фенотипическая классификация, исходящая из типологической концепции вида (Кутикова, 1985). Очевидные преимущества филогенетической систематики, к которым относятся и более естественное, всестороннее объединение в группы, и значительные прогностические возможности, и логическая полнота, реализовать в таксономии коловраток пока не удавалось из-за отсутствия каких-либо конструктивных филогенетических идей и подходов к объективной реконструкции исторического развития этой группы.

Анализируя причины ситуации, сложившейся в систематике коловраток, Кутикова (1985) акцентирует внимание на следующих: слабой изученности группы и противоречивости понимания ее эволюции. Действительно, анализируя существующую литературу, легко видеть, что филогенетические противоречия порождают принципиально неодинаковые подходы к систематике и, как следствие, разнообразие существующих вариантов систем коловраток. Так, линия регрессив-

ной эволюции коловраток от целомического предка последовательно проводится или принимается целым рядом зоологов (Voigt, 1957; Vargas, 1959; Rudescu, 1960; Koste, 1978; и др.). В то же время другие систематики с неменьшим успехом отображают в своих системах линию прогрессивной эволюции ротаторий от турбеллярного предка (Beauchamp, 1965; Кутикова, 1970). Наконец, имеются попытки или вообще отказаться от воплощения филогенетических идей в таксономической иерархии группы и основывать ее на индифферентных морфологических признаках, таких как особенности организации самцов (Sudzuki, 1977), или строить систему на базе глубоких плезиоморфий, например, сходства¹ короны бделлоид с лемнисками скребней (!) (Lorenzen, 1985). Совершенно ясно, что любой вариант системы будет сохранять свою нестабильность до тех пор, пока будет опираться на зыбкое основание неопределенности исходного плана организации коловраток, их прототипа. Какая же из групп ротаторий наиболее полно сохраняет черты анцестрального предка: *Notommatidae* или *Proalidae* и *Euchlanidae*? На основании каких признаков или их комбинаций можно однозначно выделить архаичную группу среди обширного адаптивного многообразия коловраток? До недавнего времени этот вопрос не имел убедительного ответа, и выбор «отправной точки» эволюции коловраток не оказывался неизбежным результатом морфологического анализа.

Переход к исследованию организации коловраток высокоразрешающими методами электронной микроскопии (в частности, сканирующей) привел к появлению обширной и принципиально новой фактографии о морфологии этих организмов. Так, изучение тонкого строения склеритной системы мастакса позволило не только очертить наиболее архаичную группу коловраток, но и выявить генеральные пути их идиоадаптивной эволюции (Маркевич, 1985а, б, 1987, 1989). Приведение системы коловраток в соответствие с открывшимся фактическим основанием и служит целью данной работы.

Первый вопрос, который возникает при попытках реконструкции филогенеза и построении системы любой группы организмов (в том числе и коловраток) заключается в выборе комплекса признаков,

¹ В целом вывод Лоренцена о наибольшей архаичности бделлоид согласуется с нашими результатами, однако некритическое использование им признаков типа лемнисков бделлоид и скребней, на наш взгляд, придает его системе явно спекулятивный характер.

объективно и однозначно отражающих эволюционный путь, пройденный рассматриваемыми организмами. Традиционно считается, что наиболее объективную картину филогенеза (во всяком случае, для беспозвоночных) можно получить при использовании как можно большего числа разнородных и коррелятивно не связанных признаков, относящихся к плану строения, различным системам органов, а также особенностям индивидуального развития. Между тем субъективность выбора ведущих признаков из одного и того же их ряда, как правило, приводит и к неэквивалентности получаемых при этом выводов. Примером этому могут служить совершенно различные «филогении» коловраток Бошана и Ремане, опирающиеся в целом на одни и те же сравнительные ряды признаков.

Отсутствие ископаемых остатков, а также явная недостаточность и противоречивость данных по эмбриологии коловраток делают невозможным последовательное применение метода тройного параллелизма, оставляя сравнительно-морфологический анализ единственным инструментом реконструкции филогенеза в данной группе. Уже самые первые исследования тонкой (*SEM*) морфологии мастакса выявили целую серию его необычных свойств, среди которых, несомненно, важнейшее – отсутствие новообразования склеритов в ходе эволюционных преобразований мастакса (Маркевич, 1985; 1987). Иначе говоря, невзирая на сильнейшие трансформации, претерпеваемые склеритной системой мастакса в ходе исторического развития класса, ни один новый склерит в составе челюстного аппарата не появляется. Все так называемые дополнительные склериты – плеуральные палочки, интрамаллеусы, оральные пластинки и др. – оказываются дериватами исходно трехкомпонентных рамусов, манубриев и ункусных рядов (Маркевич, 1987; 1988; 1989). Эти склериты имеют специфические признаки-маркеры, сохраняющиеся при всех эволюционных преобразованиях мастакса, что позволяет очень полно проследить судьбу гомологичных элементов челюстного аппарата. Столь подробно останавливаться на особенностях эволюции мастакса, структурно-функциональный статус которого определен как модульный, нас заставляет кардинальное изменение в методологии филогенетической реконструкции коловраток, лежащей в основе нашей ревизии их макросистемы. Действительно, модуль – высоко автономная коррелятивная подсистема, включающая консервативную (но не неизменную) структурную схему, в рамках которой возможна многооб-

разная комбинаторика, обеспечивающая и приспособление всей конструкции к изменению внешних условий, и сопряжение с организмом в целом (Маркевич, 1987а, б). Присутствие у коловраток модульной системы, подобной мастаксу, ставит их в уникальное для беспозвоночных положение, когда лишь одна признаковая система склеритного аппарата мастакса, подобно осевому скелету и черепу позвоночных, достаточна для объективного отражения филогении группы. В поразительном разнообразии внутримастаксовых комбинаций, при неизменности и гомологизируемости его склеритного состава, эволюция оставила слепок каждого своего шага. При этом сравнительно-морфологические ряды склеритных комплексов, обнаруживающиеся у ныне живущих коловраток, т. е. только на рецентном материале, столь полны, что вполне восполняют совершенное отсутствие палеонтологических данных. Таким образом, в отношении коловраток, своеобразие плана организации которых во многом создается мастаксом – модулем, единственно оправданным и объективным, на наш взгляд, методом реконструкции филогенеза, должен быть анализ генеральных направлений трансформации склеритной системы и оценка ее внутренней комбинативной изменчивости. Иначе говоря, все историческое развитие коловраток может быть вскрыто сравнительным исследованием только одной коррелятивной (!) системы с богатым потенциалом внутренней комбинативной изменчивости. Отсюда оценка плеяды внутримастаксовых признаков становится необходимым и полностью достаточным условием объективного воссоздания эволюции коловраток. Значит ли это, что другие признаки, такие как моно- или дигонность, специфика строения и функционирования коловращательного аппарата, ноги, или особенности жизненного цикла коловраток и др. не значимы? Безусловно, нет, но вводить их в систему реконструктивного анализа недопустимо, так как результатом такого признакового смещения будет очередной субъективный вариант эволюции, в основе которого будет лежать наше предпочтение той или иной системе органов, феномены гетерохронии, параллелизмов и захождения признаков. Достаточно, чтобы остальные (в нашем случае не внутримастаксовые) признаки не противоречили результатам параллельно проводимых сравнительных оценок иных признаковых систем.

Руководствуясь этой методологией, а также общепринятыми в эволюционной морфологии принципами олигомеризации, специализации и разделения функций, а также необратимости произошедших

морфологических трансформаций был проведен сравнительный анализ склеритных комплексов челюстного аппарата у 400 видов коловраток, представляющих почти все известное разнообразие их группировок на уровне родов. На основании анализа тонкой морфологии мастакса выявлены следующие генеральные направления его морфофункциональных преобразований: олигомеризация рядов ункусных метамер, раматизация склеритной системы, сопровождающаяся переносом функциональной нагрузки с ункусов на рамусы, морфологическое объединение склеритов между собой, а также развитие более тесных пространственных и функциональных взаимосвязей между мастаксом и коловращательным аппаратом, т.е. внутри- и межмодульной интеграции. Эти морфологические процессы протекают на фоне перемещения мастакса из глубины буккальной трубки к ротовому отверстию (дислокации), его поворота относительно оси глотки и сложных аллометрических преобразований как самих склеритов, так и всего их комплекса. Поворот склеритного набора челюстного аппарата в просвете глотки из положения, ориентированного апикальными отделами рамусов от ротового отверстия, в положение противоположное – ко рту, подобно стрелке часов, отмеряет дистанцию, пройденных эволюционных трансформаций. Именно этот уникальный «кульбит» склеритной системы, перемещающейся из глубины пищеварительного тракта коловраток к ротовому отверстию и наиболее полно отражающий всю совокупность его прогрессивных морфофункциональных преобразований, играет, на наш взгляд, первостепенную роль в осмыслении логики идиоадаптивной эволюции этой группы. Наиболее архаичную организацию, по-видимому, близкую к исходной, свойственной прототипу, в современный период сохраняют лишь бделлоиды. Их челюстные аппараты высокополимерны, слабо дифференцированы и почти не затронуты интегративными процессами. Рамусы бделлоид не соединяются склеропиллярным¹ фулькром. Две группы коловраток (сейсонида и педотрохида) очень рано уклоняются от генерального направления эволюции склеритной системы мастакса, развиваясь совершенно независимо и во многом зеркально-симметрично. Однако обе эти aberrantные группы имеют целый ряд сходных черт, указывающих на одинаково глубокое время их обособления от основ-

¹ Описание тонкого строения склеритной системы мастакса и соответствующая терминология приводятся в предшествующих работах (Маркевич, 1987, 1989; Маркевич, Кутикова, 1989).

ного ствола коловраток и равнозначный таксономический статус. Действительно, как одна, так и другая группа имеют челюстные аппараты, локализующиеся в непосредственной близости от ротового отверстия, хотя приемы достижения этого зеркально-противоположны. В то время как у педотрохид буккальная трубка кратероподобно расширяется и, преобразуясь в вестибулум, приближает ротовое отверстие к мастаксу, у сейсонид весь передний отдел, за счет глубокой кольцевой инвагинации и телескопического шейного перехвата, затыливно надвигается на склеритный аппарат, вынося его ко рту. Однако отсутствие фулькрального соединения ветвей рамусов, их рудиментарный характер, отсутствие настоящих пластинчатых ункусов не позволяет сомневаться, что отправной точкой эволюции склеритных систем для обеих групп могли служить лишь примитивные аппараты, подобные рамамным аппаратам бделлоид.

Таким образом, и сейсониды, и педотрохиды должны быть помещены на ту же ступень таксономической иерархии, что и бделлоиды.

Склеропиллярный фулькрум возникает как продукт дифференциации отдельных рамусных пластин, объединяющий их в единый пинцетовидный аппарат. Впервые он возникает у мнимотрохид, маркируя первый этап прогрессивной рамазации склеритной системы, и превращается в обязательный элемент мастаксов у всех плоимид (Маркевич, 1985, 1987). Наряду с объединением части ункусного ряда в пластинку, характерным для плоимид, мнимотрохиды, как правило, сохраняют в составе своих ункусов серию неинтегрированных метамеров типичного для бделлоид строения. Мастакс мнимотрохид располагается гораздо ближе к ротовому отверстию, нежели челюстной аппарат бделлоидных коловраток, и продольная ось его рамусов значительно наклонена относительно оси переднего отдела глотки.

Плоимиды – наиболее богатая по адаптивному разнообразию ветвь коловраток, представленная серией хорошо обособленных групп, каждой из которых присущи определенная ориентация мастакса в глотке, его близость к ротовому отверстию и специфическая для группы схема склеритного комплекса (Маркевич, 1987). Нетрудно видеть, что, невзирая на большое разнообразие своих конкретных схем, склеритные системы мнимотрохид и отражают главную линию эволюционного преобразования мастакса, рамусы их сочленены фулькрумом, а ряд ункусных метамеров либо целиком, либо частью объеди-

нен в пластинчатый ункус. Несомненное единство данного филогенетического направления заставляет обособлять мнимотрохид вместе с плоимидами в один таксон, равнозначный бделлоидам, сейсонидам и педотрохидам. Насколько естественно осуществляемое нами обособление четырех филогенетических линий коловраток? Обратимся к иному набору внутримастаксовых признаков и их многомерной математической оценке (рис. 1).

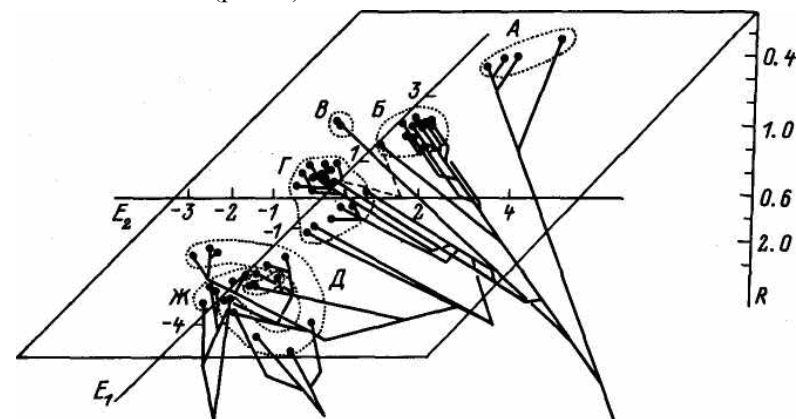


Рис. 1. Пространственная дендрограмма многомерной оценки сходства комбинаторной изменчивости склеритных комплексов мастакса коловраток: А – *Bdelloidea*, Б – *Monimotrochida*; В – *Paedotrochida*; Г – *Brachionida s.l.*; Д – группа *Notommatidae* Ж – группа *Dicranophoridae*; 3 – *Asplanchnidae*. Плоскость главных компонент E_1 , E_2 ; по оси R – масштаб расстояний кратчайшей сети.

В качестве признаков возьмем количество метамеров в ункусе, формализованное строение ункуса, рамуса и манубрия, тип и степень межсклеритной интеграции и аллометрических преобразований системы мастакса. Результаты анализа мастаксов коловраток из 58 родов, представляющих все основное их разнообразие за исключением сейсонид, представленных пространственной дендрограммой кратчайшей сети, совмещенной с плоскостью главных компонент, выявляют магистральное направление эволюции вдоль ординатной оси (E_1). Это направление олигомеризации ряда ункусных метамеров с четким обособлением групп бделлоид (А), педотрохид (В3), мнимотрохид (Б), а также серии сложно дивергирующих плоимид (Г–3). Эта же дендрограмма показывает как общность корня мнимотрохид и плоимид, так и неоднородность состава, сборность последней группы, а, следовательно, необходимость ее более дробного таксономического разбиения.

ния. Так, брахиониды и близкие к ним формы (*I*) хорошо обособляются от остальных плоимид (групп *D-3*), разобщенность дендрограмм которых наглядно выявляется при более крупномасштабном анализе.

Несложно видеть, что признаки, не связанные с мастаксом, относящиеся к иным системам органов и особенностям жизненного цикла, совершенно гармонично вписываются в схему филогенеза, воссозданную лишь по признаковому набору мастакса. Так, бделлоиды, сейсониды, педотрохиды и монимотрохиды имеют ногу, завершающуюся прикрепительным диском – «присоской», и только у бделлоид она дополняется пальцами ноги, оказывающимися единственным органом фиксации ноги плоимид. Парность гонад бделлоидных коловраток либо сохраняется, как у сейсонид, либо утрачивается, как это имеет место в аналогичной сейсонидам аберрантной ветви педотрохид и во всей главной эволюционной линии коловраток.

Раздельнополость с выраженным диморфизмом или без него также находит место во всех группах, за исключением бделлоид, что, в свою очередь, может служить основанием для предсказания исходного гермафродитизма бделлоид, трудно обнаружимого, по-видимому, из-за крайне редуцированного состояния семенников. Во всяком случае, данное предположение может служить одним из критериев на прогностичность приводимой филогенетической реконструкции.

Из приводимой схемы очевидно, что как использование ди- и моногонотности, так раздельнополости с диморфизмом или без него в качестве таксономических признаков приводит к появлению явно искусственных групп. Для бделлоид и сейсонид свойственно прямое развитие, характерное также для всех плоимид, однако для педотрохид и монимотрохид более характерно разобщение жизненного цикла на сессильные имагинальные и мобильные личиночные стадии. Между тем, и педотрохиды и монимотрохиды включают ряд форм, ведущих свободноподвижный образ жизни. Последние, как было показано ранее, имеют явные признаки вторичного объединения стадий жизненного цикла (неотении, коллотеки) (Маркевич, 1986, 1987а, б, 1988в).

Один из важнейших органов, определяющих своеобразие плана организации коловраток – их коловращательный аппарат, также естественно вписывается в представленную филогенетическую схему. Так, исходная низкочастотность ритмики биения и дексиоплексия его

метахрональной регуляции логично продолжается в главном направлении филогенеза коловраток у монимотрохид и вместе с субституцией ресничного материала локомоторных венчиков короны ресничками буккального отдела (процесс, аналогичный раматизации мастакса и протекающий синхронно) преобразуется в леоплектическую, высокочастотную и функционально более пластичную корону плоимид (Маркевич, 1986, 1988б).

Аберрантные группы – сейсониды и педотрохиды – утрачивают настоящие вододвигательные венчики, хотя механизмы этого прямо противоположны. Так, у первых ресничная корона полностью редуцируется; у вторых, напротив, развитие ресничек и короны в большинстве случаев настолько гипертрофировано, что невозможным оказывается ни вододвижение, ни само биение ресничек. Сопоставление эволюции различных систем органов с филогенетической реконструкцией, полученной при морфологическом анализе лишь одной, но внутренне богатой системой мастакса, можно легко продолжить, показывая, что оно естественно объединяет особенности редукции мускулатуры, преобразования выделительной системы и ретроцеребральных органов.

Однако целью нашего сравнения полученной схемы эволюции коловраток были, во-первых, проверка исходно сформулированного методологического положения о высокой надежности и достоверности филогенетической реконструкции, опирающейся на анализ внутримодульной комбинаторики единственной коррелятивной системы, во-вторых, оценка ее прогностических возможностей. Рассмотренные выше системы органов и особенности развития коловраток позволяют экстраполировать их на общую, исходную для группы организацию и очертить ее облик (см. рис. 1).

Полученная схема дивергенции основных групп коловраток показывает, что раннее обособление педотрохид и сейсонид, быстрое вырождение их полимерного мастакса и «революционные» дислокации мастакса оказываются эволюционно менее результативными, чем путь последовательных трансформаций.

Действительно, в то время как для обеих групп характерны высокая однотипность строения и крайне малое видовое разнообразие (сейсониды – 2 вида, педотрохиды – около 40 видов), монимотрохиды и, особенно, плоимиды достигают наибольшего расцвета как по адаптивной направленности, так и по числу видов. Все эти четыре круп-

ных ствола эволюции коловраток равнозначны и заслуживают обособления в таксоны единого ранга – подклассы: Archeorotatoria (отр. Bdelloida) (*nom. et tax. nov.*), Pararotatoria (отр. Seisonida), Hemirotopatoria (отр. Paedotrochida) (*nom. et tax. nov.*) и Eurotopatoria (надотряд Gnesiotrocha и надотряд Pseudotrocha) (рис. 2).

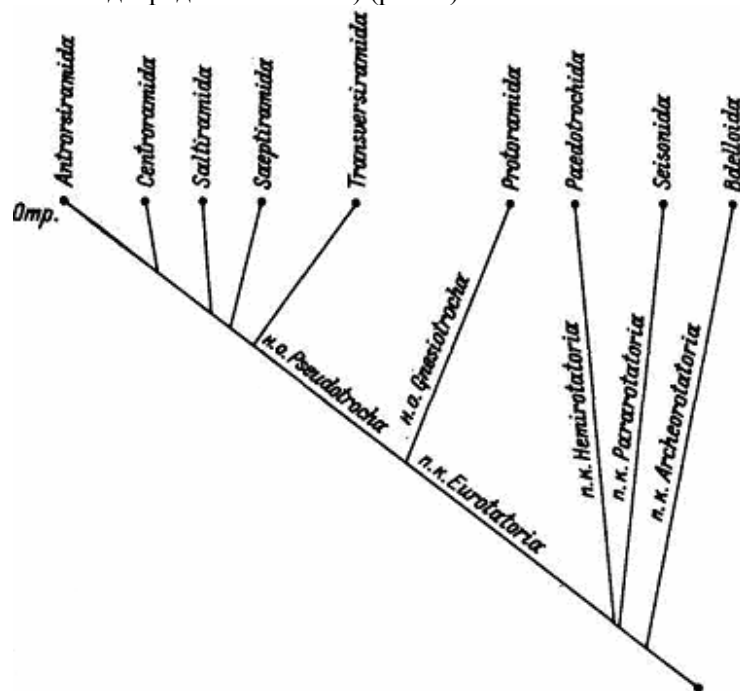


Рис. 2 Схема филогении отрядов коловраток

В то время как первые три подкласса включают по одному достаточно однородному в строении своих представителей отряду, последний объединяет обширную и разноплановую группу коловраток. Именно в рамках подкласса Eurotopatoria мы встречаемся с появлением настоящего рамуса со склеропиллярным фулькрумом, и со всеми важнейшими этапами раматизации мастакса, и с возникновением пластинчатого ункуса. Естественность включения всех монимотрохид и плоимид в подкласс Eurotopatoria столь же очевидна, как и необходимость его внутреннего таксономического структурирования. Наиболее существенные черты размежевания Eurotopatoria – строение ункуса. У монимотрохид он включает объединенные пластинкой специализиро-

ванные ункусные зубы и серию неинтегрированных ункусных метамеров бделлоидного типа.

Общее количество ункусных элементов, как правило, больше 10. Напротив, ункусные метамеры плоимид всегда полностью срастаются в единую пластинку и никогда не имеют свободных ункусных крючьев. Число элементов ункуса у них практически всегда меньше 10. Кроме специфики строения ункуса в мастаксе монимотрохид и плоимид, отмечается целый ряд различий, которые уже рассматривались нами прежде (Маркевич, 1985а, б, 1987а, 1989). Признаки, не связанные с системой мастакса, такие как особенности строения и функционирования короны (дексиоплектический метакронизм, диск-присоска, завершающая ногу и др.) – дополнительные аргументы в пользу естественности разбиения всех Eurotopatoria на два уже существующих надотряда – Pseudotrocha и Gnesiotrocha. В связи с тем, что из состава последнего надотряда выводятся бделлоиды и педотрохиды, а остающиеся в нем представители новой группировки сохраняют наиболее примитивный уровень формирования рамусного звена, необходимо обособление их в рамках отр. Protoramida (*comb. et tax. nov.*). В этом отряде логично выделить два подотряда – Conochilina и Flosculariina, что заставляет сделать как уникальное для ункусов конохилид интерклинальное выклинивание метамер, так и инвертированное биеение ресничек с ложно леоплектическим метакронизмом (рис.3).

В надотряде Pseudotrocha продолжается начавшийся у Gnesiotrocha эволюционно-морфологический разворот продольной оси рамусов в направлении ротового отверстия. Каждой из пяти четко выделяющейся градаций данного поворота присущи определенная ориентация рамусов в просвете глотки, свои приемы и степень олигомеризации ункусных рядов, интеграции склеритов и их аллометрических преобразований, характерные этапы дифференциации склеритов и раматизации. Субституция функций олигомеризующихся ункусов рамусами и их прогрессивное развитие – суть морфологических трансформаций в эволюции плоимид, и именно поэтому отражение этапности данного процесса превращается в обязательное условие при попытках объективного структурирования плоимид.

К числу плоимид относятся виды семейств Proalidae, Epiphaniidae, Brachionidae и ряд других, близких к ним семейств (см. рис. 3). Все эти многообразные формы объединяет то обстоятельство, что положение оси рамусов у них почти поперечно таковой переднего отде-

ла буккальной трубки. Их ункусные пластинки составлены обычно целым рядом метамеров (до 10), сокращающимся до 2 равнозначно развитых лишь у *Lecanidae*. В самом мастаксе глоточный просвет проходит вдоль и над рамусами. Особенности ориентации рамусов дают возможность выделить эту группу коловраток в качестве самостоятельного отр. *Transversiramida* (*tax. et nom. nov.*). Как результаты морфологического анализа, так и многомерная статистика показывают, что отряд достаточно естественно распадается на 3 подотряда: *Eriphanina*, *Brachionina*, *Mytilinina* (*tax. et nom. nov.*) (см. рис. 3).

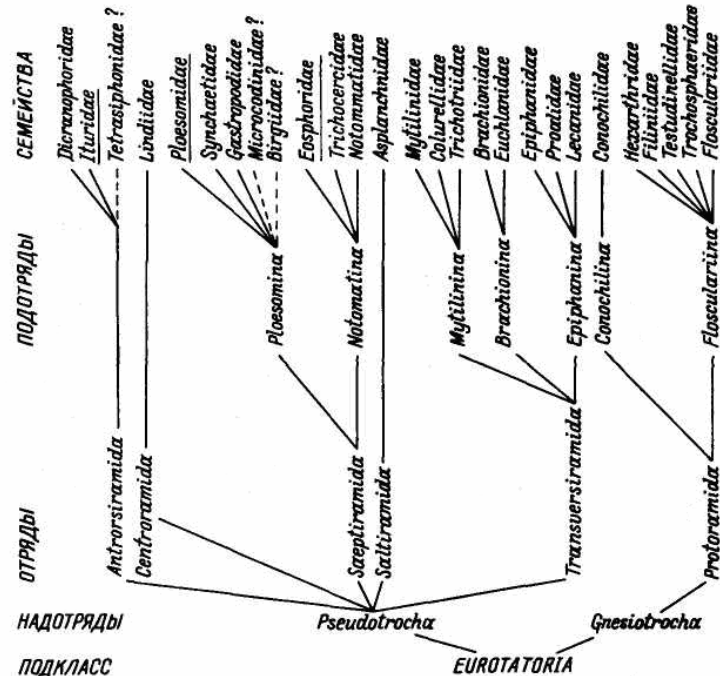


Рис. 3. Система подкласса *Eurotatoria*

Другую обособленную группу, включающую семейства *Notommatidae*, *Synchaetidae*, *Gastropodidae* и некоторые другие, характеризует также поперечная ориентация оси рамусов, причем не только к оси глотки, но и к фулькруму. Сами рамусы укорочены и выдвинуты почти к ротовому отверстию. Просвет глотки проходит непосредственно между рамусами. Ункусные пластинки включают от 1 до 5 элементов. Обычны асимметрия правого и левого ункусов, их интеграция с раму-

сами и тенденция к сильной дифференциации ункусных метамеров, приводящая к достигаемой различными путями одновершинности ункуса. Очень характерна разнонаправленная специализация камер рамусов, вплоть до их полного отделения и преобразования в так называемые дополнительные склериты (оральные пластинки и т. д.). Этот отряд назван нами *Saeptiramida* (*nom. et tax. nov.*). Семейства отр. *Saeptiramida* объединяются в две группы: надотряды *Notommatina* и *Ploesomina* (*nom. et tax. nov.*). Сравнение тонкой морфологии склеритных систем и многомерный анализ приводят к выводу о неоправданной сборности некоторых семейств данного отряда. Примером тому могут служить семейства *Notommatidae* и *Synchaetidae*, в современном своем виде представляющиеся явно искусственными. Исходя из особенностей строения челюстных аппаратов, более правомерно обособление родов *Eosphora*, *Eothinia* и *Enteroplea* в самостоятельное сем. *Eosphoridae* (*nom. et comb. nov.*), сохраняющее свое положение в том же подотряде. Род *Itura*, вне всякого сомнения, не находит места не только в составе семейства *Notommatidae*, но и в рамках всего отр. *Saeptiramida*. В подотряде *Ploesomida* целесообразно выделение хорошо очерченного семейства *Ploesomidae* (*nom. et tax. nov.*). Вносимые изменения далеко не исчерпывают всех вопросов, возникающих при анализе таксономической упорядоченности семейств и родов отряда.

Склеритным системам коловраток семейства *Asplanchnidae* свойственны следующие признаки: ориентация рамусных осей поперечно оси переднего отдела глотки, но совпадает с продольной осью короткого фулькрума. Уникальной особенностью рамусов служит возможность их поворота в просвете глотки, в результате которого они выдвигаются наружу из ротового отверстия и оказываются переориентированными в направлении, продольном глотке. Ункусы предельно редуцированы, одноэлементны и расположены в базальной части рамусов. Рудиментарны и манубрии. Гипертрофированные рамусы, как правило, интегрированы с рудиментами ункусных рядов. Данная группа, куда входит лишь одно сем. *Asplanchnidae*, образует естественный отр. *Saltiramida* (*nom. et tax. nov.*).

В мастаксах коловраток семейств *Dicranophoridae* и *Lindiidae* отмечается ряд общих признаков строения. Рамусы этих аппаратов всегда ориентированы продольно как оси глотки, так и фулькруму. Склеритные системы мастаксов этих форм завершают процесс раматизации и его эволюционно-морфологические преобразования из дробильного

аппарата «желудка» бделлоид в челюстной аппарат в настоящем его понимании. Однако, кроме сходств общего порядка, склеритные комплексы мастаксов Dicranophoridae и Lindiidae имеют следующие принципиальные различия. Рамусы дикранофорид достигают необычайного развития, как в морфологическом, так и в функциональном отношении. Напротив, у линдиид они несут явный отпечаток вторичной редукции, а основным морфофункциональным элементом их мастаксов служат причудливо развивающиеся манубрии. Всегда одноэлементные ункус дикранофорид либо кардально сочленены с апикальными отделами рамусов, либо срастаются с ними. В то же время у линдиид, как правило, одновершинные ункусы включают ряд метамеров, что указывает на их более раннее, нежели у дикранофорид, обособление от общего ствола коловраток. Дифференциация манубриальных и рамусных склеритов неодинакова в рассматриваемых группах и более выражена у линдиид. Своеобразие тенденции переноса функциональной нагрузки ункусов на рамусы и, вследствие их слабой морфологической развитости, далее на манубрии, наблюдаемое у линдиид, внешне сходно с «манубриализацией» мастакса Seisonidae, также протекающей на фоне неразвитости рамусных склеритов. Совершенно очевидно, что и дикранофориды, и линдииды формируют самостоятельные группы отрядного ранга, которым соответственно дадим названия Antrorsiramida и Centroramida (*nom. et tax. nov.*). Полностью отвечают специфике отр. Antrorsiramida представители рода *Itura*, в силу чего в качестве вновь образуемого семейства Ituridae (*nom. et tax. nov.*) их логично здесь и поместить. Таксономическое понимание ряда групп, таких как Tetrastichonidae, Microcodinidae, Birgidae, пока условно в связи с тем, что имеющийся в нашем распоряжении материал о тонком строении склеритных систем мастаксов этих и, особенно, близких к ним форм недостаточен. Понятно, что дальнейшее продолжение работ в этом направлении, несомненно, позволит внести ясность во многие трудные вопросы надвидовой систематики коловраток.

Оценивая полученную на основе филогенетической реконструкции макросистему коловраток, нетрудно видеть, что она, несмотря на свою существенную новизну и обилие новых таксонов, прекрасно отражает результаты сравнительно-анатомических исследований предшествующих авторов. Так, например, каждый из отрядов нашей системы включает формы с мастаксом одного морфофункционального ти-

па. Соответственно Bdelloida – раматный, Seisonida – фулькратный, Paedotrochida – унцинатный, Protoramida – маллеораматный, Transversiramida – маллеатный, Saetiramida – виргатный, Saltiramida – инкудатный, Centroramida – кардатный и Antrorsiramida – форципатный. Между тем в основе нашего анализа мастакса лежали совершенно иные признаки (олигомеризация ункусных рядов, ориентация рамусов), чем те, которые послужили основой морфофункциональной типизации челюстного аппарата.

Сама система имеет много общих черт с системами, предлагавшимися ранее, оказываясь их неким компромиссным вариантом. Представленная система имеет, на наш взгляд, два заслуживающих упоминания следствия. Первое из них (теоретического плана) заключается в том, что корректный анализ одной коррелятивной системы, сквозной для группы и богатой внутренней комбинаторикой (т. е. модульной) позволяет приводить более объективные и прогностические реконструкции филогенеза, чем при использовании смешанных признаков систем. Второе следствие – чисто практическое. Всем, кому приходилось иметь дело с определением коловраток, хорошо известно, насколько мало эффективны ключи надотрядов, отрядов и семейств, основанные на особенностях строения ресничных корон. Реальное определение коловраток возможно вести лишь с их семейств. Результаты проведенной реконструкции филогенеза и основанная на них макросистема позволяют легко диагностировать любую из надсемейственных группировок коловраток; при этом ключи установленных таксонов приобретают следующий вид (Маркевич, 1990). Из вышеизложенного очевидно, что использование для таксономического анализа низкоуровневой системы коловраток лишь одной признаковой системы – внутримастаксовой комбинаторики, приводит к построению системы хорошо объясняющей разнообразие большинства других систем органов ротаторий – нервной, половой, выделительной, пищеварительной и др. В тоже время использование любых других признаков систем или их комбинаций приводит к неэквивалентным результатам.

Филогения ротаторий и их положение в системе низших беспозвоночных также остаются до настоящего времени совершенно неопределенными, даже если таксономический статус группы искусственно повышается до уровня типа. Однако ретроспективный сравнительно-морфологический анализ склеритных систем церкомерных червей

и близких к ним групп однозначно указывает на принадлежность к ним и коловраток. Это позволило нам обосновать новый надтип животного царства Sgamodermata (Маркевич, 1993).

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ОТРЯДОВ КОЛОВРАТОК

- 1 (6) Рамусы не соединены фулькрумом в одно подвижное звено, слабо дифференцированы или рудиментарны. Ункусы из серии отдельных зубов, не срастающихся между собой в пластинку, или же рудиментарны.
- 2(5) Ункусные зубы хорошо развиты. Рамусы и манубрии в виде слабо дифференцированных пластин или рудиментарны.
- 3(4) Ряды ункусных зубов полимерны и содержат 20–50 отдельных метамеров. Рамусы и манубрии в виде слабо дифференцированных пластин. Мастакс раматного типа, (подкласс Archeogotatoria, 1 отряд).....отряд **Bdelloida**
- 4 (3) Ряды ункусных зубов олигомерны и содержат по 2–6 отдельных метамера, из которых 1–2 намного крупнее остальных или единственно развиты. Рамусы и манубрии рудиментарны. Мастакс унцинатного типа (подкласс Hemirogotatoria, 1 отряд).....отряд **Paedotrochida**
- 5(2) Ункусы и рамусы рудиментарны. Манубрии хорошо развиты и дифференцированы. Мастакс фулькратного типа (подкласс Paragotatoria, 1 отряд).....отряд **Seisonida**
- 6(1) Рамусы подвижно сочленены фулькрумом в единое звено, обычно разнообразно дифференцированы и хорошо развиты. Ункусные зубы частично или полностью объединены пластинкой или сохраняют ее рудименты (подкласс Eurgotatoria, 2 надотряда, 6 отрядов)
- 7(8) Обычно только самые крупные зубы ункусных рядов объединены в пластинку. Более мелкие зубы ункусов не интегрированы. Если соединительная пластинка охватывает весь ункусный ряд, то дифференциация зубов почти не выражена. Число зубов в ункусах, как правило, больше 10 (исключение – 7). Рамусы пинцетовидные, с обширными базальными камерами. Манубрии широкопластинчатые, состоящие из 3 мало дифференцированных камер. Мастакс маллеораматного типа, (надотряд Gnesiotrocha, 1 отряд) ...отряд **Protoramida**
- 8(7) Ряды ункусных зубов полностью интегрированы в пластинку. Отдельных зубов в ункусе нет. Количество зубов в ункусе, как правило, меньше 10 (исключение – 12). Если в ункусе только 1 зуб, то он сохраняет рудименты соединительной пластинки. Рамусы хорошо развиты, все их камеры отчетливо дифференцированы (надотряд Pseudotrocha, 5 отрядов).
- 9(14) Если ункусы и манубрии не рудиментарны, то продольная ось рамусов поперечна оси буккальной трубки. Если рамусы расположены продольно оси буккальной трубки, то ункусы и манубрии рудиментарны.
- 10(11) В состав обеих ункусных пластинок, или одной из них входят 2 и более однородно развитых и почти параллельно друг другу располагающихся зубов. Направление рамусной продольной оси обычно не совпадает с таковым оси фулькрума. Рамусы, ункусы и манубрии хорошо развиты. Мастакс расположен в глубине глотки, так, что его склериты не способны выдвигаться в ротовое отверстие. Мастакс маллеатного типа ...отряд **Transversiramida**

- 11(10) Ункусные пластики включают от 1 до 5 обычно сильно дифференцированных зубов. Рамусы хорошо развиты. Манубрии либо развиты, либо редуцированы. Мастакс локализован непосредственно около ротового отверстия, и его склериты могут выдвигаться наружу.
- 12(13) Продольная ось рамусов почти перпендикулярна осям фулькрума и буккальной трубки. Фулькрум длинный, почти равный или превышающий длину рамусов. Манубрии хорошо развиты, обычно с прутьевидными каудальными отделами. Мастакс виргатного типа...отряд **Saeptiramida**
- 13(12) Продольные оси рамусов и фулькрумов совпадают. Ориентация рамусов в глотке не строго фиксирована. Фулькрум короткий, не менее чем в 2 раза уступающий длине рамусов. Ункусы, включающие 1 зуб, и манубрии рудиментарны. Мастакс инкудатного типа...отряд **Saltiramida**
- 14(9) Продольные оси рамусов, фулькрума и буккальной трубки почти совпадают. Ункусы и манубрии хорошо развиты.
- 15(16) Ункусная пластика, включающая только 1 зуб, подвижно сочленена или прочно срастается с апикальными отделами рамусов. Рамусы обычно хорошо развиты. Манубрии с 1 стержневидной каудой, длинные. Мастакс форципатного типа...отряд **Antrorsiramida**
- 16(15) Ункусная пластинка одновершинна, но состоит из нескольких дистально срастающихся зубов. Ункусы обособлены от рамусов. Манубрии, кроме стержневидного каудального отдела, имеют крупные дополнительные отростки. Мастакс кардатного типа ...отряд **Centroramida**.

Из вышеизложенного очевидно, что использование для таксономического анализа низкоуровневой системы коловраток лишь одной признаковой системы внутримастаксовой комбинаторики, приводит к построению системы хорошо объясняющей разнообразие большинства других систем органов ротаторий нервной, половой, выделительной, пищеварительной и др. В то же время использование любых других признаковых систем или их комбинаций приводит к неэквивалентным результатам.

Филогения ротаторий и их положение в системе низших беспозвоночных также остаются до настоящего времени совершенно неопределенными, даже если таксономический статус группы искусственно повышается до уровня типа. Однако ретроспективный сравнительно-морфологический анализ склеритных систем церкомерных червей и близких к ним групп однозначно указывает на принадлежность к ним и коловраток. Это позволило нам обосновать новый надтип животного царства Sgamodermata (Маркевич, 1993).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кутикова Л. А. Коловратки. Фауна СССР. –Л.: Наука, 1970. –744 с.
- Кутикова Л. А. Особенности диагностики таксонов у коловраток // Коловратки. Л.: Наука, 1985. С. 2–17.
- Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Челюстной аппарат // Коловратки. Л.: Наука, 1985а. С. 17–37.
- Маркевич Г. И. Ультратонкая морфология мастаксов коловраток. I. *Bdelloidea* // Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1985 б. № 68. С. 31–35.
- Маркевич Г. И. Оценка функциональной пластичности ресничной короны коловраток // Поведение водных беспозвоночных. Андропов, 1986. С. 58–67.
- Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Локомоция и локомоторное поведение // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987а. С. 175–190.
- Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток. – Автореф. канд. дис. Л., 1987б. 23 с.
- Маркевич Г. И. Закономерности морфологической эволюции сложных склеритно-мышечных систем коловраток // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988а. С. 81–82.
- Маркевич Г. И. Регуляция ресничного биения у коловраток // Простые нервные системы. Л.: Наука, 1988 б. С. 193–196.
- Маркевич Г. И. Частотные характеристики ресничного биения у коловраток и других пресноводных беспозвоночных // Экология и морфология водных беспозвоночных. Рук. деп. ВИНТИ № 7151–В 88. 1988в. С. 137–203.
- Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток // Тр. ИБВВ АН СССР, 1989. Вып. 56 (59). С. 27–82.
- Маркевич Г. И., Кутикова Л. А. (Markevich G.I., Kutikova L.A.) Mastax morphology under SEM and its usefulness in reconstructing rotifer phylogeny and systematics // Hydrobiologia. 1989. Vol. 186/187. P. 285–289.
- Маркевич Г.И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток конструктивная технология и кинематика склеритных систем // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Тр. ИБВВ. Вып. 64 (67), Рыбинск, 1990. С. 8–40.
- (Маркевич Г.И.) Markevich G.I. Phylogenetic relationships of Rotifera to other vermiform taxa Hydrobiologia. 1993. V. 255–256. P. 521–526.
- Bartos E. Virnici — Rotatoria. Fauna C"SR – Praha, 1959. 969 p.
- Beauchamp P.de. Classe des Rotiferes // Traite de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. Paris, 1965. T. 4, 3. P. 1225–1379.
- Dumont H. G. Workshop on taxonomy and biogeography // Hydrobiologia, 1980. Vol. 73. P.205–206.
- Koste W. Rotatoria. Die Radertiere Mitteleuropas (Oberordnung Monogononta). Ein Bestimmungswert, begrundet von Max Voigt. Berlin, Stuttgart, 1978. 637 p.
- Lorenzen S. Phylogenetic aspects of pseudocoelomate evolution // The origins and relationships of lower invertebrates. The Syst. Ass., 1985. Sp. Vol. 28.P. 210–223.
- Remane A. Rotatorien. Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen d. Tierreichs. Leipzig, 1929 33. P. 576.

- Rudescu L. Rotatoria. Fauna republicii populare Romine – Trochelminthes, 1960. Vol. 2. 1192 p.
- Sudzuki M. Classification based on the male // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., 1977. – H.8. S. 221.
- Voigt M. Rotatoria. Die Radertiere Mitteleuropas. – Berlin-Nikolassee, 1956–57 – 508 S. – 115 Taf.

УДК 595.341.1:577.475

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧАСТОТНОЙ РИТМИКИ БИЕНИЯ РОТОВЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ У *HEMIDIPTOMUS AMBLYODON* (MARENCELLER, 1873) (CRUSTACEA, CALANOIDA)

© 2005 г. Г.И. Маркевич, А.А. Овчарова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

markgi@ibiw.yaroslavl.ru

Показано последовательное возрастание ритмической активности комплекса ротовых конечностей в онтогенетическом развитии *Hemidiptomus amblyodon* от 26-28 Гц у метанауплиусов до 50-55 Гц у копепоидов четвертой стадии. Последний частотный диапазон ундуляции ротовых конечностей соответствует таковому имагинальных стадий этого вида диаптомид. Отмечено сходство в характере изменения ритмической активности максиллярных ног в онтогенезе рачков и температурной зависимостью частотной ритмики этих конечностей у их имагинальных стадий. Значительное усиление интенсивности окраски рачков в онтогенезе рассматривается как эволюционная адаптация данного вида к существованию во временных водоемах.

ВВЕДЕНИЕ

Комплекс ротовых конечностей у калянид участвует в создании высокоскоростного вихревого тока воды, предоставляющего рачкам возможность медленно передвигаться в толще воды и при этом улавливать из нее тонкую пищевую взвесь, в большинстве своем фитопланктон (Вышкварцева, 1977; Маркевич, 2003; Монаков, 1976, 1998, 2003; Cannon, 1928; Gauld, 1966; Lowndes, 1935; Marshall, Orr, 1962). Хорошо известна также и значительная взаимосвязь между интенсивностью питания калянид и различными внешними факторами среды (Вышкварцева, Гутельмахер, 1971; Монаков, 1976, 1998, 2003; Петица, 1981; Сушеня, 1975; Schindler, Comita, 1966; и др.). Очевидно, что именно двигательная активность ротовых конечностей во многом определяет основные аспекты биологии калянид – их активный об-

мен, темп роста, плодовитость и экологическую толерантность. Прямым показателем оценки этой двигательной активности служит количество взмахов экзоподитов максиллярных ног в единицу времени – т.е., частота или иначе ритмика их биения. Это наиболее объективный параметр для реальной оценки степени активности ротовых конечностей.

Имеющиеся сведения о частоте ударов ротовых конечностей калянид единичны, фрагментарны и в значительной степени спорны (Петипа, 1981; Cannon, 1928; Lowndes, 1935). Данная ситуация объясняется исключительно высокой скоростью их биения, не поддающейся непосредственному подсчету без применения специальных методов исследования. К числу таких методов относятся скоростная микрокиносъемка и оптическое замедление, базирующееся на использовании стробоскопического эффекта. Кэнноном (Cannon, 1928) впервые использовался стробоскопический метод измерений частоты ударов ротовых конечностей у *Calanus finmarchicus*, что позволило ему определить количество взмахов у этого рачка, как 600 в минуту (т.е. 10 Гц) и описать картину двух водоворотов – плавательного и пищевого (swimming vortex и feeding vortex). Лоундес (Lowndes, 1935) и Петипа (Петипа, 1981) применили скоростную киносъемку *Calanus helgolandicus*, которая в большей степени выявила качественную картину механизма питания и скорости прыжков этих рачков за счет ударов торакальных ног, но фактически никакой объективной информации о частотной ритмике взмахов их ротовых конечностей не дала. В любом случае все эти наблюдения носили разовый характер и ни в коей степени не проясняли возможной связи ритмики биения максиллярных ног с различными факторами среды, ее видоспецифичностью, индивидуальной и онтогенетической изменчивостью.

Все исследовавшие в данном отношении каляниды относятся к облигатно морским представителям. В отношении пресноводных копепоид этой группы подобных сведений прежде не существовало, в связи с чем в последние годы нами были начаты планомерные исследования в этой области, способные дать наиболее полную и статистически достоверную информацию о ритмической активности ротовых конечностей (т.н. ундулоподий) пресноводных диаптомид. При этом применялись оба метода регистрации быстропротекающих процессов, как стробоскопия, так и высокоскоростная микрокиносъемка, которая выступала в качестве наиболее объективного кон-

троля для стробоскопических измерений частотной ритмики движений максиллярных ног изучаемых калянид. Стробоскопические измерения проводились на специально разработанной нами установке с регистрацией получаемых значений электронным частотомером. Детальное описание этой установки, методов ее калибровки и оценки ошибки метода стробоскопических измерений при разных частотных диапазонах приводилось нами прежде (Маркевич, 1988а). Было показано, что ошибка в определении частот стробоскопическим способом резко снижается с их увеличением выше 15 Гц и, напротив, возрастает с их уменьшением, достигая максимума в диапазоне 7–11 Гц. Последнее связано с известными физиологическими особенностями зрения, обуславливающими возможность именно с этого диапазона и ниже различать отдельные вспышки света, утрачивая при этом способность их слитного восприятия, необходимую для реализации самого принципа стробоскопического измерения. Высокоскоростная микрокиносъемка деятельности ундулоподий диаптомид, лишенная указанных выше недостатков стробоскопического метода, проводилась скоростной кинокамерой СКС-1М-16, с последующим покадровым анализом полученных пленок (Маркевич, 1988а). В результате этих предварительно проведенных исследований удалось не только разработать методы объективной регистрации ритмической активности биения ротовых конечностей изучаемых калянид, но и получить достоверную информацию о реальной картине механизма улавливания пищевых объектов диаптомусами. Уже самые первые результаты изучения ритмической активности максиллипед, характера водных токов вокруг рачков и скоростных режимов на различных их участках у наблюдавшихся видов пресноводных диаптомид выявили существенное несоответствие наблюдаемой картины и существующих в литературе сведений. Так, у всех исследованных нами видов пресноводных калянид – *Eudiaptomus gracilis*, *E. transilvanicus*, *Diaptomus mirus*, *Hemidiaptomus amblyodon* и *Limnocalanus grimaldii* – частотная ритмика биения ротовых конечностей была много большей и находилась, как правило, в диапазоне 30–60 Гц, что значительно превышает показатели, приводившиеся прежде Кэнноном (Маркевич, 1988б; Маркевич, Овчарова, 2000, 2003; Маркевич и др. 2000).

Объясняется ли явное расхождение в результатах, полученных нами и Кэнноном по ритмике биения ротовых конечностей, действительно существующей разницей в биологии морских и пресноводных

калянид или имеет место чисто методическая ошибка применения стробоскопического метода измерений в «переходной» частотной зоне могут показать только последующие исследования. Изучение характера водных потоков, создающихся калянидами при функционировании их ротовых ундулоподий, и реального механизма питания рачков также внесло соответствующие коррективы в каноническую схему, существовавшую прежде в литературе (Маркевич, 2003).

Ранее на пресноводных диаптомидах нами были изучены некоторые параметры частотной ритмики взмахов ротовых конечностей и их взаимосвязь с рядом факторов внешней среды. Были оценены индивидуальная и половая изменчивость, видоспецифичность ритмики биения, ее изменение при повышении температуры и концентрации пищевых частиц. При этом удалось установить, что частотная активность максиллярных ног у рачков имеет незначительную индивидуальную изменчивость и поэтому может выступать надежным критерием, отражающим их физиологическое состояние. Для данного показателя свойственны ясно выраженные половой диморфизм и видоспецифичность. Установлено также, что с повышением температуры или концентрации водорослей частота ундуляции ротовых конечностей изменяется на 10–30 Гц. Причем в первом случае эта зависимость прямая, а во втором – обратная (Маркевич, Овчарова, 2000; Маркевич, 2000). Однако до настоящего времени оставалось неясным меняется ли частота взмахов в ходе метаморфоза диаптомид и их роста. Именно это и стало предметом наших дальнейших исследований, некоторые результаты которых представлены в данной работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве основного объекта для измерения ритмической активности максиллярных ног диаптомид на различных стадиях их развития был выбран *Hemidiaptomus amblyodon* (Marenceller, 1873), что обуславливалось рядом следующих причин. Этот представитель пресноводных калянид относится к числу облигатных обитателей эфемерных водоемов – весенних луж, мелких пересыхающих водоемов и прудов. Экстремальные условия существования в таких условиях неминуемо приводят к появлению у них специфических адаптаций. Так, для *H. amblyodon* характерны наиболее крупные размеры тела среди всех пресноводных калянид, чрезвычайно интенсивная

темная окраска тела, быстрые темпы роста, а также крайне короткое время прохождения полного жизненного цикла, не превышающее 3–4 весенних месяцев, а следовательно и высоких темпов онтогенетического развития. У подавляющего большинства других видов пресноводных калянид продолжительность жизненного цикла растягивается до 10–18 месяцев. Кроме того, как было установлено нами ранее, данный вид оказался единственным исключением среди всех исследованных форм диаптомид, у которых в частотной активности ротовых ундулоподий половой диморфизм совершенно не проявляется. Вполне понятно, что для *H. amblyodon*, строго моноциклического вида, обитающего в экстремальных условиях, пониженная частотная ритмика биения ротовых конечностей у самок неоправданна, так как именно темпы созревания самок и латентных яиц всецело определяют существование популяции этого вида в эфемерном водоеме на следующий год. Именно эта особенность биологии *H. amblyodon* позволяет объективно оценивать частотную ритмику ротовых конечностей на всех стадиях развития от науплиальной до пятой копеподитной, когда определить половую принадлежность рачка еще не представляется возможным.

Для измерения ритмической активности ротовых ундулоподий рачки, начиная с ранней весны, регулярно отлавливались в небольшом пересыхающем летом пруду, расположенном в окрестностях п.Борок Ярославской области. Непосредственно перед измерениями принесенные в лабораторию диаптомусы акклиматизировались в аквариумах с природной водой в течение 4 часов при температуре 18–20°C. Измерение частоты биения у каждой отдельной особи проводили в 50–100-кратной повторности. При этом для каждой стадии развития, начиная с метанауплиуса до последней копеподитной, использовалось не менее 5 рачков. Частоту биения ротовых конечностей диаптомид регистрировали методом стробоскопического замедления, на установке, предварительно откалиброванной и снабженной системой термостабилизации. Детально о конструкции самой установки, инструментальных ошибках метода этих измерений и методике их проведения уже сообщалось прежде (Маркевич, 1988а, б; Маркевич и др., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований было установлено, что на науплиальной фазе развития еще зачаточные ротовые конечности рачков совершают колебания с частотой около 26–28 Гц. Эти показатели относятся, строго говоря, не к одной из конкретных науплиальных стадий развития, которых, включая ортонауплиуса, шесть, а суммарно к двум последним. Точная идентификация их стадий развития в живом и активном состоянии практически невозможна. Копеподитные стадии различимы лучше. Как показали проведенные измерения, у рачков на стадиях их развития от первого до третьего копеподита частота биения все более оформляющегося морфологически комплекса ротовых конечностей последовательно возрастает почти в два раза. После трех линек темпы увеличения «стадийного» прироста частоты биения снижаются (рис. 1).

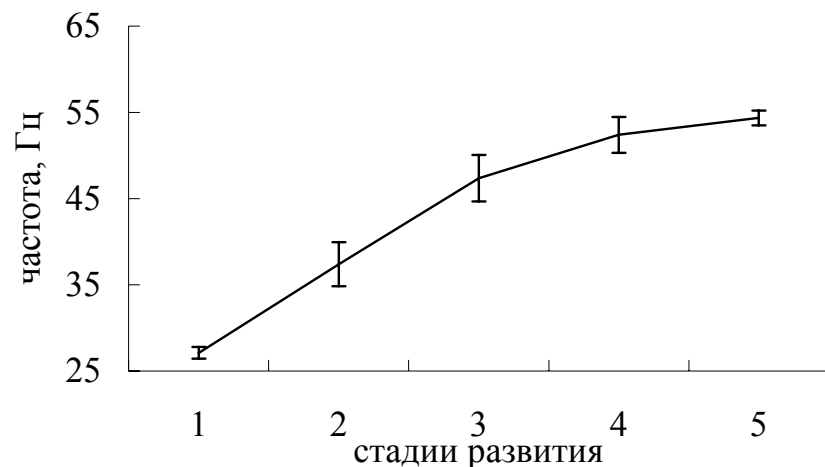


Рис. 1. Зависимость частоты взмахов ротовых конечностей *H. amblyodon* от возраста личинок диаптомуса. 1 – метанауплиус, 2–4 – первая–четвертая копеподитные стадии соответственно.

На стадии IV копеподита у рачков уже полностью формируется весь комплекс ротовых ножек, и ритмичность их взмахов достигает своего максимального значения, характерного и для взрослых особей этого вида, составляя узкий диапазон 50–55 Гц.

Таким образом, в онтогенетическом развитии *H. amblyodon* явно прослеживается возрастание ритмической активности комплекса ротовых конечностей, сопровождающее и его морфологическое оформление. Примечательно, что вскрытая тенденция изменения частотной ритмики в онтогенезе данного вида диаптомид во многом совпадает с установленной нами ранее зависимостью ритмичности колебания ундулоподий у половозрелых калянид от температуры (Маркевич и др., 2000). Подобное сходство представляется очень естественным, если учитывать условия существования самих рачков данного вида. В ходе прогрева весенних луж протекает и их быстрый метаморфоз. По мере развития диаптомусов так же значительно усиливается и интенсивность их окраски, и имагинальные стадии *H. amblyodon* приобретают темно фиолетовый цвет, становясь практически непрозрачными. Эта особенность биологии данного вида, по-видимому, так же может рассматриваться, как эволюционная адаптация жизненного цикла вида к существованию во временных водоемах, при которой для ускорения темпов соматического и генеративного роста используются и условия интенсивной инсоляции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вышкварцева Н.В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus S.L. (Copepoda, Calanoida)*. II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Исследование фауны морей, XIX (XXVII), Экология морского планктона, Л., 1977. С. 5–28.
- Вышкварцева Н.В., Гутельмахер Б.Л. К вопросу об улавливающей способности фильтрационного аппарата некоторых *Calanidae* // Гидробиол. журн. 1971. Т. 3. С. 66–72.
- Маркевич Г.И. К методике количественной оценки частоты биения ундулоподий водных беспозвоночных // ИБВВ АН СССР. 1988а. С. 103–114. –Деп. в ВИНТИ, № 306–В86.
- Маркевич Г.И. Частотные характеристики ресничного биения у коловраток и других пресноводных беспозвоночных // Экология и морфология водных беспозвоночных. Борок: ИБВВ АН СССР, 1988. С. 137–203. –Деп. в ВИНТИ. 10.01.1988б. № 7151–В88.
- Маркевич Г.И. Морфофункциональные аспекты питания пресноводных *Calanoida* (Crustacea, Copepoda) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Борок, 2003. С. 80.
- Маркевич Г.И., Овчарова А.А. Адаптационная пластичность ритмической активности ротовых конечностей пресноводных *Calanoida* (Crustacea, Copepoda) // Проблемы гидробиологии на рубеже веков. С.-Пб., 2000. С. 111.
- Маркевич Г.И., Овчарова А.А. Зависимость ритмической активности ротовых конечностей диаптомид от концентрации пищевой взвеси // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Борок, 2003. С. 81.

- Маркевич Г.И., Овчарова А.А., Гремячих В.А. Частотная ритмика биения ротовых конечностей пресноводных калянид и факторы ее определяющие // Биология внутренних вод, 2000. № 4. С. 80–86.
- Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 1976. 170 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции, 1998. 320 с.
- (Монаков А.В.) Monakov A.V. Feeding of Freshwater Invertebrates. Kenobi Productions, Belgium, 2003. S. 373.
- Петуна Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев: Наукова думка, 1981. 242 с.
- Сущенко Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
- Cannon H.G. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis* // Brit. J. Exp. Biol. 1928. V. 6. P. 131–144.
- Gauld D.T. The swimming and feeding of planktonic copepods // Some Contemp. Studies Marine Sci. // Mar. Sci. L.: George Allen and Unwin, 1966. P. 313–334.
- Lowndes A.G. The swimming and feeding of certain calanoid copepods // Proc. Zool. Soc. London. 1935. V. 3. P. 687–715.
- Marshall S.M., Orr A.P. Food and feeding in Copepods // Rapp. Proc.-Verb. Cons. Int. Explor. Mer. 1962. V. 153. P. 92–98.
- Schindler E., Comita G.W. The feeding rate of *Diaptomus leptopus* // Proc. N.D. Acad. Sci. 1966. V. 20. P. 97–112.

УДК 594.1.08

СРАВНЕНИЕ СКОРОСТЕЙ ФИЛЬТРАЦИИ МОЛЛЮСКОВ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALL.) И *DREISSENA BUGENSIS* (ANDR.) В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

© 2005 г. Е.Г. Пряничникова, Г.Х. Щербина

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
pryanik@ibiw.yaroslavl.ru

Приведены экспериментальные данные по скорости фильтрации двух видов дрейссенид (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), собранных в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в местах их совместного обитания. Установлено, что средняя скорость фильтрации *D. bugensis* в эксперименте превышает таковую у *D. polymorpha*, как при низкой, так и при высокой начальной концентрации хлореллы. Высказывается предположение об одной из причин вытеснения *D. polymorpha* бугской дрейссеной в речных плесах Верхневолжских водохранилищ.

ВВЕДЕНИЕ

Тема видов-вселенцев в настоящее время является очень актуальной, так как сложно предсказать последствия их появления в водоеме, а так же взаимоотношения с аборигенными видами и между собой.

Вселение дрейссенид в водоем можно оценить двояко. Во-первых, они поселяются на гидротехнических сооружениях и водоводах и являются источником различных биопомех. Во-вторых, оба эти вида являются средообразующими и создают своеобразные условия обитания для других донных беспозвоночных, которые используют их продукты обмена (фекалии и агглютинаты) в качестве пищи и строительного материала для трубок-домиков. Кроме того, моллюски из семейства дрейссенид выполняют роль своеобразных биологических фильтров, перехватывая значительную часть взвешенного органического вещества, препятствуя его поступлению в русловые участки и профундаль водоемов, тем самым, снижая темпы их эвтрофирования.

В Рыбинском водохранилище сейчас обитают два вида сем. *Dreissenidae*: *D. polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) (Orlova et al, 2000). Несмотря на то, что *D. bugensis* вселилась в бассейн Верхней Волги намного позднее, чем *D. polymorpha*, в настоящее время бугская дрейссена составляет основу дрейссенид в Угличском водохранилище

и Волжском плесе Рыбинского (Орлова, Щербина, 2001; Орлова, Щербина, 2002).

Мы предположили, что одной из причин этого процесса (помимо всех прочих) могут быть различия фильтрационной активности этих моллюсков. Поэтому, очень важным является изучение различных характеристик фильтрационной деятельности дрейссенид, а также связанного с ним процесса питания и дыхания.

Скорость фильтрации дрейссенид изучали многие авторы, но большинство исследований были посвящены *D. polymorpha* (Михеев, 1966; Михеев, Сорокин, 1966; Кондратьев, 1967; Михеев, 1967(а); Михеев, 1967(б); Кондратьев, 1970; Алимов, 1981; Horgan, Mills, 1977 и др.). Фильтрационная способность *D. bugensis* исследовалась на примере популяции из Запорожского водохранилища (Золотарева, Махонина, Дыга, 1975; Лубянов, Золотарева, 1976). Возможно, это связано с тем, что *D. bugensis* только сравнительно недавно (Антонов, Козловский, 2003) (по сравнению с *D. polymorpha*) вышла за границы своего естественного ареала обитания – р. Южный Буг (у г. Николаева), где ее впервые обнаружил Н. И. Андрусов (Андрусов, 1897), Бугский лиман (Марковский, 1954), и низовье р. Ингулец (Журавель, 1951). Экспериментальных исследований по изучению скорости фильтрации обоих видов дрейссенид, взятых для опытов из одного водоема в местах их совместного обитания в доступной авторам литературе не обнаружено.

Целью данной работы было проведение экспериментальных исследований по выяснению скорости фильтрации двух видов дрейссенид (собранных в местах их совместного обитания), при низкой и высокой начальной концентрациях хлореллы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для определения скорости фильтрации дрейссенид, был выбран метод, основанный на учете изменении концентрации водоросли *Chlorella sp.* в результате жизнедеятельности моллюсков. Дрейссенид собирали дночерпателем ДАК-250 (площадь захвата грунта 1/40 м²) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища с глубины 4–5 м в местах их совместного обитания. Особей каждого вида размерами 20–22 мм помещали по пять экземпляров в кристаллизаторы объемом 2 литра, в трех повторностях и ставили контроль, то есть кристаллизаторы без моллюсков. Затем добавляли водорослевую суспензию из хлорел-

лы. Хлореллу для эксперимента выращивали в течение трех недель при круглосуточном освещении и аэрации. Состав питательной среды (на 20 л воды):

MgSO₄×7H₂O 50 г

KH₂PO₄ 24 г

(NH₄)H₂PO₄ 20 г

CH₄ON₂ 10 г

Смесь А₃ – 20 мл (на 250 мл воды): Н₃ВО₃ – 0.75 г; МnСl₂×4Н₂О – 0.45 г; ZnSO₄×7Н₂О – 0.06 г

Смесь В₂ – 20 мл (на 250 мл воды): МоО₃ – 0.45 г; NH₄VO₃ – 0.64 г
20% NaOH (KOH) до pH 6.5–7 (≈ 12 мл)

Несколько крупинок лимонной кислоты

По прошествии трех недель культивируемая водоросль разливалась в емкости и ставилась в холодильник. После того как питательная среда отстоялась, она сливалась, и отстаиваемая культура центрифугировалась в пробирках при 1700–2000 об./мин 30–40 минут. Центрифугат сливали, зеленый осадок из водорослей смывали небольшим объемом дистиллированной воды с помощью микропипетки и вымывали его в колбу, в которой хранили водоросли в холодильнике (Кочетков, 1988).

Время экспозиции эксперимента составило семь суток в 2002 году (при низкой начальной концентрации хлореллы – 6.5 тыс. кл./мл) и десять суток в 2003 году (при высокой начальной концентрации хлореллы – 287 тыс. кл./мл). Раз в сутки осуществляли отбор проб воды в объеме 200 мл для подсчета численности и биомассы хлореллы. Эти пробы консервировали фиксатором Утермея в модификации Кузнецова, а затем концентрировали, используя метод фильтрации через мелкопористые мембранные фильтры с диаметром пор 3–4 мкм под вакуумом в специальной воронке, укрепленной на колбе Бунзена, которая соединяется с насосом Комовского. Затем фильтр помещали в склянку из-под пеницилина с 5 мл фильтрата, где осадок с него счищали кисточкой и пробу консервировали фиксатором. Подсчет численности хлореллы производили в камере Горяева. Для вычисления биомассы определяли объем клеток, приравнивая объем клетки хлореллы к объему шара. Найденный для каждой клетки объем (в мкм³) умножали на ее численность (в тыс. кл./л), биомасса выражалась в граммах в 1 м³ воды с точностью до 0.1 г/м³ (Кузьмин, 1975).

Зная концентрации хлореллы, производили расчет скорости

филътрации дрейссенид по формуле (Алимов, 1981):

$$F = \frac{V}{n \cdot t} \left[\frac{(\ln C_0 - \ln C_t)}{t} - a \right]$$

где F – скорость филътрации воды одной особью, мл/экз. ч; n – число животных в опыте, экз.; V – объем воды, мл; C_0 и C_t – концентрация взвеси в начале и в конце эксперимента, тыс. кл./мл, t – время, сут; a – скорость небактериологического осаждения взвешенных частиц, может быть определена с учетом изменения концентрации их в контрольных сосудах без животных за тот же отрезок времени:

$$a = \frac{\ln C_0 - \ln C_t}{t}$$

Первый отбор проб осуществлялся непосредственно сразу же после внесения водорослевой суспензии. Представление данных в графическом виде и статистическая обработка были выполнены в программах Microsoft Excel и STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сравнение филътрационной активности *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* при низкой начальной концентрации хлореллы. В первые сутки эксперимента численность хлореллы во всех трех вариантах была одинаковая – 6.5 тыс. кл./мл (рис. 1).

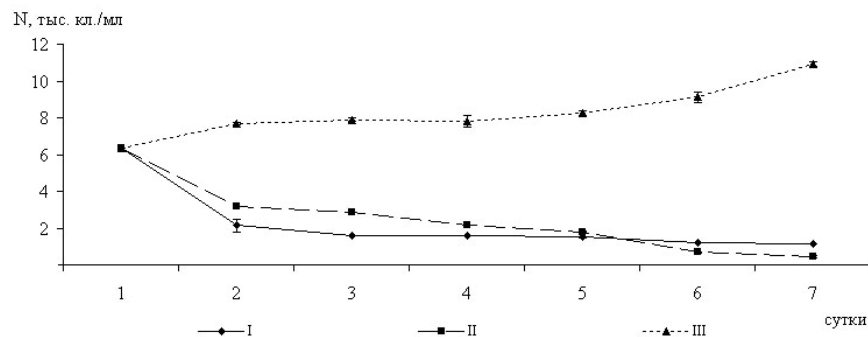


Рис. 1. Динамика численности хлореллы при ее низкой начальной концентрации в эксперименте с дрейссенидами и в контроле: I – вариант *Dreissena polymorpha* + хлорелла, II – вариант *D. bugensis* + хлорелла, III – контроль – хлорелла.

В последующие сутки численность хлореллы в контроле продолжала постепенно возрастать и достигла максимального значения (11 тыс. кл./мл) на седьмой день эксперимента. В вариантах с дрейс-

сенидами уже на вторые сутки численность хлореллы резко упала и продолжала снижаться до конца эксперимента. Резкое снижение численности хлореллы в опытах с дрейссенидами на вторые сутки (у *D. polymorpha* доля хлореллы составила 66% , а у *D. bugensis* – 50% от первоначальной концентрации) связано с началом активной филътрационной деятельности моллюсков, которая продолжалась до конца эксперимента (рис. 1). В контроле в последний день эксперимента численность хлореллы была более чем в 1.5 раза выше, чем в начале эксперимента, в то время как у *D. polymorpha* за аналогичный период она упала в 5 раз, а у *D. bugensis* – более чем в 14 раз.

Максимальная скорость филътрации за весь период исследований у *D. polymorpha* была отмечена в первый день эксперимента и составила 21.27 мл/экз. ч, а у *D. bugensis* максимум отмечен на пятые сутки – 16.57 мл/экз.ч. Минимальная скорость филътрации равнялась 0.44 мл/экз.ч и 1.78 мл/экз.ч, соответственно (рис. 2).

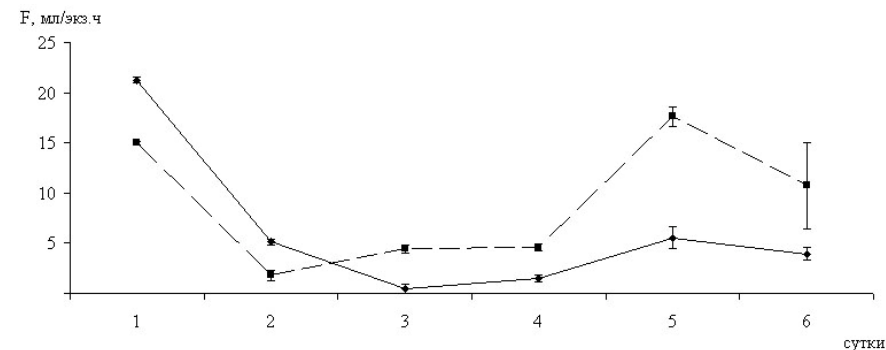


Рис. 2. Динамика скорости филътрации при низкой начальной концентрации хлореллы. Обозначения, как на рис. 1.

Средняя скорость филътрации за весь период эксперимента у *D. polymorpha* составила – 6.28 мл/экз.ч, а у *D. bugensis* – 9.0 мл/экз.ч, при средней концентрации хлореллы 2.5×10^3 кл./мл. Следует отметить, что кривая динамики скорости филътрации у *D. polymorpha* носит более плавный характер, чем таковая у бугской дрейссены (рис. 2).

Сравнение филътрационной активности *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* при высокой начальной концентрации хлореллы. В первые сутки эксперимента численность хлореллы во всех трех вариантах была одинаковая – 287 тыс. кл./мл (рис. 3). На вторые и третьи сутки эксперимента численность хлореллы в контроле резко

снизилась (почти в 4 раза) и дальнейшие изменения ее были незначительны, т.е. произошла стабилизация численности (рис. 3а). Если на вторые сутки эксперимента численность хлореллы в контроле снизилась в 1.4 раза, то в опытах с *D. polymorpha* – в 40 раз, а с *D. bugensis* – в 46 раз, что составило соответственно 2.5% и 2.0% от первоначальной концентрации хлореллы.

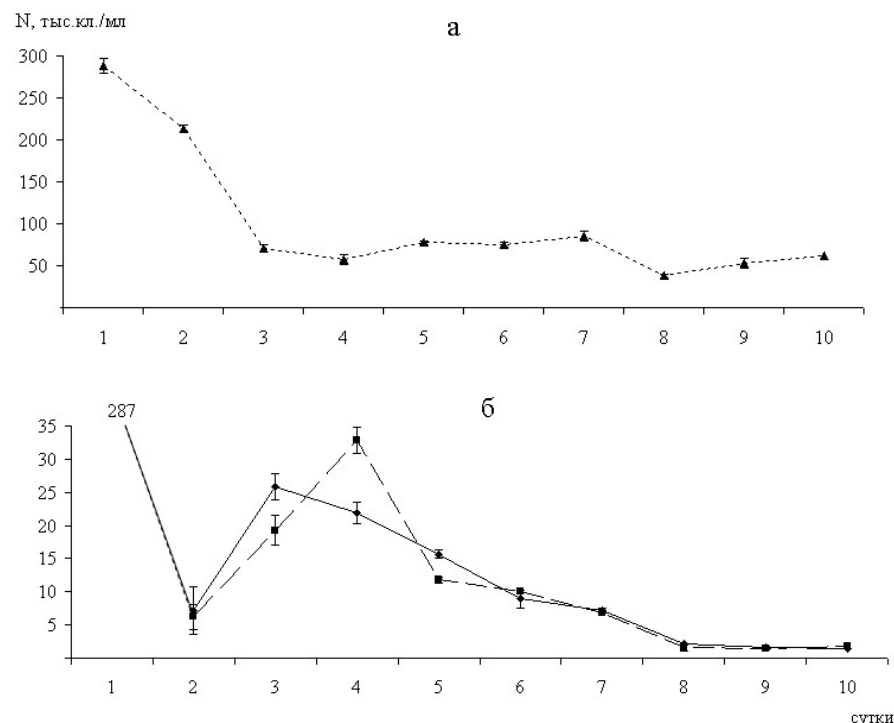


Рис. 3. Динамика численности хлореллы в контроле (а) и в эксперименте с дрейссенидами (б) при ее высокой начальной концентрации в эксперименте. Обозначения, как на рис. 1.

В последующий период динамика численности хлореллы у обоих видов дрейссенид несколько различалась. У *D. polymorpha* на третьи сутки концентрация хлореллы увеличилась в 3.7 раза (по сравнению со вторыми сутками), а в последующий период происходило постепенное ее снижение (рис. 3б). У *D. bugensis* рост концентрации хлореллы продолжался вплоть до четвертых суток эксперимента, когда увеличение по сравнению со вторыми сутками составило более

пяти раз. Дальнейшая динамика численности хлореллы у бугской дрейссены не отличалась от таковой у полиморфной дрейссены (рис. 3б). Следует отметить, что на восьмые–десятые сутки эксперимента численность хлореллы в обоих вариантах с дрейссенидами достоверно не различалась, в то время как в контроле за аналогичный период происходил незначительный рост численности хлореллы (рис. 3а, б). В целом, за период исследований численность хлореллы в контроле, по сравнению с начальной концентрацией, снизилась в четыре раза, в то время как в опыте с *D. bugensis* – в 160 раз, а с *D. polymorpha* – в 210 раз.

При расчете скорости фильтрации моллюсков нами учитывалось снижение численности хлореллы в контроле. Максимальная скорость фильтрации у обоих видов дрейссенид наблюдался в первые сутки эксперимента и составила у *D. bugensis* – 59 мл/экз.ч, а у *D. polymorpha* – 56.7 мл/экз.ч. Минимальную скорость фильтрации по методике, которую использовали, определить невозможно, поэтому мы приняли ее за величину равную нулю, несмотря на то, что моллюски прекратить свою фильтрационную деятельность полностью не могут по физиологическим причинам. Средняя скорость фильтрации за весь период эксперимента составила у *D. bugensis* – 12.87 мл/экз.ч, а у *D. polymorpha* – 11.81 мл/экз.ч, при средней концентрации хлореллы 2.74×10^4 кл./мл. На графике кривая динамики скорости фильтрации у *D. polymorpha*, как и в предыдущем случае, носит более плавный характер, чем таковая у *D. bugensis* (рис. 4).

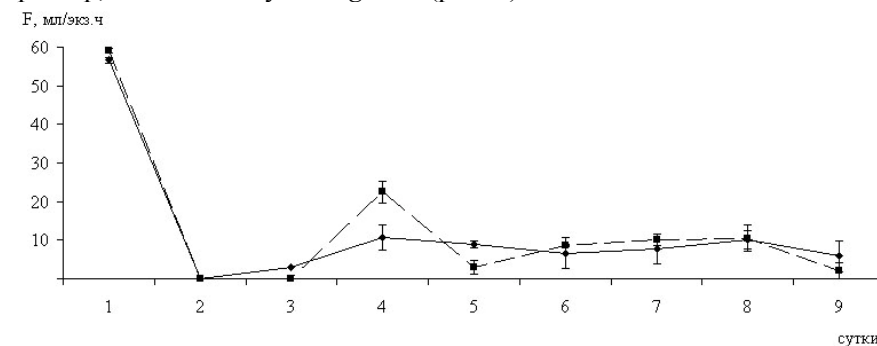


Рис. 4. Динамика скорости фильтрации дрейссенид при высокой начальной концентрации хлореллы. Обозначения, как на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для количественной характеристики фильтрационной активности двустворчатых моллюсков обычно используют показатель скорости фильтрации воды животными. Скорость фильтрации выражают как объем воды, который моллюски способны пропустить через свой вододвижущий аппарат за определенный отрезок времени (Алимов, 1981).

Интенсивность фильтрации воды дрейссеной зависит от концентрации, размерного состава и качества взвешенного вещества. Обычно, с увеличением концентрации взвеси скорость фильтрации моллюсков снижается. С помощью хлореллы меченой C^{14} , было установлено, что нормальное питание дрейссены наблюдается при биомассе этих водорослей 0.2–20 мг/л (Михеев, 1967). Дрейссениды профильтровывают очень мало воды при концентрации 10^5 – 10^6 кл/мл, но при этом, несмотря на малое количество воды, моллюск получает большое количество пищевого материала, вследствие чего наступает избыточное питание (Михеев, Сорокин, 1966; Михеев, 1967).

Пропускная способность дрейссены зависит от количества взвеси в воде. При высокой концентрации взвеси сифон сжимается, щупальца образуют более густую сетку, через которую может проходить взвесь, меньше обычной по своим размерам (Михеев, 1967). Высокие концентрации взвеси действуют угнетающе на фильтрационную активность дрейссены, вероятно, из-за механического забивания частичками фильтрационного аппарата. Это приводит к длительным перерывам в фильтрации, моллюски надолго смыкают створки. При увеличении концентрации водорослей с 0.02–0.15 до 0.92–1.40 млн. кл/мл при 12-часовом наблюдении снижение периода фильтрации *D. polymorpha* длиной 15–26 мм составило с 8.6 до 2.5 часов. При этом наблюдалось частое смыкание створок, сопровождающееся резким выбросом воды, что, вероятно, способствует более эффективной очистке мантийной полости от избытка отфильтрованной взвеси (Кондратьев, 1969). В опытах с применением взвесей разного состава было обнаружено, что период фильтрационной активности увеличивается с повышением во взвешенных веществах пищевых частиц (Кондратьев, 1970).

При низкой начальной концентрации хлореллы в эксперименте 2002 г., кривая динамики ее численности у обоих видов дрейссенид имеет сходный характер – убыль численности от начала до конца экс-

перимента (рис. 1). Несколько пониженная численность хлореллы в опытах с бугской дрейссеной вызвана тем, что она при питании предпочитала более мелкие клетки хлореллы, в то время как полиморфная дрейссена – более крупные, о чем свидетельствовали динамика долей мелких клеток хлореллы (табл. 1).

Таблица 1
Динамика размерного состава клеток хлореллы при ее низкой начальной концентрации в эксперименте с дрейссенидами

Размерная группа, мкм	Первые сутки		Вторые сутки		Третьи сутки	
	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %
1.4 – 2.8	78.3	78.3	22.5	30.4	20.0	17.0
2.9 – 4.3	9.4	9.4	42.1	32.6	51.8	20.1
4.4 – 5.7	2.0	2.0	26.2	18.5	20.1	33.9
5.8 – 7.2	3.8	3.8	2.0	10.9	3.6	20.0
7.3 – 8.7	6.5	6.5	7.2	7.6	4.5	9.0
Сумма долей мелких клеток*	89.7	89.7	90.8	81.5	91.9	75.4
	Четвертые сутки		Пятые сутки		Шестые сутки	
	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %
1.4 – 2.8	53.1	38.6	41.2	25.0	45.6	7.3
2.9 – 4.3	26.1	16.1	29.4	35.0	21.9	21.1
4.4 – 5.7	12.6	35.3	17.6	18.0	24.6	41.1
5.8 – 7.2	5.4	4.0	10.8	14.0	6.1	17.7
7.3 – 8.7	2.7	6.0	1.0	8.0	1.8	12.8
Сумма долей мелких клеток*	91.9	90.0	88.2	78.0	92.1	69.5
	Седьмые сутки					
	DP, %	DB, %				
1.4 – 2.8	58.8	33.6				
2.9 – 4.3	16.7	36.5				
4.4 – 5.7	18.4	11.2				
5.8 – 7.2	6.1	16.8				
7.3 – 8.7	0.0	1.9				
Сумма долей мелких клеток*	93.9	81.3				

Примечание. DP – *Dreissena polymorpha*; DB – *D. bugensis*. * – к мелким клеткам относили размерные группы от 1.4 до 5.7 мкм

В контроле численность хлореллы постепенно возрастала и достигала своего максимума к концу эксперимента. Незначительный рост численности хлореллы в контроле вызван, по-видимому, тем, что вместе с водой в кристаллизаторы были внесены биогены, которые и способствовали увеличению плотности хлореллы.

При высокой начальной концентрации хлореллы в эксперименте 2003 г. динамика ее численности во всех вариантах носит более слож-

ный характер, чем при низкой. В контроле в первые двое суток численность хлореллы резко падала (в 4 раза), а на третьи сутки наступала ее стабилизация, которая длилась до конца эксперимента (рис. 3а). Резкое снижение численности хлореллы в контроле в первые 2 суток эксперимента вызваны, по-видимому, тем, что внесенных вместе с водой биогенов было недостаточно для поддержания такой высокой плотности хлореллы, которая была вначале эксперимента. Косвенным подтверждением нашего предположения является динамика численности хлореллы в последующие восемь суток, когда она колебалась незначительно. В опытах с дрейссенидами на вторые сутки происходило резкое снижение численности хлореллы (в 40–46 раз) и существенный ее рост на третьи сутки эксперимента (рис. 3б). Причем, у *D. polymorpha* после третьих суток эксперимента численность хлореллы снижалась, в то время как у *D. bugensis* она продолжала расти и на четвертые сутки, и только на пятые происходило значительное снижение численности хлореллы. Динамика численности хлореллы на шестые–десятые сутки у обоих видов дрейссенид достоверно не различалась (рис. 3б).

Такая сложная динамика численности хлореллы и скорости фильтрации при высокой ее начальной концентрации вполне объяснима. Известно, что внесение концентраций хлореллы более 20 г/м³ заставляет дрейссенид после насыщения прекратить фильтрацию в результате избыточного питания (Михеев, Сорокин, 1966; Михеев, 1967; Кондратьев, 1969; Алимов, 1981). В нашем случае начальная биомасса хлореллы составляла 31.4 г/м³. Следовательно, скорость фильтрации после первых суток эксперимента должна была резко снизиться в результате избыточного питания, что мы и получили в наших опытах (рис. 4). Согласно принятой нами методике такую скорость фильтрации определить невозможно, и ее значение было приравнено к нулю, несмотря на то, что моллюски полностью прекратить свою фильтрационную деятельность не могут по физиологическим причинам (Каратаев, Бурлакова, 1991). У *D. polymorpha* период прекращения фильтрации равнялся одним суткам, у *D. bugensis* – двум, что свидетельствует, по-видимому, о лучшей утилизации потребленной пищи бугской дрейссеной. При низких начальных концентрациях хлореллы в эксперименте не было таких перерывов в фильтрационной деятельности моллюсков, хотя минимальная скорость фильтрации у обоих видов зарегистрирована на вторые–третьи сутки (рис. 2). Как и

при низкой начальной концентрации хлореллы, при высокой ее концентрации бугская дрейссена, в основном, предпочитала более мелкие клетки хлореллы (табл. 2).

Таблица 2

Динамика размерного состава клеток хлореллы при ее высокой начальной концентрации в эксперименте с дрейссенидами

Размерная группа, мкм	Первые сутки		Вторые сутки		Третьи сутки	
	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %
1.4 – 2.8	41.7	41.7	22.7	24.8	24.7	20.0
2.9 – 4.3	28.9	28.9	39.4	36.3	35.0	28.6
4.4 – 5.7	9.3	9.3	16.8	20.3	19.8	22.3
5.8 – 7.2	9.7	9.7	14.8	13.3	12.3	21.8
7.3 – 8.7	6.9	6.9	4.2	3.6	6.2	5.9
8.7 – 10.1	3.5	3.5	2.1	1.7	2.0	1.4
Сумма долей мелких клеток*	79.9	79.9	78.9	81.4	79.5	70.9
	Четвертые сутки		Пятые сутки		Шестые сутки	
	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %
1.4 – 2.8	17.3	22.9	16.3	10.4	10.4	9.5
2.9 – 4.3	34.8	28.5	36.2	27.6	40.0	31.3
4.4 – 5.7	22.1	19.2	24.4	26.6	25.0	24.5
5.8 – 7.2	13.8	21.2	16.6	25.8	17.9	17.3
7.3 – 8.7	8.8	5.2	4.8	6.6	5.5	12.6
8.7 – 10.1	3.2	3.0	1.7	3.0	1.2	4.8
Сумма долей мелких клеток*	74.2	70.6	76.9	64.6	75.4	65.3
	Седьмые сутки		Восьмые сутки		Девятые сутки	
	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %	DP, %	DB, %
1.4 – 2.8	24.7	11.6	4.8	7.7	20.1	16.8
2.9 – 4.3	29.5	20.3	28.8	21.0	22.6	30.0
4.4 – 5.7	17.0	19.0	25.7	26.8	16.3	19.5
5.8 – 7.2	21.3	29.2	26.7	29.5	20.7	18.6
7.3 – 8.7	5.5	14.9	12.5	12.5	16.1	8.6
8.7 – 10.1	2.0	5.0	1.5	2.5	4.2	6.5
Сумма долей мелких клеток*	71.2	50.9	59.3	55.5	59.0	66.3

Примечание. DP – *Dreissena polymorpha*; DB – *D. bugensis*. * – к мелким клеткам относили размерные группы от 1.4 до 5.7 мкм

Как показали наши экспериментальные исследования, при низкой начальной концентрации хлореллы различия между средними скоростями фильтрации у *D. polymorpha* (6.29 мл/экз.ч) и *D. bugensis* (9.0 мл/экз.ч) более ярко выражены и статистически достоверны в течение всего периода проведения эксперимента, в то время как при высокой начальной концентрации хлореллы средняя скорость фильтрации отличалась незначительно – 11.81 мл/экз.ч и 12.87 мл/экз.ч, соот-

ветственно.

В работе Михеева В.П. (1966) для *D. polymorpha* размерами 20–22 мм значение скорости фильтрации в среднем составляет 67 мл/экз. ч, при минимальной концентрации хлореллы 2×10^3 кл/мл, что на порядок выше, чем в наших исследованиях. Для *D. bugensis*, скорость фильтрации при концентрации хлореллы 2.4×10^5 кл/л составляла 12.92 мл/экз.ч, а при концентрации 9×10^5 кл/л скорость падала до 5.46 мл/экз.ч (Золотарева, Махонина, Дыга, 1975), что соизмеримо с полученными нами данными.

ВЫВОДЫ

При низкой начальной концентрации хлореллы в эксперименте средняя скорость фильтрации у *D. bugensis* на 43%, а при высокой – на 10% больше, чем таковая у *D. polymorpha*. Скорости фильтрации дрейссенид при низкой начальной концентрации хлореллы меньше, чем таковые по литературным источникам, а при высокой ее концентрации – не отличаются от литературных данных. По-видимому, одной из причин вытеснения *D. polymorpha* бугской дрейссеной в речных плесах Верхневолжских водохранилищ, может быть более высокая скорость фильтрации последней и более эффективная утилизация ею потребленной пищи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии. СПб.: 1897. С. 285–340.
- Антонов П.И., Козловский С.В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых Понто-Каспийских видов по каскадам водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам, Борок, Ярославской области, Россия, 27–31 августа 2001 г. Борок: 2003 г. С. 18–20.
- Журавель П.А. О *Dreissena bugensis* (Mollusca) из системы Днепра и недавнее ее появление в Днепровском водохранилище // Зоол. журн. 1951, Т. XXX, вып. 2. С. 186–188.
- Золотарева В.И., Махонина А.В., Дыга А.К. О фильтрационной способности *Dreissena bugensis* (Andr.) // Моллюски, их систематика, эволюция и роль в природе. Автореф. докл. Сб. 5. Л.: Наука, 1975. С. 81–82.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Скорость фильтрации // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1991. С. 132–137.
- Кондратьев Г.П. О некоторых особенностях фильтрации у *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Т. 7. Саратов, 1967. С. 280–283.
- Кондратьев Г.П. Влияние концентрации взвеси на длительность фильтрационной

активности у некоторых пресноводных ракушек // Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969. С. 37–40

- Кондратьев Г.П. Фильтрационная и минерализационная работы двустворчатых моллюсков Волгоградского водохранилища: Автореф. канд. дисс. Саратов, 1970. 23 с.
- Кочетков А.М. Экзотические рыбы. М.: Лесная промышленность, 1988. 239 с.
- Кузьмин Г.В. Видовой состав и обилие. Методы подсчета водорослей планктона. Метод вычисления биомассы // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 81–84.
- Лубянов И.П., Золотарева В.И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* (Andr.) – важного биофильтратора Запорожского водохранилища // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л.: Наука, 1976. С. 129–133.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР, условия ее существования и пути использования, Днепров-Бугский лиман. Киев: АН УССР, 1954, ч. 2. С. 33–107.
- Михеев В.П. О скорости фильтрации воды дрейссеной // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 134–138.
- Михеев В.П. Питание дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)): Автореф. канд. дисс. Л.: ЗИН АН СССР, 1967. 22 с.
- Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Вопросы прудового рыбоводства. Тр. Всесоюз. НИИПРХ. Т. XV. М.: 1967. С. 117–129.
- Михеев В.П., Сорокин Ю. И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журнал общей биологии. 1966. Т. XXVII. № 4. С. 463–472.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие перспективы распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, 27–31 августа 2001 года: Тез. докл. Ярославль: 2001. С. 152–154.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в Верхневолжских водохранилищах // Зоологический журнал. 2002, Т. 81, № 5, С. 515–520.
- Horgan M.J., Mills E.L. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): Implications for freshwater lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. N. 2. P. 249–255.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.J., 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. P. 21–29.

**УСПЕХИ ИЗУЧЕНИЯ СЕМ. POLYPHEMOIDAE
(CLADOCERA, ONYCHOPODA)
В ЛАБОРАТОРИИ ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

© 2005 г. И.К. Ривьер

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

За 40 лет существования лаборатории экологии водных беспозвоночных исследования сем. Polyphemoidae, начатые Ф.Д. Мордухай-Болтовским в 60–70 гг. прошлого века, продолжаются и в настоящее время. Интерес к этой эндемичной каспийской группе ракообразных возрос в связи с расселением отдельных видов в Волжские, Днепровские водохранилища, Балтийское море, а также Великие озера Америки. Ф.Д. Мордухай-Болтовской оказался прав в своем предвидении распространения каспийских видов за пределы их ареала, как необычайно жизнеспособных, переживших бурную геологическую историю Каспия.

В период работы над докторской диссертацией и затем монографией «Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне» в 30–50-е гг. прошлого века Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской много внимания уделял изучению Каспийской фауны, особенно ее эндемикам.

Автохтонная фауна в Каспии по числу видов во много раз превосходит другие фаунистические комплексы: пресноводный, арктический, средиземноморский. Ракообразные – наиболее богатая видами часть этой эндемичной фауны. В фауну Cladocera входят своеобразнейшие виды каспийских полифемоидей, представленных как бы тремя ветвями: Podonidae – океанического происхождения, Cercopogidae и Polyphemidae – северного пресноводного происхождения (рис. 1).

Первые описания большей части видов полифемоидей принадлежат Георгу Оссиану Сарсу – шведскому исследователю, которому Максимовичем были предоставлены пробы каспийского планктона. Сарсу принадлежит целая серия работ по ракообразным Каспийского моря с многочисленными оригинальными рисунками, первые из которых были опубликованы в 1897 и 1902 гг. Самого замечательного из каспийских рачков – эванду – с тремя пустотелыми выростами раковины Г.О. Сарс назвал *Caspievadne maximowitschi* (рис. 2).

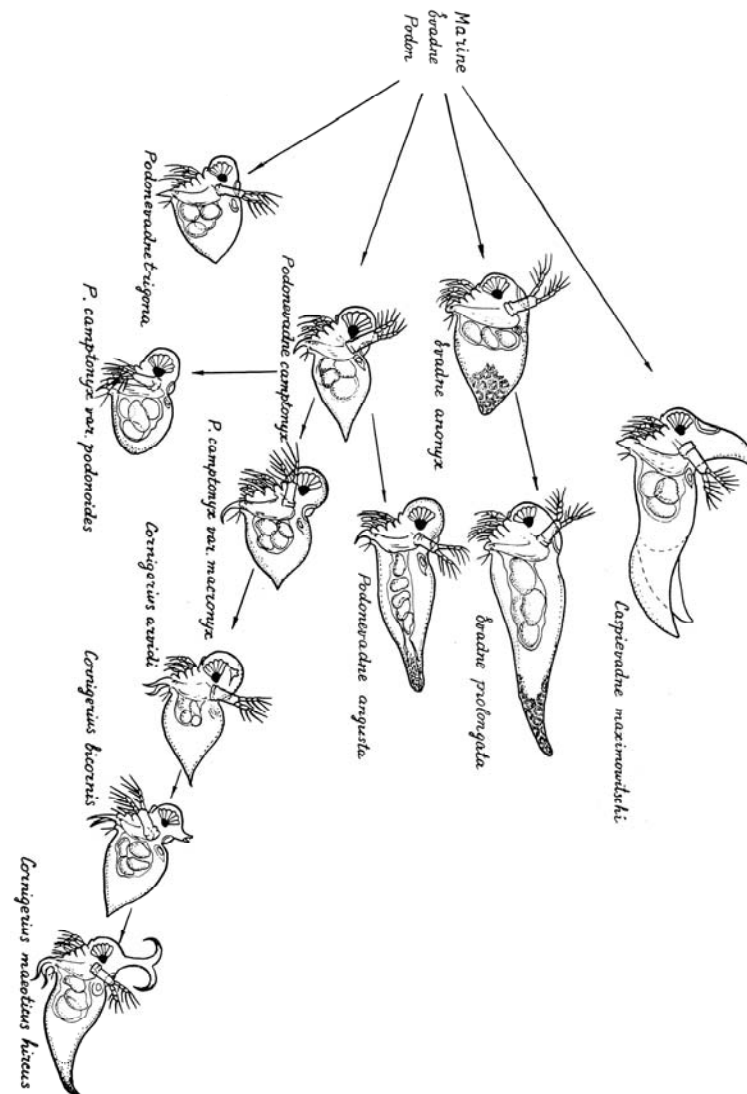


Рис. 1. Видообразование в группе *Rodonidae* в Каспийском море

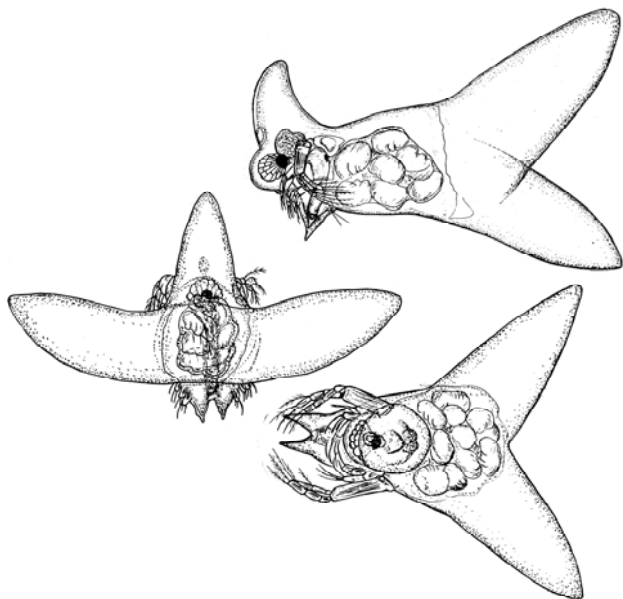


Рис. 2. *Caspievadne maximowitschi* (Sars)

Неудивительно, что Ф.Д. Мордухай-Болтовской, знакомясь с представителями каспийских полифемоидей – причудливыми, своеобразными, неповторимыми по форме, был солидарен с Вольтереком (Woltereck, 1913) в том, что «исследование подобной группы принадлежит к наиболее заманчивым задачам планктонологии».

Группа нуждалась в серьезной ревизии видового состава. Экология и биология представителей полифемоидей к началу 60-х гг. прошлого века оставалась вообще белым пятном.

Организация экспедиций на Каспийское море в конце 50-х – начале 60-х гг. прошлого века, а также концентрация сборов рачков по всем южно-русским морям в лаборатории Ф.Д. Мордухай-Болтовского позволило продвинуть изучение полифемоидей как морфологически, так и с точки зрения их экологии и биологии.

В 1963 г. в аспирантуру к Ф.Д. Мордухай-Болтовскому была принята автор этих строк. Тему кандидатской диссертации руководитель определил, как «Экология и биология полифемид Каспийского моря». Для успешного выполнения поставленной цели диссертации на Каспии в 1964–1968 гг. были собраны обширные материалы, изуча-

лось распределение, суточные миграции, размножение, сезонная динамика, изменчивость и другие аспекты экологии, биологии, морфологии и анатомии полифемид.

С 1964 по 1969 гг. Ф.Д. Мордухай-Болтовской заведовал и преподавал на кафедре гидробиологии в Ленинградском педагогическом институте им. Герцена, а затем – в Ленинградском университете. Однако работы по изучению полифемоидей продолжались им, выходили многочисленные публикации.

Для привлечения внимания мировой научной общественности к изучаемой каспийской автохтонной группе ракообразных Ф.Д. Мордухай-Болтовским в журнале «Hydrobiologia» (1965) была опубликована статья, в которой был приведен список видов, даны первые схемы видообразования в сем. Podonidae и Cercopagidae, поставлены вопросы и проблемы дальнейшего исследования группы.

В 1965 г. появилась совместная статья Ф.Д. Мордухай-Болтовского и замечательного румынского карцинолога-кладоцера Стефана Негря, в которой впервые рассматривались вопросы расселения трех наиболее «подвижных видов» – *Corniger maeoticus maeoticus*, *Podonevadne trigona ovum* и *Cercopagis pengoi* в бассейнах Дуная и Днестра (Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965).

В 1966 г. в трудах ИБВВ вышла статья, посвященная изучению таксономического положения многих форм и изменчивости *Evadne anonyx* (Ривьер, 1966). В статье с привлечением обширного материала были рассмотрены разные формы изменчивости рачка, главным образом, его раковины, в которой располагается выводковая сумка. Были приведены рисунки новорожденной самки, самок с зародышами на разных стадиях их развития, особенно раздутых особей с многочисленными зародышами, названными в свое время Г.О. Сарсом «*Evadne producta*». Несколько возрастных форм описанных Сарсом как морфы, были переведены в возрастные стадии. Большой материал был собран и обработан автором по близкому к *E. anonyx* – виду, описанному А.Л. Бенингом как *Evadne anonyx prolongata*. Этот вид имеет принципиальные отличия от типичной *E. anonyx*: зародыши располагаются цепочкой вдоль чрезвычайно вытянутой раковины, которая увеличивается иначе; клетки гиподермы располагаются с верхней и нижней сторон раковины, а не по бокам. Однако в настоящее время после изучения обширных материалов по сезонной изменчивости *Evadne nordmanni* и обработки многолетних материалов, собранных в Каспии, видовой

статус *E.prolongata* представляется недостаточно аргументированным. Впервые она была обнаружена А.Л. Бенингом в зимних сборах, в летних и осенних сборах встречается в единичных экземплярах, но наибольшую численность имеет в апреле–мае при температуре 4–6°C (Ривьер, 1966). У типичной *Evadne anonyx* самцы и гамогенетические самки встречаются осенью повсеместно, у *E.prolongata* они не обнаружены. Принимая во внимание разностороннюю изменчивость всех Polyphemoidae, можно с определенной долей вероятности предположить, что *Evadne prolongata* – весенняя морфа *E.anonyx*, более уклоняющаяся от последующих партеногенетических генераций, чем это мы наблюдаем у северной океанической *E.nordmanni* (Ривьер, Демерекене, в печати).

В 1966 г. по материалам диссертационной работы автора этих строк, вышла совместная с Ф.Д. Мордухай-Болтовским статья, в которой по каспийским материалам рассмотрено отношение отдельных видов к глубине, расселение их в прибрежных районах и акватории котловины, распределение по вертикали, суточные перемещения, отношение к температуре; впервые публиковались материалы наблюдений за живыми рачками, характером и скоростью их движения.

В 1967 г. вышли две статьи в журнале «Crustaceana». В первой Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1967а) был обоснован род *Cornigerius* с четырьмя видами; описан вид *Cornigerius maeoticus* с тремя подвидами, два из которых хорошо различаются морфологически: *Cornigerius maeoticus maeoticus* широко расселяющийся за пределы Азовского моря и *C.maeoticus hircus* – исключительно каспийский рачок, обитающий в Среднем и Южном Каспии и избегающий Северных опресненных районов. Вторая статья была посвящена обнаруженным и зарисованным автором гамогенетическим особям у семи видов подонид и церкопагид (Мордухай-Болтовской, 1967б).

В 1968 г. в этом же журнале вышла важная статья Ф.Д. Мордухай-Болтовского, посвященная новой системе полифемоидей, где автором было обосновано существование трех семейств: Polyphemidae Baird, 1850 и двух новых – Podonidae fam.nov и Cercopagidae fam.nov.

В этом же году в трудах ИБВВ вышли две большие статьи, посвященные размножению (Ривьер, 1968а), питанию и вертикальным суточным перемещениям каспийских полифемоидей (Ривьер, 1968б). В первой работе впервые были рассмотрены детали партеногенетиче-

ского и гамогенетического размножения подонид. Подробно описан процесс линьки и высвобождения зародышей, прослежен процесс образования тетрад яйцеклеток, одна из которых после оплодотворения дает начало зимнему яйцу, описан этап трофоплазматического роста яйца, перетекание его в выводковую сумку, в которой формируются твердые хитиновые оболочки. В статье даны оригинальные рисунки анатомического строения самок, их воспроизводительной системы. Впервые показано, что у Podonidae не рождается специальная гамогенетическая самка, а партеногенетическая самка после отрождения последних единичных зародышей и после оплодотворения переходит к вынашиванию зимнего яйца, а затем погибает.

В статье по питанию подонид и их вертикальным перемещениям были прослежены миграции крупных подонид и массовой каспийской *Eurytemora grimmeri*, копепоиды которой, видимо, служат основной пищей крупной *Evadne anonyx*.

В 1968 г. в МГУ состоялась защита кандидатской диссертации «Экология и биология полифемид Каспийского моря» (Ривьер, 1968в). Оппонентом работы был большой знаток фауны Каспия и в частности ее ракообразных Яков Аввадьевич Бирштейн, многочисленные работы которого по донным беспозвоночным Каспия широко цитировались Ф.Д. Мордухай-Болтовским в книге «Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне».

В своем отзыве на диссертацию Я.А. Бирштейн писал: «Автору удалось осуществить всестороннее монографическое изучение каспийских полифемид и дать впервые достаточно полное и цельное представление об этой группе. Особенно приятное впечатление производит обилие наблюдений над живыми рачками, выполненных с большой любовью и демонстрирующих умение автора подмечать тонкие детали...

...Все сделанные замечания не кажутся особенно существенными и несколько не умаляют высокие качества рассматриваемой диссертации. Ее автор, несомненно, выполнил поставленную перед ним трудную задачу создания монографии каспийских полифемид. Критически рассмотрев систематический состав этой группы, он привел достаточно полные сведения по их горизонтальному и вертикальному распределению, сезонной динамике и вертикальным миграциям, не поднявшись, впрочем, в этих разделах выше среднего уровня работ по другим группам и водоемам. Но вторая часть диссертации, в особен-

ности ее основной раздел, посвященный биологии размножения, заслуживает весьма высокой оценки. Полнота, точность и тонкость описанных в нем наблюдений, подобных которым в нашей литературе по ветвистоусым еще не было, выявляет весь сложный механизм размножения каспийских полифемид...».

В 1969 г. И.К. Ривьер были опубликованы в трудах ИБВВ две статьи, посвященные вопросам размножения церкопагид и ритмическим явлениям в отрождении молоди, когда молодые рачки появляются в поверхностном слое в ночные часы (Ривьер, 1969а, б, 1970). Эти наблюдения позднее были представлены графически и описаны (Mordukhai-Boltovskoi, Rivier, 1971б). Это явление заинтересовало знаменитого японского исследователя морских подонид Такаши Онбе, который наблюдал океанических подонид во внутреннем Японском море и в своей обширной обобщающей работе писал, что партеногенетические самки *E.nordmanni* отрождают свою молодь (вернее сказать, миниатюрных взрослых особей) только в течение темного времени суток – от полуночи до раннего утра, перед рассветом (Takashi Onbe, 1974).

В период пристального и активного изучения группы в 1964–1966 гг. Филаретом Дмитриевичем велись переговоры с одним из редакторов издания «Фауна СССР. Ракообразные» А.А. Стрелковым об издании тома «Polyphemoidae фауны мира». Ф.Д. Мордухай-Болтовской начал собирать литературу, продолжать исследования по группе.

В 1969 г. Ф.Д. Мордухай-Болтовской вернулся из Ленинграда в Борок, где в этом же году была организована новая, отвечающая современным требованиям науки и жизни лаборатория «Экологии водных беспозвоночных». С первых же дней своего существования в лаборатории велись исследования по крупным проектам и заказам АН СССР, Госкомитета по науке, правительства. Разрабатывались темы по влиянию колебаний уровня водохранилищ на экологию сообществ беспозвоночных мелководной зоны, оценивалось воздействие сброса подогретой в охладителях ТЭС воды на экологию гидробионтов, давались прогнозы изменения состояния среды и биоты водоемов-трасс переброски стока северных вод в бассейн р. Волги. Экспедиционные работы, обработка огромного количества собранных материалов, составление отчетов, написание статей отнимало все рабочее время, и исследования полифемоидей замедлились. Однако и в этот период

продолжали выходить, сданные в печать работы.

В 1971 г. в журнале «Crustaceana» вышла очередная статья, в которой публиковались материалы о новых видах и гамогенетических особях каспийских полифемоидей (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1971). В этой работе был представлен как новый вид *Cercopagis (Apagis) ossiani* Mordukhai-Boltovskoi, 1968. Это церкопаг с коротким хвостом без петли, хвостовыми когтями, загнутыми вперед, и многочисленными зародышами. *C. (Apagis) ossiani* был назван так в честь Георга Оссиана Сарса. Рачок был пойман в апреле 1913 г. в Северном Каспии. Несколько экземпляров хранятся в коллекциях Зоологического института РАН в г. Санкт-Петербурге. Многочисленные экспедиции И.К. Ривьер на Северный, Средний и Южный Каспий не дали ни одного нового экземпляра *C. (Apagis) ossiani* для более подробного изучения вида.

В 1971 г. в трудах ИБВВ вышла статья, в которой были представлены стадии развития зародышей у битотрефа в Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1971). Материал, собранный на суточной станции от поверхности до дна, показал наличие у рачка суточных миграций и отрождение молоди в наиболее темные часы у поверхности. Однако ритмические явления в размножении битотрефа в июле выражены не так четко, как у подонид в Каспии и Японском море, где ночи продолжительнее и темнее, чем на широте Рыбинского водохранилища.

В 1974 г. в трудах ИБВВ была опубликована обобщающая статья, в которой подробно рассмотрены особенности строения органов размножения полифемоидей, обладающих (по сравнению с остальными кладоцерами) замкнутыми выводковыми сумками и яйцами, лишенными запаса питательных веществ (алицетальными) (Ривьер, 1974а). Рассмотрены отличия партеногенеза и гамогенеза в отдельных семействах: Podonidae, Cercopogidae и Polyphemidae. Только у подонид партеногенетическая самка (как и у дафнид) отрождает самцов и может сама образовывать гамогенетические яйца, после чего отмирает. У рачков двух следующих семейств рождаются специальные гамогенетические самки, которые могут откладывать несколько порций зимних яиц.

В этом же году вышла статья, в которой рассмотрено интересное явление – резорбция последнего партеногенетического зародыша у аральских *Podonevadne augusta* и *Evadne anonyx* после оплодотворения, в начале роста зимнего яйца в яичнике самки (Ривьер, 1974б). Эти

материалы были собраны на Аральском море в 1971 г. В этом море обитает три вида полифемоидей: *Cercopagis (Cercopagis) pengoi*, *Evadne anonyx* и *Podonevadne angusta*. В определителе «Атлас беспозвоночных Аральского моря» (1974) раздел Cladocera, в котором представлены цветные вкладыши с изображениями *Cercopagis pengoi* и *Podonevadne angusta*, выполненные автором этих строк, написан Ф.Д. Мордухай-Болтовским.

Некоторые исследования в период 1973–1977 гг. велись по пресноводному представителю Cercopogidae – рачку битотрефу.¹ Аспирантом Ф.Д. Мордухай-Болтовского Сергеем Сергеевичем Зозулей на водоемах бассейна Верхней Волги был собран обширный материал, опубликована серия работ по поведению, сезонной динамике битотрефа, морфологическим отличиям рачков в разных водоемах (Зозуля, Мордухай-Болтовской, 1975, 1977). В 1977 г. С.С. Зозулей была защищена кандидатская диссертация. Одним из наиболее интересных моментов исследования оказалось подробное, детальное изучение I-ой генерации *Bythotrephes*, выходящей весной из зимних яиц (Зозуля, 1977). К сожалению, до сих пор не удается поймать некоторое количество битотрефов I-ой генерации. Значительно больше их было получено из зимних яиц при вылуплении в лабораторных условиях. По данным С.С. Зозули (1977) I-ая генерация *Bythotrephes*, в отличие от рачков последующих партеногенетических генераций, имеет относительно короткую первую пару грудных ног, укороченный и утолщенный с четырьмя парами когтей хвостовой придаток без всяких намеков на петлю и шипики. Кроме того, I-ая генерация битотрефа отличается необычайно высокой плодовитостью.

В 1978 г. в Зоологическом журнале была опубликована статья Ф.Д. Мордухай-Болтовского, в которой пересмотрена систематика хорошо отграниченных друг от друга, не имеющих (в отличие от каспийских подонид) внутривидовых форм семи видов морских подонид. Был восстановлен предложенный Сарсом род *Pleopis*, куда отнесены два вида: *P.schmakeri* и *P.polyphemoides*, а также теплолюбивая эвадна – к роду *Pseudoevadna* с единственным представителем – *P.tergestina*.

В 1976 г. издательство W.Junk обратилось к Ф.Д. Мордухай-Болтовскому с предложением написать монографию «The river Volga

¹ Первые работы по этому виду были проведены в лаборатории зоопланктона и зообентоса в 1957-1962 гг. Э.Д. Мордухай-Болтовской.

and its Life». Предполагалось, что книга выйдет через 50 лет после публикации монографии А.Л. Бенинга «Das Leben der Volga» (1928). С 1976 по 1978 гг. буквально до последнего дня жизни Филарет Дмитриевич работал над книгой и успел закончить ее, но не увидел. Книга вышла в 1979 г.

Изучение полифемоидей с 1977 по 1985 гг. также было приостановлено в связи с интенсивными исследованиями в несколько иной области: изучение среды и биоты водоемов в зимний, вернее подледный период. По этой теме в 1986 автором настоящей статьи была защищена докторская диссертация. В этом же году крупнейшим отечественным морфологом и систематиком Николаем Николаевичем Смирновым было сделано предложение вернуться к давно оставленной проблеме: изданию тома Фауны СССР «Хищные Cladocera фауны мира», намеченному Ф.Д. Мордухай-Болтовским еще в 1966 г. Огромный объем предстоящей работы облегчался имеющейся диссертацией-монографией «Экология и биология Каспийских полифемид». Основная часть видов полифемоидей – 27 – эндемики Каспия. Кроме них в книгу необходимо было включить материалы по двум пресноводным видам и семи видам океанических подонид. В библиотеке лаборатории были сосредоточены публикации по группе, имелись коллекции, накопились многие опубликованные статьи и рисунки, а также незаконченные наброски по отдельным видам и частям рачков, необходимым для их идентификации. Ф.Д. Мордухай-Болтовским было составлено несколько незавершенных разделов общей части.

С 1979 по 1986 гг. в мировой литературе по океанологии появилось много работ по подонидам, принадлежащих японским зоопланктонологам во главе с Такаши Онбе. Океанические подониды оказались изученными значительно полнее, чем многочисленные каспийские полифемоидеи: изучена многолетняя динамика численности каждого вида, динамика гамогенетического поколения, плодовитости, прослежено развитие эмбриона и вылупление из зимних яиц, определен состав пищи и т.д. Эти исследования велись во Внутреннем Японском море, Северном и Средиземном морях, у восточных берегов Северной Америки.

Все литературные сведения по систематике, экологии и биологии океанических подонид были внесены в рукопись; материалов по каспийским полифемоидеям с 1968 г. (защиты диссертации «Экология и биология полифемид Каспийского моря») появилось немного, они

касались только самых общих вопросов.

В 1986 г. автором этих строк книга была подготовлена к публикации. Однако А.А.Стрелкова уже не было в живых, и монографию было предложено издать в виде «Определителя по фауне СССР», издаваемых Зоологическим институтом АН СССР. Рисунки систематической части, выполненные со всей тщательностью, в редакции было предложено схематизировать и сократить до минимума отдельные детали строения рачков, необходимые для точного и быстрого их определения.

В 1987 г. определитель – Ф.Д.Мордухай-Болтовской, И.К.Ривьер «Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира» вышел в свет.

В 1995 г. вышел второй том «Ракообразные» в серии «Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных стран». В этом томе И.К.Ривьер – автор раздела «Отряд Polyphemiformes» – в вводной части, определительных таблиц по семействам, 66 рисунков, как рачков целиком, так и их отдельных частей. Однако нельзя сказать, что такое уплотнение материала способствовало хорошим результатам при пользовании определителем. Иконографический ключ упрощает определение ракообразного до семейства, определительные таблицы помогают подойти к определению рода. Для дальнейшего определения до вида необходимы уже более подробные определительные таблицы с детальными рисунками отдельных морфологических частей каждого вида ракообразных.

Всплеск интереса к каспийским полифемоидеям вновь возник в 90-х гг. прошлого века в связи с начавшимся процессом широкого расселения отдельных видов за пределы Понто-Каспия. Первым в Великие озера Америки вселился *Bythotrephes*, затем *C.(Cercopagis) pengoi*. Появилась масса исследований американских и канадских ученых, где детально рассматривалось анатомическое строение под сканирующим микроскопом, оценивалась кормовая биомасса вселенцев, их роль в биоценозах, воздействие на аборигенную фауну и т.д.

Понто-Каспийские подвиды: *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Podonevadne trigona ovum*, *C.(Cercopagis) pengoi* расселились из Цимлянского водохранилища в Волгоградское, Саратовское и Куйбышевское, а также в Балтийское море. Началось изучение вселенцев в Волжских водохранилищах, в Балтийском море отечественными зоопланктонологами.

В 1995 г. в колледже г. Оберлин (США) под руководством доктора Давида Эглофа готовилась к публикации монография «Reproduction of marine Cladocera and related taxa»; авторы: David A.Egloff, Paul W.Fofonoff and Takashi Onbe, на которую по просьбе Др. Эглофа И.К.Ривьер был дан подробный отзыв. В 1997 г. монография вышла в виде отдельного тома «Marine biology», vol.31 под названием «Reproductive Biology of Marine Cladocera».

В 1997 г. издателем серии определителей «Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World» Генри Дюмоном было предложено издать «Хищных кладоцер» в этой серии. За десятилетие со дня выхода русского определителя появилось огромное количество публикаций, только по океаническим подонидам – более 150; новые сведения были внесены в книгу. При работе над подготовкой нового определителя автором были переработаны и вновь подготовлены все рисунки для систематической части. В таблице-рисунк по каждому виду были внесены изображения отдельных частей тела рачков, что необходимо для успешной работы при определении. В рукопись были добавлены новые материалы по морфологии и биологии полифемоидей, полученные в последние годы. Был внесен детальный рисунок и описание мышц *Bythotrephes*; даны рисунки и подробное описание резорбции эмбрионов у *Bythotrephes*. Было показано, что у битотрефа – это естественный процесс, наблюдающийся на определенной ранней стадии развития зародышей. Это явление не связано с эвтрофированием и загрязнением водоема, как это трактуется некоторыми авторами (Макрушин, 1991). Впервые в истории изучения битотрефа были произведены обширные сборы зимних яиц осенью в верхнем слое ила. Яйца различались по цвету и состоянию оболочки, многие из них имели отмерших зародышей. Был подробно описан процесс вылупления со стадией «сидения в скорлупках», показано иное положение эмбриона в зимнем яйце по сравнению с партеногенетическим зародышем в выводковой сумке и т.д.

В связи с большим интересом в Европе и Америке к расселяющейся фауне Каспия Дюмоном была написана в определитель вводная статья, посвященная бурной геологической истории Каспийского моря и формированию его эндемичной фауны, в том числе нигде не встречающихся более каспийских полифемоидей – Onychopoda.

Книга «Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the world» by I.K.Rivier вышла в

1998 г.

В 1999 г. в вышла обобщающая статья, где изложены все накопившиеся в настоящее время и неопубликованные ранее материалы по биологии битотрефа (Ривьер, Григорович, 1999).

В 1999–2000 гг. была проделана большая и тщательная работа, связанная с выявлением морфологических отличий различных популяций *C. (Cercopagis) pengoi*. Материалы собирались в оз. Онтарио, в Каспии и Балтийском море¹ (Grigovich et al., 2000).

В 2001 г. Институтом биологии моря Дальневосточного отделения РАН началась подготовка к изданию 1-го тома «Биота Российских вод Японского моря». Автору этих строк было предложено написать раздел: «Отр. Onychopoda Sars, 1865, семейство Podonidae Mordukchai-Boltovskoi, 1968». Для этого были использованы многочисленные новые результаты по экологии и биологии океанических подонид, полученные сотрудниками школы Такаши Онбе и некоторые отечественные материалы. В таблицы были включены рисунки недостающих стадий развития, сделанные по материалам, присланным из ИБМ ДО РАН (Ривьер, Школдина, 2004).

В 2004 г. вышла статья, в которой было рассмотрено несколько вопросов по экологии и размножению церкопагид: зависимость продолжительности партеногенеза и гамогенеза от географической широты водоема; особенности молодой самки *C. (C.) pengoi*, имеющей первую пару хвостовых когтей и круглых зародышей в выводковой сумке (рис. 3). Такие самки отличаются большим числом эмбрионов и округлой выводковой сумкой без острия, что ведет к неправильному определению вида. На большом материале был прослежен процесс уменьшения количества эмбрионов в выводковой сумке за период их вынашивания. Было показано, что гибель эмбриона у *C. (C.) pengoi* такое же обычное явление, как у *Bythotrephes*. Межгенеративная изменчивость в какой-то степени присуща всем Cladocera, но в сем. Cercopagidae она выражена наиболее ярко. В работе показано, что *C. (Apagis) ossiani* не что иное, как первое поколение *C. (Cercopagis) pengoi*, вышедшее из зимнего яйца. Большое количество этих рачков, пойманное в Балтийском море и оз. Онтарио, связано с более активным гамогенезом у церкопага в водоемах, расположенных севернее Каспийского моря, а также более интенсивными исследованиями зоопланктона в Балтийском море и оз. Онтарио (Ривьер, 2004).

¹ Часть материалов была предоставлена сотрудниками ЗИН РАН В.Е.Пановым и Н.В.Аладиным

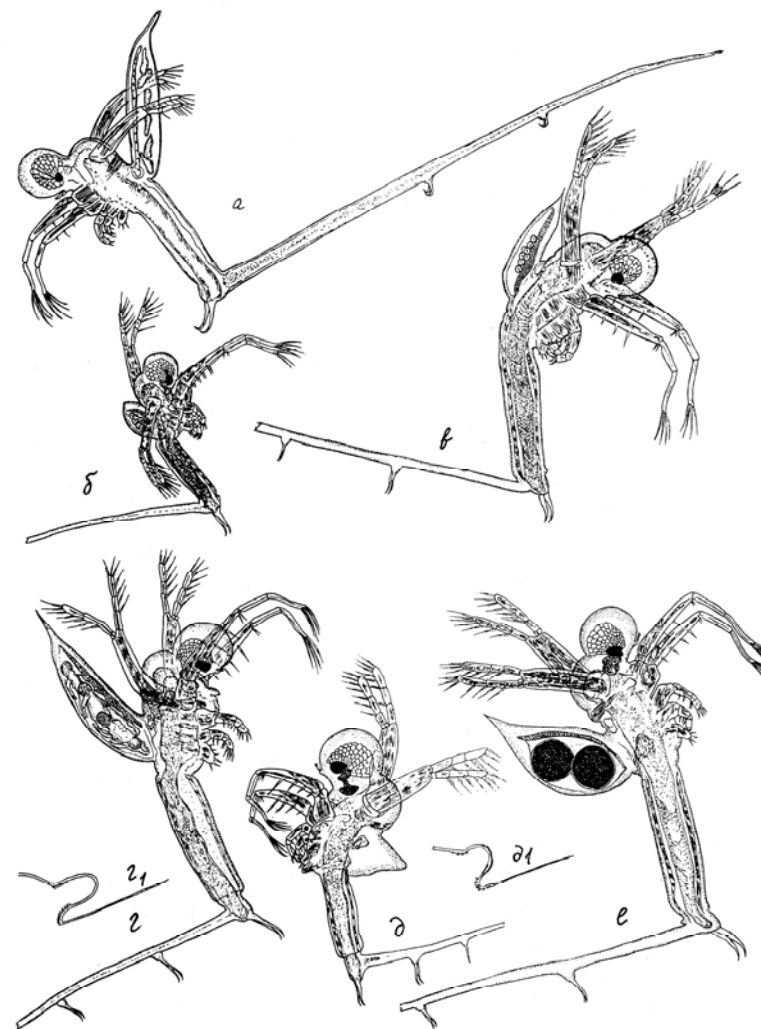


Рис. 3. *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov) из Балтийского моря. а – самка I-й генерации, вышедшая из зимнего яйца («*Apagis ossiani*»); б – молодая партеногенетическая самка с одной парой когтей; в, з – взрослые партеногенетические самки с зародышами на разных стадиях зрелости; з₁ – петля на хвостовом придатке; д – самец; д₁ – его петля; е – гамогенетическая самка с двумя зимними яйцами.

Межгенеративная, возрастная изменчивость присуща также обычной обитательнице Балтийского моря *Evadne nordmanni*. Материалы, собранные в Литовской экономической зоне сотрудниками Центра морских исследований в г. Клайпеда Н. Демерецкене, позволили проследить отличия первого поколения у *Evadne nordmanni*, размножающейся в апреле–мае при температуре 4–5°C. Самки имеют необычайно высокую до 1.25 мм (при длине тела 0.45 мм) раковину, раздутую, округлую с многочисленными эмбрионами – 8–9 (рис. 4).

Расселение каспийских полифемоидей, начавшееся в доисторические времена (по мнению Ф.Д. Мордухай-Болтовского в гирканский период, когда был сток каспийских вод в Таганрогский залив по Манычу), продолжается и в настоящее время в связи с реконструкцией рек, образованием гигантских подпорных озер-водохранилищ, трансконтинентальному судоходству и т.д.

Расселяющиеся понто-каспийские полифемоидеи относятся к самобытной автохтонной, реликтовой фауне.

По мнению Я.А. Бирштейна (1947) эта фауна – остатки фаун прошлых эпох, у которых замедлено видообразование, узкий ареал и приспособленность к специфическим условиям существования. Ф.Д. Мордухай-Болтовской считал, что с этим мнением едва ли можно согласиться (Ф.Д. Мордухай-Болтовской, 1960). Он полагал, что «Эта самобытная фауна двойственна по своим свойствам и по своей судьбе. Одна часть ее, состоящая из видов, неспособных к миграциям и приспособленных к океанической солености будет постепенно сокращать свой ареал... Но другая, более подвижная часть этой фауны будет распространяться все дальше и дальше, захватывая новые ареалы...».

Этот процесс прослеживается в последнее время.

В 2004 г. в Финском заливе было обнаружено еще 2 вида подонид: *Cornigerius maeoticus maeoticus* и *Evadne anonyx*¹. Вселение последнего вида – феномен чрезвычайный, поскольку *E. anonyx* – каспийский эндемик, относительно стеногалинный вид, переносящий колебания солености от 9 до 13.5‰ и нигде кроме Каспия и Арала до сих пор не обитающий (рис. 5).

¹ Определение произведено автором по материалам, присланным В.Е.Пановым и Н.В.Родионовой, собранным в Финском заливе.

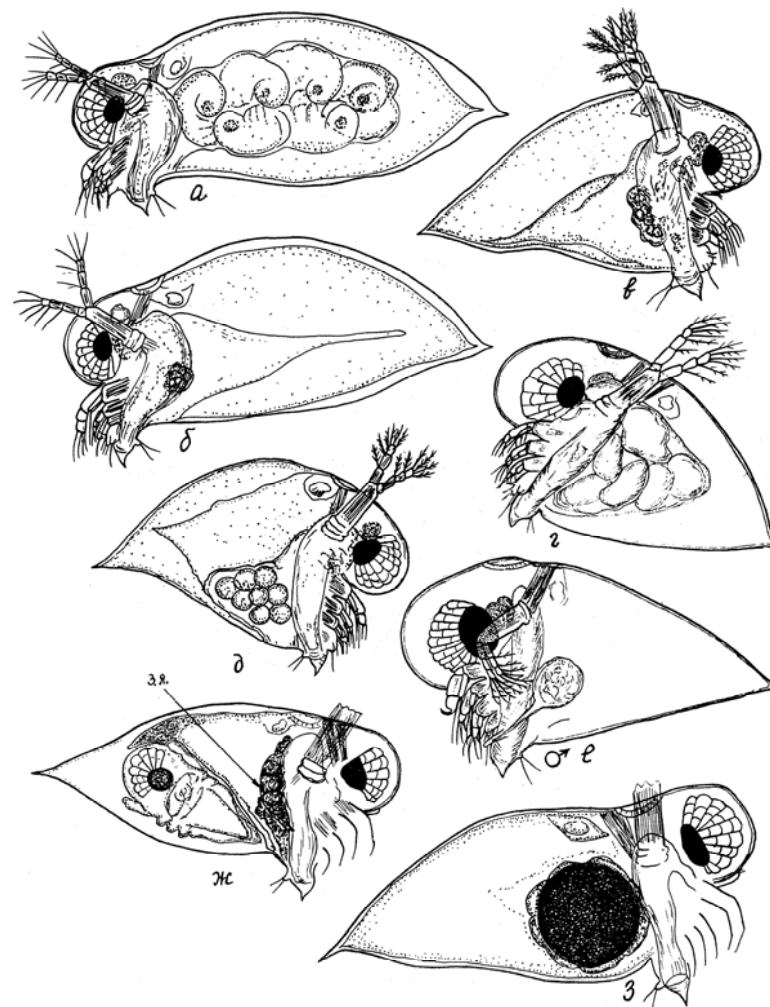


Рис. 4. Сезонная, возрастная и половая изменчивость *Evadne nordmanni* doven. а, б – ранневесенние партеногенетические самки; в, г, д – летние самки с зародышами на разных стадиях развития; е – самец; ж – самка с последним партеногенетическим зародышем и тетрадой яйцеклеток, дающих начало зимнему яйцу (з.я.); з – самка с зимним яйцом и формирующейся хитиновой оболочкой.

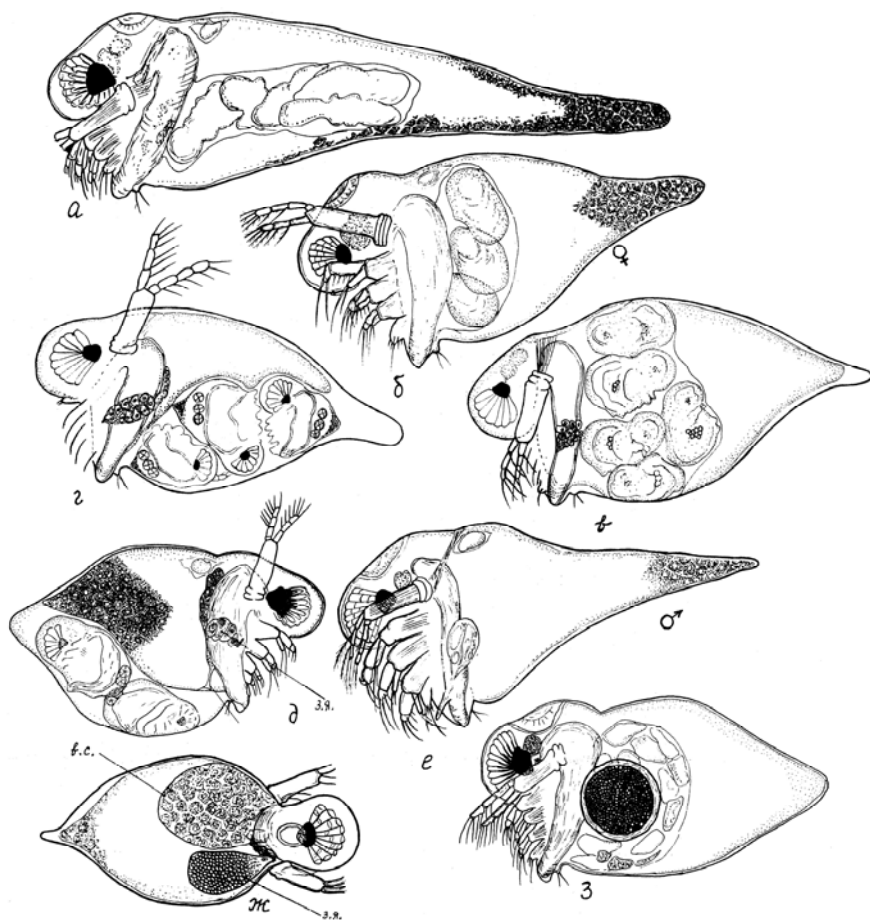


Рис. 5. Каспийские *Evadne*: *E. prolongata* Behning (а) и *E. anonyx* Sars (б–з), ее возрастная и половая изменчивость. б, в – самки с развивающимися партеногенетическими зародышами; г – самка со зрелыми зародышами перед их выплыванием и линькой раковины; д – самка с двумя последними партеногенетическими зародышами и зачатком зимнего яйца (тетрада яйцеклеток, з.я.); е – самец; ж – самка с зимним яйцом в стадии трофоплазматического роста, вид сверху; з – самка со зрелым зимним яйцом, покрытым хитиновой оболочкой.

Публикации по каспийским видам в Волжских водохранилищах и в Балтийском море содержат некоторые сведения по численности рачков, местам их встречаемости. Они носят информативный, оповещательный характер: обнаружение нового вида за пределами его естественного ареала. Остаются неизвестными науке целый ряд сторон жизненного цикла полифемоидей: их общая продолжительность жизни, количество гамогенетических поколений, число кладок и общая плодовитость особей, количество зимних яиц, продуцируемых одной гамогенетической самкой, питание подонид и церкопага в новых местах обитания и т.д. Ответы на эти вопросы способствовали бы глубокому пониманию и раскрытию причин натурализации видов, которые определяются их экологией и биологией, значительно более чем механическими способами их внесения в тот или иной водоем.

Решение этих вопросов ждет своих заинтересованных исследователей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зозуля С.С. Особенности первой генерации *Bythotrephes*, развивающейся из латентных яиц. Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1977. №33. С. 34–38.
- Зозуля С.С., Мордухай-Болтовской Ф.Д. К морфологии и систематике рода *Bythotrephes* (Cladocera) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975. №27. С. 24–28.
- 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.
- Литвинчук Л.Ф., Ривьер И.К., Панов В.Е. Динамика численности, структура популяций и плодовитость черноморско-каспийского ветвистоусого рачка *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Polyphemioidea, Cercopagidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Биология внутр. вод. 2001 №1. С. 57–62.
- Макрушин А.В. Гистологическое обследование беспозвоночных Рыбинского водохранилища // Вторая Всесоюзная конф. по рыбохозяйственной токсикологии. С.-Пб., 1991. Т.2. С. 25–27.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. М.-Л., 1960. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М., 1965. Вып. 8(11). С. 37–44.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые (Cladocera) // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., 1966. С. 120–160.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые – Cladocera // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев, 1969. С. 8–31.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Отряд ветвистоусые – Cladocera // Атлас беспозвоночных Аральского моря. М., 1974. С. 126–134.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Галинский В.Л. О дальнейшем распространении каспийских полифемонидей по водохранилищам Понтокаспийских рек // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. №21. С. 40–44.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.

Ривьер И.К. К таксономии *Evadne anonychus* Sars // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966, вып.12(15). С. 153–158.

Ривьер И.К. Биология каспийских полифемид // Вопросы морской биологии. Киев, 1966. С. 112–114.

Ривьер И.К. О питании и вертикальных суточных перемещениях каспийских полифемид // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968а. Вып. 17(20). С. 70–76.

Ривьер И.К. О размножении каспийских полифемид. (Podonidae) // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968б. Вып. 17(20). С. 58–69.

Ривьер И.К. Экология и биология полифемид Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968в. 11 с.

Ривьер И.К. Размножение церкопагид (Cladocera, Polyphemidae) Каспийского моря // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969а. Вып. 19(22). С. 119–128.

Ривьер И.К. Суточная ритмика в размножении каспийских полифемид // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969б. Вып. 19(22). С. 128–136.

Ривьер И.К. Ритмические явления в размножении некоторых кладоцер // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев, 1970. С. 320–321.

Ривьер И.К. Материалы по размножению хищных Cladocera (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971. Вып.22 (25). С. 105–112.

Ривьер И.К. Выводковая сумка и развитие яиц у Cladocera // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Вып. 25 (28). Л., 1974а. С. 119–127.

Ривьер И.К. Нарушение и особенности эмбриогенеза у некоторых Cladocera // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. №22. С. 29–34.

Ривьер И.К. Polyphemidae // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. С.-Петербург, 1995. С. 35–38; 70–74; 324–336.

Ривьер И.К. Биология размножения планктонных рачков семейства Cercopagidae (Polyphemidae, Cladocera) // Зоол. журн. 2004. Т.83. №7. С. 776–787.

Ривьер И.К. Григорович И.А. Биология *Bythotrephes Leydig* (Crustacea, Cladocera, Onychopoda): итоги исследований // Гидробиол. журн. 1999. Т.35. №5. С. 13–40.

Ривьер И.К., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по биологии каспийских полифемид // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966, вып.12(15). С. 159–170.

Ривьер И.К., Школкина Л.С. Надотряд Ветвистоусые раки – Cladocera // Биота Российских вод Японского моря. Владивосток, 2004. С. 17–48.

Grigorovich I.A., MacIsaac H.J., Rivier I.K., Aladin N.V., Panov V.E. Comparative biology of the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* from Lake Ontario, Baltic Sea and Cas-

pian Sea // Archiv Hydrobiol., Stuttgart, 2000. V.149. №1. P. 23–50.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. New species of *Apagis* and *Cercopagis* (Cladocera, Polyphemidae) from the Caspian Sea // Crustaceana, Leiden, 1964. V.7. Pt.1. P. 21–26.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. Polyphemidae of the Pontocaspian Basin // Hydrobiologia, 1965. V.25. F. 1–2.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. On distribution, biology and morphology of Polyphemidae in fresh and brackish waters of the Pontocaspian basin // Verh. Int. Verein. Limnologie. Warszawa, 1966. V.16. №3. P. 1677–1683.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. On the taxonomy of the genus *Cornigerius* (Cladocera, Polyphemidae) // Crustaceana, Leiden, 1967a. V.12. Pt.1. P. 75–86.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. On the males and gamogenetic females of the Caspian Polyphemidae (Cladocera) // Crustaceana, Leiden, 1967b. V.12. Pt.2. P. 113–123.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. On the taxonomy of the Polyphemidae // Crustaceana, Leiden, 1968. V.14. Pt.2. P. 197–209.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., Negrea St. Nouvelles donnees sur les polyphemides caspiens des bassins du Danube et du Dniepre // Acta societ. Zool. Bohemosl. Bucarest, 1965. Sv.29. №3. S. 197–204.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., Rivier I.K. On some species and gamogenetic forms of caspian Polyphemoidae (Cladocera) // Crustaceana, Leiden, 1971a. V.20. Pt. 1. P.1–8.

Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., Rivier I.K. A brief survey of the ecology and biology of the Caspian Polyphemoidae // Mar. Biol., 1971b. V.8. №2. P. 160–169.

Rivier I.K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the world // Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, 1988. V.13. 213 s.

Takashi Onbe. Studies on the Ecology of Marine Cladocerans // Journ.of the Faculty of Fisheries and Animal Husbandry, Hiroshima University. Vol.13, №1, 1974. S. 84–136.

Woltereck R. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogenannten Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren // Zoologica, H.67. 1913. S. 482.

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ ОСТРАКОД В ИБВВ РАН

© 2005 г. Л.М. Семенова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

По материалам сборов 1965–2004 гг. представлены сведения о фауне и экологии остракод более чем из 280 водоемов и водотоков России. Выявлено 124 вида, относящихся к 35 родам и 9 семействам подотряда Podocopa Sars. Наибольшее видовое разнообразие принадлежит двум семействам Candonidae и Cyprididae, на долю которых приходится 82 вида, или 66% всего состава. Семейства Cypridopsidae и Ilyocyprididae насчитывают 24 вида, или 20%. Вместе четыре семейства включают в свой состав 106 видов, или 86% фауны. Указываются редкие и впервые обнаруженные в водоемах и водотоках России остракоды.

Начало изучения фауны остракод (Crustacea, Ostracoda) водохранилищ предпринято в 1965 г. в лаборатории зоопланктона и зообентоса под руководством д.б.н. Ф.Д.Мордухай-Болтовского.

Первоначально была обследована территория прибрежной зоны Рыбинского водохранилища близ Борка (Луферова, 1968). Зарегистрировано 20 видов остракод, показана динамика сезонного развития массовых видов, изучены некоторые стороны биологии и питания *Cypridopsis vidua*, *Dolerocypris fasciata*, *Notodromas monacha* (Луферова, 1970, 1971, Луферова, Сорокин, 1974).

Систематическое изучение этой группы началось с 1973 г. и продолжается до настоящего времени. Основная цель исследования – эколого-фаунистическое изучение остракод в водоемах России, составление аннотированного систематического списка видов, проведение зоогеографического анализа фауны. За этот период изучены фауна, биология и экология остракод всех волжско-камских водохранилищ и впадающих в них рек, а также Шекснинского и Уводьского водоемов. На Рыбинском водохранилище, в прудах и временных водоемах в течение 15 лет проводились стационарные круглогодичные сборы материала (1–2 раза в неделю) с целью изучения распределения, закономерностей сезонной и многолетней динамики численности и биомассы остракод, структуры популяций отдельных видов в водоемах и лабораторных условиях в течение вегетационного сезона, жизненных циклов, сроков массового размножения, числа генераций.

Водохранилища. 60°30'–49°30' с.ш. и 36°30'–54° д. Всего в исследованных водохранилищах зарегистрировано 90 видов остракод, относящихся к 9 семействам и 30 родам подотряда Podocopa Sars, 1866. В Ивановском водохранилище обнаружено 57 видов, Угличском – 55, Рыбинском – 62, Шекснинском – 64, Горьковском – 47, Чебоксарском – 35, Куйбышевском – 34, Саратовском – 39, Волгоградском – 43, Нижнекамском – 20, Воткинском – 40 видов, Уводьском – 48 видов остракод (Семенова, 1977 а, 1977б, 1985, 1989, 1993, 1997, 2000).

По обилию выделяется род *Candona* Baird, 1850, насчитывающий 21 вид, или 23.3% всех обнаруженных. Подавляющее большинство видов этого рода относятся к стенотермно-холодолобным и предпочтение отдают северным водоемам и лишь немногие являются эвритермными (*C. marchica*, *C. compressa*). Далее следует род *Eucypris* Vavra, 1891 с 14 видами, или 15.5%. Как и виды предыдущего рода *Eucypris* близки к холодолобным стенотермным *Cyprinae*. Следующие по обилию – *Cypridopsis* Brady, 1868 и *Ilyocypris* Brady et Norm., 1889, представленные 7 видами (7.7%). Виды рода *Cypridopsis* преимущественно космополиты и во всех водоемах распространены чрезвычайно широко. Представители рода *Ilyocypris* также широко расселены в водохранилищах, в различных биотопах, но предпочтение отдают руслам рек. Роды *Cyclocypris* Brady et Norm., 1889 и *Cypria* Zenker, 1854 имеют по 5 видов, или 5.5%. Таким образом, 6 родов включают в свой состав 59 видов остракод, или 65.5% фауны. Остальные 24, или 34.5% представлены 1–3 видами. В целом обнаружено фаунистическое сходство, свойственное водохранилищам. В силу огромной протяженности бассейнов, различных климатических зон, следует отметить редкие виды, ареал которых ограничен только одним или двумя водоемами.

Candona mülleri Hartw., 1914 найден только в Шекснинском водохранилище и проник сюда из северных озер Кубенского, Онежского. Редок.

Cytherissa lacustris Sars, 1863. Вид широко распространен в Шекснинском (Белое озеро) и Рыбинском водохранилищах, куда проник также из северных озер, где распространен довольно широко.

Metacypris cordata Brady et Rob. 1870 – обнаружен в Вельском расширении Рыбинского и Сизьменском расширении Шекснинского водохранилищ. Редок.

Cyclocypris serena (Koch), 1837 – только в Шекснинском водохранилище (Белое озеро, р.Ковжа). Редок.

Candonopsis kingslei Brady et Rob., 1870 – только в Ивановском водохранилище (около села Городня и в р. Орша). В местах обитания многочислен.

Stenocypris bronsteini Sem. 1996 – в теплом Мошковичском заливе (Иваньковское водохранилище), новый род для водоемов России и новый вид (Семенова, Гусаков, 1996а). Родина этого рода – побережье Индийского океана. В настоящее время много видов этого рода описано из водоемов Киргизии, Афганистана, Ирана, Турции.

Potamocypris smaragdina Vavra, 1891. Впервые зарегистрирован в водоемах России (Луферова, 1968) и широко распространен в водохранилищах Верхней Волги.

Isocypris priomena G.W.Müller, 1908. Впервые зарегистрирован в водоемах России (Луферова, 1968). Широко распространен во всех водохранилищах.

Ilyocypris monstifica Norm. 1862. Впервые единичные особи найдены в нижнем участке Волгоградского (в районе станции Горный Балыклей) и достаточное количество в Красоткинском плесе Увядьского водохранилищ.

Cypretta dubiosa (Daday), 1901. Найден только в Волгоградском водохранилище (Горный Балыклей, реки Большой Иргиз и Еруслан).

Cyprideis littoralis (Brady), 1868. Найден в нижнем участке Волгоградского водохранилища и является вселенцем из Сев. Каспия. Редок.

Cyprideis torosa (Jones), 1850 – обнаружен в Волгоградском водохранилище у села Ровное, на глубине 8 м. Единичен.

Leptocythere longa (Negadaev), 1955. Единичные особи найдены в районе г. Камышин (Волгоградское водохранилище), на глубине 9м. Редок.

Определяя коэффициент встречаемости того или другого вида приходится констатировать, что там, где встречаемость составляет более 30% или еще выше, вид устойчив к данному биотопу и его можно относить к постоянному компоненту фауны. В литоральной зоне водохранилищ постоянными представителями фауны являются *Dolerocypris*, *Cypridopsis*, *Cyclocypris*, *Notodromas*, *Limnocythere*, *Potamocypris* и др. На глубинах 7–30м сформировался комплекс видов значительно отличающихся от литорального. Это *Cytherissa*, *Cypria*

exsculpta, *C.curvifurcata*, виды рода *Candona*, *Darwinula*, а в Волгоградском водохранилище на русловых участках преобладают *Ilyocypris* и *Cypridopsis* (табл. 1).

Таблица 1

Частота встречаемости массовых родов и видов остракод водохранилищ, %

Таксон	Литораль				Пелагиаль	
	Волга			Кама	Рыбинское	Волгоградское
	Верхняя	Средняя	Нижняя			
<i>Dolerocypris</i>	65	15	–	45	–	–
<i>Potamocypris</i>	25	25	20	55	–	5
<i>Cyclocypris</i>	75	25	25	25	–	–
<i>Ilyocypris</i>	10	35	40	70	5	45
<i>Cypridopsis</i>	90	70	50	90	5	40
<i>Limnocythere</i>	65	50	35	60	10	35
<i>Candona</i>	50	65	20	50	60	–
<i>Cypria ophthalm</i>	30	65	5	35	80	1
<i>C. curvifurcata</i>	1	1	–	–	80	–
<i>Darwinula</i>	1	1	1	1	60	30
<i>Cytherissa</i>	1	–	–	–	80	–

Распределение остракод связано в первую очередь с биотопами, а затем уже с другими экологическими факторами. В зависимости от степени зарастания водоемов, типа грунтов и глубин выделено несколько зон распространения рачков в водохранилищах.

Первая – защищенная литоральная зона, сильно или слабо зарастающая, с глубинами 0.1–2.0м и различными грунтами. Здесь отмечено 78 видов, или 60–80% всего состава (в Ивановском – 51, Угличском – 48, Рыбинском – 48, Горьковском – 37, Чебоксарском – 26, Куйбышевском – 29, Саратовском – 31, Волгоградском – 35, Нижнекамском – 15, Воткинском – 33, Шекснинском – 52, Увядьском – 31). 9 видов остракод тесно связаны только с этой зоной, часть которой в середине лета обсыхает, а зимой промерзает. Остракоды этой группы имеют короткий жизненный цикл, завершающийся откладыванием яиц. Взрослые особи отмирают. К ним относятся *Cyprois marginata*, *Eucypris crassa*, *E.serrata*, *E.virens*, *E.affinis*, *E.lutaria*, *E.elliptica*, *Cypris pubera*, *Cyclocypris globosa*. Численность остракод в этой зоне может быть очень значительной, особенно в период массового размножения, которое начинается в мае и заканчивается в июне, иногда июле. Абсолютные ее величины в разных водохранилищах колеблются от 30 тыс. до 1 млн. экз./м², биомассы – от 1 до 30 г/м².

Вторая зона – открытая литораль с глубинами 0.1–4.5 м, преимущественно песчаными, илисто-песчаными грунтами, погруженной или полупогруженной растительностью. Здесь отмечено 37 видов, или 41% всех найденных. Плотность рачков в открытой литорали значительно ниже, но в течение вегетационного периода она довольно стабильна, поскольку здесь обитают преимущественно полициклические или круглогодичные виды. Это *Cypridopsis vidua*, *Isocypris priomena*, *Cyclocypris ovum*, *Cypria ophthalmica*, *Limnocythere inopinata*, средняя численность которых в разных водохранилищах колеблется от 2 до 8 тыс. экз./м², а в период массового развития составляет 15–85 тыс. экз./м², с биомассой – 0.4–3.2 г/м².

Третья – сублиторальная зона с глубинами 6–30 м, илистыми и песчано-илистыми грунтами. Здесь зарегистрировано 17 видов, или 18%. В таблице 2 показано, как происходит обеднение фауны остракод с возрастанием глубины. Плотность рачков на глубинах значительно ниже, чем в зарастающем прибрежье и колеблется от 300 экз. до 15 тыс. экз./м². В Моложском плесе Рыбинского водохранилища в мае и июле доминируют *Cytherissa lacustris* и *Cypria curvifurcata*, Центральном и Волжском в мае – *Cypria ophthalmica*, в июле – молодь *Candoninae*, *Cytherissa lacustris*, Шекснинском – *C. lacustris* и *Darwinula stevensoni*.

В Волгоградском водохранилище, начиная от верховьев и почти до г. Камышина доминируют виды рода *Ilyocypris* (*I. gibba*, *I. bradyi*, *I. decipiens*, *I. biplicata*) и *Darwinula*, а южнее, вплоть до г. Волгоград преобладают *Limnocythere inopinata* и *Cypridopsis vidua*.

Плотность остракод в исследованных водоемах различна в связи с неодинаковой изрезанностью береговой линии, различной конфигурацией водоемов, различными площадями зарастания. Несмотря на это общая численность рачков (на примере длительно изучавшихся верхневолжских водохранилищ) в течение вегетационного периода держится на одном уровне, с некоторым повышением в летнее время (Семенова, 1980). Плотность постоянно встречающихся видов (*Candona*, *Cyclocypris*, *Cypria*) стабильна в течение года. У сезонных видов (*Dolerocypris*, *Cypridopsis*, *Notodromas*, *Eucypris*, *Limnocythere*) сроки массового размножения не совпадают, тем самым поддерживается высокий уровень их обилия.

Таблица 2

Распределение остракод в зависимости от глубины

Вид	Глубина, м				
	0.1–0.9	1–2	5–9	10–15	16–30
<i>Eucypris affinis</i>	+	–	–	–	–
<i>E. virens</i>	+	–	–	–	–
<i>E. fuscata</i>	+	–	–	–	–
<i>E. crassa</i>	+	–	–	–	–
<i>E. pigra</i>	+	–	–	–	–
<i>Notodromas monacha</i>	++	–	–	–	–
<i>Cypris pubera</i>	+++	–	–	–	–
<i>Potamocypris wolffi</i>	+	+	–	–	–
<i>Cypris marginata</i>	+	–	–	–	–
<i>Potamocypris variegata</i>	++	–	–	–	–
<i>Dolerocypris fasciata</i>	+++	+	–	–	–
<i>Stenocypris fischeri</i>	+	+	–	–	–
<i>Herpetocypris reptans</i>	+	+	–	–	–
<i>Cypridopsis obesa</i>	++	+	–	–	–
<i>Candonopsis kingslei</i>	+	+	–	–	–
<i>Potamocypris smaragdina</i>	++	+	–	–	–
<i>Heterocypris incongruens</i>	++	+	–	–	–
<i>Candona rostrata</i>	++	+	–	–	–
<i>C. hyalina</i>	++	+	–	–	–
<i>C. acuminata</i>	+++	+	–	–	–
<i>Cypridopsis newtoni</i>	++	+	–	–	–
<i>Hungarocypris madaraszii</i>	+	+	–	–	–
<i>Cyclocypris laevis</i>	++++	++	–	–	–
<i>C. ovum</i>	++++	+++	–	–	–
<i>Isocypris priomena</i>	+	+++	+	–	–
<i>Candona crispata</i>	++++	++	+	–	–
<i>Physocypris fadeevi</i>	+	++	+	–	–
<i>Cypria exsculpta</i>	+++	+++	+	–	–
<i>C. ophthalmica</i>	++++	++++	+++	+++	–
<i>Candona balatonica</i>	++	+	+	+	–
<i>Ilyocypris gibba</i>	+	++	+	+	++
<i>I. decipiens</i>	++	+++	+	+	++
<i>I. bradyi</i>	+	++	+	+	+
<i>I. biplicata</i>	+++	+	+	+	+
<i>Cypridopsis vidua</i>	+++++	++++	+	+	+
<i>Cypria curvifurcata</i>	+	+	+++	++++	+
<i>Candona candida</i>	++++	++	++	++	+
<i>C. holzkampfi</i>	++	++	++	++	+
<i>C. neglecta</i>	–	–	–	+	+
<i>Darwinula stevensoni</i>	+	+	+++	+++	+++
<i>Limnocythere inopinata</i>	+++++	+++++	++	+	+
<i>Cytherissa lacustris</i>	–	–	++	+++	+++

«+» – вид присутствует в водоеме, «+++» – вид доминирует, «–» – отсутствие вида

Реки. Зарегистрировано 58 видов остракод, относящихся к 27 родам и 8 семействам. В реках Верхней Волги найдено 49 видов остракод, Средней – 36, Нижней – 25, в реках бассейна Камы – 40 видов, (Семенова, 2001а). Но в каждой отдельно взятой реке видовой состав не превышает 10–24 видов. Наиболее богаты в видовом отношении следующие реки: Молога, Нерль – 24 вида (Рыбинское, Угличское водохранилища), Беляевка – 20 (Воткинское), р. Ик, Иловатка – 20 (Нижекамское, Волгоградское), Орша, Медведица, Большой Иргиз – 18 (Иваньковское, Угличское, Волгоградское), Ковжа, Ветлуга, Чапаяевка, Конноновка, Уводь – 14 (Шекснинское, Чебоксарское, Саратовское, Воткинское, Уводьское). В остальных реках встречено от 8 до 12 видов. В отличие от водохранилищ, где по видовому богатству доминируют роды *Candona* и *Eucypris*, во всех реках наибольшее видовое обилие представлено типичным речным родом *Ilyocypris* (*I. biplicata*, *I. bradyi*, *I. gibba*, *I. decipiens*, *I. monstifica*, *I. inermis*). Постоянными компонентами на русловых участках являются *Ilyocypris*, *Cypria ophthalmica*, *Limnocythere inopinata*, *Cypridopsis vidua*. В песчаной литорали доминирует все те же *Limnocythere* и *Potamocypris variegata*. В прибрежной зарастающей зоне в зависимости от трофического состояния рек доминируют *Cypris pubera*, *Notodromas monacha*, *Physocypris fadeevi*. В реках Верхней Волги в этой зоне отмечены *Herpetocypris reptans*, *Candona fabaeformis*, *Stenocypris fischeri*, а в нижеволжских и камских – *Hungarocypris madaraszii*, *Ilyodromus olivaceus*. Что касается численности рачков в реках, то она может достигать значительных величин. Так *Cypris pubera* и *Eucypris crassa* в р. Нерль (Угличское в-ще) в июне составляет от 30 до 115 тыс. экз./м², *Candona candida* в р. Суножка (Рыбинское в-ще) – до 25 тыс. экз./м², *Cypria ophthalmica* в реках Унжа и Решма (Горьковское в-ще), р. Сура (Чебоксарское в-ще), р. Иловатка (Волгоградское) – 7–18 тыс. экз./м², *Limnocythere inopinata* и *Ilyocypris gibba* в реках Чеснава и Ухра (Рыбинское), р. Большой Иргиз (Волгоградское), р. Конноновка (Воткинское), р. Ик (Нижекамское) – от 7 до 30 тыс. экз./м².

На глубинах свыше 5 м высокой плотности достигают *Cypria exsculpta* в р. Немда и Ковжа (Горьковское, Шекснинское) – от 3.9 до 9.8 тыс. экз./м², *Darwinula stevensoni* в реках Созь и Медведица (Иваньковское, Угличское) – от 1.5 до 5.0 тыс. экз./м².

В последнее десятилетие (1994–2004) обработаны обширные материалы (любезно предоставленные сотрудниками различных науч-

ных учреждений) по фауне остракод архипелага Новая Земля, водоемов Мурманской области, наскальных островов Кандакшского залива Белого моря, озер Северо-Двинской водной системы, водоемов Тюменской области, северо-востока Сибири (Красноярский край, Усть-Ленский заповедник), Алтайского заповедника.

Новая Земля. 77–70° с.ш. и 51–69° в.д. Материал собран на территории протяженностью с севера на юг ~ 900 км с полярными пустынями и арктическими тундрами. Обследовано 83 озера, 48 мелких постоянных водоемов, 40 рек и ручьев, 29 луж. Зарегистрировано 19 видов остракод, относящихся к 7 родам и 4 семействам, из которых 15 впервые отмечены на архипелаге. По обилию доминирует род *Candona*, насчитывающий 8 видов (~40%) далее следует род *Cyclocypris* – 5 видов (28.4%). Оба рода относятся к сем. Candonidae и вместе они составляют 68.4% всего состава остракод. Три рода (*Eucypris*, *Cypridopsis*, *Limnocythere*) представлены двумя видами, (по 9.5%) и два рода (*Cyprois* и *Cypria*) одним видом (по 4.7%). В водоемах, расположенных вдоль теплого побережья Баренцева моря зафиксировано 19, а вдоль холодного Карского – 11 видов. *Cyprois marginata* и *Cypridopsis vidua* – впервые найдены в водоемах Арктики (табл. 3). Всего зафиксировано 2470 экз. остракод, из них 1870 экз. (76%) приходится на долю *Eucypris glacialis*, на подсем. Candoninae – 504 экз. (20%). Остальные виды единичны, их суммарная доля составляет 4% численности (Семенова, 2003а). Наиболее широко распространен *Eucypris glacialis* (процент встречаемости 78%). Особенностью фауны остракод Новой Земли и о. Вайгач является их сравнительная бедность видового состава, низкая встречаемость, доминирование холодолюбивых видов, небольшая численность.

Мурманская область, Кировско-Апатитский р-н, Хибины. 66–68° с.ш. и 32–35° в.д. Материал собран в августе-сентябре 2001–2004 гг. в различных водоемах: загрязненном оз. Большой Вудъявр, проточном оз. Малый Вудъявр и его долинах, водоемах и протоках рек Белая, Лопарская и многочисленных холодных ручьях в окрестностях ПАБСИ (Полярно-альпийский ботанический сад). Обработано 76 проб. Выявлено 22 вида остракод из 10 родов и 4 семейств, из которых 17 отмечены на Кольском полуострове впервые (табл. 3).

Таблица 3

Видовой состав остракод в северных водоемах

Название вида	Новая Земля	Хибины	Кандалакша	Тюменская обл.	Северо-Восточная Сибирь	Озера Северо-Двинской системы
Сем. Candonidae						
<i>Candona acuminata</i> (Fisch.)	+	-	-	+	+	+
<i>C. candida</i> (O.F.Müller)	+	+	+	+	+	+
<i>C. candida</i> var. <i>humilis</i> Ekm.	+	+	-	+	+	-
<i>C. caudata</i> Kaufm.	-	-	-	+	+	+
<i>C. crispata</i> (Klie)	-	-	-	-	-	+
<i>C. fabaeformis</i> (Fisch.)	-	-	-	+	+	+
<i>C. groenlandica</i> Brehm	+	-	-	+	+	-
<i>C. hartwigi</i> G.W.Müller	-	-	-	+	+	-
<i>C. holzkampfi</i> Hartw.	-	-	-	+	+	+
<i>C. hyalina</i> Brady et Roberts.	-	-	-	+	+	+
<i>C. krochini</i> Bronst.	-	-	-	-	+	-
<i>C. lapponica</i> var. <i>arctica</i> Alm	+	+	-	+	+	-
<i>C. lepnevae</i> Bronst.	-	-	-	+	+	-
<i>C. mülleri</i> Hartw.	-	+	+	+	+	+
<i>C. parallela</i> G.W. Müller	-	-	-	+	+	+
<i>C. pedata</i> Alm	+	-	-	+	+	-
<i>C. pratensis</i> Hartw.	-	-	-	+	+	+
<i>C. protzi</i> Hartw.	+	-	-	+	+	-
<i>C. rectangularata</i> Alm	+	-	-	+	+	-
<i>C. rostrata</i> Brady et Norm.	-	-	-	+	+	-
<i>C. sibirica</i> G.W.Müller	-	-	-	+	+	-
<i>C. ustlenski</i> Sem.	-	-	-	-	+	-
<i>Cryptocandona reducta</i> Alm	-	+	-	+	+	-
<i>C. vavrai</i> Kaufm.	-	+	+	-	-	+

Название вида	Новая Земля	Хибины	Кандалакша	Тюменская обл.	Северо-Восточная Сибирь	Озера Северо-Двинской системы
<i>Candonopsis kingslei</i> (Br. et Roberts)	-	-	-	+	-	+
<i>Cyclocypris globosa</i> var. <i>ovoides</i> Alm	+	-	-	+	+	-
<i>C. laevis</i> (O.F.Müller)	+	+	-	+	-	+
<i>C. ovum</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+
<i>C. serena</i> (Koch)	+	+	+	+	-	+
<i>Cyclocypris</i> sp.	+	-	-	-	-	-
<i>Cypria exsculpta</i> (Fisch.)	-	+	-	+	-	+
<i>C. kolymensis</i> Akat	-	-	-	-	+	-
<i>C. lacustris</i> G.O.Sars	-	-	-	-	+	-
<i>C. ophthalmica</i> (Jurine)	-	-	-	+	+	+
<i>C. sp</i>	+	-	-	+	-	-
Сем. Cyprididae						
<i>Cypris pubera</i> O.F.Müller	-	-	-	+	+	-
<i>Cypris marginata</i> Straus	+	-	-	-	-	-
<i>Cyprinotus salinus</i> (Brady)	-	-	+	+	-	-
<i>Heterocypris incongruens</i> (Ramd.)	-	+	+	+	+	+
<i>Dolerocypris fasciata</i> O.F.Müller	-	-	-	-	-	+
<i>Eucypris affinis</i> (Fisch.)	-	+	+	-	-	-
<i>E. crassa</i> (O.F.Müller)	-	-	-	+	-	-
<i>E. elliptica</i> (Baird)	-	-	+	-	-	-
<i>E. fuscata</i> (Jurine)	-	-	+	-	-	-
<i>E. glacialis</i> G.O.Sars	+	-	-	+	+	-
<i>E. inflata</i> (Sars)	-	-	+	-	-	-
<i>E. nobilis</i> (Sars)	-	-	-	+	-	-
<i>E. pigra</i> (Fisch.)	+	-	-	+	+	+
<i>E. virens</i> (Jurine)	-	-	-	+	-	-
<i>Herpetocypris reptans</i> (Baird)	-	-	-	+	-	-

Название вида	Новая Земля	Хибины	Кандалакша	Тюменская обл.	Северо-Восточная Сибирь	Озера Северо-Двинской системы
<i>Hungarocypris madaraczi</i> (Örley)	—	—	—	+	—	—
<i>Notodromas monacha</i> (O.F.Müller)	—	+	—	+	+	+
<i>Cypridopsis aculeata</i> (Costa)	—	Сем. Cypridopsidae	+	+	—	—
<i>C. helvetica</i> Kaufm.	—	—	—	—	—	—
<i>C. newtoni</i> Brady et Roberts.	—	+	—	+	—	—
<i>C. obesa</i> Brady et Roberts.	—	+	—	—	—	—
<i>C. orientalis</i> Bronst.	—	+	—	+	—	—
<i>C. vidua</i> (O.F.Müller)	+	+	—	+	+	+
<i>P. pallida</i> Alm	—	+	+	—	—	—
<i>P. variegata</i> (Brady et Norm.)	—	+	+	+	—	—
<i>P. villosa</i> (Jurine)	—	+	+	+	—	+
<i>P. wolffi</i> Brehm	—	+	+	—	+	+
<i>Ilyocypris bradyi</i> Sars	—	Сем. Ilyocyprididae	—	—	—	+
<i>I. inermis</i> Kaufm.	—	—	—	+	—	—
<i>Darwinula stevensoni</i> (Br. et Rob.)	—	Сем. Darwinulidae	—	+	+	—
<i>Cyprideis littoralis</i> (Brady)	—	Сем. Cytherideidae	—	—	—	—
<i>Cytherissa lacustris</i> G.O.Sars	—	—	—	+	+	—
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird)	+	Сем. Limnocytheridae	—	+	—	+
<i>L. sancti-patricii</i> Brady et Rob.	+	—	—	—	+	+

Наибольшее видовое разнообразие отмечено в сем. Candonidae (10 видов, или 45.4%) и Cypridopsidae (8 видов, или 36% всего состава). Интересна и разнообразна фауна остракод в водоемах, расположенных на территории ПАБСИ (14 видов), оз. Малый Вудъявр и вдоль трассы Кировск-Апатиты (по 12 видов). Очень бедны остракоды в р. Белая, озерах Сердцевидное, Большой Вудъявр, ручье у хребта Кукис-вумчорр, водоканале, по 1–3 видам. Коэффициент встречаемости в водоемах изменяется от 5 до 30%, и только у *Potamocypris pallida*, *Cyclocypris serena* и *Cypridopsis orientalis* он составляет соответственно 60 и 46%. Род *Candona* представлен только 4-мя видами. Наибольшей плотности остракоды достигают на территории ПАБСИ и оз. Малый Вудъявр. Если в первых водоемах доминируют *Potamocypris villosa*, *P. pallida*, *Cypridopsis orientalis* (40–200 экз. в пробе), то во втором *Cryptocandona reducta* и *Candona candida*. В р. Лопарская и оз. Щучье доминируют *Cyclocypris serena*, *Cypridopsis vidua*, *Notodromas monacha* (20–40 экз. в пробе).

Наскальные водоемы островов Кандалакшского залива. 66–67° с.ш. и 32–34° в.д. Обследовано 13 скалистых островов (Ряжков, Лодейный, Ламбин, Киврейха, Микков, Ананьина, Медвежий, Наумиха, Большая Средняя Луда, Великий, Кастьян, Кемлур, Плоская Двинская Луда). Впервые составлен аннотированный список остракод наскальных ванн Кандалакшского заповедника (табл. 3). Выявлено 16 видов, относящихся к 3 семействам и 8 родам (Семенова, 2001б). Доминируют в водоемах виды р. *Eucypris* (~24%), *Potamocypris* (~18%). Видовое разнообразие остракод на островах незначительно, что вполне объясняется сходством самих водоемов и отсутствием связи с другими пресными водоемами, а в близко с ними расположенных Кандалакшском и Онежском заливах, фауна остракод представлена исключительно морскими формами. Постоянным компонентом фауны является типично северный *Eucypris elliptica* с частотой встречаемости более 80%. Впервые для фауны России найден *Potamocypris pallida*. На севере его распространение связано с водоемами Скандинавии и Исландии.

Озера Северо-Двинской водной системы. 60–59° с.ш. и 38–40° в.д. Сюда входят 8 сообщающихся между собой озер: Сиверское, Покровское, Зауломское, Вазерницкое, Кишемское, Весняковское, Благовещенское, Кубенское. В составе этих водоемов отмечено 30 видов остракод из 15 родов и 7 семейств, 9 из которых в водоемах найдены

впервые (табл. 3). Как и в других северных водоемах, наибольшее видовое разнообразие принадлежит семейству Candonidae, составляющему 57% всего состава (17 видов), далее следуют виды сем. Cypridopsidae (36%), а доминируют виды р. *Cypridopsis* – 22.7% (Семенова, 1997). Видовой состав мелких озер довольно однообразен и беден. В них обнаружено 10–15 видов, а численность и биомасса составляет 140–300 экз./м² и 0.001–0.003 г/м². Наиболее богатыми являются Сиверское и Кубенское озера, видовой состав которых составляет соответственно 26 и 28 форм, численность достигает 1800–3600 экз./м², биомасса – 0.08–0.3 г/м² (Гагарин, Величко, 1982). В исследованных озерах, как по количеству, так и по встречаемости преобладают стено-термно-холодолобивые виды. Доминирующий комплекс представлен *Candona candida*, *Cyclocypris ovum*, *Cypridopsis vidua*. На глубине более 3 м в озерах Сиверском и Кубенском доминирует *Cytherissa lacustris*.

Тюменская область. 72–56° с.ш. и 68–82° в.д. Материал собран в устье р. Обь, на полуостровах Ямале, Тазовском, Гыданском, притоках рек Тобол (Ангирь, Иска, Ук), Иртыш (Инжура, Вагай), реках Тюменка, Ангерь, Балда, Бегила, Нерда, Бешкиль, Ахманка, Карза, озерах Ишим, Нумто, Янтым. Зарегистрировано 52 вида остракод, относящихся к 19 родам и 7 семействам, 33 из которых приводятся для региона впервые (табл. 3). Наибольшее видовое разнообразие принадлежит сем. Candonidae (52% всего состава), а виды только одного рода *Candona* составляют 36.5%, основное расселение которого тесно связано с севером Тюменской области. Коэффициент видового сходства между севером и остальной территорией области колеблется в пределах 13% (Семенова, 2004). На северных островах (Ямале, Тазовском, Гыданском) найдено 24 вида, из них 18, или 75% принадлежит роду *Candona*, причем в этих водоемах наблюдается и наибольшее видовое разнообразие (по 13 видов в каждом). Если в северных водоемах доминируют Candonidae, то на остальной территории области из обнаруженных 28 видов, на долю *Candona* приходится только 5 или ~ 17%, а широко распространены Cyprididae (36%). В бассейнах рек Нурмаяха, Монгаюрбей, старицах р. Понуты, оз. Ишим отмечена самая крупная остракода *Eucypris nobilis*, имеющая разорванный ареал (Аргентина, Парагвай, Аляска, Россия) (Семенова, 2003).

Северо-Восточная Сибирь. 74–68° с.ш. и 84–126° в.д. Материал собран в Красноярском крае в озерах Таймыр, Находка, Голубые №№1, 2, реках Пясины, Норильская, Аджарка и мелких водоемах у г. Норильска, а также в республике Саха-Якутия на территории Усть-Ленского заповедника (озера и реки на островах Дунай, Тас-Ары, Тит-Ары, кордоне Белая Скала, окрестностях пос. Тикси).

Фауна остракод перечисленных водоемов приводится впервые и представлена 36 видами, 13 родами и 6 семействами подотряда Rodosora. По обилию доминируют виды из сем. Candonidae, составляющие 72% всего состава. Только один род *Candona* из этого семейства насчитывает 20 видов, или 55% (табл. 3). Наиболее богаты озера близ кордона Белая Скала (17 видов), островов Тас-Ары и Дунай (по 12) и водоемы в окрестностях г. Норильска (10). Доминируют здесь *Candona pedata* (до 40 экз. в пробе), *C. rectangulata*, *C. mülleri* (20–30 экз.), а на о. Дунай – *C. groenlandica* и *C. ustlenski*. Последняя описана автором как новый для науки вид (Семенова, 1996б). Из *Cyprididae* повсеместно встречался *Eucypris glacialis* (17–25 экз. в пробе). К видам, отмеченным в одном-двух водоемах относятся *Darwinula stevensoni*, *Cytherissa lacustris* (о. Тас-Ары, озеро близ р. Бедер на кордоне Белая Скала), *Dolerocypris*, *Notodromas* (кордон Белая Скала), *Candona candida* var. *humilis* (о. Тит-Ары). Только в заповеднике обитают *Candona sibirica* G.W. Müller, ранее описанная из водоемов Новосибирских островов и *C. krochini* Bronst., 1947, найденная в оз. Дальнем на Камчатке (Бронштейн, 1947). *Cryptocandona reducta* – редкий вид для Восточной Сибири, найден в оз. Голубое (Красноярский край). Большинство найденных видов являются стено-термно-холодолобивыми, круглогодичными.

Алтайский заповедник. 52–51° с.ш. и 87–88° в.д. Обследованы побережье Телецкого озера, горные озера Аюкуль, Чири, Малое Чири, равнинные озера Кочимер, Арсоек, Кубышка, Сайганыш, реки Кайра, Кыга, Сурьеза, а также ручьи, ключи и временные водоемы (Семенова, 2003б). На обследованной территории зарегистрировано 35 видов остракод из 6 семейств и 20 родов. По обилию видов первое место занимает семейство Cyprididae (34.3%), второе – Candonidae (~ 23%). Наиболее богаты видами водоемы бассейна Телецкого озера. Здесь отмечено 24 таксона, из них *Eucypris lilljeborgii*, *Cyclocypris ovum*, *Cytherissa lacustris* встречались на всех станциях. Менее разнообразна фауна реки Кыга и оз. Чири, расположенного также в бассейне Телец-

кого озера. Из 15 найденных здесь видов доминировали *C.ovum*, *C.serena*, *Candona lepnevae*. Минимальное количество остракод отмечено в оз. Кочимер. Только в этом водоеме найдены *Stenocypris fischeri* и *Potamocypris wolffi*. Коэффициент встречаемости в водоемах и водотоках заповедника изменяется от 4.5 до 36.4%, и только у *Cyclocypris ovum* он составляет 72.7%. Выявлено 2 новых для водоемов России вида, известные ранее только в Монголии – *Ilyocypris lacustris* Kaufm., 1900 и *Limnocythere mongolica* Daday, 1901.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, за период исследования на территории России автором отмечено 124 вида остракод из 35 родов и 9 семейств подотряда Podocopa. 15 видов остракод отмечены как новые для водоемов России, 4 вида – *Candona ustlenski*, *Stenocypris acatovi*, *S.bronsteini*, *S.karacalpacii* определены автором как новые для науки. (Семенова, 1996, в печати). Основной фонд фауны составляют голарктические и палеарктические виды. Широкое распространение по всем водоемам имеют 15 видов, причем 7 из них являются космополитами (*Cyclocypris ovum*, *Cypria ofthalmica*, *Heterocypris incongruens*, *Herpetocypris reptans*, *Cypridopsis aculeata*, *C.newtoni*, *Potamocypris villosa*, *Darwinula stevensoni*).

Исследования последних лет показали, что многие виды, отмеченные ранее только для водоемов европейской Арктики (Бронштейн, 1947, Семенова, 2003а), на самом деле имеют более широкий ареал и распространены по всему арктическому побережью. К ним относятся *Candona groenlandica*, *C.pedata*, *C.rectangulata*, *C.lapponica* var. *arctica*, *C.candida* var. *humilis*. Только в северных водоемах обнаружены *Eucypris glacialis*, *Candona mülleri* (самая южная точка – Шекснинское водохранилище), *Cyclocypris serena*, *Potamocypris pallida*, *Cryptocandona reducta*, *C.vavrai*. Только в палеаркто-ориентальной области найдены *Candona lepnevae*, *C.krochini*, *C.sibirica*, *C.ustlenski*, *Cypria kolymentensis*.

Один вид (*Leptocythere longa*) является представителем Понто-Каспийской фауны, а *Limnocythere mongolica* и *Ilyocypris lacustris*, найденные на Алтае – вселенцы из Монголии. Географическое положение исследованных автором водоемов предопределило присутствие в комплексах остракод значительного числа холодолюбивых видов. Выделено 3 экологические группы остракод, характеризующихся осо-

бенностями жизненных циклов и структурой популяций. Первая объединяет 12 типично весенних, моноциклических видов, появляющихся из латентных яиц. Во вторую группу входят 52 ди- или полициклических вида, встречающихся в водоемах в течение вегетационного сезона и появляющихся, как правило, из латентных яиц. Третья – объединяет 60 круглогодичных моноциклических видов с длительным периодом развития и зимующих на различных личиночных стадиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бронштейн З.С. Фауна СССР. Ostracoda пресных вод. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Т.2. Вып.1 339 с.
- Гагарин В.Г., Величко Е.С. О мейобентосе озер Северо-Двинской системы и Шекснинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем Л.: Наука. 1982. С. 112–126.
- Луфферова Л.А. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука. 1968. Вып. 17(20). С. 78–81
- Луфферова Л.А. К вопросу о питании *Notodromas monacha* (Ostracoda) // Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Л.: Наука, 1971. № 7. С. 36–39
- Луфферова Л.А. К биологии *Cypridopsis vidua* (Ostracoda) // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука, 1974. Вып. 25 (28). С. 107–118
- Луфферова Л.А., Сорокин Ю.И. К биологии *Dolerocypris fasciata* (Ostracoda) // Труды Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Л.: Наука, 1971. Вып. 21 (24). С. 196–202
- Семенова Л.М. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища // Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Л.: Наука, 1977а. № 34. С. 35–37
- Семенова Л.М. Материалы по фауне остракод (Ostracoda) Иваньковского водохранилища // Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Л.: Наука, 1977б. № 35. С. 41–44
- Семенова Л.М. Сезонная динамика остракод в водохранилищах Верхней Волги // Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980. Труды, вып. 44 (47). С. 80–94.
- Семенова Л.М. Ракушковые ракообразные (Ostracoda) водохранилищ Верхней Волги // Автореферат диссерт. к.б.н. М., 1985. 24 с.
- Семенова Л.М. Обзор фауны остракод (Ostracoda) водохранилищ Верхней Волги // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. Труды. Вып. 56 (59). С. 151–169.
- Семенова Л.М. Ракушковые ракообразные (Ostracoda) бассейна Волги // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. С.-Пб.: Гидрометеозидат, 1993. Вып. 68 (71). С. 109–120.
- Семенова Л.М., Гусаков В.А. Первое нахождение видов рода *Stenocypris* (Ostracoda, Crustacea) в водоемах России и Украины // Зоол. журн. 1996а. Т.75. Вып.2. С. 315–319.
- Семенова Л.М. Новый вид остракоды рода *Candona* Baird, 1845 из Восточной Сибири // Зоол. журн. 1996б. Т. 75. Вып. 3. С. 460–462.
- Семенова Л.М. Каталог Ostracoda (Crustacea) пресных водоемов России и сопредель-

ных государств // ИБВВ РАН, Борок. 1997. 37 с. Деп. в ВИНТИ 07.05.1997. № 1484 – В 97.

Семенова Л.М. Остракоды (Crustacea, Ostracoda) Волжского бассейна // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 222–228.

Семенова Л.М. Современное состояние фауны остракод в реках бассейна Волги // Малые реки: современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001а. С. 182

Семенова Л.М. Фауна остракод островных водоемов Канда拉克шского залива // Биоразнообразие Европейского Севера. Тезисы международной конференции. Петрозаводск, 2001б. С. 156.

Семенова Л.М. Видовой состав и распространение остракод (Crustacea, Ostracoda) в водоемах архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Биология внутр. вод. 2003а. №2. С. 24–27.

Семенова Л.М. Новые сведения о фауне остракод Алтая (Crustacea, Ostracoda) // Биология внутр. вод. 2003б. № 3. С. 24–27.

Семенова Л.М. Видовое разнообразие фауны остракод (Crustacea, Ostracoda) Западной Сибири // Научные основы сохранения водосборных бассейнов. Тезисы международной конференции. Улан-Удэ, 2004. Т.1. С.178–179.

Семенова Л.М. Остракоды рода *Stenocypris* Sars, 1889 (Crustacea, Ostracoda), обнаруженные в водоемах России, с описанием двух новых видов // Биология внутр. вод (в печати).

УДК 574.587:591+574.586

СТРУКТУРА ЗООПЕРИФИТОНА И ЗООБЕНТОСА РЕКИ ЛАТКА (БАССЕЙН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

© 2005 г. И.А. Скальская, А.И. Баканов, Б.А. Флеров

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Выявлены особенности структуры зооперифитона и зообентоса малой реки. В условиях максимального сближения пространственных ниш этих группировок беспозвоночных они сохраняют таксономическую и экологическую разнородность. Наиболее ярко различия в таксономической структуре зооперифитона и зообентоса проявляются в представленности олигохет и моллюсков. В перифитоне доминируют олигохеты сем. Naididae и моллюски сем. Limnaeidae, в бентосе соответственно – сем. Tubificidae и сем. Pisidiidae. В среднем донные беспозвоночные значительно крупнее организмов-обрастателей. При близких значениях численности беспозвоночных биомасса бентоса на порядок выше, чем перифитона. Ранжировка по средней биомассе зооперифитона и зообентоса выявила общего лидера – подвижного крупного хищника пиявки *Erpobdella octoculata*. Антропогенное и зоогенное (бобры) воздействие на гидробионтов реки сходно.

ВВЕДЕНИЕ

Население водоемов состоит из нескольких экологических групп, к числу которых относятся бентос и перифитон. Их роль особенно важна в очень малых реках, поскольку планктон здесь относительно беден. В силу методических особенностей изучение бентоса и перифитона, как правило, выполняется независимо разными исследователями, в результате чего полученные данные оказываются трудно сопоставимыми.

Между тем, перифитон и бентос во многих отношениях близки, хотя между ними иногда невозможно провести четкую границу (Скальская и др., 2003), поэтому представляет интерес их совместное изучение в сравнительном аспекте, позволяющем выявить общие и специфические закономерности их состава, структуры и функционирования.

Целью настоящей работы было проведение одновременных исследований зооперифитона и зообентоса р. Латки для сравнения их основных структурных характеристик.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Латка, протяженностью около 12 км, берет начало в болотах и впадает в Волжский плес Рыбинского водохранилища на его за-

падном побережье (рис. 1). Годовой объем стока реки не превышает 50000 м³. Большую часть года она имеет ширину от 3 до 15 м, скорость течения составляет 0.2–0.3 м/сек. С ноября по апрель река находится подо льдом толщиной 60–80 см. прозрачность воды колеблется от 5–20 см в период пропуска паводка до 2 м в межень (Поддубная, 1976).

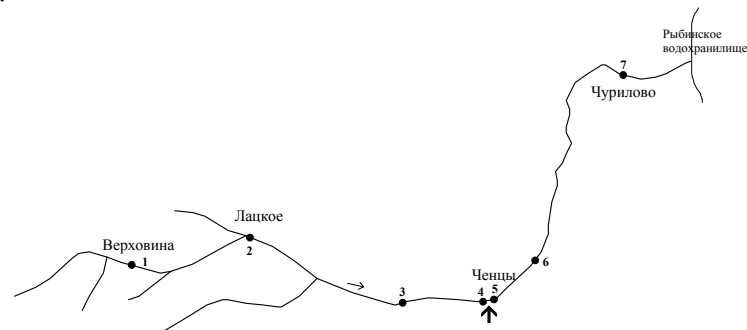


Рис. 1. Местоположение гидробиологических станций на р. Латка: 1–7 – номера станций, жирной стрелкой указано место поступления сточных вод маслосырзавода.

К настоящему времени в меженный период река превратилась в медленнотекущий водоток, ширина русла которого не более 5–6 м. В ее верхней половине максимальные глубины редко превышают 0.6 м, а в засушливые годы появляются пересыхающие участки. В среднем и нижнем течении в летнюю межень глубины местами достигают 1.5 м, грунты дна песчаные, в бочагах – песчано-илистые, на перекатах – каменисто-песчаные или каменистые, местами встречаются выходы глин. В нее впадает пять притоков, длина которых меньше 1 км, два притока длиной от 1 до 2 км и один приток (р. Вильцы), протяженностью около 2.5 км.

В бассейне реки находится 20 деревень, причем 10 наиболее крупных из них примыкают непосредственно к реке. Наиболее сильное воздействие на экосистему реки оказывают стоки маслосырзавода в полном объеме поступающие непосредственно в водоток, тогда как стоки ферм непосредственного выхода к реке не имеют и их влияние, как и воздействие подворий, проявляется в менее явной форме. Около трети бассейна реки облесено. Другая треть – занята непригодными для пахоты сырыми, заболоченными и закустаренными землями, часть которых осушена и используется в виде пастбищ. Остальная часть бассейна – это пахотные земли (Папченков, Крылов, 2003).

Гидробиологический материал собирали в течение июня–октября 2003 г. на 3–7 станциях (рис. 1).

Таблица 1
Основные характеристики гидробиологических станций р. Латка в межень

№	Местоположение	Глубина, см	Грунт и заросли	Скорость течения, см/с	Примечание
1	Вблизи истока реки	50	Размытая глина, у берегов заросли двукисточника-канареечника	0–0.5	Низ болота
2	У с. Лацкое	90	Глина, песок, галька, остатки макрофитов	0.5	Сельский пруд
3	Выше сырзавода (фоновая)	15	Заиленный песок с кусочками древесины, редкие валуны, макрофиты отсутствуют	0–0.5	По берегам лес
4	Бобровый пруд выше сырзавода	90	Сверху – серый ил, под ним – черный, заросли кубышки желтой с отмершими растениями на дне	0–0.5	По берегам лес
5	Низ стоков сырзавода	45	Черный ил	0–0.5	Вода мутная, с запахом, с пленками на поверхности
6	Бобровый пруд у моста (у д. Заломы)	120	Серый ил на почве с крупным детритом	Выше плотины – 0–0.5, ниже – 15–20	Периодически появляется ряска
7	У д. Чурилово	30	Заиленный песок между камней	15–20	По берегам пастбища

Глубина станций в межень составляла от 15 до 120 см, скорости течений от 0 до 15–20 см/с. Эти характеристики возрастали в половодье и после дождей. Различны характер грунта и степень зарастания обследованных участков (табл. 1), что свидетельствует о высоком разнообразии биотопов. Пробы перифитона отбирали с естественных субстратов – камней, коряг, деревянных мостков, а также с помощью

метода искусственных субстратов.

В последнем случае на станциях 3, 4, 7 использовали деревянные брусья размером 4×6×150 см. Весной их забивали в грунт по 8 шт. на каждую станцию. Отбор проб проводили 1–2 раза в месяц. На каждой станции извлекали по одному бруску, пилой отделяли фрагменты длиной 15 см с придонных горизонтов, помещали их в сосуд с водой, затем кисточкой и скальпелем снимали с них беспозвоночных, осадок профильтровывали через сачок с ситом из газа № 76, переносили его в банку с фиксатором (6% формалин или 70° спирт). Измеряли обросшую площадь каждого фрагмента для последующих расчетов численности и биомассы беспозвоночных на 1 м². Дальнейшая обработка материалов проведена по общепринятым методикам. В данной работе используются только материалы, полученные с искусственных субстратов.

Пробы бентоса собирали в первые два срока наблюдений (4 июня и 3 июля) на семи станциях, затем в оставшиеся 5 сроков наблюдений – на четырех станциях (3, 4, 5 и 7). В качестве орудия сбора бентоса использовали пневматический штанговый дночерпатель Мордухай-Болтовского с площадью захвата 50 см², на каждой станции производили две выемки грунта, объединяемые в одну пробу площадью 0.01 м². Содержимое пробы промывали через сито из мельничного газа № 21 и фиксировали 10% формалином. Разборку проводили в лабораторных условиях с использованием лупы с двукратным увеличением, т. е. учитывали, в основном, организмы макрозообентоса.

Зооперифитон и зообентос характеризовали следующими показателями: Ч – численность, Б – биомасса, S – число видов, Н – видовое разнообразие по Шеннону, рассчитываемое по численности, Е – выравниваемость по Пиелу, λ – доминирование по Симпсону (Песенко, 1982), для бентоса дополнительно использовали: КИСС – комбинированный индекс состояния сообщества, КИЗ – комбинированный индекс загрязнения по зообентосу (Баканов, 2000), хирономидный индекс Балушкиной (Балушкина, 1976).

При составлении таксономических списков водных беспозвоночных зооперифитона и зообентоса нужно иметь в виду, что значительная часть пойманных особей до вида определена быть не может. В первую очередь это касается личиночных стадий водных насекомых, которые определяются до личиночной формы, группы видов, группы родов и т.д. Но и у других водных организмов, например у олигохет,

составляющих часто до 50 и более процентов бентоса, основная часть особей представлена неполовозрелыми экземплярами, которые тоже в большинстве случаев не определяются до вида, поэтому желательно в подобных ситуациях использовать термин «низший определяемый таксон» (НОТ) и говорить о списках НОТ, а не видовых (Баканов, 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В зооперифитоне на искусственных субстратах обнаружено более 70 таксонов мейо- и макробеспозвоночных, из них – 32 личинки хирономид, 9 – моллюски, по 7 – олигохеты и нематоды, 5 – личинки ручейников, по 3 – личинки поденок и ракообразные, 8 – прочие. Минимальное число таксонов отмечено на ст. 3 (26), максимальное – на ст. 7 (49). Такая же тенденция сохранялась и по среднему числу видов в пробе и по величине индекса видового разнообразия Шеннона (табл. 2).

Таблица 2

Некоторые показатели состояния зооперифитона р. Латка в 2003 г.

Номера станций, дата наблюдений	Показатели					
	Ч, экз./м ²	Б, г/м ²	S	H	E	λ
Станция №3						
3 июля	100	0.5	2	0.92	0.92	0.56
17 июля	800	0.4	3	1.06	0.53	0.64
5 августа	150	0.01	3	–	–	–
21 августа	90	0.002	1	0	0	0
11 сентября	2300	0.1	8	2.27	0.72	0.31
7 октября	4300	0.7	13	2.67	0.70	0.23
Станция 4						
3 июля	500	8.8	6	2.35	0.84	0.26
17 июля	80	0.02	2	0.92	0.92	0.56
5 августа	370	1.7	6	2.22	0.86	0.27
21 августа	200	0.02	4	1.92	0.96	0.28
11 сентября	1000	3.9	13	3.15	0.85	0.17
Станция 7						
3 июля	160	0.05	3	1.92	0.96	0.28
17 июля	1400	0.7	14	2.87	0.76	0.21
5 августа	7300	2.8	19	3.14	0.73	0.20
21 августа	8300	3.0	24	3.05	0.66	0.20
11 сентября	6800	2.7	25	3.46	0.75	0.16
7 октября	15900	2.0	25	3.64	0.76	0.11

Показатель выравненности на станциях 4 и 7 колебались в пределах 0.66–0.96, минимальное значение наблюдалось на ст. 3 в середине июля. Индекс доминирования Симпсона на всех станциях заметно снижался от лета к осени и достигал минимального значения на ст. 7.

Максимальная средняя численность зооперифитона отмечена на ст. 7 (6400 экз./м²), минимальная на ст. 4 (430 экз./м²), но средняя биомасса была максимальной именно на последней станции и составляла 2.9 г/м², хотя ее колебания здесь наиболее заметны (рис. 2) Вклад отдельных таксонов в показатели обилия зооперифитона иллюстрируют рис. 3 и 4.

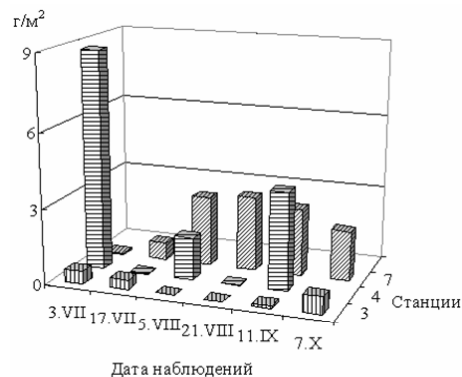


Рис. 2. Колебания биомассы зооперифитона р. Латка в 2003 г.

По численности ярко выражено доминирование в наибольшей степени способных к расселению молодых личинок хирономид (I и II возраста). Они давали 30.7% численности зооперифитона. За ними следуют личинки ручейников *Lipe phaeopa* и нематоды *Tridentulus floreanae*. Среди остальных наиболее значимых таксонов преобладали личинки хирономид разных видов. Ранжирование по биомассе зооперифитона показывает иную картину. Наибольший вклад вносили виды с крупными индивидуальными размерами – пиявки, личинки ручейников, моллюски, водяной ослик и др. хотя большинство из них не входило в число лидеров по численности. К ним принадлежали в первую очередь пиявки *Erpobdella octoculata*, на долю которых приходилось 28.6% общей биомассы, за ними следовали личинки ручейников *Anabolia soror*, моллюски *Anisus* sp., *Acroloxus lacustris*. Последние три таксона вместе давали 22.2% всей биомассы. Среди хирономид лидирующее значение имели личинки *Paratanytarsus confusus*, *Cricotopus* gr. *bicinctus*, *Dicrotendipes nervosus* (6.0%).



Рис. 3. Ранговое распределение таксонов зооперифитона р.Латка по средней численности. 1 – *Larvula* Chironomidae; 2 – *Lipe phaeopa*; 3 – *Tridentulus floreanae*; 4 – *Chaetogaster diastrophus*; 5 – *Cricotopus* gr. *bicinctus*; 6 – *Parakiefferiella bathophila*; 7 – *Polypedium exsectum*; 8 – *Paratanytarsus* sp.; 9 – *Tanytarsus* sp.; 10 – *Cricotopus* sp.; 11 – *Corynoneura scutellata*; 12 – *Microtendipes pedellus*; 13 – *Larvula* Trichoptera; 14 – *Baetis* sp.; 15 – *Chaetogaster diaphanous*; 16 – *Hydra* sp.; 17 – *Nais pardalis*; 18 – *Larvula* Ephemeroptera; 19 – *Ablabesmyia monilis*; 20 – *Diamesa* sp.; 21 – *Tobrilus helveticus*; 22 – *Asellus aquaticus*; 23 – *Paratanytarsus austriacus*; 24 – *Simulium* sp.; 25 – *Thienemanniella* gr. *clavicornis*; 26 – *Stylaria lacustris*; 27 – *Anisus* sp.; 28 – *Eumonhystera filiformis*; 29 – *Tanytarsus verrallii*; 30 – *Monhystera lemani*.

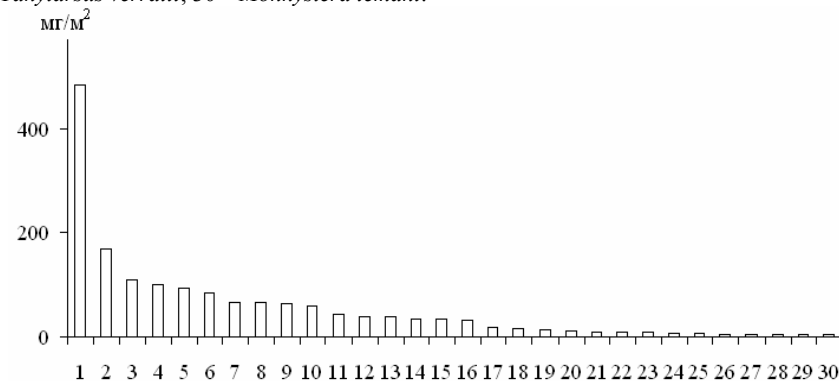


Рис. 4. Ранговое распределение средней биомассы таксонов зооперифитона р.Латка в 2003 г. 1 – *Erpobdella octoculata*; 2 – *Anabolia soror*; 3 – *Anisus* sp.; 4 – *Acroloxus lacustris*; 5 – *Phryganea bipunctata*; 6 – *Asellus aquaticus*; 7 – *Pothamophylax stellatus*; 8 – *Glossiphonia complanata*; 9 – *Lipe phaeopa*; 10 – *Baetis* sp.; 11 – *Limnaea auricularia*; 12 – *Physa fontinalis*; 13 – *Anisus acronicus*; 14 – *Paratanytarsus confusus*; 15 – *Cricotopus* gr. *bicinctus*; 16 – *Dicrotendipes nervosus*; 17 – *Microtendipes pedellus*; 18 – *Limnaea lagotis*; 19 – *Larvula* Chironomidae; 20 – *Baetis rhodani*; 21 – *Paratanytarsus* sp.; 22 – *P.austriacus*; 23 – *Baetis vernus*; 24 – *Parakiefferiella bathophila*; 25 – *Polypedium exsectum*; 26 – *Neureclipsis bimaculata*; 27 – *Ablabesmyia monilis*; 28 – *Cricotopus* sp.; 29 – *Limnaeidae* (sp.); 30 – *Simulium* sp.

Тенденции изменения относительных величин наиболее значимых показателей состояния сообществ зооперифитона на исследованных участках иллюстрирует рис.5. В основном они соответствуют каскадному принципу: происходит увеличение показателей численности, биомассы, числа видов в пробе и индекса видового разнообразия Шеннона от среднего течения (ст. 3) к нижнему (ст. 7).

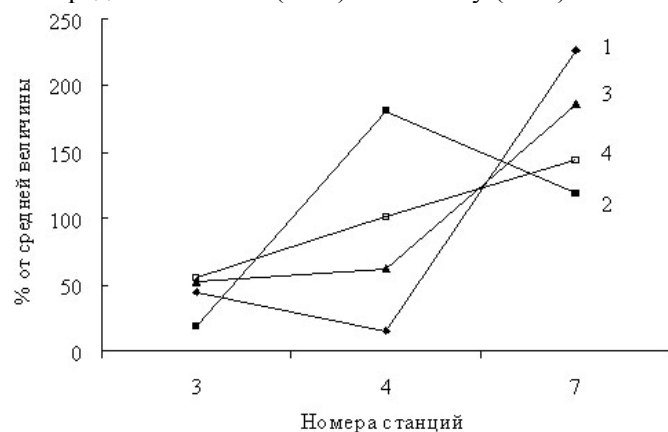


Рис. 5. Колебания основных характеристик зооперифитона р. Латка по станциям в 2003 г. 1 – численность, 2 – биомасса, 3 – число видов, 4 – Н.

В период наших исследований в зоне прямого воздействия стоков маслосырзавода исследования зооперифитона не проводились. Однако ранее, в 1996 г. выполнялись подобные работы и в загрязненных участках, где отмечалось снижение видового разнообразия беспозвоночных и формирование специфического техногенного зооценоза с доминированием нематод *Tobrilus helveticus*, *Monhystera stagnalis*, *Dorylaimus stagnalis*, которые составляли 90.9% общей численности. По мере улучшения экологической ситуации это сообщество сменялось другим, с иными доминантами. На искусственных субстратах при полуторамесячной экспозиции численность беспозвоночных достигала 24.6 тыс. экз./м², биомасса – 39.4 г/м², доминировали несвойственные для перифитона типично бентосные личинки хирономид *Chironomus* gr. *thummi* (Скальская, 2002). В 2003 г. за пределами зоны наиболее сильного влияния стоков маслосырзавода, несмотря на разного рода воздействия, в ее низовьях отрицательных последствий для беспозвоночных не отмечено.

Таксономический состав бентоса обычен для подобных водо-

емов данного региона. Он включал 26 видов и форм личинок хирономид, 8 – прочих насекомых, 11 – олигохет, 6 – моллюсков, 3 – пиявок и 1 вид ракообразных (*Asellus aquaticus*). В 80-е гг. число видов хирономид превышало 50 (Гребенюк, 1994). В 2000 г. тот же исследователь обнаружил 29 видов (Гапеева и др., 2003а, б). В 1995 г. проводились сравнительные исследования сообществ водных беспозвоночных на искусственных субстратах (листья березы и липы) и в грунте. В первом случае найдено 34 вида, во втором – 24 (Щербина, 2003).

Представляется интересной находка в р. Латке олигохеты *Tubifex ignotus* (Štöle) (определена Н.Р. Архиповой), которая отсутствует в обзоре фауны макробеспозвоночных малых рек Верхнего Поволжья (Жгарева, Щербина, 2003). В монографии (Волга и ее жизнь, 1978) этот вид указан для Нижней Волги.

Число видов на станции за один срок наблюдений колебалось в широких пределах – от 0 (ст. 4) до 12 (ст. 7). Наименьшее суммарное число видов (10) за весь период наблюдений выявлено на ст. 5, а наибольшее (32) – на ст. 7. Видовое разнообразие, оцениваемое индексом Шеннона, изменялось от 0 (на ст. 5 найден только один вид), до 2.99 бит/экз. на ст. 3 (табл. 3). В 2000 г. этот показатель был несколько выше (0.8–3.2 бит/экз.) (Гапеева и др., 2003б), но это, возможно, обусловлено тем, что размер пробы у этих исследователей был больше – 1/40 м². Примерно такие же значения индекса Шеннона отмечались и в 90-х годах, причем среднее значение этого показателя на искусственных субстратах (2.03 бит/экз.) было несколько меньше, чем на естественных грунтах (2.24 бит/экз.) при одинаковой площади пробы (Щербина, 2003). Характер колебаний величины Н по станциям близок к таковому для количества видов (рис. 6). Если рассчитать обобщенную за весь сезон наблюдений величину Н, то максимального значения (4.21 бит/экз.) она достигает на фоновой станции 3, а минимального (2.55 бит/экз.) – на ст. 5.

Максимальная выравненность распределения особей по видам свойственна ст. 3 ($E = 0.98$), минимальная – ст. 4 ($E = 0.75$) (табл. 3). Индекс доминирования Симпсона, наоборот, имеет максимальное значение ($\lambda = 0.24$) на загрязняемой ст. 5.

Графики ранговых распределений наглядно показывают характер доминирования отдельных видов по численности или биомассе (рис. 7, 8).

Таблица 3
Колебания основных характеристик зообентоса р.Латка во времени и пространстве
(2003 г.)

Станция	Показатель	4.VI	3.VII	17.VII	5.VIII	21.VIII	11.IX	7.X
3	Ч	19	18	18	12	23	26	24
	S	5	8	9	5	8	10	9
	H	2.19	2.66	2.97	2.12	2.77	2.99	2.95
	E	0.94	0.89	0.94	0.91	0.92	0.9	0.93
	λ	0.24	0.19	0.17	0.26	0.16	0.15	0.15
	ТИ	73.7	38.9	33.3	16.7	47.8	30.8	29.2
	СС	2.8	3	3	2.5	2.6	3	2.9
	ИБ	6.5	7.1	2.6	6.5	6.5	8.5	0.9
4	Ч	0	11	12	21	6	26	29
	S	0	5	5	6	3	7	7
	H	–	1.97	2.19	2.14	1.46	2.54	2.57
	E	–	0.85	0.94	0.83	0.92	0.9	0.91
	λ	–	0.31	0.24	0.29	0.39	0.2	0.19
	ТИ	–	72.7	58.3	76.2	50	53.8	65.5
	СС	–	3.8	3.5	3.5	3.4	3.6	3.6
	ИБ	–	11.5	11.5	6.5	6.5	9	9
5	Ч	15	28	26	7	22	33	33
	S	5	7	4	1	6	6	4
	H	2.16	2.55	1.78	0	2.33	2.29	1.87
	E	0.93	0.91	0.9	0	0.9	0.88	0.93
	λ	0.25	0.2	0.32	1	0.23	0.39	0.29
	ТИ	86.7	78.6	73.1	100	72.7	72.7	57.6
	СС	3.5	3.6	3.8	4	3.6	3.8	3.7
	ИБ	11.5	9	9.4	–	9.7	9.2	10.4
7	Ч	53	23	22	17	26	28	46
	S	9	9	9	8	8	8	12
	H	2.29	2.97	2.95	2.82	2.75	2.58	2.44
	E	0.72	0.94	0.93	0.94	0.92	0.86	0.68
	λ	0.28	0.15	0.14	0.16	0.17	0.22	0.32
	ТИ	43.4	39.1	40.9	47.1	57.7	39.3	65.2
	СС	2.9	2.7	2.5	3.1	2.7	2.6	3.3
	ИБ	9	6.5	6.5	1.5	1.7	2.1	7.2

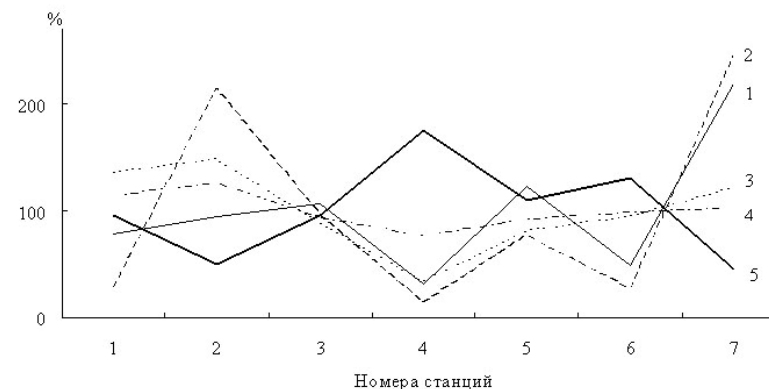


Рис. 6. Колебания основных характеристик зообентоса р.Латка в 2003 г. По оси ординат – значения характеристик % от средней величины, 1 – численность, 2 – биомасса, 3 – число видов, 4 – видовое разнообразие, 5 – индекс КИСС.

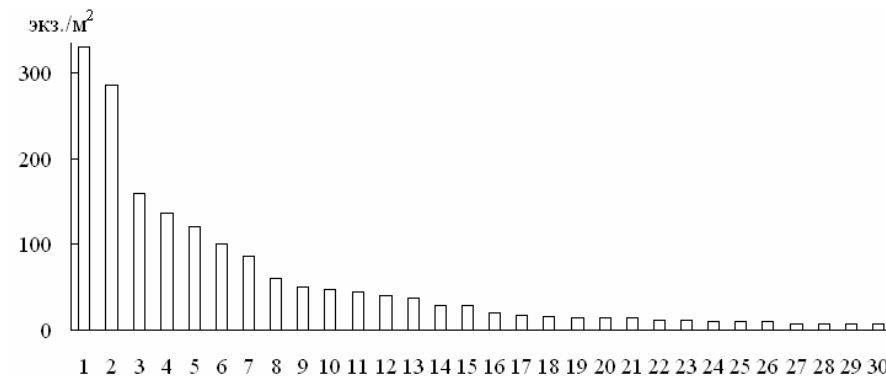


Рис. 7. Ранговое распределение таксонов зообентоса р. Латка по численности в 2003 г. 1 – *Limnodrilus hoffmeisteri*; 2 – *Tubifex tubifex*; 3 – *Potamothenis hammoniensis*; 4 – *Procladius choreus*; 5 – *Euglesa* sp.; 6 – *Tanytarsus* sp.; 7 – *Chironomus piger*; 8 – *Tubifex newaensis*; 9 – *Microtendipes pedellus*; 10 – *Erpobdella octoculata*; 11 – *Amesoda scaldiana*; 12 – *Psammoryctides albicola*; 13 – *Limnodrilus udekemianus*; 14 – *Cryptochironomus* gr. *defectus*; 15 – *Polypedilum* sp.; 16 – *Cricotopus* gr. *silvestris*; 17 – *Pisidium amnicum*; 18 – *Stylodrilus heringianus*; 19 – *Tabanus* sp.; 20 – *Chironomus riparius*; 21 – *Euglesa casertana*; 22 – *Glossiphonia complanata*; 23 – *Ablabesmyia monilis*; 24 – *Asellus aquaticus*; 25 – *Psammoryctides barbatus*; 26 – *Helobdella stagnalis*; 27 – *Chironomus* sp.; 28 – *Psectrotanypus varius*; 29 – *Ecnomus tenellus*; 30 – *Gyrinus* sp.

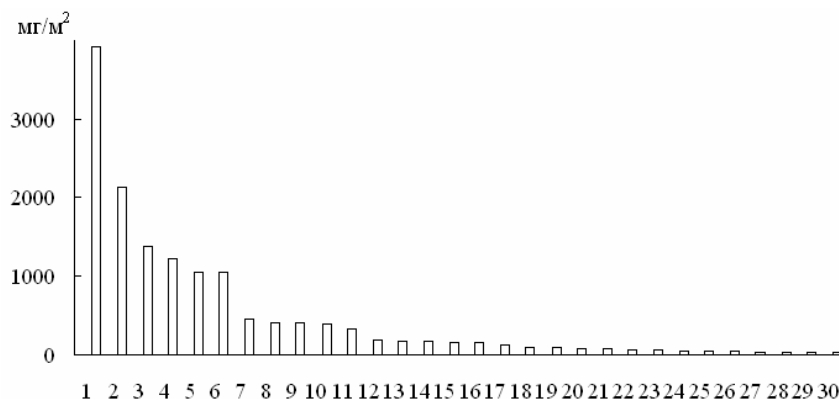


Рис. 8 Ранговое распределение таксонов зообентоса р. Латка по биомассе в 2003 г. 1 – *Erpobdella octoculata*; 2 – *Tubifex newaensis*; 3 – *Tubifex tubifex*; 4 – *Amesoda scaldiana*; 5 – *Chironomus piger*; 6 – *Limnodrilus hoffmeisteri*; 7 – *Pisidium amnicum*; 8 – *Potamothenix hammoniensis*; 9 – *Euglesa* sp.; 10 – *Procladius choreus*; 11 – *Aeschna cyanea*; 12 – *Limnodrilus udekemianus*; 13 – *Chironomus riparius*; 14 – *Tanytarsus* sp.; 15 – *Tabanus* sp.; 16 – *Phryganea bipunctata*; 17 – *Glossiphonia complanata*; 18 – *Psammoryctides albicola*; 19 – *Cryptochironomus* gr. *defectus*; 20 – *Microtendipes pedellus*; 21 – *Chironomus* f.l. *plumosus*; 22 – *Euglesa casertana*; 23 – *Lepidoptera* (l.) sp.; 24 – *Polypedilum* sp.; 25 – *Stylodrilus heringianus*; 26 – *Ecnomus tenellus*; 27 – *Helobdella stagnalis*; 28 – *Asellus aquaticus*; 29 – *Amesoda solida*; 30 – *Lipe phaeopa*.

По численности первые три места занимают малощетинковые черви из сем. Tubificidae, индивидуальное доминирование выражено слабо – по шкале доминирования КТШ-5 (Баканов, 1987) наиболее обильный вид *Limnodrilus hoffmeisteri* (18.1% общей численности бентоса) относится к числу субдоминантов, последующие шесть видов – к числу второстепенных видов.

Семнадцать видов, численность каждого из которых $\geq 1\%$, дают в сумме 86.9% общей численности бентоса. По биомассе доминирование выражено несколько сильнее – занимающая первое место пиявка *Erpobdella octoculata* дает 26.7% биомассы всего бентоса, а биомасса первых шестнадцати видов составляет 92.2% общей биомассы бентоса.

Численность организмов в пробах колебалась от 0 (ст. 4) до 53 экз. (ст. 7). Максимальная средняя численность была характерна для ст. 7 (рис. 6, табл. 3). Достаточно высокой численностью бентосных организмов отличалась и загрязняемая ст. 5, причем $> 70\%$ организмов относились к олигохетам-тубицидам.

Биомасса бентоса – важнейший показатель для оценки кормовой базы рыб-бентофагов, за первые два срока наблюдений была наиболее высокой на станциях 2 и 7, на последней станции 11 сентября она достигла максимальной величины 57.4 г/м^2 . Величина биомассы испытывала значительные колебания, как по станциям, так и по срокам наблюдений (рис. 9).

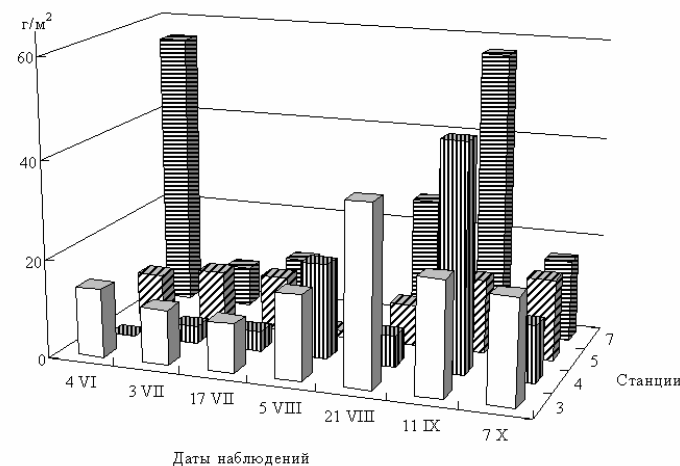


Рис. 9. Колебания биомассы зообентоса р. Латка в 2003 г.

Средняя за сезон численность организмов бентоса составила 2200 экз./м^2 , биомасса – 17 г/м^2 , это достаточно высокие для водоемов такого типа цифры. Доминировали олигохеты, составлявшие 57.4% численности и 48.8% биомассы. В предыдущие годы на отдельных станциях количественные показатели бентоса достигали значительно больших величин, например, на станции в 1 км ниже сброса сточных вод маслозавода численность *Tubifex tubifex* достигала 260000 экз./м^2 , биомасса – 540 г/м^2 (Поддубная, 1976). В 1995 г. в районе поступления сточных вод маслозавода биомасса бентоса составляла чрезвычайно большую величину – 2474.8 г/м^2 (Щербина, 2003), т. е. в 150 раз выше максимального значения (16.5 г/м^2) на этой станции в период наших исследований.

Очевидно, количественные показатели развития бентоса в Латке испытывают значительные колебания по годам, зависящие в первую очередь от особенностей гидрологического режима – уровня воды, скорости течения, определяющего содержание кислорода в придон-

ном слое воды. Так в 1999 г. (до создания бобрами пруда) на ст. 4 моллюски сем. Pisidiidae составляли 82.5% численности и 96.6% биомассы бентоса. В период наших исследований на этой станции встречались только створки отмерших моллюсков, живых же экземпляров не обнаружено.

Общее состояние бентоса, оцениваемое индексом КИСС, было наилучшим на ст. 7, наихудшим – на станциях 4 и 6 (обе расположены в бобровых прудах) (рис. 6), загрязняемая стоками маслосырзавода ст. 5. занимала по этому показателю промежуточное положение. Четыре показателя (ТИ, СС, ИБ и КИЗ), использованные для оценки загрязненности грунтов, дают, в общем, сходную картину (рис. 10, табл. 3). Бобровые пруды (станции 4 и 6) и загрязняемая стоками маслосырзавода ст. 5. имеют близкие значения этих показателей. Если ТИ и КИЗ максимальны на ст. 5, то СС и ИБ – на ст. 4.

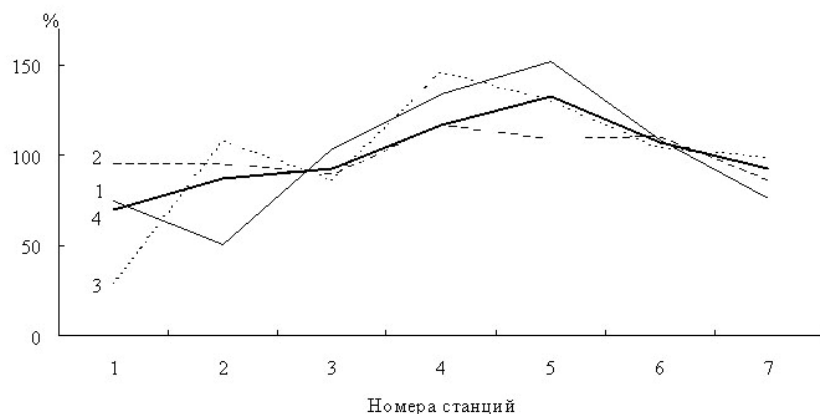


Рис. 10. Колебания значений индексов загрязнения р. Латка по зообентосу в 2003 г. по оси ординат – значения индексов, % от средней величины; по оси абсцисс – номера станций. 1 – тибифидный индекс, 2 – средняя сапробность, 3 – индекс Балушкиной, 4 – индекс КИЗ.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В отличие от крупных водоемов, где твердые субстраты могут находиться на любом расстоянии от дна водоема, особенностью обитания зооперифитона и зообентоса малых водотоков, подобных р.Латка, служит максимальное сближение пространственных ниш этих экологических группировок беспозвоночных. Однако, несмотря на возможность тесных контактов между обитателями дна и твердых

субстратов эти сообщества сохраняют таксономическую и функциональную обособленность. Из 108 таксонов, обнаруженных в перифитоне и бентосе, общими для них были 21 (19% всего списка). Различия хорошо заметны в первую очередь по составу олигохет и моллюсков. В перифитоне живут главным образом представители сем.Naididae и сем.Limnaeidae, а в бентосе – сем.Tubificidae и сем.Pisidiidae. Соответственно и доминирующие виды среди этих групп различны. В перифитоне лидируют мелкие олигохеты *Chaetogaster diastrophus*, *Ch. diaphanus*, моллюски – *Anisus* sp., *A. acronicus*, *Acroloxus lacustris*, в бентосе – олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Pothamotrix hammoniensis*, моллюски – *Euglesa* sp., *Amesoda scaldiana*. Эти данные в дальнейшем могут быть уточнены при параллельном учете мейобентосных организмов.

Среди богатого видами сем. Chironomidae отмечено наибольшее число общих для перифитона и бентоса таксонов (12). Из этого семейства в перифитоне по числу видов преобладали ортокладиины, а в бентосе хирономины. Различен и состав доминирующих таксонов. В перифитоне наиболее многочисленны *Paratanytarsus confusus*, *Cricotopus* gr. *bicinctus*, *Dicrotendipes nervosus*, в бентосе – *Procladius choreus*, *Tanytarsus* sp., *Chironomus piger*. Ручейники наиболее представлены и обильны в перифитоне, причем на проточных участках массовым видом были личинки *Lipe phaeopa*, которые найдены и в бентосе. Ряд подвижных беспозвоночных – пиявки, водяной ослик, некоторые поденки встречаются как в бентосе, так и перифитоне.

При незначительном отличии средней численности зооперифитона и зообентоса р. Латка (соответственно 2700 и 2200 экз./м²) биомасса донных беспозвоночных превосходила таковую обрастателей на порядок (соответственно 17.0 и 1.7 г/м²), т.е. бентосные организмы значительно крупнее перифитонных, что обусловлено длительной адаптацией к различным условиям обитания и прежде всего уровням обеспеченности пищей. На заиленных грунтах, богатых органическими веществами биомасса бентоса выше, чем перифитона на субстратах толщи воды, т.к. представители последнего поглощают накопленные на твердых поверхностях пищевые частицы или добывают их из толщи воды. Ранжировка по средней биомассе показала, что на первом месте и в перифитоне и в бентосе оказались подвижные крупные хищники – пиявки *Erpobdella octoculata* (соответственно 28.6 и 26.7 %). Тесное сближение пространственных ниш этих группировок гид-

робионтов способствует биологической активности эвритопных беспозвоночных.

Мы исходим из того очевидного факта, что вода и грунт – разные субстраты, разные компоненты экосистемы водоема, их качество взаимосвязано, но не жестко, не однозначно. Поэтому и оценивать его нужно отдельно для воды и для грунтов. Зообентос обитает в грунте, а не в воде (поровая вода имеет свойства, отличные от основной водной массы). Поэтому характеристики зообентоса лучше отражают качество грунтов, но не воды (Попченко, Булгаков, 1992). Если зоо-, фито- и бактериопланктон и перифитон обитают в воде, и их характеристики отражают качество воды непосредственно, то характеристики бентоса – лишь опосредованно.

Общепринято, что по результатам исследования сообществ зообентоса можно составить представление о качестве воды водоема, причем под ее качеством обычно понимается степень загрязненности. Например, Л.П. Гребенюк (2002) отмечала, что по составу хирономид в 1988 г. вода р. Латки на 8 станциях из 14 относилась к классу «грязных» вод. Г.Х. Щербина (2003) по состоянию бентоса считал, что в районе сброса сточных вод маслосырзавода образовалась полисапробная зона, выше него – β -мезосапробная, ниже – α -мезосапробная зона.

Ранее была сделана попытка дать оценку антропогенной нагрузки на р. Латку (Папченков, Крылов, 2003). Учитывались следующие параметры: плотность населения в пределах водосбора, распаханность территории, количество вносимых удобрений, количество условных голов скота, стоки сырзавода. Сумма баллов всех типов антропогенной нагрузки равна 8–9, что относит реку ко II категории по степени нагрузки, которая характеризуется как слабая. В ту пору (1990–1995 гг.) река была слабо заселена бобром и зоогенный фактор еще не оказывал на ее биоту значительного влияния. В настоящее время на реке существует несколько бобровых плотин, существенно изменивших ее естественный гидрологический режим, т. е. к антропогенному влиянию добавилось достаточно сильное зоогенное.

Качество среды – это соответствие природных условий потребностям живых организмов. Некорректно говорить о качестве объекта без указания субъекта, который этим качеством будет пользоваться (Исаченко, 1980). Для питьевой, а также технической воды разработаны и применяются санитарно-гигиенические и другие ПДК. Высокие требования к воде предъявляют рыбохозяйственные ПДК. Для грун-

тов такой подход малоподходящ, хотя путем вторичного загрязнения они и влияют на качество воды, в этом случае правильнее исходить из «интересов» обитающих здесь организмов и считать, что качество грунтов тем лучше, чем обильнее и разнообразнее их население.

Состояние бентоса зависит в первую очередь от характера грунта: гранулометрического состава, содержания конкретных для различных групп организмов пищевых частиц (а не просто абстрактной «органики»), глубины, скорости течения, степени удаленности от берега, наличия зарослей макрофитов и массы других факторов, среди которых качество воды, как правило, не относится к главным. Для перифитона наряду с перечисленными факторами высокая степень загрязнения водной толщи может перекрывать влияние многих естественных параметров среды, приводить к формированию специфических техногенных структур сообществ или полностью подавлять процессы обростания. Связь перифитона с толщей воды более тесная, чем бентоса.

Результаты исследований показали, что в целом условия обитания бентосных организмов в бобровых прудах близки к таковым на подвергающейся антропогенному загрязнению ст. 5, т.е. антропогенное и зоогенное влияния на сообщество зообентоса р. Латки сходны. По состоянию зооперифитона несмотря на загрязнение в реке активно идут процессы самоочищения, явных негативных явлений на исследованных участках не отмечено.

ВЫВОДЫ

Зооперифитон и зообентос р. Латка таксономически разнородны, хотя и имеются общие для них виды, к числу которых относятся, главным образом, эвритопные или подвижные беспозвоночные. В перифитоне по числу видов преобладают личинки хирономид (ортокладиины), олигохеты сем. Naididae и моллюски сем. Limnaeidae, в бентосе – личинки хирономид (хирономины), олигохеты сем. Tubificidae, моллюски сем. Pisidiidae. В среднем донные организмы значительно крупнее обрастателей. При близких значениях средней численности биомасса бентоса на порядок выше, чем зооперифитона. Ранжировка по средней биомассе выявила общего для этих биотопических группировок беспозвоночных лидера – это подвижный хищник пиявка *Erpobdella octoculata*.

Поступление стоков маслосырзавода вызывает резкое падение видового обилия и разнообразия, снижение биомассы бентосных ор-

ганизмов, а в перифитоне – смену доминирующих видов и увеличение биомассы за счет беспозвоночных, не свойственных для данной биотопической группировки. Схожее воздействие оказывает строительная деятельность бобров – на дне бобрового пруда недостаток кислорода негативно сказывается на гидробионтах.

Структура доминирующих комплексов зооперифитона и зообентоса р. Латка, как и в верхневолжских водохранилищах, различна, что свидетельствует о дифференциации их экологических ниш. Данные о высоком видовом богатстве бентоса на каменистых грунтах по сравнению с песками и илами объясняются учетом в первом случае не только донных, но и перифитонных форм в условиях максимального сближения пространственных ниш этих группировок гидробионтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // ИБВВ АН СССР. 1987. 63 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593–В87.
- Баканов А.И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ, 1997. С. 278–282.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–82.
- Балушкина Е.В. Хирономиды как индикаторы степени загрязнения вод // Методы биол. анализа пресных вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 106–118.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гапеева М.В., Гребенюк Л.П., Еришов Ю.В., Томилина И.И. Комплексная оценка состояния донных отложений р. Латки // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003а. С. 310–322.
- Гапеева М.В., Гребенюк Л.П., Еришов Ю.В., Томилина И.И. Малые реки: комплексная характеристика реки Латки, Ярославская область // Экологическая химия. 2003б. Т. 12. № 1. С. 25–33.
- Гребенюк Л.П. Качественный и количественный состав хирономид реки Латки, малого притока Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1994. № 96. С. 40–46.
- Гребенюк Л.П. Оценка степени загрязнения р. Латки (малого притока Рыбинского водохранилища) по составу хирономид // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 2002. № 97. С. 31–33.
- Жгарева Н.Н., Щербина Г.Х. Фауна макробеспозвоночных малых рек Верхнего Поволжья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 110–118.
- Исаченко А.Г. Оптимизация природной среды. Географический аспект. М. Мысль. 1980. 264 с.
- Папченков В.Г., Крылов А.В. Определение уровня критической антропогенной нагрузки на малые реки // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.:

Наука, 2003. С. 296–308.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Поддубная Т.Л. Особенности биологии и продукции *Tubifex tubifex* (Mull.) в загрязняемом участке притока Рыбинского водохранилища // Биологические производственные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 119–126.

Попченко В.И., Булгаков Г.П. Мониторинг макрозообентоса // Руководство по гидро-биологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. С. 151–164.

Скальская И.А. Влияние стоков сыроваренного завода на зооперифитон малой реки // Биология внутр. вод. 2002. №3. С. 72–75.

Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А. Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса // Биология внутр. вод. 2003. № 4. С. 3–9.

Щербина Г.Х. Оценка влияния промышленных стоков на структуру макрозообентоса малой реки // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 277–290.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ *LIMNOSIDA FRONTOSA* SARS В РЫБИНСКОМ И ШЕКСНИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2005 г. Е.А. Соколова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
sokol@ibiw.yaroslavl.ru

Приведены материалы по распространению, численности, биомассе, возрастной и размерной структуре популяции, рассмотрены некоторые черты биологии *Limnoscida frontosa* Sars в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах. Показано, что сроки развития *L. frontosa* зависят от температуры. Индивидуальная плодовитость самок растет с увеличением их размера. Максимальная численность *L. frontosa* в июне-июле 2001 г. (1.5 тыс. экз./м³) отмечена в Шекснинском водохранилище.

ВВЕДЕНИЕ

В пелагиали озер и водохранилищ северных и умеренных широт руководящими являются формы с северным ареалом распространения, в число которых входит *L. frontosa*. В отдельных работах приводятся данные по численности и биомассе рачка. Однако сведения по экологии и биологии этого вида практически отсутствуют. По многолетним сборам зоопланктона (с 1956 по 1995 гг.) на шести стандартных станциях в Рыбинском водохранилище показано, что средняя численность *L. frontosa* колебалась от 1 до 700 экз./м³, биомасса – от 1 до 40 мг/м³; максимальные величины соответственно – 7 тыс. экз./м³ и 0.86 г/м³ (Соколова, 2002). Рачок редко входил в состав доминантного комплекса видов зоопланктона в рассматриваемый период. Но в более ранние сроки существования Рыбинского водохранилища (1947–1954 гг.) *L. frontosa* была одной из ведущих форм (Мордухай-Болтовская, 1955; Монаков, 1958). Этот рачок являлся массовым видом летнего планктона Шекснинского и Моложского отрогов (биомасса – до 202 мг/м³) (Воронина, 1959), Весьегонского расширения, Лошинского, Мшичинского, Бор-Тимонинского и других мелководных заливов (Моложский плес) (Лазарева, 1986).

В первой работе по зоопланктону оз. Белого А.К. Линко (цит. по: Смирнова, Ривьер, Пихтова, 1981) представлен список видового состава кладоцер, встреченных в озере летом 1901 г. Среди этих видов отмечена *L. frontosa*. В малых количествах рачок был обнаружен в Бе-

лом озере и реке Шексне в августе 1935 г. (Корде, 1974). *L. frontosa* играла руководящую роль в планктоне Белого озера в мае и августе 1962 г. (Пидгайко, 1969). С первого года затопления (1963 г.) она встречалась в Шекснинском водохранилище, источником зоопланктона которого был планктон Белого озера (Луферова, 1966). Рачок отмечен не только в пелагиали, но и в прибрежье Шекснинского водохранилища (Смирнов, 1966). В 70-е годы *L. frontosa* входила в комплекс доминирующих видов. В период своего максимального развития ее биомасса составляла до 35% биомассы кладоцер и до 25% от общей биомассы зоопланктона, численность достигала 2.0–3.7 тыс. экз./м³, продукция – 312 кал./м³ (Смирнова, Ривьер, Пихтова, 1981; Пихтова, 1989). В 1987 г. в центральных участках озера *L. frontosa* составляла до 29–68% от биомассы *Cladocera* и до 20–36% от общей биомассы зоопланктона (Ривьер, Литвинов, в печати). К настоящему времени *L. frontosa* перешла в разряд субдоминантов (Думнич, 1997; Думнич, Крылов, 2002).

Цель нашей работы – изучение распространения, структуры популяции и биологии *L. frontosa* в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распространение и структуру популяции *L. frontosa* изучали в августе 1998 г., июне и августе 1999 и 2000 гг. во всех плесах Рыбинского водохранилища. В июне–июле 2001 г. исследования были продолжены на 14 станциях, расположенных в оз. Белом (станции 7–14), в речной части Шекснинского водохранилища (станции 1–6) и на 14 станциях, находящихся в Рыбинском водохранилище (табл. 1). Пробы отбирали сетью Джели. Объем профильтрованной воды варьировал от 200 до 600 л. Материал фиксировали 4% формалином. Пробы просматривали полностью, разделяя при этом рачков на группы: молодь (<0.9 мм), взрослые (>0.9 мм), яйценосные самки и самцы. Самцы у *L. frontosa* хорошо отличаются от самок. Они имеют небольшую голову и длинные передние антенны (Мануйлова, 1964).

Эксперименты проводили в июле–августе 2001 г. с рачками, выловленными в прибрежье Рыбинского водохранилища сетью Джели. Опыты ставили в стаканчиках объемом 30–50 мл, в каждом из которых в профильтрованной воде находился один рачок. Ежедневно меняли воду, просматривали и измеряли рачков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

L. frontosa встречается во всех плесах, в защищенных и открытых мелководьях Рыбинского водохранилища (Волга..., 1978; Экологические..., 2001; Столбунова, 2003). В водоеме появляется в июне (реже в мае) при температуре воды 9–12°C. По результатам 40-летних наблюдений максимальную численность рачка наблюдали в августе, а в отдельные годы – в июле или сентябре. *L. frontosa* – моноциклическая форма. В конце лета – начале осени она приступает к двуполому размножению и в сентябре–октябре исчезает из планктона (Мануйлова, 1964; Соколова, 2002). В Белом озере вид также появлялся в мае, наибольшей численности достигал в августе и выпадал из планктона в октябре (Пихтова, 1989).

С 1998 г. мы начали более подробное изучение *L. frontosa*. Одной из задач было рассмотрение структурных характеристик, в частности, размерной структуры популяции. Средний размер особей в популяции отражает весь комплекс условий среды, как биотических, так и абиотических (Гиляров и др., 1981). При благоприятных экологических условиях происходит увеличение средних размеров особей, при неблагоприятных – измельчание. Кроме того, размерная структура включает в себе информацию о возрастной структуре популяции (Андроникова, 1996).

Наши исследования позволили установить, что в Рыбинском водохранилище в мае–июне популяция *L. frontosa* состояла из партеногенетических самок первого поколения (70–80% численности). В дальнейшем, в июле, августе, рачки интенсивно размножались, и численность молоди составляла 60–70%. В сентябре при температуре 10–12°C рачков не было или встречались единичные экземпляры. Необходимо отметить, что в годы с теплой весной популяция *L. frontosa* начинала свое развитие в более ранние сроки. Так, в июне 2000 г. при температуре 18–20°C основу популяции составляли взрослые особи (71–96%), самок с ова было 2–16%, самцы не встречались. В июне 1999 г. вода в водохранилище прогрелась до 25–26°C, и на большинстве станций преобладали молодые рачки – до 70%, яйценосные самки составляли 6–7% численности. Наблюдались отличия в темпах развития популяции *L. frontosa* на различных участках водохранилища, изученных в одно и то же время, что, скорее всего, связано с неоднородностью температурных условий. В пунктах, расположенных ближе к берегу и более прогреваемых, *L. frontosa* развивалась раньше, чем в

Главном плесе.

Согласно литературным данным (Мануйлова, 1964; Пихтова, 1989), самцы *L. frontosa* появляются в августе. Однако результаты наших исследований показали, что самцы встречались в Рыбинском водохранилище в июне 1999 и 2000 гг. в количестве 1.5–5.0%. В августе 1998 г. их численность равнялась 3–10% в Главном и была максимальной в Шекснинском плесе (15–35%); в августе 1999 и 2000 гг. самцов было 1–2%.

Партеногенетические самки с яйцами в выводковой камере составляли в разные годы 1–15% (максимум 25%) от общей численности *L. frontosa*. Индивидуальная плодовитость варьировала в среднем от 2 до 4 яиц. Наибольшее количество яиц, обнаруженное у самок в Рыбинском водохранилище, было равно 10. В июле 2001 г. в литорали число яиц, подсчитанное у живых самок и в фиксированных пробах, не различалось. Следовательно, данные, основанные на подсчете яиц у самок в фиксированных пробах, можно считать достоверными.

Для сравнения, индивидуальная плодовитость партеногенетических самок *Polyphemus pediculus* (L.) в Рыбинском водохранилище колебалась от 1 до 60 (Буторина, 1993), у *Bosmina coregoni* Baird – от 6 до 10 (Семенова, 1968), у *Daphnia longispina* O.F. Müll. – от 2 до 24 (Мануйлова, 1958), у *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) – 1–18 яиц (В.И. Лазарева, неопубликованные данные). Максимальное количество яиц, зарегистрированное в экспериментах в оз. Глубоком, составляло у *D. brachyurum* – 5, у *Daphnia galeata* G. Sars – 16 (Бойкова, 2002). Анализ этих данных показывает, что *L. frontosa* характеризуется невысокой плодовитостью, что, возможно, может быть одной из причин невысокой численности этого рачка в Рыбинском водохранилище. Плодовитость является одним из приспособительных свойств организма, обеспечивающих стабильное существование вида в данных условиях. Она зависит от скорости полового созревания, величины приносимого приплода, соотношения полов, частоты размножения, продолжительности жизни, скорости развития эмбрионов (Курандина, 1975).

В экспериментах с самками из Рыбинского водохранилища нам удалось установить, что *L. frontosa* растет в течение всей жизни, но максимальные темпы роста (0.12–0.18 мм/сут.) наблюдались в первые дни жизни и при отрождении молоди. Партеногенетические самки начинали размножаться на 7 день. По данным Семеновой (1968), у *Bos-*

mina coregoni из Рыбинского водохранилища отрождение молоди наблюдали на 6–8 день жизни. В Саратовском водохранилище *Chydorus sphaericus* (O.F. Müll.) первый помет давал на 4–5 сутки, а *D. longispina* и *Daphnia cucullata* G. Sars – на 8–10 сутки (Тимохина, 1980), т.е. по темпам полового созревания *L. frontosa* занимает среднее положение среди перечисленных видов. Каждая самка *L. frontosa* отрождала 1–3 помета, среднее количество яиц в каждом из них – 2. Продолжительность эмбрионального развития 1–2 суток. 54% родившихся рачков составляли самки, 46% – самцы. Отмечено одновременное появление самцов в опытах и в водоеме. Впервые наблюдали процесс копуляции и образование гамогенетических яиц темно-зеленого цвета.

Сравнительное изучение распределения и структуры популяции в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах проводили в июне–июле 2001 г. Вода в Шекснинском водохранилище в это время прогрелась до 17.0–18.8°C, а в Рыбинском – до 18–24°C. Прозрачность во всех пунктах Рыбинского водохранилища была не ниже 1 м (1.0–1.9 м), а в Шекснинском – на 6 станциях менее 1 м (0.7–0.9 м), а на остальных – 1.2–4.0 м. Однако более низкие температуры и прозрачность не оказывали отрицательного воздействия на развитие *L. frontosa*. Численность и биомасса этого вида в Шекснинском водохранилище выше, чем в Рыбинском. Максимальное количество рачков в первом водоеме – 1500 экз./м³, биомасса – 0.136 г/м³ (вход в Северо-Двинский канал), минимальная численность 8–59 экз./м³ (устья рек Кема и Ковжа), а в остальных пунктах – от 86 до 770 экз./м³ (биомасса – 0.011–0.102 г/м³) (табл. 1).

Во втором водоеме наибольшая численность *L. frontosa* отмечена ниже плотины Шекснинской ГЭС – 1250 экз./м³ (биомасса 0.161 г/м³); в пунктах Торowo (Шекснинский плес), Противье (Моложский плес) и Глебовo (Волжский плес) – 130–220 экз./м³, а в Главном плесе рачки не встречались или их количество было менее 8 экз./м³.

Если ранее *L. frontosa* играла важную роль в планктоне оз. Белого, то, начиная с 1994 г., ее численность стала менее 0.1% или составляла 0.3–1.0%, а биомасса – 1.0–6.5% от общей биомассы зоопланктона (табл. 2).

Таблица 1
Численность (N), биомасса (B), средние размеры и индивидуальная плодовитость *Limnosa frontosa* в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах в июне–июле 2001 г.

Номер стан- ции	Расположение станции	N, экз./м ³	B, г/м ³	Средние размеры, мм			Среднее количество яиц, шт.
				молодь	взрослые	♀ с оva	
Шекснинское водохранилище							
1	Выше плотины с. Аристово Сизьменский разлив Вход в Северо-Двинский канал Выше с. Горницы Вход в обводной канал р. Ухтома р. Клуи р. Волобо Устье р. Кема Устье р. Ковжа оз. Белое, центр г. Белозерк с. Крохино	773	0.0990	0.80	1.20	1.35	2.4
2		251	0.0230	0.67	1.20	1.25	3.0
3		115	0.0152	0.75	1.25	1.35	3.6
4		1496	0.1360	0.65	1.10	1.25	3.5
5		169	0.0220	0.75	1.17	1.25	2.5
6		86	0.0110	0.80	1.10	0	0
7		370	0.0480	0.80	1.25	1.40	1.0
8		562	0.0510	0.80	1.25	1.50	3.0
9		487	0.0630	0.80	1.25	1.35	1.0
10		8	0.0007	0.80	—	0	0
11		59	0.0080	0.75	1.25	1.10	2.0
12		604	0.0780	0.75	1.23	1.35	2.5
13		292	0.0190	0.75	1.23	1.35	3.0
14		579	0.1020	0.78	1.23	1.40	2.3
Рыбинское водохранилище							
15	Ниже плотины р. Шексна, о. Силен Торово Любец Рыбинская ГЭС Волково Всехватское Мякса Центральный мыс Первомайка Противье Весьегонское расширение Горькая соль Глебово	1254	0.1610	0.80	1.20	1.32	1.6
16		115	0.0152	0.85	1.10	1.25	1.5
17		130	0.0170	0.75	1.00	1.30	2.7
18		7	0.0018	0.75	1.00	0	0
19		6	0.0015	0	1.20	0	0
20		5	0.0010	0	1.20	0	0
21		2	0.0005	0	1.20	0	0
22		0	0	0	0	0	0
23		0	0	0	0	0	0
24		3	0.0006	0.85	1.10	0	0
25		220	0.0390	0.80	1.24	1.34	3.7
26		19	0.0020	0.85	1.10	0	0
27		8	0.0007	0.87	1.10	0	0
28		205	0.0260	0.78	1.10	1.25	3.3

Таблица 2
Многолетняя динамика количественных показателей *Limnosida frontosa* в Белом озере
(в % от общей численности (N) и биомассы (B))

Год	N	B	Год	N	B
1973 ¹	8.5	—	1991 ³	10.0	22.0
1974 ¹	2.2	—	1992 ³	2.0	38.0
1975 ¹	8.4	—	1994 ³	*	*
1976 ¹	13.3	12.5	1996 ³	1.0	6.0
1977 ¹	3.4	25.0	1997 ³	1.0	1.0
1987 ²	5.5	20.0	1998 ³	0.3	4.0
1989 ³	*	*	2001 ⁴	0.6	6.5

«—»отсутствие данных; * – менее 0.1%; ¹ – данные Смирнова, Ривьер, Пихтова, 1981; ² – данные Ривьер, Литвинов, в печати; ³ – данные Думнич, Крылов, 2002; ⁴ – собственные данные

Необходимо отметить, что роль *L. frontosa* в оз. Белом, как и в других водоемах, изменяется в зависимости от характера года. Многолетние изменения численности и биомассы рачков в водоеме могут быть связаны с термическими условиями, колебанием уровня воды, обеспеченностью пищей и другими факторами. Уменьшение количества ветвистоусых ракообразных происходит вследствие гибели из-за недостатка пищи или выедания рыбами.

Установлено, что в пище сеголетков судака *Limnosida* составляет 30%, в пище чехони – 14–39%, ряпушки – 22.0–33.5%, сетка – 10–17%, синца – 25% (Пидгайко, 1969; Пихтова, 1981; Половкова, Халько, 1981; Поддубный, 1993). Рыбы могут выедать до 30% численности ракообразных (Мануйлова, 1964).

Средние размеры *L. frontosa* в двух водохранилищах не различались: молодь – 0.65–0.85 мм, взрослые – 1.1–1.25 мм, партеногенетические самки с яйцами – 1.1–1.5 мм. Однако максимальная величина рачков в Шекснинском водохранилище (1.75 мм) больше, чем в Рыбинском (1.6 мм). По данным Думнич, Крылова (2002), *L. frontosa* в первом водоеме достигала размера 2.4 мм.

Средняя индивидуальная плодовитость самок – 1.5–3.5 ova. Максимальное количество яиц, обнаруженное у партеногенетических самок, равнялось 8–10. Индивидуальная плодовитость определяется комплексом факторов, среди которых наиболее важными следует считать температуру и условия питания. Плодовитость большинства ракообразных растёт с увеличением их размера (Хмелева, 1969; Буторина, 1993). По нашим результатам, среднее количество яиц у самок размером менее 1.25 мм не превышало 2.5 ova, у самок размером бо-

лее 1.4 мм составляло 4.0–6.5 ova. Коэффициент корреляции между длиной тела и количеством яиц равнялся 0.41 при $p < 0.05$.

В июне – июле происходило интенсивное размножение *L. frontosa*, и на большинстве станций в популяции преобладали молодые рачки – 57–80% (рис. 1). Партеногенетические самки с яйцами встречались в количестве 1.0–11.6% в Шекснинском и 1.8–35.0% – в Рыбинском водохранилище. Самцы были обнаружены только в Рыбинском водохранилище (0.5%).

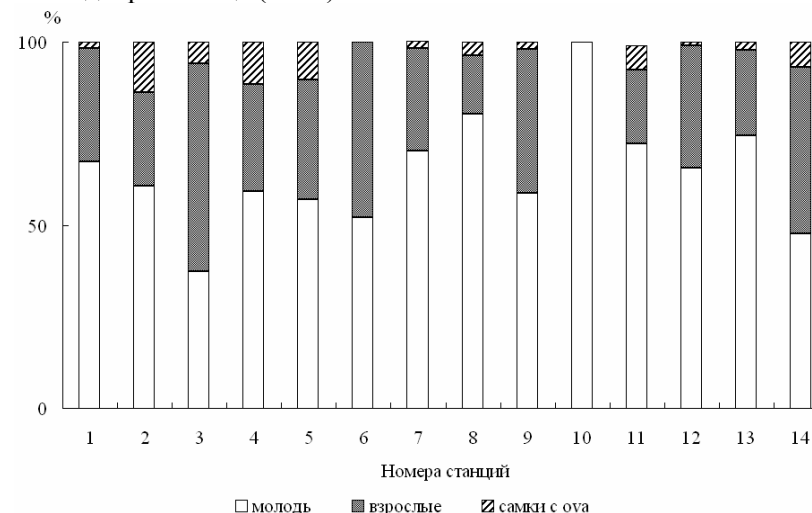


Рис. 1 Структура популяции *Limnosida frontosa* в Шекснинском водохранилище. Расположение станций см. в табл. 1.

ВЫВОДЫ

1. В Рыбинском водохранилище в мае–июне популяция *L. frontosa* состояла из партеногенетических самок первого поколения (70–80% численности). В июле–августе рачки интенсивно размножались, преобладала молодь (60–70%). В годы с теплой весной *L. frontosa* развивалась в более ранние сроки. Появление самцов отмечено в июне в количестве 1.5–5.0 %. Партеногенетические самки с яйцами составляли 1–15% (максимум 35%). Средняя индивидуальная плодовитость самок – 2–4 ova, максимальная – 10.
2. В экспериментальных условиях установлено, что *L. frontosa* растет в течение всей жизни, но максимальные темпы роста (0.12–0.18 мм/сут.) наблюдали в первые дни жизни и при отрождении молоди.

Партеногенетические самки начинали размножаться на 7 день, каждая давала 1–3 помета. Продолжительность эмбрионального развития – 1–2 суток. Впервые наблюдали копуляцию и образование гамогенетических яиц.

3. Численность и биомасса *L. frontosa* в Шекснинском водохранилище больше, чем в Рыбинском.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Бойкова О.С. Экспериментальное исследование индивидуального роста и основных характеристик жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Branchiopoda, Sidae) озера Глубокого // Тр. Гидробиол. станц. на Глубоком озере. М.: Тула, 2002. Т. 8. С. 112–136.
- Буторина Л.Г. О репродуктивной активности ветвистоусого ракообразного *Polyphe-tus pediculus* (L.) (Cladocera) // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 92–108.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронина Н.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Т.9. С. 249–278.
- Воронина Н.М. О придонном зоопланктоне Рыбинского водохранилища. Вологда: Вологод. книж. изд-во, 1959. Вып. 5. С. 303–313.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Полищук Л.В., Воронина Н.М. Взаимосвязь динамики численности и размерной структуры популяции *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. 1981. Т.60. №10. С. 1461–1471.
- Думнич Н.В. Изменение состояния зоопланктона оз. Белого за двадцатилетний период // Проблемы экологии, биоразнообразия и охраны прибрежно-водных и водных экосистем. Тез. докл. Борок, 1997. С. 30–31.
- Думнич Н.В., Крылов А.В. Зоопланктон // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 120–146.
- Корде Н.В. Планктон реки Шексны до образования Рыбинского и Череповецкого водохранилищ // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда: Северо-Западное книж. изд-во, 1974. Т. 12. С. 134–145.
- Курандина Д.П. Некоторые данные о размножении и плодовитости каспийских гаммарид в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11. №5. С. 35–41.
- Лазарева В.И. К изучению водных беспозвоночных в Дарвинском заповеднике (зоопланктон) // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 135–147.
- Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 40–55.
- Мануйлова Е.Ф. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. "Борок". М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 236–250.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 327 с.

Монаков А.В. Зоопланктон волжского устьевого участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. ст. "Борок". М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 214–225.

Мордужай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. "Борок". М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Вып. 2. С. 108–124.

Лидгайко М.Л. Зоопланктон Белого озера в связи с рыбохозяйственным значением водоема // Вопросы рыбного хозяйства во внутренних водоемах СССР. Изв. ГосНИИОРХ. Л., 1969. Т.65. С. 111–120.

Пихтова Т.С. Значение зоопланктона в питании рыб-планктофагов // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1981. С. 100–108.

Пихтова Т.С. Экология и основные черты биологии массовых видов зоопланктона оз. Белого // Биологические ресурсы и рациональное использование водоемов Вологодской области. Сб. науч. тр. ГосНИИОРХ. Л., 1989. Вып. 294. С. 29–38.

Ривьер И.К., Литвинов А.С. Зоопланктон Шекснинского водохранилища: экология, распределение, уровень развития, оценка качества воды по состоянию сообщества // Водные ресурсы (в печати).

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. 21–26.

Смирнов Н.Н. Прибрежные ветвистоусые ракообразные Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 145–150.

Смирнова Т.С., Ривьер И.К., Пихтова Т.С. Зоопланктон // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1981. С. 77–99.

Соколова Е.А. Многолетние изменения численности и биомассы *Limnospira frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2002. №4. С. 40–44.

Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутр. вод. 2003. №2. С. 80–85.

Тимохина А.Ф. Рост, размножение и продукция некоторых Cladocera Саратовского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука, 1980. С. 96–102.

Половкова С.Н., Халько В.В. О питании сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. №49. С. 39–43.

Поддубный А.Г. Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 336 с.

Хмелева Н.Н. Связь плодовитости с величиной тела и энергетическим обменом у *Idotea bosteri* и других ракообразных // ДАН АН СССР. 1969. Т.185. Вып.1. С. 198–201.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.

ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗЫ ПРИБРЕЖНЫХ МЕЛКОВОДИЙ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2005 г. В.Н. Столбунова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
sia@ibiw.yaroslavl.ru

Проведен анализ сезонных изменений зоопланктоценозов по интегрированному показателю обилия и встречаемости видов в прибрежных мелководьях различного типа Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ. По видовому составу их планктоценозы сходны. Биомассу ценозов весной составляют крупные коловратки, в отдельные годы – ракообразные. Летом в заросшем защищенном мелководье ее создают прибрежно-фитофильные кладоцеры, в открытых участках – пелагические ракообразные. Осенью большую часть биомассы дают хидориды и копеподы. Защищенные мелководья представляют собой наиболее продуктивную зону, особенно в Ивановском водохранилище, где площадь зарастающего побережья велика и незначителен волновой размыв берегов.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования зоопланктона прибрежной зоны верхневолжских водохранилищ проводились с первых лет существования водоемов. В Ивановском водохранилище ранние сведения о зоопланктерах мелководий относятся к моменту его создания в 1937 г. (Неизвестнова-Жакина, 1941) и дополнены исследованиями 50-х годов (Мордухай-Болтовская, 1959; Фенюк, 1959; Дьяченко, 1968). Планктон прибрежных мелководий Угличского водохранилища подробно не изучался, имеются лишь фрагментарные данные за 1941–1942 и 1956 гг. (Себенцов, Мейснер, 1947; Мордухай-Болтовская, 1959). Изучение зоопланктоценозов литорали Рыбинского водохранилища проводилось в 50-е годы (Мордухай-Болтовской, Мордухай-Болтовская, Яновская, 1958) и в 60-е на побережье у пос. Борок (Сорокин, 1969; Старикова, Сорокин, 1971).

В 70-е годы возник вопрос о значении прибрежных мелководий для продуктивности водохранилищ. В связи с этим в план исследований Института биологии внутренних вод АН СССР (РАН) была включена тема «Гидробиологический режим прибрежных мелководий волжских водохранилищ». К этому времени верхневолжские водохранилища подверглись заметным изменениям, и для выполнения этой темы нужны были регулярные, обстоятельные и всесторонние иссле-

дования. В рамках комплексной программы работ ИБВВ зоопланктон прибрежных мелководий водохранилищ изучался под руководством д.б.н. Ф.Д. Мордухай-Болтовского, заведующего лаборатории экологии водных беспозвоночных. Был выяснен характер зоопланктона прибрежной зоны в связи с морфометрией водохранилищ, режимом и гидрометеорологическими условиями. Полученные материалы расширили представления о видовом составе, обилии, динамике, распределении, особенностях зоопланктонных сообществ (Столбунова, 1973, 1974, 1976, 1984; Столбунова, Столбунов, 1980; Мордухай-Болтовской, Столбунова, 1982). Эти данные были использованы для оценки продуктивности прибрежной зоны водохранилищ, а также включены в главу «Фауна прибрежной зоны водохранилищ» монографии «Волга и ее жизнь», отмеченной бронзовой медалью ВДНХ в 1981 г.

Наблюдения за зоопланктоном прибрежных мелководий водохранилищ в условиях антропогенного влияния и естественной трансформации продолжались в 90-е годы (Столбунова, 1993, 1996, 2003а, 2003б).

Для выявления структуры планктонных сообществ Ф.Д. Мордухай-Болтовской рекомендовал применять интегрированный показатель обилия и встречаемости организмов (Марковский, 1953). В настоящей работе анализируются зоопланктоценозы 70-х годов заросших, защищенных и открытых прибрежных мелководий водохранилищ Верхней Волги по индексу плотности *рв*.

Специфика побережья водохранилища определяется гидрологическим режимом водоема, изрезанностью его береговой линии, степенью и характером зарастания, защищенностью от волнений. Условия существования зоопланктоценозов прибрежных мелководий наиболее благоприятны в заросших, защищенных от волнений участках. В верхневолжских водохранилищах прибрежная зона простирается от НПП (нормального подпорного горизонта) до глубины 2–3 м (Мордухай-Болтовской, Экзерцев, 1971) и расчленяется на заросшее защищенное от волнений побережье и незащищенное без зарослей (Мордухай-Болтовской, 1974). В Ивановском водохранилище мелководья составляют 48% общей площади водоема, а заросли – 28% (Экзерцев, Лисицына, Довбня, 1990). Здесь интенсивному зарастанию литорали макрофитами благоприятствуют постоянный летний уровень воды, небольшая проточность водохранилища, отсутствие значительного

волнения и изрезанность береговой линии. В Угличском водохранилище, водоеме речного типа, обширных заросших мелководий нет, участки водной растительности располагаются, в основном, в устьях притоков. Площадь зарастания составляет 5% (Экзерцев, Лисицына, Довбня, 1974). В крупном Рыбинском водохранилище гидрологический режим иной. Условия периодического затопления и обнажения побережья летом, а также сильно развитая прибойная волна обедняют растительность мелководья. Подавляющую часть прибрежной зоны составляют открытые участки. Общая площадь зарослей – 3.2% от площади акватории водоема (Ляшенко, 1995).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили данные по зоопланктону, полученные при обследовании защищенных и открытых прибрежных мелководий в верхневолжских водохранилищах в рейсах и стационарно с мая по октябрь 1971–1975 гг. Для их сравнения привлекались работы 90-х гг. (Столбунова, 1993, 2003).

В 70-е годы для исследований зоопланктона в мелководной зоне нами была сконструирована видоизмененная модель планктобатометра ДК, емкостью 5 л, сохранившая основное преимущество первоначальной модели, а именно, вертикально поставленные крышки (Столбунова, Кожевников, 1977). Прибор свободно прорезает воду, не нарушая стратификации, и захлопывается автоматически без посылного груза. Он вполне пригоден и для работы на судах за пределами прибрежной зоны. Планктобатометр хорошо зарекомендовал себя в работе как в период открытой воды, так и в зимних условиях, был одобрен Ф.Д. Мордухай-Болтовским и получил широкое применение в гидробиологических исследованиях.

В Ивановском водохранилище в защищенном прибрежном мелководье зоопланктон собирали на 40 станциях, в Угличском – на 24, в Рыбинском – на 34, в открытом мелководье – на 12, 11 и 17 станциях соответственно, описание которых приводится в работах (Столбунова, 1976, 1984).

В прибрежной зоне на глубинах 1 м для взятия пробы делалось 4 подъема планктобатометра: 2 – с поверхности и 2 – у дна; на глубинах – 1.5 м брали 6 подъемов (по 2 подъема с поверхности, середины, дна). На самых малых глубинах (менее 1 м) зоопланктон собирался процеживанием 30–100 л воды (в зависимости от густоты населения)

через планктонную сеть из газа № 64. Этот объем воды отбирался 10-литровым мерным сосудом из подповерхностного слоя воды. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. При обработке их концентрировали до определенного объема (50–100 см³) или до такой плотности организмов, чтобы в одной штемпель-пипетке было не менее нескольких десятков экземпляров каждого вида. Подсчет зоопланктона производился в 2-х порциях штемпель-пипетки: для коловраток – в специальной прямоугольной камере, разделенной на счетные квадраты, в объеме 0.2 мл и в 2 мл для кладоцер и копепод – в камере Богорова. Менее многочисленные виды подсчитывались во всей пробе. Все организмы зоопланктона промерялись. Для вычисления биомассы (г/м³) использовались таблицы средних весов (Мордухай-Болтовской, 1954; Уломский, 1958, 1961).

Структура зоопланктоценозов устанавливалась по индексу плотности p_v , где p – встречаемость вида в пробах по отношению к общему количеству ловов, v – средняя биомасса данного вида (Марковский, 1953). Ранжировка организмов проводилась в соответствии с величиной индекса плотности от большего показателя к меньшему. Для графического изображения структуры ценозов величину индекса плотности уменьшали путем логарифмирования. При этом индекс приобретал вид $\lg p_v$. Виды со значением $p_v=1$ или менее в график не включались. Мы ограничивались организмами, определяющими уровень продуктивности зоопланктоценоза. В группу преобладающих форм входили виды, сумма индексов плотности которых составляла 75–80% от суммы p_v ценоза.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зоопланктоценозы, состоящие из многочисленных видов, характеризуются неравномерным распределением в пространстве и подразделяются на доминантные, субдоминантные, характерные и второстепенные (Пидгайко, 1978). Как известно, сезонная динамика плотности и биомассы зоопланктоценозов находится в прямой зависимости от циклов развития зоопланктеров. Весной в Ивановском водохранилище в защищенном мелководье биомасса ценоза в среднем за 1973–1975 гг. составляла 1.63 г/м³, максимум – 2.67 г/м³. В состав зоопланктоценозов входило от 37 до 53 видов, число коловраток изменялось от 16 до 23, веслоногих ракообразных – 6–10, ветвистоусых – 14–20. Ядро ценоза в 1973 г. составляли 5 видов: *Asplanchna priodonta* Gosse,

Synchaeta pectinata Ehrenberg, копепоиды Cyclopoida, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Brachionus calyciflorus* Pallas. Как видно из рис. 1, коловратки в этом планктоценозе являлись доминирующей группой и составляли 68.4% от всей биомассы. В 1974–1975 гг. основная часть биомассы создавалась ракообразными (96.5–91.4% от общей), среди которых максимального развития достигал *Polyphemus pediculus* (Linne). Структура ценоза определялась также копепоидными и науплиальными стадиями Cyclopoida, коловратками *Polyarthra dolichoptera* Idelson и *Asplanchna priodonta* (рис. 1).

В Угличском водохранилище в этот период планктоценоз был представлен 33 видами (коловратки – 14, копепоиды – 8, кладоцеры – 11). На долю ракообразных приходилось от 62.7 до 83.3% биомассы планктоценоза. В 1974 г. значительное доминирование определялось копепоидными стадиями *Mesocyclops leuckarti* – 57.3%. Они играли основную роль в создании биомассы (рис. 1Б). По величине индекса плотности на втором месте были науплиальные стадии Cyclopoida. В 1975 г. структуру ценоза определяли *Asplanchna priodonta*, Copepodit Cyclopoida и *Bosmina longirostris* (O.F.Müller).

В Рыбинском водохранилище в 1971 г. в планктоценозе отмечено 47 видов зоопланктеров, среди которых коловраток – 21, веслоногих ракообразных – 7, кладоцер – 19. Структуру планктоценоза определяли *Asplanchna priodonta* с высоким индексом плотности (42%), а также *Synchaeta pectinata*, копепоидные и науплиальные стадии Cyclopoida (рис. 1В).

Наиболее богатые зоопланктоценозы развиваются в защищенных прибрежных мелководьях водохранилищ в летний период – до 68 видов (Rotatoria – 25, Crustacea – 43).

Ведущая роль по численности и биомассе принадлежит ракообразным. В Ивановском водохранилище средняя летняя биомасса планктоценозов в отдельные годы составляла 9.3 г/м³, кладоцеры достигали в среднем 66–86% от общей. Доминирующим видом в 1973–1974 гг. была *Ceriodaphnia pulchella* G. Sars, на долю которой приходилось до 60% всей биомассы сообщества. Субдоминантами в оба года были копепоиды Cyclopoida, кроме них в ядро сообщества входили в порядке убывания значимости *Bosmina longirostris*, *Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina* (O.F. Müller). В 1975 г. соотношение видов несколько изменилось. Доминирующими стали копепоиды Cyclopoida и *Sida crystallina*, а *Ceriodaphnia pulchella* перешла в разряд субдоминантов (рис. 2А).

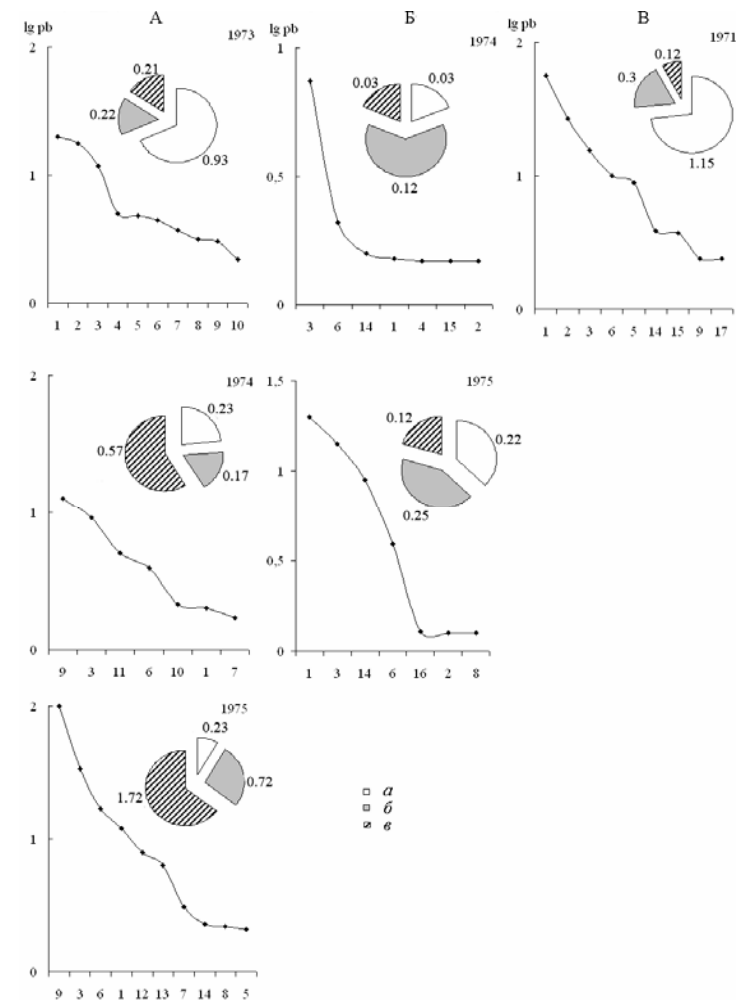


Рис. 1. Структура зоопланктоценозов весной в защищенном мелководье верхневолжских водохранилищ. Водохранилища: А – Ивановское, Б – Угличское, В – Рыбинское. По оси ординат – индекс плотности, по оси абсцисс – виды: 1 – *Asplanchna priodonta*; 2 – *Synchaeta pectinata*; 3 – Copepodit Cyclopoida; 4 – *Euchlanis dilatata*; 5 – *Brachionus calyciflorus*; 6 – Nauplii; 7 – *Camptocercus rectirostris*; 8 – *Mesocyclops leuckarti*; 9 – *Polyphemus pediculus*; 10 – *Chydorus sphaericus*; 11 – *Polyarthra dolichoptera*; 12 – *Ceriodaphnia pulchella*; 13 – *Eucyclops macrurus*; 14 – *Bosmina longirostris*; 15 – *Keratella quadrata*; 16 – *Thermocyclops oithonoides*; 17 – *Cyclops vicinus*. Биомасса, г/м³: а – Rotatoria, б – Copepoda, в – Cladocera.

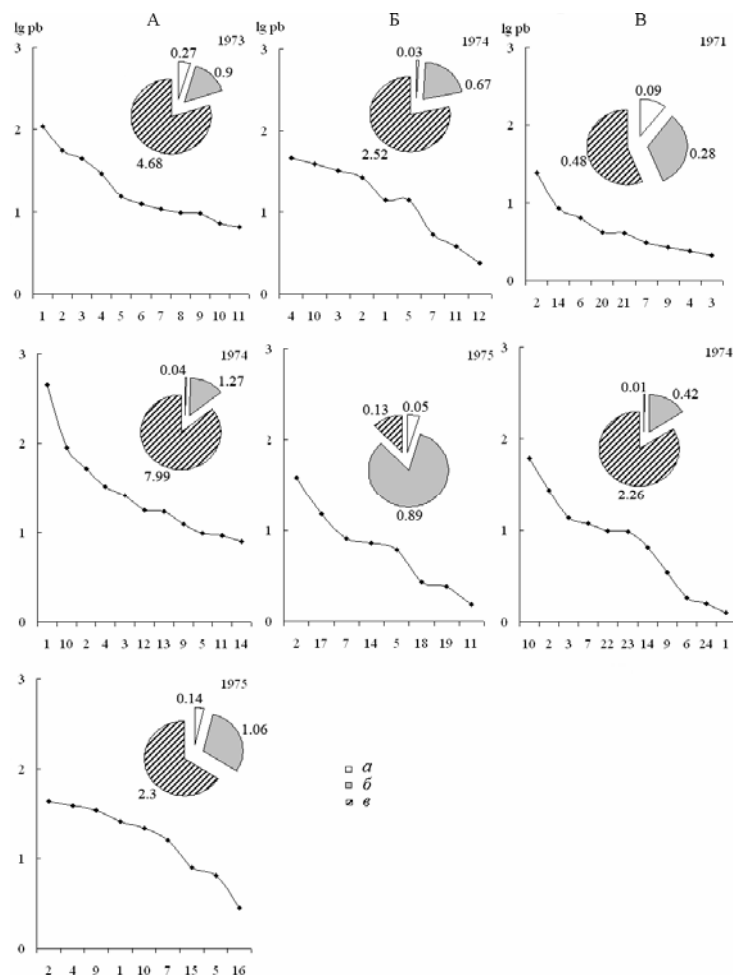


Рис. 2. Структура зоопланктоценозов летом в защищенном мелководье водохранилищ. 1 – *Ceriodaphnia pulchella*; 2 – Copepodit Cyclopoida; 3 – *Bosmina longirostris*; 4 – *Sida crystallina*; 5 – *Mesocyclops leuckarti*; 6 – *Ceriodaphnia quadrangula*; 7 – Nauplii; 8 – *Diaphanosoma brachyurum*; 9 – *Chydorus sphaericus*; 10 – *Polyphemus pediculus*; 11 – *Camptocercus rectirostris*; 12 – *Thermocyclops crassus*; 13 – *Pleuroxus truncatus*; 14 – *Simocephalus vetulus*; 15 – *Thermocyclops oithonoides*; 16 – *Brachionus diversicornis homoceros*; 17 – *Eucyclops serrulatus*; 18 – *Acanthocyclops vernalis*; 19 – *Euchlanis dilatata*; 20 – *Camptocercus lilljeborgi*; 21 – *Conochilus hippocrepis*; 22 – *Asplanchna priodonta*; 23 – *Ceriodaphnia reticulata*; 24 – *Scapholeberis mucronata*. Остальные обозначения, как на рис. 1.

В Угличском водохранилище в 1974 г. в ядро летнего зоопланктоценоза входили доминирующие *Sida crystallina* и *Polyphemus pediculus*, индекс *pb* которых составлял 45% от общего ценоза. *Bosmina longirostris* и копепоидиты *Mesocyclops leuckarti* играли роль субдоминантов (рис. 2Б). В 1975 г. доминируют копепоидитные стадии циклопов р. *Eucyclops* (*pb* – 44.3% от общего), субдоминантами являлись взрослые особи *Eucyclops serrulatus* (Fisch.) и науплии Cyclopoida. Летнюю биомассу образовывали ракообразные, но она была ниже, чем в Ивановском водохранилище (рис. 2).

В Рыбинском водохранилище летом в 1971 г. развивался зоопланктоценоз, в котором также, как в Ивановском и Угличском водохранилищах преобладали ракообразные. Ведущими по индексу плотности были копепоидиты Cyclopoida (рис. 2В). К видам, определяющим структуру ценоза, можно отнести также *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller), *Camptocercus lilljeborgi* Schoedler. В 1974 г. преобладающей группой по биомассе остаются кладоцеры, на долю которых приходится 84% биомассы ценоза. Руководящими видами планктоценоза являются *Polyphemus pediculus*, Copepodit Cyclopoida, *Bosmina longirostris*. Биомасса планктоценоза в среднем достигала 2.69 г/м³ и была ниже в 3.5–1.2 раза, чем в Ивановском и Угличском водохранилищах, соответственно.

Осенью в ценозах защищенных прибрежных мелководий отмечено до 54 видов зоопланктона, среди которых Rotatoria – 17, Copepoda – 10, Cladocera – 27. Структура ценоза в Ивановском водохранилище в разные годы была разнообразной (рис. 3). Так, в 1973 г. она определялась *Camptocercus rectirostris* Schoedler и копепоидитами *Mesocyclops leuckarti*, в 1974 г. – *Sida crystallina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Eurytemora velox* (Lilljeborg), в 1975 г. – Copepodit Cyclopoida, Nauplii, *Asplanchna priodonta*.

Биомассу планктоценоза составляли ракообразные, в отдельные годы она оставалась высокой и достигала в среднем 1.85 г/м³. В Угличском водохранилище в 1974–1975 гг. ядро ценоза состояло, в основном, из копепоидитных стадий Cyclopoida с индексом *pb* до 53% от общего планктоценоза. Общая биомасса была низкой – 0.26–0.33 г/м³.

На открытых прибрежных мелководьях зоопланктон беднее, особенно это наблюдается в Рыбинском водохранилище, где преобладают открытые берега, а прибойные волны действуют разрушительно и обедняют зоопланктоценозы. В Ивановском водохранилище в открытых участках литорали прибойное волнение и размыв значительно ослаблены. В составе зоопланктоценозов преобладают пелагические виды (рис. 4–6).

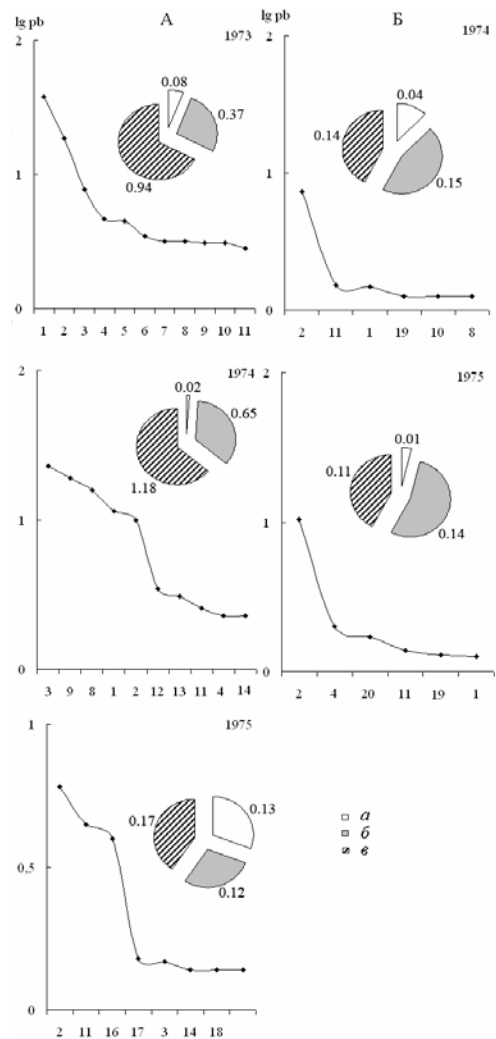


Рис. 3. Структура зоопланктоценозов осенью в защищенном мелководье водохранилищ. 1 – *Camptocercus rectirostris*; 2 – Copepodit Cyclopoida; 3 – *Sida crystallina*; 4 – *Chydorus sphaericus*; 5 – *Pleuroxus aduncus*; 6 – *Pleuroxus truncatus*; 7 – *Mesocyclops leuckarti*; 8 – *Eurytemora velox*; 9 – *Ceriodaphnia pulchella*; 10 – *Euchlanis dilatata*; 11 – Nauplii; 12 – *Eurycercus lamellatus*; 13 – *Graptoleberis testudinaria*; 14 – *Eucyclops macrurus*; 15 – *Asplanchna priodonta*; 16 – *Keratella quadrata*; 17 – *Bosmina longirostris*; 18 – *Daphnia cucullata*; 19 – *Synchaeta oblonga*; 20 – Copepodit Calanoida. Остальные обозначения, как на рис. 1–2.

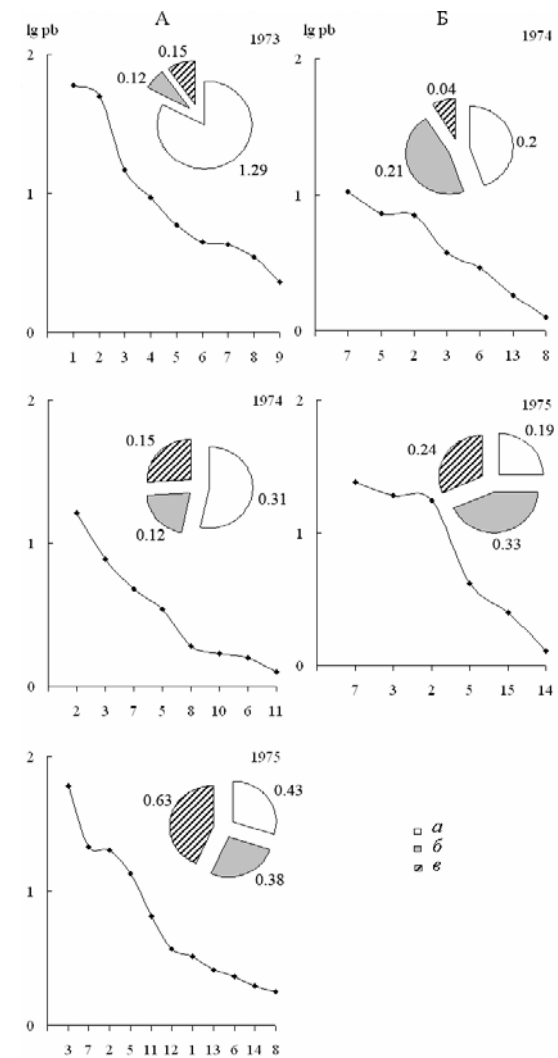


Рис. 4. Зоопланктонные комплексы весной в открытом мелководье в водохранилищах Верхней Волги. 1 – *Brachionus calyciflorus*; 2 – *Asplanchna priodonta*; 3 – *Bosmina longirostris*; 4 – *Conochilus hippocrepis*; 5 – Copepodit Cyclopoida; 6 – *Keratella quadrata*; 7 – Nauplii; 8 – *Polyarthra dolichoptera*; 9 – *Mesocyclops leuckarti*; 10 – *Camptocercus rectirostris*; 11 – *Brachionus angularis*; 12 – *Conochilus unicornis*; 13 – *Synchaeta pectinata*; 14 – *Thermocyclops oithonoides*; 15 – *Daphnia cucullata*. Остальные обозначения, как на рис. 1–3.

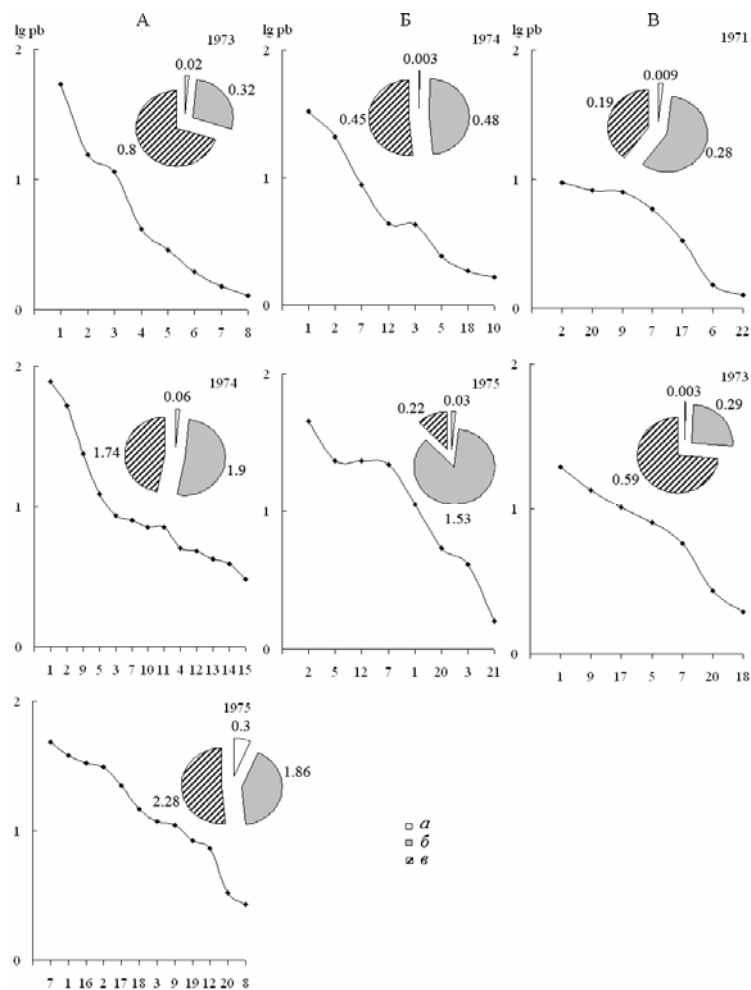


Рис. 5. Зоопланктонные комплексы летом в открытом мелководье водохранилищ. 1 – *Daphnia cucullata*; 2 – *Corepodit Cyclopoida*; 3 – *Bosmina coregoni*; 4 – *Thermocyclops crassus*; 5 – *Mesocyclops leuckarti*; 6 – *Bosmina longirostris*; 7 – *Nauplii*; 8 – *Keratella quadrata*; 9 – *Chydorus sphaericus*; 10 – *Diaphanosoma brachyurum*; 11 – *Ceriodaphnia pulchella*; 12 – *Thermocyclops oithonoides*; 13 – *Sida crystallina*; 14 – *Camptocercus rectirostris*; 15 – *Macrocyclus albidus*; 16 – *Leptodora kindtii*; 17 – *Daphnia longispina*; 18 – *D. cristata*; 19 – *Brachionus diversicornis homoceros*; 20 – *Eudiaptomus gracilis*; 21 – *Synchaeta oblonga*; 22 – *Asplanchna priodonta*. Остальные обозначения, как на рис. 1–4.

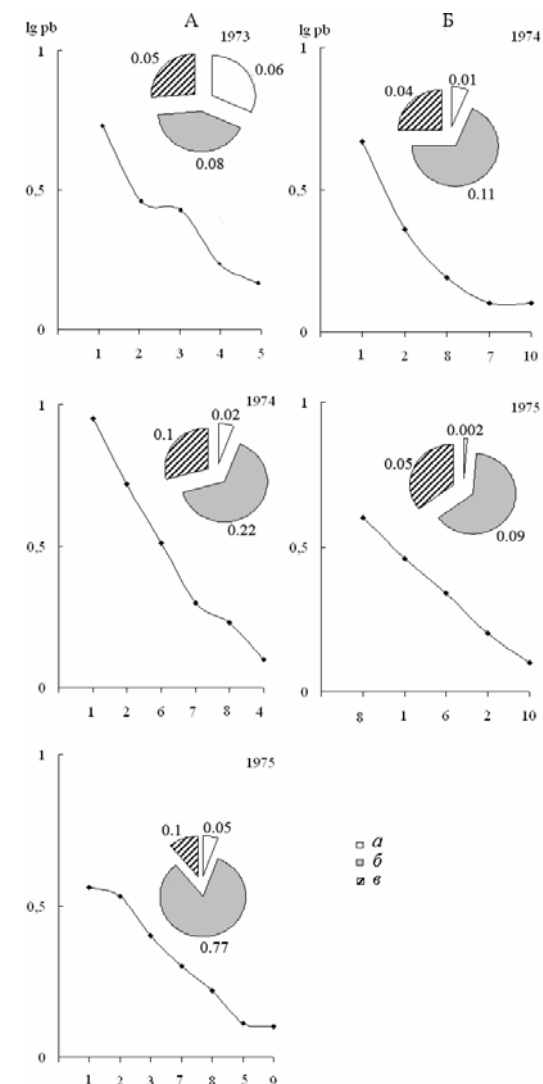


Рис. 6. Зоопланктонные комплексы осенью в открытом мелководье водохранилищ. 1 – *Corepodit Cyclopoida*; 2 – *Nauplii*; 3 – *Chydorus sphaericus*; 4 – *Bosmina longirostris*; 5 – *Asplanchna priodonta*; 6 – *Eudiaptomus gracilis*; 7 – *Daphnia cucullata*; 8 – *Bosmina coregoni*; 9 – *Keratella quadrata*; 10 – *Corepodit Calanoida*. Остальные обозначения, как на рис. 1–5.

Весной в Иваньковском водохранилище в 1973 г. 82.7% биомассы ценоза составляли коловратки. Преобладающие *Brachionus calyciflorus* и *Asplanchna priodonta* характеризовались близкими по величине индексами плотности – 38.8 и 31.8, соответственно (рис. 4А). В 1974 г. ведущим видом ценоза являлась также *Asplanchna*, в 1975 г. – *Bosmina longirostris*, индекс плотности которой составлял около 50% общей суммы *pв* ценоза. В Угличском водохранилище доминировали науплии, субдоминантами были копепоидные стадии Cyclopoida (родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*), *Bosmina longirostris* (рис. 4Б). Средняя биомасса ценоза колебалась в пределах 0.45–0.76 г/м³ и была в 2 раза ниже, чем в Иваньковском водохранилище.

Летом в Иваньковском водохранилище в открытых мелководных участках преобладала *Daphnia cucullata* G.Sars (рис. 5А). Наибольший индекс плотности рачка от общей суммы *pв* был в 1973 г. – 57%, что свидетельствует о высокой концентрации доминирования в ценозе по сравнению с 1975 г., когда состав доминирующей группы несколько отличался (рис. 5А). Биомассу ценоза составляли ракообразные, в среднем она колебалась в пределах 1.14–4.44 г/м³. В Угличском водохранилище биомасса была ниже, в среднем – 0.93–1.78 г/м³. В 1974 г. на открытых участках в планктоценозе преобладала *D. cucullata*, субдоминантами были науплиальные и копепоидные стадии Cyclopoida. В Рыбинском водохранилище наблюдалась низкая концентрация доминирования. В состав доминирующей группы в 1971 г. входили – Copepodit Cyclopoida (р. *Mesocyclops*), *Eudiaptomus gracilis* (Sars), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), Nauplii, в 1973 г. – *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina* O.F. Müller, *Mesocyclops leuckarti* (Claus). Биомасса ценоза в среднем изменялась от 0.48 до 0.88 г/м³ и была в 2 и 4.5 раза меньше, чем в Иваньковском и Угличском водохранилищах, соответственно.

Осенью в водохранилищах почти везде ведущими по индексу плотности были копепоиды Cyclopoida (роды *Mesocyclops*, *Thermocyclops*). В состав доминирующей группы входили – Nauplii, *Chydorus sphaericus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Bosmina coregoni* Baird (рис. 6). Биомасса ценозов создавалась веслоногими ракообразными. В Иваньковском водохранилище она колебалась от 0.19 до 0.92 г/м³, в Угличском – 0.14–0.16 г/м³.

Итак, выделенные зоопланктоценозы можно обозначать названием доминантной формы, иногда совместно с наиболее развитым

субдоминантным видом. Так, весной в ценозах защищенных прибрежных мелководий Иваньковского (1973 г.) и Рыбинского (1971 г.) водохранилищ *Asplanchna priodonta* (руководящая форма) встречалась совместно с *Synchaeta pectinata*, в Угличском водохранилище (1975 г.) – с копепоидитами Cyclopoida. Соответственно этому можно выделить два ценоза – *Asplanchna priodonta* + *Synchaeta pectinata* и *Asplanchna priodonta* + Copepodit Cyclopoida. Часто в пределах одного сезона и типа мелководий в разные годы обитают различные ценозы. Весной 1974–1975 гг. в Иваньковском водохранилище в защищенном прибрежье отмечался ценоз *Polyphemus pediculus*.

В открытом мелководье Иваньковского водохранилища в весенний период выделяются три ценоза: *Brachionus calyciflorus* + *Asplanchna priodonta* (1973 г.), *Asplanchna priodonta* (1974 г.), *Bosmina longirostris* (1975 г.), в Угличском – ценоз Nauplii.

В течение вегетационного периода в сезонном аспекте происходит замена одного ценоза другим. Так, летом в защищенном прибрежье в Иваньковском водохранилище преобладает ценоз *Ceriodaphnia pulchella*, в Угличском и Рыбинском – *Sida crystallina* + *Polyphemus pediculus* и Copepodit Cyclopoida (роды *Mesocyclops* и *Eucyclops*). В открытом мелководье в водохранилищах почти везде отмечается ценоз *Daphnia cucullata* и Copepodit Cyclopoida (роды *Mesocyclops* и *Thermocyclops*). Осенью в Иваньковском водохранилище в защищенном мелководье развиваются ценозы *Camptocercus rectirostris* и *Sida crystallina* + *Ceriodaphnia pulchella*, в Угличском водохранилище – Copepodit Cyclopoida. В открытом мелководье прибрежной зоны почти везде обитает ценоз копепоидитов *Mesocyclops leuckarti*.

В 90-е годы (Столбунова, 1993, 2003) по сравнению с 70-ми характерные особенности зоопланктоценозов мелководной прибрежной зоны сохранились. Зарастающее прибрежье по-прежнему представляет собой наиболее продуктивную зону водоема и, как и ранее, ведущее положение в заросшем мелководье занимают фитофильные прибрежные Cladocera. Существенных изменений в составе зоопланктоценозов не произошло, доминирующие виды остались, в основном, теми же. Однако в отдельные годы в открытом мелководье в Рыбинском водохранилище повысилась роль *Daphnia galeata* G. Sars и *Eudiaptomus gracilis*, в Иваньковском и Угличском – *Acanthocyclops americanus* (Marsh). Средняя биомасса зоопланктона в период максимумов возросла в защищенном мелководье в 5 раз, в открытом – в 2.5–3 раза.

ВЫВОДЫ

Зоопланктоценозы прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ за исследованный период по видовому составу сходны и наиболее богаты в Ивановском водохранилище.

Анализ структуры планктоценозов в сезонном аспекте показал, что весной общий характер зоопланктоценозов в прибрежных мелководьях водохранилищ – ротаторный. Биомассу ценозов обеспечивает крупная *Asplanchna priodonta*. Однако в отдельные годы ее составляют в Ивановском водохранилище *Polyphemus pediculus* и *Bosmina longirostris*, в Угличском – науплиальные и копепоидные стадии Cyclopoida. Летом развиваются, в основном, кладоцерные ценозы. Основная биомасса в заросших защищенных мелководьях Ивановского водохранилища создается *Ceriodaphnia pulchella*, в Угличском и Рыбинском водохранилищах – *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus* и Copepodit Cyclopoida. В открытом побережье биомассу представляет *Daphnia cucullata*. Осенью ценозы водохранилищ можно объединить в кладоцерно-копепоидный тип. Биомассу в защищенном побережье обеспечивают хидориды, *Sida*, Copepodit Cyclopoida, в открытых мелководьях – копепоидные и науплиальные стадии Cyclopoida, в отдельные годы – *Bosmina coregoni*.

Сопоставление полученных данных с материалами 90-х годов характеризует относительную видовую стабильность зоопланктоценозов прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Возросший уровень количественного развития зоопланктона, особенно в период максимумов, в последнее 10-летие отражает нарастающее эвтрофирование водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дьяченко И.П. Фауна зарослей прибрежной зоны Ивановского и Угличского водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 289–298.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1995. 24 с.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Условия ее существования и пути использования. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. Ч. I. 196 с.
- Мордохай-Болтовская Э.Д. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955–1956 гг. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1959. Т. 1(4). С. 161–175.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона // Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, 1954. Вып. 2. С. 223–241.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974. Вып. 12. С. 158–195.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Столбунова В.Н. О неравномерности распределения зоопланктона в верхневолжских водохранилищах // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 88–92.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Экзерцев В.А. Гидробиологический режим мелководий и

их значение для продуктивности волжских водохранилищ // Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев, 1971. С. 57–58.

Мордохай-Болтовской Ф.Д., Мордохай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. "Борок". М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 142–194.

Неизвестнова-Жакина Е.С. Планктон Ивановского водохранилища в 1937–1938 гг. // Тр. Зоол. ин-та. Л., 1941. Т. 7, вып. 1. С. 170–192.

Пидгайко М.Л. Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон // Зооценозы озер и прудов западных, центральных и южных областей РСФСР. Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 135. С. 3–109.

Себенцов Б.М., Мейснер Е.В. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища // Тр. ВНИИПРХ. 1947. Т. 4. С. 25–71.

Сорокин Ю.И. Сезонная динамика продуктивности планктона побережья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1969. № 3. С. 7–10.

Старикова Д.М., Сорокин Ю.И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 11. С. 8–14.

Столбунова В.Н. О зоопланктоне прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по данным 1971 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 20. С. 25–29.

Столбунова В.Н. Особенности зоопланктона прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1972 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 22. С. 21–23.

Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. С. 170–212.

Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Угличского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 62. С. 19–22.

Столбунова В.Н. Особенности зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ и условия его существования // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб, 1993. С. 20–38.

Столбунова В.Н. Зоопланктон зарослей Ивановского водохранилища в условиях антропогенного эвтрофирования // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб, 1996. № 100. С. 23–30.

Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутренних вод. 2003а. № 2. С. 80–85.

Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: сезонная динамика // Биология внутренних вод. 2003б. № 3. С. 67–71.

Столбунова В.Н., Кожевников А.П. Видоизмененная модель планктонометра ДК для работы с лодки // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 33. С. 69–73.

Столбунова В.Н., Столбунов А.К. Природный комплекс литорали водохранилища и

его влияние на пелагиаль (на примере бактерио- и зоопланктона Иваньковского водохранилища) // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 1. С. 3–9.

Уломский С.Н. Материалы по сырому весу низших ракообразных из водоемов Урала // Научно-техн. бюл. ГосНИОРХ, 1958. № 6. С. 81–89.

Уломский С.Н. Сырой вес массовых форм низших ракообразных Камского водохранилища // Тр. ГосНИОРХ Урал. отд., 1961. Вып. 5. С. 200–210.

Фенюк В.Ф. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1 (4). С. 139–160.

Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Вып. 28(31). Рыбинск, 1974. С. 76–99.

Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 120–132.

УДК 576.895.122

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ *DREISSENA POLYMORPHA* (BIVALVIA, DREISSENIDAE) ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2005 г. А.В. Тютин, Г.Х. Щербина, Е.Н. Медянцева

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
tyutin@ibiw.yaroslavl.ru

В 2000–2004 гг. отмечена тенденция к росту встречаемости трематод родов *Phyllodistomum* и *Bucephalus* у моллюсков *Dreissena polymorpha*. Максимальная плотность партенит гельминтов выявлена в Иваньковском водохранилище. На материале из Рыбинского водохранилища показано, что спороцисты *B. polymorphus*, вызывающие кастрацию хозяина, распределены по акватории водоема равномерно. Спороцисты *P. folium* доминируют в наименее загрязненном юго-западном участке водоема. Свободными от паразитов оказались только группировки дрейссены из Угличского водохранилища, что может быть связано с расселением более устойчивого к заражению вида – бугской дрейссены *D. bugensis*.

ВВЕДЕНИЕ

Среди многочисленных видов паразитов и эндокомменсалов, встречающихся у активно расширяющих ареалы обитания в пределах Голарктики моллюсков понто-каспийского семейства Dreissenidae, партениты трематод родов *Phyllodistomum* и *Bucephalus* занимают особое место в силу их высокой патогенности. К настоящему времени эти гельминты зарегистрированы у *Dreissena polymorpha* Pall. 1771 в разных точках европейской части ареала, хотя в природных условиях их встречаемость редко превышает 5 % (Karataev et al., 2000; Molloy et al., 1996, 1997). При росте этого показателя они в отдельных случаях, вероятно, могут выполнять роль естественного регулятора численности популяций дрейссенид. Известно, что спороцисты трематод рода *Phyllodistomum*, паразитирующие в жабрах моллюска, способны уменьшить массу его тела и ускорить накопление тяжелых металлов, снизив толерантность к другим факторам среды обитания (Kraak, Davids, 1991). Партениты *Bucephalus polymorphus*, размножающиеся в гонадах моллюска, часто вызывают полную паразитарную кастрацию хозяина и исключают зараженную особь из процесса размножения (Molloy et al., 1996; Wallet et al., 1985).

В Волжском бассейне небольшие группировки *Dreissena*

polymorpha встречались еще до зарегулирования стока реки, однако сведения о ее паразитофауне до последнего времени носили фрагментарный характер (Гинецинская, 1959; Куперман и др., 1994). Меньше всего информации накоплено о встречаемости партенит трематод в крупных постоянных популяциях *D. polymorpha* Верхней Волги, формированию которых в середине XX века способствовало резкое замедление скорости водообмена и увеличение масштабов судоходства после создания каскада водохранилищ (Угличского в 1940 г., Рыбинского в 1941–1947 гг., Ивановского в 1957 г., Горьковского в 1955–1957 гг.). Партениты трематод долгое время просто не удавалось обнаружить в выборках *D. polymorpha* из Рыбинского (Гинецинская, 1959; Попова, 1999), Ивановского (Molloy et al., 1996) и Горьковского водохранилищ (Куперман и др., 1994). Наши предварительные исследования моллюсков этого вида, проведенные в сентябре 2000 г. в 10 точках Горьковского водохранилища выявили достаточно высокую среднюю встречаемость партенит *Phyllodistomum folium* и *Bucephalus polymorphus* (по 1.32%, при n = 228 экз.). В то же время единичные особи нового вселенца – бугской дрейссены *Dreissena bugensis* Andr. 1897 проявляли устойчивость к инвазии и были свободны от паразитов (Тютин, Медянцева, 2004). На фоне потепления климата последних лет бугская дрейссена, занесенная в начале 1990-х годов в бассейн Волги через Волго-Донской канал, начала продвигаться на север (Антонов, 1993; Антонов, Козловский, 2003). В результате к 1997–2000 гг. она расселилась и существенно увеличила численность даже в верхневолжских Рыбинском и Угличском водохранилищах (Орлова, Щербина, 2002; Щербина, 2003; Перова, Щербина, 2003; Shcherbina, 2004). По нашему мнению, это изменение в структуре зообентоса может повлиять на функционирование связанных с моллюсками паразитарных систем (Тютин и др., 2004). Цель настоящей работы – изучить произошедшие за последние 5 лет изменения и оценить перспективы развития паразитарных систем трематод *Phyllodistomum folium* и *Bucephalus polymorphus* в условиях верхневолжских водохранилищ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в период открытой воды с мая по октябрь в 2000 – 2004 гг. на трех верхневолжских водохранилищах (Ивановское, Угличское, Рыбинское). Основной сбор проб моллюсков проведен при донных тралениях в рейсах экспедиционных судов ИБВВ

РАН «Академик Топчиев» и «Ареал». Кроме того, в отдельных точках прибрежной зоны водоемов где траления не проводились часть проб была получена с помощью дночерпателя по стандартной гидробиологической методике (Щербина, 2003; Shcherbina, 2004). Всего обработано 49 одно- и двухвидовых проб моллюсков рода *Dreissena*. В лабораторных условиях было вскрыто 1157 экземпляров *Dreissena polymorpha*. В том числе: 196 экз. (7 выборок) из 6 точек Ивановского водохранилища, 91 экз. (6 выборок) из 4 точек Угличского, 870 экз. (34 выборки) из 22 точек Рыбинского водохранилища. Кроме того, было исследовано 137 экз. (4 выборки) *Dreissena bugensis* из 3 точек Угличского водохранилища и 363 экз. (8 выборок) этого вида из 3 точек Рыбинского водохранилища, но трематоды у них не были обнаружены. Обычно из каждой друзы исследовали компрессионным методом под микроскопом МБС-9 по 2–3 взрослые особи с длиной раковины 15–30 мм, и результаты объединяли в интегральную пробу по сроку вылова или месту отбора. Учитывая относительно небольшие объемы выборок, вопросы районирования и пространственного распределения паразитов рассмотрены только на примере наиболее крупного Рыбинского водохранилища. Водоем условно делили на два участка по линии между Центральным мысом Дарвинского заповедника (Вологодская область) и Рожновским мысом Каменниковского полуострова (в районе г. Рыбинска, Ярославская область). Это позволило рассматривать наиболее загрязненный стоками металлургических предприятий г. Череповца северо-восточный участок, включающий собственно Шекснинский плес и большую часть Центрального плеса с приплотинной зоной Рыбинской ГЭС, отдельно от относительно чистого юго-западного участка, включающего Моложский и Волжский плесы с пришлозовой зоной.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все исследованные в 2000–2004 гг. экземпляры *Dreissena bugensis*, группировки которой встречались преимущественно в русловых зонах средней части Угличского и юго-западной части Рыбинского водохранилища, были свободны от партенит трематод. Наибольшей плотности группировки бугской дрейссены за последние 5 лет достигли в небольшом по площади мезотрофном Угличском водохранилище, где она начала доминировать по численности и биомассе в средней части водоема в районе устьев рек Нерли и Медведицы

(2850–4150 экз./м² при биомассе 10–12 кг/м²) (Shcherbina, 2004). Вероятно, бугская дрейссена здесь сыграла роль массового элиминатора личинок трематод. Популяция аборигенной *Dreissena polymorpha* в этом наиболее проточном водоеме всегда отличалась относительно низкой плотностью. Как, следствие в небольшой выборке моллюсков этого вида (n=91), которую удалось собрать с июня по август в течение трех сезонов 2000, 2003 и 2004 гг. партенит трематод также не было обнаружено.

Другая ситуация сложилась в Иваньковском и Рыбинском водохранилищах (табл. 1), где численность полиморфной дрейссены всегда была достаточно высокой.

Таблица 1

Встречаемость трематод у *Dreissena polymorpha* в двух верхневолжских водохранилищах

Период наблюдений	N (n), экз.	Встречаемость партенит, %	
		<i>P. folium</i>	<i>B. polymorphus</i>
Иваньковское водохранилище			
Июль 1993 г. (Molloy et al., 1996)	260 (0)	0	0
Август 2000 г. (наши данные)	75 (1)	0	1.33
Июнь 2003 г. (наши данные)	41 (2)	4.88	0
Июль 2004 г. (наши данные)	80 (7)	6.25	2.50
Среднее за 5 лет (2000–2004 гг.)	196 (10)	3.57	1.53
Рыбинское водохранилище			
1958 г. (Гинецинская, 1959)	>1000	0	0
1991 г. (Попова, 1999)	500	0	0
1992 г. (Куперман и др., 1994)	>2000	от 0 до 3.7	от 0 до 1.1
Август–сентябрь 2000г. (наши данные)	122 (0)	0	0
Июнь–октябрь 2001 г. (наши данные)	313 (7)	1.28	0.96
Август 2003 г. (наши данные)	50 (3)	4.00	2.00
Май–октябрь 2004 г. (наши данные)	385 (4)	0.52	0.52
Среднее за 5 лет (2000–2004 гг.).	870 (14)	0.92	0.69

Примечание. N – число исследованных моллюсков, n – число инвазированных моллюсков.

В расположенном ниже по течению умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище, имеющем минимальную скорость водообмена, биоценозы двух видов дрейссенид уже в 1990-х годах занимали до 25 % дна глубоководной зоны (Щербина, 2003). Бугская дрейссена смогла распространиться только по юго-западной части водоема, где она доминирует только в небольшом по площади Волжском плесе (до 6570 экз./м² при биомассе 7.16 кг/м²) (Shcherbina, 2004). В Иваньковском водохранилище, эвтрофном, самом верхнем из исследованных

водохранилищ, постоянных популяций бугской дрейссены пока совсем не обнаружено. Средняя плотность группировок *D. polymorpha* в этом водоеме весьма высока и можно сказать, что последнее 5 лет на этом фоне здесь происходит устойчивый рост встречаемости партенит гельминтов обоих рассматриваемых видов. В максимальной степени это характерно для спорист с метацеркариями *Phyllodistomum folium*, что, по нашему мнению, может быть связано с заносом инвазированных моллюсков или миграцией зараженных маритами рыб из Химкинского и Учинского водохранилищ канала им. Москвы, где единичные особи полиморфной дрейссены со спористами этой трематоды отмечались ранее (Molloy et al., 1996).

В Рыбинском водохранилище – водоеме озерного типа, отличающемся большим разнообразием биотопов, показатели встречаемости гельминтов у *D. polymorpha* не столь высоки и могут варьировать в разных точках сбора проб. Однако совершенно очевидно, что характерный для конца XX века резкий рост встречаемости партенит у *D. polymorpha* в данном водоеме за последние годы замедлился, и появление бугской дрейссены сыграло в этом определенную роль. При усреднении полученных данных в двух равных по объему выборках (по 435 экз.) за 2000–2001 гг. и 2003–2004 гг. встречаемость партенит оказалась одинаковой в обоих случаях (для *Phyllodistomum folium* она составила 0.92 %, для *Vucephalus polymorphus* – 0.69%). Анализ данных по двум участкам водоема (табл. 2) показывает, что в действительности не произошло изменений распределения только для *B. polymorphus*. Отсутствие выраженной сезонной динамики свидетельствует о том, что партениты этого вида не приводят к гибели хозяина и способны продуцировать церкарии в течение всей жизни моллюска. Нагрузка на организм хозяина отчасти минимизируется за счет того, что эмиссия церкарий осуществляется только в теплое время года и просто замещает функцию его размножения (Wallet et al., 1985). Непрерывность циркуляции инвазии в течение года обеспечивается инцистированием метацеркарий в мускулатуре вторых промежуточных хозяев – рыб любых семейств, служащих кормом для дефинитивных хозяев – хищных рыб.

В настоящее время равномерность распределения *B. polymorphus* по акватории Рыбинского водохранилища обеспечивается не только переносом марит активно мигрирующими хищными рыбами (в первую очередь – судаком и бершом), но и переносом метацеркарий

новым массовым промежуточным хозяином-вселенцем – черноморско-каспийской тюлькой *Clupeonella cultriventris*. Тюлька удачно включилась в паразитарную систему трематоды *Bucephalus polymorphus* и встречаемость метацеркарий у нее в последние годы достигла высоких значений (до 70–80 %) (Тютин, 2003; Tyutin, 2003).

Таблица 2

Встречаемость трематод у *Dreissena polymorpha* из Рыбинского водохранилища

Период наблюдений	N (n), экз.	Встречаемость партенит, %	
		<i>P. folium</i>	<i>B. polymorphus</i>
Северо-восточный участок водоема			
2000–2001 гг.	287 (2)	0	0.70
2003–2004 гг.	151 (2)	0.66	0.66
Среднее (19 выборок)	438 (4)	0.23	0.68
Юго-западный участок водоема			
2000–2001 гг.	148 (5)	2.70	0.68
2003–2004 гг.	284 (5)	1.06	0.70
Среднее (15 выборок)	432 (10)	1.62	0.69
Сезонная изменчивость встречаемости			
Май–июнь (17 выборок)	441 (5)	0.45	0.68
Июль–октябрь (17 выборок)	429 (9)	1.40	0.70

Примечание. Обозначения как в табл. 1.

Жизненный цикл трематоды *Phyllodistomum folium* не включает дополнительного хозяина для развития метацеркарий. Как следствие, встречаемость этого вида очень зависит от сезона, климатических условий года, точки отбора проб. В разных участках Рыбинского водохранилища встречаемость спороцист *P. folium* за последние 5 лет сильно изменилась (табл. 1, 2). Непрерывность циркуляции этого вида обеспечивается инцистированием метацеркарий непосредственно в спороцистах в жабрах моллюска. Не совершающие дальних миграций щука, ерш и карповые рыбы заражаются, поедая свободноплавающие спороцисты, отделяющиеся от жабр моллюсков. Весьма низкая встречаемость партенит этого вида после зимовки косвенно подтверждает способность паразита снижать выживаемость хозяина при воздействии неблагоприятных факторов среды. Кроме того, спороцисты *P. folium*, паразитирование которых может приводить к ускоренному накоплению тяжелых металлов в моллюсках (Kraak and Davids, 1991), только в 2004 г. удалось обнаружить в северо-восточном участке Рыбинского водохранилища (станция «Ягорба», Шекснинский плес), где ранее из-за стоков предприятий г. Череповца у моллюсков *D. polymorpha* гельминты не регистрировались (Попова, 1999). Заражен-

ность полиморфной дрейссены партенитами этого вида в слабо загрязняемом и активно заселяемом бугской дрейссеной юго-западном участке водоема снизилась более чем в 2 раза. Не исключено что в данном случае бугская дрейссена не только сыграла роль элиминатора личинок, но и отвлекла с традиционных мест нагула часть карповых рыб. Дополнительным фактором могло быть появление черноморско-каспийской тюльки, которая способна потреблять свободно плавающие спороцисты *Phyllodistomum folium*. Следует отметить, что в условиях большинства европейских водоемов данный вид является полициклическим, зрелые, содержащие яйца мариты в мочевом пузыре ерша и карповых рыб присутствуют в течение всего года (Pietroock et al., 1999). В мае–июне обычно происходит снижение интенсивности инвазии рыб и практически перестают встречаться ювенильные особи, весьма многочисленные с августа по апрель. Ранее, при наблюдениях за сезонной динамикой численности этого вида, тенденция к снижению встречаемости спороцист летом (не более 2.9%) по сравнению с зимой (до 3.7%) уже отмечалась Б.И. Куперманом с соавторами (Куперман др., 1994).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Существенные различия в распределении и динамике численности партенит двух рассматриваемых видов трематод подтверждают правильность нашего определения видовой принадлежности наиболее часто встречавшегося в наших выборках вида – *Phyllodistomum folium*. Ранее спороцисты этого рода, обнаруженные в жабрах полиморфной дрейссены из волжских водохранилищ (Рыбинское, Чебоксарское и Куйбышевское) были ошибочно определены как узкоспецифичный паразит судака *Phyllodistomum angulatum* (Куперман и др., 1994). Это привело к путанице в международных сводках, посвященных обзору эндосимбионтов и паразитов дрейссенид (Molloy et al., 1996, 1997; Karataev et al., 2000).

Отсутствие паразитов в верховолжских выборках бугской дрейссены вполне объяснимо. Этот новый для аборигенных гельминтов хозяин проник в водохранилища Волги сравнительно недавно – в 1992 г. (Антонов, 1993), почти одновременно с его обнаружением в североамериканских Великих Озерах, где партенит трематод тоже не обнаружено (MacIsaac, 1994; Molloy et al., 1997). До середины 1940-х г. известный ареал бугской дрейссены был ограничен небольшой территорией на юге Ук-

раины в устьях рек Южный Буг (Андрусов, 1897), Ингулец (Журавель, 1951) и Бугском лимане (Марковский, 1954). После строительства водохранилищ Днепровского каскада *D. bugensis* стала доминировать над полиморфной дрейссеной в черноморском бассейне. Только здесь у бугской дрейссены зарегистрированы партениты трематод единственного специфичного для дрейссенид вида – *Bucephalus polymorphus* (встречаемость до 6%) (Черногоренко, Бошко, 1992). Современная тенденция к росту встречаемости этого гельминта в верхневолжских водохранилищах на фоне потепления климата только на первый взгляд кажется незначительной. Следует учитывать, что в 1991–1992 гг. из более чем 2000 экз. *D. polymorpha* из Рыбинского водохранилища эта трематода была обнаружена только у одной особи (Куперман и др., 1994). По нашему мнению, *B. polymorphus* может рассматриваться в качестве главного «претендента» на адаптацию к паразитированию у бугской дрейссены в условиях исследованных водохранилищ. Характерной особенностью бугской дрейссены является очень тонкая раковина, что делает даже старшие возрастные группы моллюсков этого вида доступными для многих моллюскоядных рыб: плотвы, густеры, язя, крупного леща (Тютин, Медянцева, 2004; Тютин и др., 2004). Поэтому, весьма вероятно, что даже при утрате физиологической устойчивости к местным гельминтам, уровень зараженности бугской дрейссены будет относительно невысоким. Устойчивость, проявляемая бугской дрейссеной по отношению к местным паразитам, дает ей некоторое преимущество по сравнению с *D. polymorpha*, которая, помимо указанных видов, часто бывает заражена личинками водяных клещей рода *Unionicola*, маридами *Aspidogaster limacoides*, метацеркариями сем. Echinostomatidae (Тютин, Медянцева, 2004). Физиологическая природа этой устойчивости косвенно подтверждается тем, что у бугской дрейссены гораздо реже встречались и обычные для *D. polymorpha* эндосимбионты: олигохеты, нематоды, личинки хирономид, коловратки, молодые пиявки родов *Erpobdella* и *Helobdella*, инфузории родов *Conchophthirus* и *Trichodina*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно констатировать, что к началу 1990-х годов популяции паразитов *D. polymorpha* в Верхней Волге находились в достаточно депрессивном состоянии из-за чрезмерного загрязнения водоемов. Паразитофауна моллюсков в тот период носила резко вы-

раженный очаговый характер, при низкой встречаемости основных видов гельминтов (Куперман и др., 1994; Попова, 1999; Molloy et al., 1996). В последующие годы встречаемость партенит трематод несколько выросла. В настоящее время одним из основных факторов препятствующих дальнейшему росту их численности, в Угличском и Рыбинском водохранилищах является расселение бугской дрейссены. Новое увеличение плотности популяций паразитов и эндокомменсалов возможно только в случае их адаптации к паразитированию в *Dreissena bugensis*. В противном случае, при дальнейшем расселении бугской дрейссены, в водоемах следует ожидать роста численности популяций моллюскоядных рыб, сокращения плотности поселений типичной *D. polymorpha* и снижения эффективности функционирования некоторых связанных с аборигенными моллюсками паразитарных систем.

Работа выполнена при поддержке Фонда содействия отечественной науке и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 03–04–48418).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissenidae Евразии. Санкт-Петербург, 1897. 285 с.
- Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тезисы междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Антонов П.И., Козловский С.В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых понто-каспийских видов по каскадам водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, Россия. 2003. С. 18–25.
- Гинецинская Т.А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища: систематический обзор // В сб.: Экологическая паразитология. Ленинград: ЛГУ. 1959. С. 96–149.
- Журавель Г.А. О *Dreissena bugensis* (Mollusca) из системы Днепра и недавнее ее появление в Днепровском водохранилище // Зоол. журнал. 1951. Т. XXX, вып. 2., С. 186–188.
- Куперман Б.И., Жохов А.Е., Попова Л.Б. Паразиты моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги // Паразитология. 1994. Т. 28., вып. 5. С. 396–402.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР. Условия ее существования и пути использования. Днепрово-бугский лиман. Ч. 2. Киев: АН УССР. 1954. С. 33–107.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 5. С. 515–520.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазийных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // В сб.: Инвазии чужерод-

- ных видов в Голарктике. Матер. Российско-американского симпозиума. Борок, 2003. С. 188–192.
- Попова Л.Б. Эколого-паразитологическое изучение *Dreissena polymorpha* (Pallas) Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // История развития и современные проблемы гельминтологии. Тез. докл. всеросс. научн. конфер. Москва. 1999. С. 29.
- Тютин А.В. Сравнительный анализ паразитофауны двух видов пелагических рыб-вселенцев в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. № 2. 2003. С. 86–91.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. Моллюски рода *Dreissena* как промежуточные хозяева массовых видов гельминтов в верхневолжских водохранилищах // Актуальные проблемы биологии и экологии. Матер. докл. XI молодежной конференции. Сыктывкар, 2004. С. 305–306.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х., Медянцева Е.Н. Влияние гидробионтов-вселенцев на сообщества гельминтов в литоральной зоне Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ. Матер. междунар. конференции. Казань, 2004. С. 128–130.
- Черногоренко М.И., Бошко Е.Г. Паразитофауна водных организмов Днестра и Днестровского лимана // Гидробиологическая характеристика Днестра и его водохранилищ. Киев. 1992. С. 321–329.
- Щербина Г.Х. Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса Верхневолжских водохранилищ // В сб.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы Российско-американского симпозиума. Борок, 2003. С. 213–223.
- Karataev A.Y., Burlakova L.E., Molloy D.P., Volkova L.K. Endosymbionts of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Belarus // Internat. Rev. Hydrobiol. T. 85. 2000. P. 543–559.
- Kraak M.H.S., Davids C. The effect of the parasite *Phyllodistomum macrocotyle* (Trematoda) on heavy metal concentrations in the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* // Neth. J. Zool. No. 41. 1991. P. 269–276.
- MacIsaac H. Comparative growth and survival of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*, exotic mollusk introduced to Great Lakes // Journal of Great Lakes research. 1994. V. 20. P. 783–790.
- Molloy D.P., Roitman V.A., Shields J.D. Survey on the parasites of Zebra mussels (Bivalvia: Dreissenidae) in Northwestern Russia, with comments on records of parasitism in Europe and North America // J. Helminthol. Soc. Wash. T. 63, № 2. 1996. P. 251–256.
- Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P., Laruelle F. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites and ecological competitors // Reviews in Fisheries Sciences. T. 5, № 1. 1997. P. 27–97.
- Pietrock M., Mattheis T., Kruger R., Meinelt T. Seasonal dynamics of *Phyllodistomum folium* (von Olfers, 1816) (Trematoda, Gorgoderidae) in blue bream, *Abramis ballerus* (L.) and ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.) from the Oder River (Germany/Poland) // Acta Parasitologica. T. 44, Vol. 3. 1999. P. 165–169.
- Shcherbina G.Kh. Ecology and productivity of Dreissenids in the Upper Volga reservoirs // Science for watershed conservation: multidisciplinary approaches for natural resource management. Abstracts of International conference. Ulan-Ude, Russia. 2004. P. 93–94.
- Tyutin A.V. New examples of parasites exchanges between alien and aboriginal fish spe-

- cies in the ecosystem of Upper Volga (Russia) // Invasion of alien species in Holarctic. Proc. Of American-Russian symposium. Bork. 2003. P. 561–565.
- Wallet M., Theron A., Lambert A. Rythme d'émission des cercaries de *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (Trematoda, Bucephalidae) en relation avec l'activité de *Dreissena polymorpha* (Lamellibranches, Dreissenidae) premier hôte intermédiaire // Ann. Parasitol. Hum. Comp. T. 60. 1985. P. 675–684.

УДК 574.583(470.341+282.274.41)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ОСНОВНЫХ ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2005 г. *Г.В. Шурганова, *В.В. Черепенников,
**А.В. Крылов, *Е.В. Артельный

Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
shurganova@bio.unn.ru

**ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
krylov@ibiw.yaroslavl.ru

В Горьковском водохранилище выделено три типа видовой структуры лимнофильных зоопланктоценозов. Показаны различия их размещения в акватории водохранилища. Выявлено, что основным фактором пространственного размещения основных зоопланктоценозов водохранилища является гидрологический режим. Мозаичная структура размещения некоторых ценозов Горьковского водохранилища определяется малыми скоростями движения воды.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования зоопланктона Горьковского водохранилища проводились с первого года его существования Л.А. Луферовой (1963, 1964), Э.П. Устеленцевой (1964), М.А. Петровой (1967). Многолетние (1970–1983 гг.) исследования были проведены сотрудниками Горьковского университета (Шахматова и др., 1975, 1977; Кравченко и др., 1975; Шурганова, Елагина, 1981 и др.). Изучение биологической продуктивности водохранилища осуществлено сотрудниками ГосНИОРХ (Пидгайко, 1978). В последние два десятилетия объем работ по изучению зоопланктона водохранилища сократился. В литературе имеются лишь сведения о зоопланктофауне водохранилища в 1988 г. (Шибеева, 1990), а также работы И.К. Ривьер (2000, 2001 и др.), преимущественно по зоопланктону речной части

водохранилища.

Цель настоящей работы – выделение основных зоопланктоценозов Горьковского водохранилища и анализ их пространственного размещения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Горьковское водохранилище – четвертая ступень Волжского каскада, заполнено в 1955–1957 гг. Общая его длина составляет 430 км, максимальная ширина 15 км, средняя глубина 5.5 м, площадь водного зеркала 1591 км². Верховья водохранилища (от г. Рыбинска до г. Костромы) сохраняют конфигурацию речного русла до затопления (рис. 1).



Рис. 1. Размещение станций отбора проб на акватории Горьковского водохранилища

водохранилища, рек Унжи и Немды, и собственно Горьковского водохранилища (Эдельштейн, 1965). Границы расположения этих водных масс существенно изменяются по сезонам и в зависимости от водности года. Основой приходной составляющей водного баланса является речной сток, расходной – сброс через Горьковский гидроузел. Средний многолетний водообмен составляет 6.1. На участке водохранилища от Рыбинска до Костромы скорости течения (от 0.2 до 1.1 м/с) определяются расходами воды через плотину Рыбинской ГЭС и наполнением Горьковского водохранилища. Распределение скоростей по поперечному сечению неоднородно, встречаются участки с обратным направлением течения. Скорости течения на участке от г. Костромы

Глубины у Рыбинска по руслу составляют 3–6 м, у Кинешмы – 12–17 м. Озеровидная часть водохранилища начинается ниже г. Юрьевца. Максимальные глубины в этой части водоема вблизи плотины Горьковской ГЭС достигают 24 м.

Водохранилище заполняют водные массы р. Волги, поступающие из Рыбинского во-

до озеровидного расширения (от 0.06 до 0.7 м/с) определяются режимами работы Рыбинской и Горьковской ГЭС. В озеровидной части водохранилища в летне-осенний период скорости стокового течения составляют 0.1 м/с, 0.2 м/с, при этом значительно возрастает роль ветровых течений (Современная экологическая..., 2000; Экологические проблемы..., 2001).

Гидрохимический состав воды верхнего проточного плеса от г. Рыбинска до г. Юрьевец определяется значительно минерализованными водами, поступающими из Рыбинского водохранилища. Соотношение ионов в них характерно для вод гидрокарбонатно-кальциевого класса. При переходе от речного к озерному участку степень минерализации снижается, но изменений в соотношении главных ионов при этом не отмечаются (Литвинов и др., 2002).

Материалом для настоящей работы послужили пробы зоопланктона, отобранные на акватории Горьковского водохранилища в летние сезоны (конец июля–начало августа) 1982, 2001 и 2002 гг. В 1982 и 2001 гг. исследовалась вся акватория водохранилища (речная и озерная части), в 2002 г. – озерная часть. Отбор проб производился на постоянных створах, указанных на рис. 1.

Для сбора материала использовалась количественная сеть Джеди (диаметр входного отверстия 18 см, сеть – капроновое сито №64). Отбор осуществлялся путем тотальных ловов от дна до поверхности. Обработка материала проводилась общепринятым в практике гидробиологических исследований счетно-весовым методом (Киселев, 1969; Методические рекомендации..., 1984). Идентификацию видов проводили с использованием определителей зоопланктона (Кутикова, 1970; Мануйлова, 1964; Рылов, 1948; Смирнов, 1971; Определитель..., 1995; Dumont, Negrea, 2002).

Для выделения основных зоопланктоценозов и определения занимаемых ими акваторий в работе использован метод многомерного векторного анализа. Каждому i -му из N видов, возможных в данном j -ом зоопланктоценозе, сопоставлена соответствующая i -ая ось N -мерной ортогональной системы координат. Отображение j -ого зоопланктоценоза представлялось точкой A_j ($\alpha_{1j}, \alpha_{2j}, \alpha_{3j}, \dots, \alpha_{Nj}$), где α_{ij} – численности i -го вида в j -ом зоопланктоценозе, как значения i -ой координаты в N мерном пространстве. При этом каждой j -ой ассоциации соответствовал вектор A_j начинающийся в начале координат и заканчивающийся в точке A_j

Характер структурно-функциональных связей в сообществе в таком представлении определялся направлением вектора A_j . J -ый и k -ый зоопланктоценозы считались принадлежащими к одному типу, если были достаточно близки в многомерном пространстве изображающие их точки A_j и A_k (Черепенников, Шурганова, Артельный, 2003; Artelnyy, Schurganova, Cherepennikov, 2003). Далее проводилась кластеризация видовой структуры сообществ зоопланктона на станциях отбора проб по расстоянию между точками A_j и A_k , то есть по значению модуля вектора дискриминантных численностей (Шурганова, Черепенников, Артельный, 2004). Значение модуля этого вектора в многомерном пространстве имеет смысл евклидова расстояния ε между точками, изображающими ценозы, и находится следующим образом:

$$\varepsilon = \sqrt{\sum_{i=1}^{i=N} (\alpha_{ij} - \alpha_{ik})^2}$$

Каждому выделенному кластеру сопоставлялся тип зоопланктоценоза. Анализ видовой структуры выделенных типов проводился с использованием покомпонентного представления вектора A_j , проведенного из начала координат в центральную точку соответствующего кластера. Отличия видовой структуры различных ценозов анализировались с помощью вектора дискриминантных численностей, соединяющего центральные точки кластеров соответствующих ценозов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное размещение сообществ зоопланктона Горьковского водохранилища по данным 1982 г. можно определить исходя из дендрограммы кластеров их видовой структуры (рис. 2).

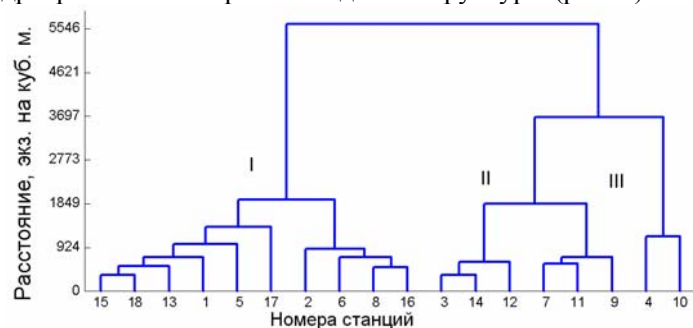


Рис. 2. Дендрограмма кластеров видовой структуры зоопланктоценозов Горьковского водохранилища в 1982 г.

На акватории водохранилища размещены три типа зоопланктоценозов с более или менее отчетливыми различиями видовой структуры. В данном случае термин «тип ценоза (сообщества)» используется исходя из определения Ю. Одума (1975, с. 181): «Биотическое сообщество – это любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп». Биоценоз обладает некоторыми особыми свойствами, не присущими слагающим его компонентам – особям и популяциям. Сообщества обладают функциональным единством с характерной структурой трофических связей и энергетического обмена, а также композиционным единством, обеспечивающим возможность сосуществования определенных видов. Поскольку из рис. 2 следует, что ценозы, обладающие сходной видовой структурой, тем не менее, размещены некомпактно, их нельзя считать одним сообществом, а следует считать ценозами, принадлежащими к одному типу.

В Горьковском водохранилище в отличие от Чебоксарского (Шурганова, Черепенников, Артельный, 2003) не наблюдалось пространственной консолидации ценозов одного типа. Наиболее пространственно компактными были сообщества первого типа, локализованные в двух зонах. Первая размещалась на верхнем участке водохранилища (от Ярославля до Костромы), формирующемся, преимущественно, водами, поступающими из Рыбинского водохранилища и несущими трансформированный зоопланктон приплотинной его части. Вторая зона локализации зоопланктоценозов первого типа – озерная часть Горьковского водохранилища. Гистограмма ранжированной по численности видовой структуры в ценозах этого типа приведена на рис. 3.

Состав видов и групп организмов зоопланктоценозов первого типа представляет собой типичный комплекс пелагиобионтов водохранилищ. По численности доминируют копепоидные и науплиальные стадии веслоногих. Наиболее многочисленными видами здесь являются *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata* (идентифицировался прежде как *Daphnia longispina*), *Conochilus unicornis*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina crassicornis*, *Bosmina longirostris*.

Зоопланктоценозы второго типа (кластер II), выделенные по данным 1982 г., представлены достаточно компактно на участке нижней речной части водохранилища (преимущественно на станциях выше и ниже г. Кинешмы, а также в правобережье у г. Юрьевца). Гистограмма и ранжированная таблица численности видов в ценозах второго типа приведены на рис. 4.

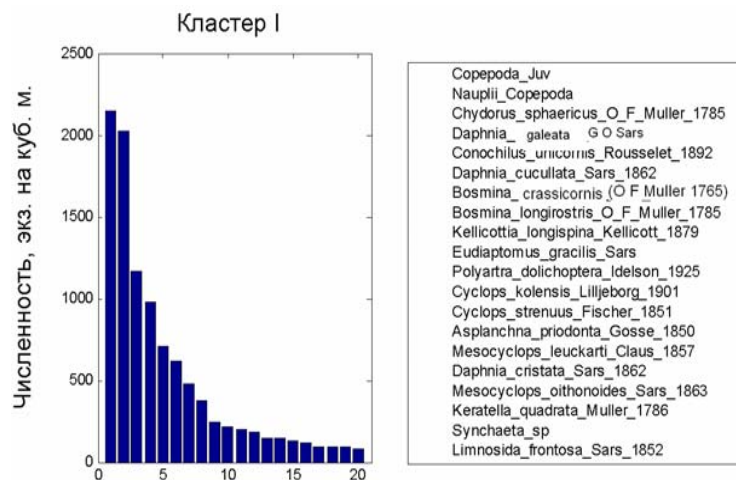


Рис. 3. Гистограмма ранжированной по численности видов структуры ценозов первого типа

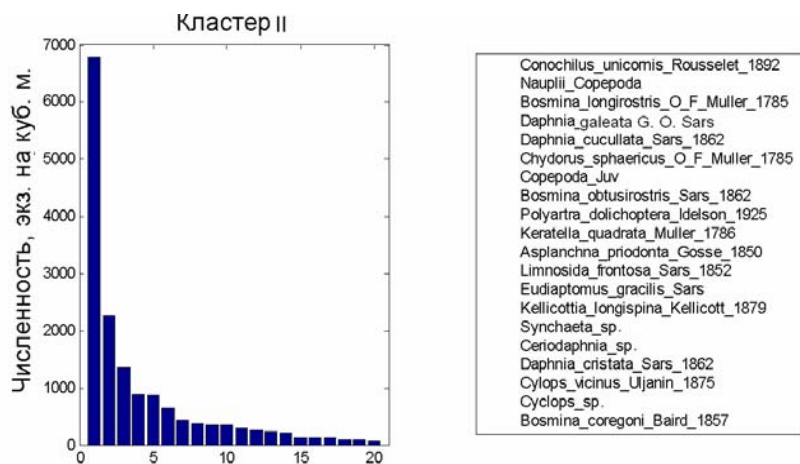


Рис. 4. Гистограмма ранжированной по численности видов структуры ценозов второго типа

Лидирующее положение в общей численности сообществ второго типа занимает пелагическая коловратка *Conochilus unicornis*. Существенно уступают ей по численности науплиальные стадии *Copepoda*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*. Таким образом, зоопланктоценозы первого и второго типа

отличаются явным доминированием в последнем *Conochilus unicornis*.

Наименее компактно в 1982 г. в пространстве были размещены зоопланктоценозы третьего типа, находящиеся на правобережных станциях ниже г. Ярославля и выше г. Кинешмы.

Видовая структура ценозов этого типа характеризуется присутствием двух доминантов *Bosmina crassicornis* и *Bosmina longirostris*. Значительно уступают им следующие по численности коловратки *Conochilus unicornis*, ювенильные стадии веслоногих, *Mesocyclops leuckarti*, а также *Daphnia galeata*.

Площадь акватории водохранилища занятой этими сообществами наименьшая в сравнении с ценозами первых двух типов. Видовая структура ценозов этого типа приведена на рис. 5.

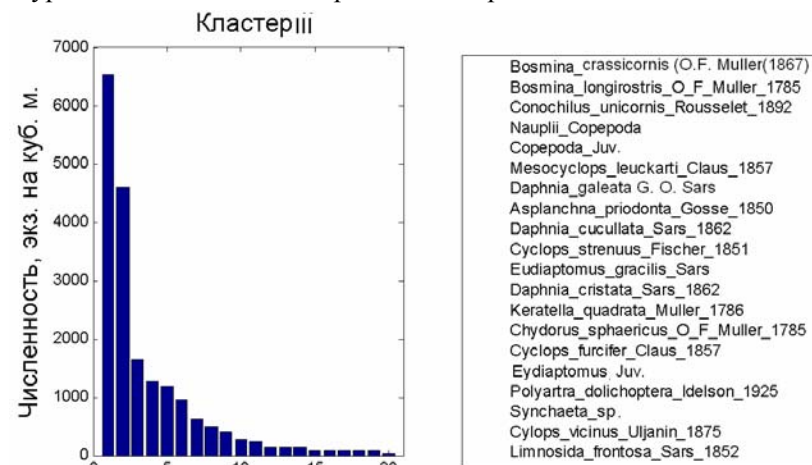


Рис.5. Гистограмма ранжированной по численности видов структуры ценозов третьего типа.

Для сравнительного анализа различий видовой структуры сообществ Горьковского водохранилища использован вектор дискриминантных численностей видов зоопланктона, успешно применённый в работе на Чебоксарском водохранилище (Шурганова, Черепенников, Артельный, 2004). При проведении сравнительного анализа различий видовой структуры зоопланктоценозов первого и второго типа построен вектор дискриминантных численностей этих сообществ. Ранжированное распределение компонент этого вектора приведено на рис 6.

Сопоставляя таблицы ранжированной дискриминантной численности видов в зоопланктоценозах, можно заключить, что каждый из ценозов характеризуется своими особенностями видовой структуры. Так, зоопланктоценозы второго типа отличаются от ценозов первого типа значительно большим количественным развитием пелагической коловратки *Conochilus unicornis*, а также ветвистоусого рачка *Bosmina longirostris*, и, в значительно меньшей степени – *Keratella quadrata*, *Daphnia cucullata*, Nauplii Copepoda. В зоопланктоценозах первого типа, по сравнению со вторым, существенно выше численность копеподитных стадий веслоногих рачков и *Chydorus sphaericus*.

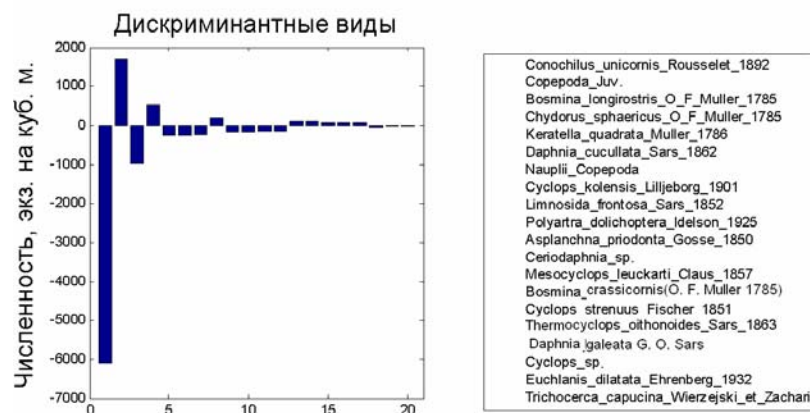


Рис. 6. Ранжированные по модулю дискриминантные численности видов ценозов первого и второго типов

Сопоставляя таблицы ранжированной численности видов в зоопланктоценозах первого и второго типов (рис. 3, 4) и дискриминантных численностей (рис. 6) нетрудно видеть, что модуль вектора дискриминантных численностей сравним по величине с модулями векторов, изображающих ценозы в многомерном пространстве. Это свидетельствует о значительных различиях в видовой структуре зоопланктоценозов Горьковского водохранилища.

Исследования изменений видовой структуры зоопланктона, произошедших за 20 лет существования водохранилища, позволили установить, что в 2001 г. сходным по составу доминирующих видов с сообществом первого типа 1982 г., является зоопланктоценоз, выделенный в верховьях Горьковского водохранилища (от Рыбинска до

Ярославля). Здесь также доминировали по численности науплиальные и копеподитные стадии Copepoda, массового обилия достигали *Euchlanis dilatata*, *Daphnia galeata*, *Polyarthra vulgris*, *Synchaeta pectinata*, *Mesocyclops leuckarti*, *Conochilus unicornis*, *Chydorus sphaericus* и др.

В озерной части водохранилища в 2001 г. размещался зоопланктоценоз, по видовой структуре существенно не отличающийся от ценозов первого типа. Однако, доминирование науплиальных стадий Copepoda здесь было значительно ниже, а численность субдоминантов выше. Наиболее многочисленными видами коловраток являлись *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *Synchaeta grandis*, ветвистоусых – *Daphnia galeata*, *Chydorus sphaericus*. Отличием этого ценоза от выделенного в 1982 г. зоопланктоценоза первого типа является замена субдоминанта *Chydorus sphaericus* на *Euchlanis dilatata*.

На среднем участке речной части водохранилища в 2001 г. выделялся еще один зоопланктоценоз с явным доминированием науплиальных стадий Copepoda и преобладающими видами *Euchlanis dilatata*, *Daphnia galeata*. Однако, видовая структура этого сообщества значительно отличалась от расположенного на этом участке в 1982 г. ценоза второго типа.

В 2002 г. было детально исследовано пространственное размещение и видовая структура зоопланктона в озерной части Горьковского водохранилища. При относительной однородности видовой структуры зоопланктона озерной части были выделены два ценоза с меньшими отличиями видовой структуры, чем между сообществами разных типов в 1982 и 2001 гг. Оба они относились к одному – первому типу. Характерным для этого периода исследований было различие видовой структуры зоопланктона лево- и правобережья. Зоопланктон левобережной части водохранилища имел большее сходство с ценозом первого типа 1982 г. и характеризовался доминированием науплиальных стадий веслоногих рачков. Наиболее часто встречающимися видами являлись *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Euchlanis dilatata*, *Asplanchna priodonta*. Этот зоопланктоценоз располагался в левобережной части водохранилища (створы у городов Юрьевец и Чкаловск, в приплотинной части водохранилища). В правобережье озерной части водохранилища выделялся ценоз, отличающийся численным доминированием ветвистоусого рачка *Chydorus sphaericus*. Далее по численности следовали науплиальные стадии веслоногих,

Daphnia galeata, *Polyarthra minor*, *Euchlanis dilatata*, *Daphnia cucullata*, *Asplanchna priodonta*. В отличие от видовой структуры ценоза первого типа 1982 г., в 2002 г. в озерной части Горьковского водохранилища была значительно ниже численность копеподитных стадий веслоногих.

Использование в настоящей работе значений численностей видов для оценки видовой структуры зоопланктоценозов, по нашему мнению, позволяет более полно характеризовать видовую структуру, чем значения биомасс видов. Это обусловлено тем, что распределение численностей по видам для исследованных ценозов значительно более равномерно, чем распределение биомасс. Для сравнения этих распределений на рис. 7 приведена ранжированная биомасса видов ценоза схожего с ценозами второго типа, ранжированная численность видов которого приведена на рис. 4.

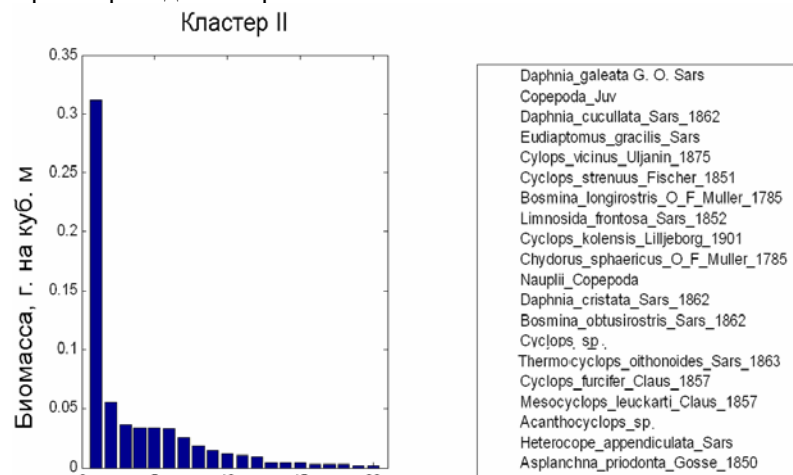


Рис. 7. Гистограмма ранжированной по биомассе видов структуры ценозов второго типа

Сравнение этих рисунков показывает, что структурная сложность ценоза в распределении по биомассам видов представляется меньшей, чем в распределении по численностям. Это подтверждается значительным отличием индексов Шеннона, рассчитанных по численности – 3.07–3.12 и индексов, рассчитанных по биомассе зоопланктона – 1.23–1.63. Поэтому при идентификации ценозов можно рекомендовать использование того количественного параметра, который

распределен более равномерно.

Таким образом, в Горьковском водохранилище выделено три типа лимнофильных зоопланктоценозов, различающихся по видовой структуре. Пространственное размещение сообществ зоопланктона разных типов имеет свои особенности. Ценозы первого типа размещены относительно компактно. В то же время размещение ценозов второго и третьего типов – имеет мозаичную структуру.

Сравнение с результатами исследований, проведенных подобными методами для зоопланктона Чебоксарского водохранилища позволяет предположить, что основной причиной различий пространственного размещения основных зоопланктоценозов водохранилищ являются отличия их гидрологического режима. Высокий водообмен Чебоксарского водохранилища (19.8) приводит к тому, что пространственное размещение сообществ зоопланктона приобретает консолидированный – компактный – характер. Та же причина приводит и к отличию экологических характеристик ценозов этих водохранилищ. Так, сообщество правобережной речной части Чебоксарского водохранилища носит реофильный характер, а ценоз переходного речного участка сочетает как реофильные так и лимнофильные черты.

Мозаичная структура пространственного размещения некоторых ценозов Горьковского водохранилища определена, вероятно, малыми скоростями движения воды на участках их размещения. В результате, ценозы этих типов практически не взаимодействуют между собой, что способствует возникновению больших отличий в их видовой структуре. Другой аспект малой скорости течения на некоторых участках водохранилища состоит в том, что возрастает роль притоков водохранилища, значительно увеличиваются размеры акваторий, занятых зоопланктоценозами этих притоков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969. Т. 1. 657 с.
- Кравченко А.А., Охапкин А.Г., Тарасова Т.Н., Тухсанова Н.Г., Шахматова Р.А., Шурганова Г.В. Гидробиологическая и гидрохимическая характеристика речного участка Горьковского водохранилища // Качество и охрана вод. Материалы Всесоюзной науч. конф. по проблеме комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги. Пермь, 1975. Вып. 2. С. 53–54.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Луфферова Л.А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР, 1963, вып. 6 (9). С. 130–142.

Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 20 с.

Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 83 с.

Литвинов А.С., Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э., Цельмович О.Л., Кочеткова М.Ю. Гидрохимическая характеристика Горьковского водохранилища в межень 2002 г. // Актуальные проблемы водохранилищ. Всероссийская конференция с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. 29 октября – 3 ноября 2002 г., Борок, Россия: тез. докл. – Ярославль, 2002. С. 180–182.

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.–Л., 1964. 327 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 33 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. С.-Пб., 1995. 630 с.

Петрова М.А. Продукция планктонных ракообразных в Горьковском водохранилище // Гидробиол. журн. 1967. Т. 3. № 6. С. 48–56.

Пидгайко М.Л. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 138. С. 45–59.

Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения: Коллективная моногр. // Отв. редактор Н. М. Минеева. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 284 с.

Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные Т. 3., вып. 3. М.–Л., 1948. 318 с.

Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные Т. 1., вып. 2. Л., 1971. 540 с.

Устеленцева Э.П. Зоопланктон Горьковского водохранилища (по материалам 1960 г.) // Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т. 57. С. 168–173.

Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Артельный Е.В. Использование многомерного векторного анализа для оценки пространственного размещения зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек–3. Тезисы докл. Междунар. конференции (15–19 сентября 2003, Тольятти). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 303.

Шахматова Р.А., Тухсанова Н.Г., Тарасова Т.Н., Охупкин А.Г., Шурганова Г.В., Кравченко А.А. Гидробиологическая характеристика речного участка Горьковского водохранилища // Вопросы гидрологии. Л.: Гидрометеиздат, 1975. Вып. 12. С. 44–51.

Шахматова Р.А., Тухсанова Н.Г., Тарасова Т.Н., Охупкин А.Г., Шурганова Г.В., Кравченко А.А. Сток биогенных, органических веществ и гидробионтов через плотину Горьковской ГЭС // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. IV Всес. лимнол. совещ. Лиственичное на Байкале. Ч. 1. Гидрохимия и качество вод. Лиственичное на Байкале, 1977. С. 58–62.

Шибанова М.Н. Развитие зоопланктона Горьковского водохранилища (по материалам 1988 г.) // Изв. ГосНИОРХ. 1990. Вып. 318. С. 81–84.

Шурганова Г.В., Елагина Л.В. К оценке сапробности Горьковского водохранилища по зоопланктону // Биол. аспекты изучения и рационального использования животного и растительного мира. Тез. докл. конф. молодых ученых-биологов. Рига: Институт биологии АН ЛатвССР, 1981. С. 157–159.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Особенности основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в многолетнем аспекте // Экологические проблемы бассейнов крупных рек–3. Тезисы докл. Междунар. конференции (15–19 сентября 2003, Тольятти). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 332.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2003. № 3. С. 297–304.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика численности дискриминантных видов основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2004. № 2. С. 200–209.

Эдельштейн К.К. Водные массы озерной части Горьковского водохранилища // Динамика водных масс водохранилищ. М.–Л. 1965. С. 29–38.

Экологические проблемы Верхней Волги. Коллективная монография. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.

Artelnuy E.V., Schurganova G.V., Cherepennikov V.V. Estimation of space division of zooplanktocoenosis of Cheboksarskoje water Reservoir with the use of multivariate vector analysis // Mobility of students and programmes flexibility in the prospect of the European Unification of the Training processes in Ecology and Environmental Sciences. Tesis of the Italian-Russian Student Forum. Palermo, 23–26 juli 2003. Palermo, 2003. P. 12–13.

Henri J. Dumont, Stefan V. Negrea. Branchiopoda. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 2002. 398 p.

СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА НЕКОТОРЫХ МАЛЫХ РЕК ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2005 г. Г.Х. Щербина, С.Н. Перова

ИБВВ РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

E-mail: gregory@ibiw.yaroslavl.ru

Проведен сравнительный анализ структуры сообществ донных макробеспозвоночных некоторых малых рек Ярославской области. Составлен фаунистический список, включающий в себя 122 вида и формы. Отмечено высокое видовое разнообразие донного населения изученных водотоков. По видовому составу и количественным характеристикам макрозообентоса дана оценка санитарного состояния водных объектов и их кормности.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема качества водной среды во многом зависит от экологического состояния малых рек, представляющих собой основной тип водотоков в Верхневолжском регионе (Экологическое состояние..., 2003). Несмотря на возросший в последнее время интерес к гидробиологии малых рек, многие вопросы структуры и функционирования их экосистем остаются до сих пор неизученными. Качество питьевой воды в крупных водохранилищах Верхней Волги формируется под непосредственным влиянием впадающих в них многочисленных притоков: небольших речек и ручьев и зависит от физико-химических и биологических характеристик их воды. С этой точки зрения, изучение основных гидробиологических характеристик малых рек представляется особенно важным (Экосистемы малых..., 2004). Сообщества донных макробеспозвоночных, как часть экосистемы любого водоема, играют первостепенную роль в его самоочищении и формировании качества воды. По видовому составу и количественным характеристикам макрозообентоса можно оценить степень загрязнения грунтов и придонного слоя воды. Основной целью нашей работы было изучение структуры макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области и оценка их санитарного состояния по донным макробеспозвоночным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данной работы послужили данные бентосных сборов, проведенных в конце мая 2004 г. в семи малых реках Ярослав-

ской области (Которосли, Сити, Сутке, Ильди, Пахме, Улейме и Кисьме), на каждой из которых было установлено по 3–4 станции в верховьях и среднем участке реки. Отбор проб макрозообентоса на глубоководных станциях (глубина более 3 м) осуществляли дночерпателем ДАК-100 с площадью сечения 1/100 м², по два подъема на каждой станции. В прибрежье пробы собирали штанговым дночерпателем 1/400 м², по 4 подъема на каждой станции. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеек 200–220 мкм. Организмы из остатков грунта выбирали живыми, моллюсков фиксировали в 70%-ном спирте, а остальных макробеспозвоночных в 8%-ном формалине. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения..., 1975) с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). Всего было собрано и обработано 27 проб макрозообентоса. При расчете на каждой станции величины индекса сапробности по методу Пантле-Букка, использовали таблицы индикаторных весов опубликованные в работах (Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988) и собственные данные.

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовались следующие показатели: число видов, численность (Ч., экз./м²), биомассу (Б., г/м²), индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (H, бит/экз.), индекс сапробности по методу Пантле-Букка (S); кормность водоема.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Пахма. В составе макрозообентоса обнаружено 14 видов донных макробеспозвоночных, из которых наиболее широко представлены моллюски (5 видов) и хирономиды (3 вида). Кроме хирономид встречались и другие двукрылые: по одному виду из семейств Ceratopogonidae, Empididae, Limoniidae и Tabanidae (табл. 1). Характерной особенностью макрозообентоса р. Пахма является небольшая его биомасса (0.02–3.09 г/м²), очень низкое видовое богатство (3–4 вида на каждой станции) и незначительный размах величины индекса видового разнообразия (1.585–2.0 бит/экз.).

Это связано с тем, что в местах отбора проб основным грунтом были пески с камнями и практически отсутствовали иловые отложения. Максимум численности (900 экз./м²) и биомассы (3.1 г/м²) донных макробеспозвоночных был зарегистрирован в прибрежье, на сером песчаном иле, где доминировала олигохета *Limnodrilus hoff-*

meisteri. На остальных станциях донное население было представлено единично, что и обусловило такую низкую среднюю численность и биомассу макрозообентоса в р. Пахма (табл. 2).

По средней величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.33) участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как β -мезосапробная зона.

Река Которосль. Фаунистический состав макрозообентоса р. Которосль насчитывал 25 видов донных макробеспозвоночных, из которых наиболее широко были представлены хирономиды (9 видов), моллюски (6 видов) и олигохеты (4 вида). Кроме того, были обнаружены личинки ручейников и стрекоз, представленные несколькими видами (табл. 1).

На прибрежных станциях (глубина 0.8–1 м) отмечено значительное видовое богатство (12–17 видов) и высокое значение индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера – 3.3–3.4. На русле реки, где дно было покрыто чистым песком с камнями, удалось отобрать только качественные пробы.

Высокие значения общей биомассы в прибрежье (145.5–178.8 г/м²) объясняются присутствием в пробах моллюсков, среди которых доминировали крупные их представители: *Pisidium amnicum*, *Amesoda solida* и *Viviparus viviparus*. Их доля в общей биомассе макрозообентоса р. Которосль достигала 90%. По численности доминировали личинки хирономид, составляющие более 50% от общей (табл. 2). Среди них преобладали мелкие личинки из родов *Tanytarsus*, *Rheotanytarsus* и хищные представители подсем. Tanyrodinae, на долю которых приходилось около 85% общей численности хирономид.

По средней величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.35) участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как β -мезосапробная зона, хотя в составе макрозообентоса были отмечены виды-индикаторы органического загрязнения – *Limnodrilus udeketianus* и *L. hoffmeisteri*, имеющие очень высокие значения индикаторных весов, соответственно 3.8 и 3.6 (Uzunov at. al., 1988).

По численности доминировали личинки хирономид и олигохеты на долю которых приходилось ~ 85% от общей, а по биомассе значительно преобладали олигохеты, составляющие ~ 80% от всего макрозообентоса (табл. 2).

Таблица 1

Видовой состав макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области

Вид	Река					
	Улейма	Кисьяма	Пахма	Которосль	Сутка	Ильд
<i>Trematoda</i>						
<i>Trematoda</i> gen. sp.	+	+	+	+	+	+
<i>Viviparus viviparus</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Valvata depressa</i> C. Pfeiffer	+	+	+	+	+	+
<i>V. piscinalis</i> Müller	+	+	+	+	+	+
<i>V. planorbilina</i> Paladilhe	+	+	+	+	+	+
<i>Bithynia tentaculata</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Lymnaea ovata</i> (Drap.)	+	+	+	+	+	+
<i>Unio tumidus</i> Philipsson	+	+	+	+	+	+
<i>Amesoda solida</i> (Normand)	+	+	+	+	+	+
<i>A. scaldiana</i> (Normand)	+	+	+	+	+	+
<i>Pisidium amnicum</i> Müller	+	+	+	+	+	+
<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	+	+	+	+	+	+
<i>E. henslowana</i> (Sheppard)	+	+	+	+	+	+
<i>E. ponderosa</i> (Stelfox)	+	+	+	+	+	+
<i>E. subtruncata</i> (Malm.)	+	+	+	+	+	+
<i>E. suecica</i> (Cless.)	+	+	+	+	+	+
<i>Neopisidium moitessierianum</i> Paladilhe	+	+	+	+	+	+
<i>Oligochaeta</i>						
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müll.)	+	+	+	+	+	+
<i>Sylodrilus heringianus</i> Claparède	+	+	+	+	+	+
<i>Tubifex newaensis</i> (Mich.)	+	+	+	+	+	+
<i>T. tubifex</i> (Müller)	+	+	+	+	+	+
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (South.)	+	+	+	+	+	+

Вид	Река						
	Улейма	Кисьяма	Пахма	Которосль	Сутка	Ильд	Сить
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel	-	-	-	-	+	-	-
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. udekemianus</i> Claparède	-	-	-	+	+	-	-
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Mich.)	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. moldaviensis</i> Vojdovsky et Mrázek	-	-	-	+	-	-	+
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	-	+	-	-	-	+	+
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher	+	-	-	-	-	-	+
<i>Amphichaeta leydigii</i> Tauber	-	-	-	-	-	+	-
<i>Nais communis</i> Pignet	-	-	-	-	-	+	-
<i>N. variabilis</i> Pignet	-	+	-	-	-	-	-
<i>Propappius volki</i> Michaelsen	-	-	-	-	+	-	-
<i>Enchytraeus. sp.</i>	-	-	-	-	+	-	+
Hirudinea							
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	-	-	-	-	+	+	+
<i>G. concolor</i> (Apathy)	-	-	-	-	-	+	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hemiclepsis marginata</i> (Müll.)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	-	-	-	-	+	-	+
Crustacea							
<i>Asellus aquaticus</i> L.	-	-	-	-	-	+	-
INSECTA							
Odonata							
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (L.)	-	+	-	+	-	-	-
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pall.)	-	-	-	+	-	-	-
Ephemeroptera							
<i>Baetis rhodani</i> Pict.	-	-	-	-	+	-	-
<i>Caenis horaria</i> L.	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. macrura</i> Steph.	+	+	-	-	+	-	+

Вид	Река						
	Улейма	Кисьяма	Пахма	Которосль	Сутка	Ильд	Сить
<i>Ephemera vulgata</i> L.	-	+	-	-	-	-	+
<i>E. lineata</i> Etn.	-	+	-	-	-	-	-
Coleoptera larvae							
<i>Donacia crassipes</i> F.	-	-	-	-	+	-	-
<i>Donacia tomentosa</i> Achrens	-	+	-	-	-	-	-
<i>Haliphys laminatus</i> Schall.	-	-	-	-	-	-	+
<i>H. lineatocollis</i> Marsh.	-	-	-	-	-	-	+
Trichoptera							
<i>Glossosoma boltoni</i> Curtis	-	-	-	-	+	-	-
<i>Oxyethira costalis</i> Curtis	-	-	-	-	+	-	-
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cyrnus flavidus</i> McL.	-	-	-	+	+	-	-
<i>Oligoplectrum maculatum</i> Fourcroy	-	-	-	-	+	-	-
<i>Micrasema setiferum</i> Pictet	-	-	-	-	+	-	-
<i>Limnephilus flavicornis</i> Fabr.	-	-	-	-	-	+	-
<i>L. marmoratus</i> Curtis	-	-	-	-	+	-	-
<i>L. politus</i> McL.	-	-	-	-	+	-	-
<i>Anabolia soror</i> McL.	-	-	-	-	+	-	-
<i>Athripsodes annulicornis</i> (Stephens)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Mystacides azurea</i> L.	-	-	-	-	+	-	-
<i>M. longicornis</i> L.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Oecetis furva</i> Ramb.	+	-	-	-	-	+	-
<i>O. testacea</i> Curtis	-	-	-	-	+	-	-
<i>Notidobia ciliaris</i> L.	-	-	-	-	+	-	-
<i>Molanna angustata</i> Curtis	-	+	-	-	-	-	-
Megaloptera							
<i>Sialis lutaria</i> L.	-	-	-	-	+	-	-
<i>S. sordida</i> Klingst.	-	+	-	-	+	-	-

Вид	Река						
	Улейма	Кисьяма	Пахма	Которосль	Сутка	Ильд	Сить
Heteroptera							
<i>Heteroptera gen sp.</i>	-	-	-	+	-	-	-
Diptera							
Limoniidae	-	-	+	-	-	-	-
<i>Limoniidae gen. sp.</i>							
Simuliidae	-	-	-	-	-	+	-
<i>Simulium sp. Latrielle</i>							
Ceratopogonidae							
<i>Palpomyia lineata</i> Mg.	-	-	-	-	-	+	+
<i>Mallochohelea inermis</i> K.	+	+	+	-	+	+	+
<i>M. setigera</i> Loew	-	-	-	-	-	-	+
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer)	-	+	-	-	-	-	+
<i>Jenkinshelea sp.</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratopogonidae gen. sp.</i>	-	+	-	-	-	-	-
Empididae							
<i>Empididae gen. sp.</i>	-	-	-	-	-	+	-
Tabanidae							
<i>Tabanidae gen. sp.</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tabanus sp.</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Clinocera nigra</i> Mg.	-	-	+	-	-	-	-
Sciomyzidae							
<i>Sciomyzidae gen sp.</i>	-	-	-	-	+	-	-
Chironomidae							
<i>Procladius gr. choreus</i> (Mg.)	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. ferrugineus</i> (K.)	-	+	-	+	-	-	-
<i>Rheopelopia maculipennis</i> (Zett.)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Thienemannimyia sp.</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Clynotanypus nervosus</i> Mg.	-	-	-	-	+	-	-

Вид	Река						
	Улейма	Кисьяма	Пахма	Которосль	Сутка	Ильд	Сить
<i>Ablabesmyia monilis</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cricotopus sylvestris</i> Fabr.	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. algarum</i> K.	-	+	+	-	+	+	-
<i>C. latidentatus</i> Tschern.	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. biformis</i> Edw.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Thienemanniella flaviforceps</i> K.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Trichocladius brevipalpis</i> K.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Trichocladius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+
<i>Chironomus plumosus</i> L.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walk.)	+	-	-	-	-	-	+
<i>C. ussouriensis</i> G.	-	-	-	-	-	-	+
<i>C. redekei</i> Krus.	-	+	-	+	-	-	+
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edw.)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Glyptotendipes mancunianus</i> Edw.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Microtendipes pedellus</i> (de Geer)	-	+	-	+	-	+	-
<i>M. tarsalis</i> (Walk.)	-	+	-	-	-	-	-
<i>Paratendipes albianus</i> (Mg.)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> (Mall.)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Polypedium bicrenatum</i> K.	+	+	+	+	-	-	+
<i>P. nubeculosum</i> (Mg.)	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. scalaenum</i> Schr.	+	-	-	-	+	-	+
<i>P. tetracrenatum</i> Hirv.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (K.)	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> (Walk.)	+	+	-	-	-	-	+
<i>Paratanytarsus austriacus</i> K.	-	+	-	-	+	-	-
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> G.	-	-	-	+	-	-	-

Вид	Река						
	Улейма	Кисьяма	Пахма	Которосль	Сутка	Ильд	Сить
<i>R. sp.</i> Bause	–	–	–	–	–	+	–
<i>Stempellinella minor</i> Edw.	–	+	–	–	–	–	–
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i> (K.)	+	+	–	+	–	+	+
<i>T. pseudolestagei</i> Shil.	–	–	–	–	–	+	–
<i>Chironominae gen.sp.</i>	+	–	–	–	–	–	–
<i>Tanyrodinae gen.sp.</i>	–	–	+	+	–	–	+
Всего обнаружено 122 вида	20	31	14	25	44	32	36

Примечание. «+» – вид присутствует, «–» – вид отсутствует.

Таблица 2
Средние значения численности (Ч., экз./м²) и биомассы (Б., г/м²) основных групп макрозообентоса и некоторые его основные структурные характеристики в малых реках Ярославской области.

Группа беспозвоночных	Сутка		Ильд		Сить		Кисьяма		Улейма		Которосль		Пахма	
	Ч.	Б.	Ч.	Б.	Ч.	Б.	Ч.	Б.	Ч.	Б.	Ч.	Б.	Ч.	Б.
Хирономиды	1100	1.506	520	0.237	338	0.210	475	0.308	525	0.373	2700	1.610	150	0.073
Олигохеты	4333	7.097	650	1.316	400	3.320	475	3.523	288	2.720	700	4.715	125	0.705
Моллюски	300	1.122	120	5.000	100	1.816	100	13.738	25	0.256	650	148.300	63	0.308
Ручейники	583	12.025	30	1.649	0	0	75	7.683	12	0.001	300	1.120	0	0
Прочие	550	11.855	190	3.589	137	1.539	225	2.560	100	0.050	350	6.415	50	0.254
Общая	6866	33.605	1510	11.791	975	6.885	1350	27.812	950	3.400	4700	162.160	388	1.340
<i>H,</i>	2.86		2.37		3.34		2.92		2.78		3.38		1.76	
<i>S</i>	2.74		2.59		2.36		2.15		2.19		2.37		2.33	
Кормность		весьма высококормный		высококормный		среднекормный		весьма высококормный		среднекормный		весьма высококормный		малокормный
Число видов	44		32		36		31		20		25		14	

Среди олигохет (около 80% от общей) доминировал их крупный представитель – *Tubifex newaensis*, частота встречаемости которого в р. Улейма составляла 100%. Среди хирономид по численности преобладали мелкие личинки *Polypedilum bicrenatum* и *Cladotanytarsus* gr. *tanicus*, частота встречаемости которых также составляла 100%.

По величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.19) участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как β -мезосапробная зона.

Река Кисьма. Всего в составе донных сообществ р. Кисьма зарегистрирован 31 вид, из которых наиболее широко представлены хирономиды (10 видов), олигохеты (7 видов) и моллюски (4 вида). Кроме перечисленных групп, в пробах макрозообентоса встречались церактопонида и личинки насекомых: поденок, ручейников, стрекоз, жуков и вислкрылок. Для р. Кисьма характерно незначительное колебание между станциями: видового богатства (8–11 видов), индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера (2.67–3.14), численности макрозообентоса (1100–1600 экз./м²) и существенные различия по его биомассе (2.84–64.87 г/м²). По численности преобладали личинки хирономид и олигохеты, составляющие около 75% от общей (табл. 2). Среди олигохет доминировал *Tubifex newaensis*. Хирономиды были представлены мелкими формами, из которых личинки *Tanytarsus* gr. *gregarius* имели частоту встречаемости 75%. Основу биомассы донного населения составляли моллюски (около 50% от общей) а также личинки насекомых, имеющие высокую индивидуальную массу особей. Среди насекомых самые высокие на отдельных станциях значения биомассы были отмечены у личинок стрекозы *Gomphus vulgatissimus* (23.4 г/м²), ручейника *Molanna angustata* (7.2 г/м²) и поденки *Ephemera lineata* (4.3 г/м²). Биомасса крупных моллюсков *Amesoda scaldiana* и *Viviparus viviparus* на отдельных станциях достигала соответственно 11.45 и 40.0 г/м². В результате этого средняя биомасса всего макрозообентоса в р. Кисьма была довольно высокой (табл. 2). Наибольшее обилие донных макробеспозвоночных (1600 экз./м² и 64.87 г/м²) было зарегистрировано на заиленном песке прибрежной зоны, на глубине 0.6 м.

По средней величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.15) исследованный участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как β -мезосапробная зона.

Река Сумь. В реке отмечено относительно высокое видовое богатство макрозообентоса, в составе которого было обнаружено 36 ви-

дов. Наиболее широко представлены хирономиды (14 видов), олигохеты (10 видов) и моллюски (4 вида). Среди донного населения р. Сить были отмечены также личинки жуков, поденок и мокрецов и пиявки. Довольно часто встречались хищные формы личинок хирономид из р. *Cryptochironomus*, представленные здесь тремя видами: *C. obrepans*, *C. ussouriensis* и *C. redekei*. На всех станциях видовое богатство колебалось от 9 до 14 видов, а индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера изменялся незначительно от 3.27 до 3.39. По численности существенно преобладали олигохеты и личинки хирономид, составлявшие в сумме около 75% от общей, а по биомассе – олигохеты (~50% от всего макрозообентоса) (табл. 2). Около 90% численности и биомассы олигохет приходилось на их крупного представителя – *Tubifex newaensis*. Максимальная численность (1400 экз./м²) и биомасса (13.2 г/м²) донных макробеспозвоночных наблюдалась в прибрежье, на заиленных песках, недалеко от зарослей макрофитов.

По средней величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.36) исследованный участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как β -мезосапробная зона.

Река Ильд. Для реки характерно заселение речным бобром и наличие большого числа созданных им запруд. Из всех исследованных рек, в р. Ильд отмечены самые высокие характеристики, по которым определяют содержание органического вещества (цветность, перманганатная и бихроматная окисляемость, БПК₅). По-видимому, эти факторы в значительной степени повлияли на состав и обилие макрозообентоса. Донная фауна р. Ильди довольно богата и разнообразна. Всего было зарегистрировано 32 вида донных макробеспозвоночных, из которых наиболее широко представлены хирономиды (14 видов), олигохеты (7 видов), моллюски и пиявки (по 3 вида). Из других групп донной фауны были обнаружены личинки ручейников, мокрецов и мошек. В связи с наличием в р. Ильд большого разнообразия биотопов здесь наблюдается большой размах колебаний различных характеристик между станциями: видового богатства (от 3 до 18 видов), индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера (от 1.38 до 3.29), численности донных макробеспозвоночных (от 700 до 3250 экз./м²) и их биомассы (от 0.37 до 40.05 г/м²). По численности в р. Ильд доминировали олигохеты и личинки хирономид, составлявшие в сумме 77% от общей (табл. 2). По биомассе существенная роль принадлежала моллюскам и двум представителям пиявок – *Erpobdella octoculata* и *Glosi-*

phonia complanata, суммарная доля которых составляла более 70% от всего макрозообентоса.

Максимальная биомасса макрозообентоса (40.05 г/м²) отмечена в прибрежье на глубине 1.0 м, где грунт был представлен серым илом с растительными остатками. Высокая биомасса макрозообентоса связана с преобладанием здесь моллюсков, доля которых в общей биомассе составляла около 62%. Причем, около 90% от общей их биомассы приходилось на крупного представителя двустворчатых – *Amesoda scaldiana*.

По средней величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.59) участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как α -мезосапробная зона.

Река Сутка. Из всех исследованных рек донные сообщества р. Сутка отличались наибольшим видовым богатством. Всего в составе макрозообентоса реки зарегистрировано 44 вида беспозвоночных. Наиболее широко здесь представлены ручейники (12 видов), олигохеты (9 видов), хирономиды (6 видов) и моллюски (5 видов). Кроме перечисленных групп в составе донной фауны р. Сутка обнаружены пиявки и личинками насекомых из отрядов Coleoptera, Ephemeroptera, Megaloptera и Diptera (сем. Sciomyzidae). Хотя число обнаруженных на каждой станции видов в р. Сутка было значительно выше, чем в других реках (от 14 до 23 видов), величина индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера колебалась весьма существенно (от 1.28 до 3.54 бит./экз.), что связано со значительным доминированием на некоторых станциях олигохеты – *Limnodrilus hoffmeisteri*. По численности в р. Сутка преобладали олигохеты и личинки хирономид, составляющие в сумме около 80% от общей (табл. 2). Наиболее массовыми среди донных макробеспозвоночных здесь были: полисапробный представитель олигохет – *Limnodrilus hoffmeisteri* и β -мезосапробные личинки из подсем. Chironominae – *Polypedilum scalaenum* и *Paratanytarsus austriacus*. По биомассе в р. Сутка превалировала группа «прочие», составлявшая около 70% от общей. Причем, около 80% от общей биомассы этой группы приходилось на долю крупных личинок жука *Donacia crassipes* и двух представителей ручейников – *Limnophilus palitus* и *Notidobia ciliaris*. Существенная роль в структуре биомассы макрозообентоса принадлежала и олигохете *Limnodrilus hoffmeisteri*. Максимальная численность (10900 и 6000 экз./м²) и биомасса (45.21 и 40.21 г/м²) донных макробеспозвоночных в р. Сутка зарегистрирована на

двух прибрежных станциях, расположенных на глубине 0.5 и 0.8 м, на заиленном песке в зоне зарослей омежника, элодеи и камыша.

По средней величине индекса сапробности Пантле-Букка (2.74) участок реки по донным макробеспозвоночным характеризовался как β -мезосапробная зона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные малые реки Ярославской области различаются между собой по характеристикам, влияющим на состав и количественное обилие макрозообентоса. Общей чертой малых водотоков является изменчивый характер биотопов на протяжении русла. Для многих из них характерно наличие меандров, перекатов, отмелей. Дно на перекатах каменистое, на плесовых участках песчаное и песчано-илистое. Ширина русла изменялась от 2.5–3 до 25–30 м. Скорость течения на коротких прямых участках – высокая (0.7–0.8 м/сек), на протяженных прямых – пониженная (0.2–0.4 м/сек). Степень зарастания исследованных водотоков была различна: так в реках Которосль, Пахма и Улейма зарастание было слабым, в остальных – чередовались участки с очень сильным зарастанием и участки зарастающие слабо. Все исследованные реки по показателю pH воды относятся к нейтральным. По содержанию органического вещества, большинство водотоков в период исследования (весна) были отнесены к полигузмозному типу. Только р. Пахма, где были отмечены самые низкие показатели цветности, перманганатной и бихроматной окисляемости, охарактеризована как водоток мезогумозного типа. По-видимому, с этим было связано низкое видовое разнообразие и количественная бедность донного населения р. Пахма.

Сравнительный анализ структуры макрозообентоса семи малых рек Ярославской области показал, что основу видового разнообразия в них составляют три группы донного населения: хирономиды, олигохеты и моллюски. Исключением является лишь р. Сутка, в которой, кроме перечисленных групп, обнаружена также богатая фауна ручейников. Всего в составе макрозообентоса семи изученных рек зарегистрировано 122 вида и формы. Наиболее широко в видовом отношении представлены 4 группы макробеспозвоночных: хирономиды (39 видов), ручейники и олигохеты (по 17 видов) и моллюски (16 видов). Максимальное видовое богатство отмечено в р. Сутка (44 вида) и р. Сить (36 видов), а минимальное (14 видов) в р. Пахма. В остальных реках число обнаруженных видов колебалось от 20 до 32 (табл. 1). Все исследованные реки значительно различаются по фаунистическим

спискам. Наиболее сходен состав олигохет, из которых два вида – *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothenix hammoniensis* были обнаружены во всех реках. Среди хирономид наиболее обычны мелкие их представители: *Polypedium bicrenatum*, *Tanytarsus* gr. *gregarius* и *Cladotanytarsus* gr. *manicus*, а остальные виды встречались редко и единично.

Сообщества донных макробеспозвоночных исследованных водотоков характеризовались высоким видовым разнообразием. Наибольшим видовым разнообразием отличался макрозообентос рек Которосли и Сити, в которых среднее значение индекса Шеннона-Уивера было довольно высоким – 3.38 и 3.34 соответственно, а в р. Пахма отмечено самое низкое его значение – 1.76. На остальных реках среднее значение индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера колебалось от 2.37 до 2.92 (табл. 2).

Исследованные водотоки существенно различались между собой по количественному обилию и структуре численности и биомассы макрозообентоса (табл. 2). Наиболее многочисленны во всех реках были хирономиды и олигохеты, тогда как основу биомассы макрозообентоса часто составляли моллюски или крупные личинки насекомых – жуков и стрекоз. Наибольшая средняя численность донных макробеспозвоночных (6866 экз./м²) зарегистрирована в р. Сутка. Несколько ниже аналогичный показатель в р. Которосль – 4700 экз./м². В р. Сутка основу численности (63%) составляли олигохеты, а в р. Которосль более 50% численности приходилось на личинок и куколок хирономид. Максимальная средняя биомасса макрозообентоса (162.16 г/м²) зарегистрирована в р. Которосль. Причем, более 90% от общей биомассы составляли ценные кормовые моллюски из родов *Amesoda* и *Pisidium*. Относительно высокая биомасса донных макробеспозвоночных наблюдалась в р. Сутка (33.6 г/м²) и р. Кисьма (27.8 г/м²). Основу биомассы в последней (около 50% от общей) составляли моллюски, а в р. Сутка – более 70% биомассы приходилось на долю личинок ручейников и жуков. Такие различия в структуре численности и биомассы, наблюдавшиеся в исследованных реках, по-видимому, связаны с их различными гидрологическими характеристиками и многообразием биотопов. Обилие макрозообентоса во многом зависело от характера населяемого грунта. Так самые низкие количественные характеристики развития макрозообентоса (388 экз./м² и 1.34 г/м²) наблюдались в р. Пахма, где преобладали не заиленные песчаные и каменистые грунты. Высокие численность и биомасса макрозообентоса были характерны для серых илов и заиленного песка с растительностью. Во всех исследованных реках самые богатые по количественным характеристикам сообщества донных макробеспозвоночных наблюдались в прибрежье.

По классификации ГосНИОРХ (Пидгайко и др., 1968), используя среднюю биомассу макрозообентоса, р. Пахма можно отнести к малокормным, реки Улейма и Сить – к средnekормным, р. Ильд – к высококормным, а реки Которосль, Сутка и Кисьма – к весьма высококормным водотокам (табл. 2).

Для корректной оценки степени загрязнения водоемов по составу и структуре макрозообентоса должны быть учтены многие факторы, определяющие разнообразие донного населения. Среди них первостепенную роль играют: тип грунта, скорость течения, размер водотока и его гидрохимические характеристики. В исследованных нами малых реках, отмечено большое количество биотопов, где эти факторы существенно различались. Поэтому попытка оценить степень загрязнения органическим веществом изученных водотоков по составу макрозообентоса не показала значительных различий их санитарного состояния. По величине индекса сапробности Пантле-Букка вода в р. Сутка (2.74) и р. Ильд (2.59) характеризуется как α -мезосапробная зона, а в остальных реках – как β -мезосапробная. Из всех изученных рек, самая чистая вода отмечена в р. Кисьма, где величина индекса сапробности Пантле-Букка была наименьшей – 2.15 (табл. 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Пидгайко М.П., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1968. Т. 68. С. 205–228.
- Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. 389 с.
- Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, биология, охрана. Тез. докл. Всероссийской конф. Борок, 2004. 115 с.
- 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.
- Uzunov J., Kosel V. and Sladeczek V. Indicator value of Fresh water Oligochaeta // Acta hydrochim., hydrobiol. 1988.V.16. № 2. P. 173–186.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 p.

СОДЕРЖАНИЕ

Мордухай-Болтовской Ф.Д. О происхождении латинских названий пресноводных ракообразных.....	6
Мордухай-Болтовская Т.Ф. Воспоминания об отце.....	20
Поддубная Т.Л. Вспоминая Филарета Дмитриевича.....	29
Маркевич Г.И. Человек, ученый, учитель.....	34
Семерной В.П. Воспоминания о Ф.Д. Мордухай-Болтовском, более всего как о замечательном человеке.....	44
Столбунова В.Н. К светлой памяти о выдающемся ученом Ф.Д. Мордухай-Болтовском.....	51
Овчинникова Н.К. Памяти моего заведующего.....	55
Смирнов Н.Н. Из воспоминаний о Ф.Д. Мордухай-Болтовском и Борке	59
Литвинчук Л.Ф. Филарет Дмитриевич и Эмилия Дмитриевна Мордухай-Болтовские. <i>Историко-биографический очерк</i>	61
Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida) водохранилищ Верхней и Средней Волги.....	82
Гусаков В.А. Мейобентос Горьковского водохранилища.....	98
Кирдяшева А.Г. Морфология и экология <i>Daphnia curvirostris</i> Eylmann во временном водоеме побережья Рыбинского водохранилища.....	142
Коргина Е.М. История изучения и современное состояние фауны турбеллярий бассейна Волги.....	151
Крылов А.В. Зоопланктон проточных, зарегулированных и брошенных бобрами участков малой реки на территории ГПЗ «Рдейский».....	164
Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг.	182
Литвинчук Л.Ф. К истории изучения систематики и распространения представителей рода <i>Bythotrephes</i> (Polyphemoidae, Cladocera) на территории России и сопредельных стран.....	224
Литвинчук Л.Ф. <i>Evadne anonyx</i> Sars, 1897 (Cladocera, Polyphemoidae, Podonidae) – новый представитель фауны Балтийского моря.....	240
Литвинчук Л.Ф., Максимова О.Б. О нахождении понто-азовского ракообразного <i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo, 1879) (Cladocera, Polyphemoidae, Podonidae) в Финском заливе Балтийского моря.....	249
Маркевич Г.И. Основные построения филогенетической системы колловраток.....	252
Маркевич Г.И., Овчарова А.А. Онтогенетические изменения частотной ритмики биения ротовых конечностей у <i>Hemidiaptomus amblyodon</i> (Marenceller, 1873) (Crustacea, Calanoida).....	270

Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.) и <i>Dreissena bugensis</i> (Andr.) в эксперименте.....	278
Ривьер И.К. Успехи изучения сем. Polyphemoidae (Cladocera, Onychopoda) в лаборатории экологии водных беспозвоночных.....	291
Семенова Л.М. Итоги изучения фауны остракод в ИБВВ РАН.....	311
Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А. Структура зооперифитона и зообентоса реки Латка (бассейн Рыбинского водохранилища)....	328
Соколова Е.А. Структурно-функциональные характеристики <i>Limnospira frontosa</i> Sars в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.....	347
Столбунова В.Н. Зоопланктоценозы прибрежных мелководий водохранилищ Верхней Волги.....	357
Тютин А.В., Щербина Г.Х., Медянцева Е.Н. Многолетняя динамика зараженности <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) партенитами трематод в Верхневолжских водохранилищах.....	374
Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Крылов А.В., Артельный Е.В. Пространственное размещение и особенности основных зоопланктоценозов Горьковского водохранилища.....	384
Щербина Г.Х., Перова С.Н. Структура макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области.....	397