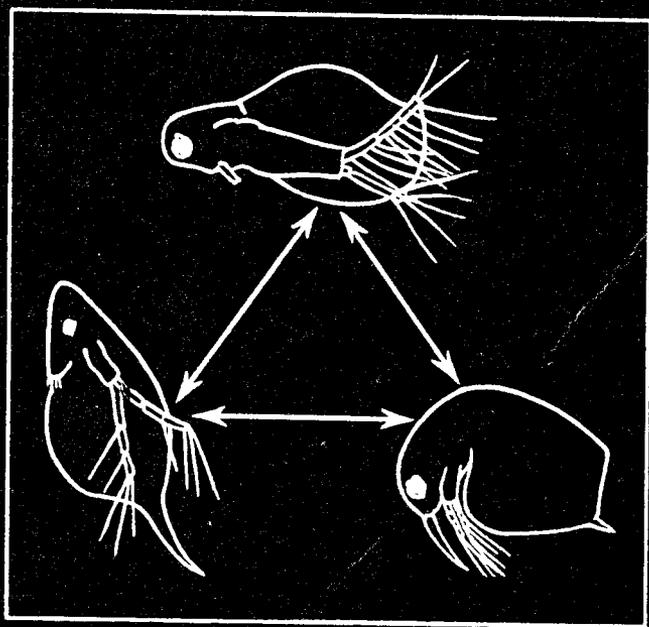


БИОЦЕНОЗЫ МЕЗОТРОФНОГО ОЗЕРА ГЛУБОКОГО



ИЗУЧЕНИЕ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В 1976-1982 гг.

Исполнилось 92 года деятельности "Гидробиологической станции на Глубоком озере" имени Николая Юрьевича Зографа, ее основателя. Сергей Алексеевич Зернов, впоследствии академик, а тогда студент, был первым заведующим станцией. На озере Глубоком работали многие известные гидробиологи, среди которых чл.-кор. АН СССР Г.Г. Винберг, чл.-кор. АН СССР С.И. Кузнецов, Е.В. Боруцкий, Н.В. Воронков, Г.С. Карзинкин, С.Г. Крыжановский, С.Д. Муравейский, Л.Л. Россолимо, А.П. Щербаков.

Планктон был одним из первых объектов изучения и оставался им в течение всего периода работы станции. Теперь планктон оз. Глубокого может считаться одним из наиболее известных озерных сообществ. В различные периоды деятельности станции изучался бентос, население литорали, обрастания, беспозвоночные из различных групп, рыбы, факторы водной среды, гидрологические процессы. Данные, полученные на оз. Глубоком, вошли в отечественные и зарубежные сводки.

Исследования фауны и флоры оз. Глубокого продолжают теперь сотрудниками группы Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (ИЭМЭЖ), организованной по поручению академика В.Е. Соколова, а также силами сотрудников некоторых других учреждений, посещающих станцию. Биостанция также продолжает служить базой для работы сотрудников некоторых лабораторий ИЭМЭЖ. Продолжается совершенствование материальной базы и построек биостанции (заведующий станцией Роман Федорович Кутуков). Пополняется научная библиотека, в том числе за счет книгообмена. В 1982 г. биостанция электрифицирована.

В последние годы были повторены съемки зоопланктона, литоральной фауны, фитопланктона, зообентоса, а также некоторых других биологических показателей. При этом выяснились нормальные межгодовые различия биологических процессов, оказавшиеся значительными [см.: Матвеев 1978; Смирнова 1978а, б и материалы, приводимые в настоящем сборнике]. Длительное изучение населения озера выяснило исчезновение или появление некоторых массовых видов, например из ракообразных, коловраток, простейших.

В выполняемой программе основное внимание обращено на биоэкологический подход к изучению населения озера, в первую очередь на изучение состава, структуры, динамики и истории сообществ, и на выяснение

морфофизиологических предпосылок биологических процессов. Детально изучаются ракообразные, коловратки, простейшие.

В области изучения структуры зоопланктонного сообщества работает В.Ф. Матвеев. Им получен детальный материал о составе и распределении зоопланктона оз. Глубокого за ряд лет, изучались взаимодействия планктонных ракообразных. В последние годы В.Ф. Матвеев для понимания взаимодействий предпринял изучение культуры видов босмин, входящих в состав зоопланктона оз. Глубокого. Л.К. Матвеева изучила состав и динамику планктонных коловраток за ряд лет.

Продолжается изучение литоральных ракообразных Н.М. Коровчинским: состав и распределение ракообразных в различных зарослях и выход литоральных форм в пелагиаль [Коровчинский, 1981]. Для существенного компонента водной фауны — видов семейств Sididae и Holopedidae — Н.М. Коровчинский завершает обработку морфологии и ревизию системы этих групп в полном объеме.

Зообентос оз. Глубокого обследовал в 1914 г. Б.С. Грезе [1921]. Затем бентос обследовали в 1933 г. и 1948–1950 гг. [Щербаков, 1967]. В сборнике приводятся сведения о современном состоянии зообентоса.

О.С. Бойкова продолжает изучение питания рыб разных видов и возрастов. Ею получены данные, характеризующие распределение планктона в зоне, переходной от литорали к пелагиали.

Научный руководитель станции Н.Н. Смирнов продолжает изучение Cladocera и исторической биоценологии по остаткам организмов в грунте. Аспиранту Н.А. Шляховой поручена тема "Зоологический анализ грунта озер" с целью выяснить основные ценозы беспозвоночных. Аспирант С.М. Глаголев работает по теме "Дафнии Евразии". Предполагается уточнить видовой состав и генезис фауны видов рода *Daphnia* и пластичность признаков видов. Аспиранту Р.С.В. Виллару (Ruben Saul Valdivia Villar) представлена тема "Фауна Cladocera Перу и некоторые морфофизиологические предпосылки распределения этих ракообразных".

Как и в прошлые годы, сотрудники биостанций участвовали в обследовании других водоемов — Верхней Волги, озер Приокско-Террасного заповедника, р. Вологды, среднего течения р. Парана (в Аргентине) и других, что способствует развитию сравнительной биоценологии.

Оз. Глубокое отделено полосой леса не менее 3 км шириной от сельскохозяйственных объектов. В него не впадают постоянно реки и ручьи, и водное питание осуществляется за счет поверхностного стока. Поступления грунтовых вод не изучалось. Возрастает замусоренность прибрежной полосы и антропогенные изменения растительности за счет усиления посещаемости озера туристами и рыбаками-любителями. Туристы и рыболовы вытаптывают и вырубают растительность, оставляют много мусора, в озеро вносят значительное количество мотыля и подкормки, приносимых для приманивания рыб.

Особенности рельефа исключают поступление в оз. Глубокое поверхностного стока на большей части его берега: по восточному берегу тянется ряд бугров, отделяющих заросший и заболоченный ручей, по которому весенний и дождевой сток стекает к болоту на южном берегу озера, по западному берегу располагаются отчасти подобные бугры, а весь западный берег и южный на расстоянии нескольких сот метров от озера

прорезан глубокой мелиоративной канавой. Эта канава отводит болотные воды в р. Малая Истра ниже оз. Глубокого. Таким образом, поверхностный сток может поступать лишь отчасти в южную область озера.

Сельскохозяйственная деятельность, по-видимому, не оказывает непосредственного влияния на озеро, как показала предварительная проверка стока с применением флюоресцеина. В 1977 и 1978 гг. на расстоянии около 3 км от озера ранней весной был разлит флюоресцеин с целью выяснить, достигает ли озера сток с полей, несущий удобрения, и т.п. Эта проверка (выполненная Н.М. Коровчинским) выяснила, что в озеро флюоресцеин принесен не был. Это позволяет считать, что особенности рельефа и зона болот и леса "перехватывают" посторонние химические вещества.

Оз. Глубокое вошло в международный список озер мира, подлежащих охране как объекты, на которых получена значительная научная информация [Project "Aqua", 1971].

Для оз. Глубокого известно около 400 видов животных и растений. В 1982 г. в зарослях у биостанции найден представитель водных перепончатокрылых *Saraphractus cinctus* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Mymaridae) (определение В.А. Тряпицына).

Как одно из немногих озер Московской области, сохраняющих естественный режим, оз. Глубокое остается важным объектом для изучения природного режима озерных сообществ. Данные, полученные в результате исследований сообществ оз. Глубокого, имеют значение в области оценки состояния природной среды, мониторинга и экологического прогнозирования. Крайне желательно продолжить систематические наблюдения на оз. Белое (в Косине), находящемся в противоположных условиях крайней урбанизации. Два этих объекта дали бы противоположную сравнительную информацию, крайне актуальную в наше время. Как известно, в прошлом был период, когда организационно Гидробиологическая станция "Глубокое озеро" и лимнологическая станция в Косине составляли одно целое.

В данном сборнике публикуются результаты изучения в 1976–1981 гг. зоопланктона, фитопланктона, литоральной фауны, зообентоса, некоторых факторов среды. Включены также некоторые результаты обследования водоемов Приокско-Террасного заповедника.

Станция на оз. Глубоком, известная как колыбель русской гидробиологии, продолжает служить одним из центров пресноводной гидробиологии, что, в частности, видно из приводимого далее списка публикаций, выполненных в последние годы на его материале.

Научный руководитель гидробиологической станции
"Глубокое озеро"

Н.Н. СМИРНОВ

ЛИТЕРАТУРА

- Бикбулатов Э.С., Скопичев Б.А., Бикбулатова Е.М. Валовый органический углерод в водах некоторых водоемов Московской и Ярославской областей. — Биология внутренних вод информ. бюл., 1972, № 14, с. 55–38.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф. Популяционная динамика ветвистоусых и трофические взаимоотношения в планктоне мезотропного озера. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980, с. 41–50.

- Гиляров А.М., Чекрыжева Т.А., Садчиков А.П. Структура горизонтального распределения планктона в эпилимнионе мезотрофного озера. – Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 4, с. 10–18.
- Горюнова С.В. Роль водорослей в обогащении водоемов растворенным органическим веществом: Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: Ин-т микробиол. АН СССР, 1951. 21 с.
- Грезе Б.С. Общий обзор распределения донной фауны в Глубоком озере. – Русский гидробиологический ж., 1921, т. 1, № 1, с. 10–12.
- Ковалев В.Г. Новые и малоизвестные виды мух-копехвосток (Diptera, Lonchaeidae) из Подмосковья. – Энтомол. обозрение, 1978, т. 57, № 1, с. 188–199.
- Ковалев В.Г. О двух редких родах мух семейства Empididae (Diptera) фауны Европейской части СССР. – Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 8, с. 1242–1244.
- Козловская Л.С. Суффорсиальные комплексы моллюсков как показатели состояния озер в голоцене. – Тр. Лаб. сапропелевых отложений, 1956, вып. VI, с. 55–64.
- Коровчинский Н.М. Изменчивость *Sida crystallina* и *Diaphanosoma cf. brachyurum* оз. Глубокого. – Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 9, с. 1330–1342.
- Коровчинский Н.М. О распространении прибрежных ракообразных в пелагиали озера Глубокого в связи с их поведением. – В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. симпозиум по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978, с. 21–22.
- Коровчинский Н.М. О внутривидовой систематике *Sida crystallina* Голарктики. – Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 12, с. 1778–1789.
- Коровчинский Н.М. Распространение прибрежных ракообразных в пелагической зоне озера Глубокого. – Гидробиол. журн., 1981, т. 17, № 3, с. 25–31.
- Мантейфель Ю.Б., Марголис С.Э., Бастаков В.А. Сравнительная нейротология амфибий. – В кн.: Механизмы зрения животных. М.: Наука, 1978, с. 7–27.
- Матвеев В.Ф. Оценка конкуренции в природе с помощью метода множественной регрессии. – Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 6, с. 822–830.
- Матвеев В.Ф. Структура зоопланктонного сообщества Глубокого озера. Автореф. дис. канд. ... М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1978. 125 с.
- Матвеев В.Ф. Регулирующее влияние *Mesosocyclops leuckarti* (Claus) на видовое разнообразие клadoцер эпилимниона озера Глубокого. – В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980, с. 51–58.
- Матвеева Л.К. Пространственное перекрытие в сообществе планктонных коловраток и его зависимость от абиотических и биотических факторов. – Докл. АН СССР, 1979, т. 249, № 5, с. 1270–1273.
- Садчиков А.П. Питание некоторых фильтраторов оз. Глубокого. Компоненты биоты и их роль в природе и народном хозяйстве. – Докл. МОИП. Зоология и ботаника. М.; 1981, с. 73–74.
- Садчиков А.П., Куликов А.С. Бактериальная продукция оз. Глубокого. – Докл. МОИП. Зоология и ботаника. М., 1981, с. 75–76.
- Садчиков А.П., Куликов А.С. Численность, продукция и время генерации бактериопланктона озера Глубокого. – Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1978, № 11, с. 109–112.
- Смирнов Н.Н. К 90-летию деятельности Гидробиологической станции "Глубокое озеро". – Гидробиол. журн., 1981, т. 17, № 5, с. 131–133.
- Смирнова Л.И. Гематологическая характеристика рыб озера Глубокого в 1972–1975 гг. – В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978а, с. 59–84.
- Смирнова Л.И. Гематологические показатели рыб и оценка среды. – В кн.: Биологические методы оценки среды. М.: Наука, 1978б, с. 244–257.
- Фенева И.Ю. Динамика популяции *Eudiaptomus graciloides* озера Глубокого. – Зоол. журн., 1979, т. 52, вып. 11, с. 1642–1652.
- Чекрыжева Т.А. Агрегированность в горизонтальном микрораспределении пресноводного фитопланктона. – Докл. АН СССР, 1978, т. 238, № 6, с. 1498–1500.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967. 379 с.
- Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978. 178 с.
- Ghiljarov A.M. [Гиляров А.М.] Dynamics of cladoceran populations in a mesotrophic lake and main factors of its control. – Verh. internat. Verein. Limnol., 1981, Bd. 21, pt 1, p. 509–512.
- Project "Aqua" /Eds. Luther H., Rzoska J. IBP Handbook N 21, IUCN occasional paper N 2. Blackwell scientific publications. Oxford; Edinburgh, 1971, 239 p.

ДВА СПОСОБА ОЦЕНКИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ DIAPHANOSOMA, BOSMINA И DAPHNIA

В.Ф. МАТВЕЕВ

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Важнейшими взаимодействиями, влияющими на структуру сообщества, принято считать хищничество и конкуренцию. Действие хищников в сообществах пресноводного планктона продемонстрировано неоднократно, влияние же конкуренции на формирование структуры сообщества до недавнего времени подвергалось сомнению [Dodson и др., 1976]. Успех работ, посвященных роли планктонных хищников, связан с широким применением методов расчета популяционных параметров — рождаемости и смертности на основе полевых наблюдений за сезонными изменениями плодовитости и численности ветвистоусых [Edmondson, 1960; Paloheimo, 1974]. Цель настоящей работы — разработка аналогичного метода оценки конкуренции. Ранее [Матвеев, 1976] для выявления конкуренции уже была предпринята попытка сопоставления наблюдаемых в озере величин плодовитости ветвистоусых с их численностью, с использованием аппарата множественной регрессии. Хотя полученные результаты указывали на действие конкуренции, интерпретировать динамику конкурентных отношений было трудно.

В настоящей работе приняты иные исходные посылки и более простые статистические вычисления. Согласно большинству определений, два вида конкурируют, если они потребляют общие ресурсы, имеющиеся в недостатке. Используемые ресурсы должны лимитировать развитие популяций. Следовательно, для доказательства конкурентных отношений в естественном сообществе достаточно установить факт высокого экологического сходства видов (перекрывания их ниш) по лимитирующим ресурсам.

Оценка перекрывания — проблема, имеющая свои трудности. Например, при видимом крупномасштабном перекрывании потенциальных конкурентов возможно мелкомасштабное их разделение и, следовательно, избегание конкуренции. Так, два вида, обитающие в одном ареале, могут разделиться в биотопе, а занимающие один трофический уровень — в потреблении пищи разного размера. Число примеров основных способов экологического разделения в природе огромно [Schoener, 1974]. Чтобы избежать риска неучета того или иного способа разделения, изучение конкуренции необходимо подкреплять другими независимыми методами ее оценки.

В настоящей работе проведено исследование перекрывания ниш массовых рачков-фильтраторов оз. Глубокое — *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni* и *Daphnia cucullata*, а для проверки гипотезы конкуренции между ними рассчитаны корреляции их плодовитости с численностью.

Методика сбора и обработки проб описана ранее [Матвеев, 1976].

ПИЩА ВЕТВИСТОУСЫХ КАК ЛИМИТИРУЮЩИЙ ФАКТОР

Специальных опытов, доказывающих лимитирование ветвистоусых оз. Глубокого пищей, поставлено не было. Однако хорошо известно, что при искусственной эвтрофикации озер возрастает уровень первичной продукции и биомасса зоопланктона. Оз. Глубокое относится к водоемам мезотрофного типа [Щербаков, 1967; Матвеев, 1975]. При переходе водоема от мезо- к эвтрофии численность, плодовитость и размеры ветвистоусых возрастают. Следовательно, в мезотрофных озерах пища может быть лимитирующим фактором. Из полевых наблюдений известно [Lampert, 1978], что плодовитость дафний на интервале от 0 до 9 яиц на самку пропорциональна концентрации пищи в озерной воде. Это значит, что низкая плодовитость дафний свидетельствует о пищевом лимитировании.

Сезонные изменения плодовитости (\bar{E}) *Diaphanosoma brachyurum* (*Db*), *Bosmina coregoni* (*Bc*) и *Daphnia cucullata* (*Dc*) в оз. Глубоком в разные годы приведены в работе В.Ф. Матвеева [1976] и на рис. 1, 2. Как видим, летом величины \bar{E} у каждого из трех видов во много раз ниже предельной (9 яиц на самку), соответствующей порогу, выше которого пища перестает быть лимитирующей. Следовательно, летом упомянутые клadoцеры оз. Глубокого, вероятнее всего, лимитированы пищей.

ПЕРЕКРЫВАНИЕ НИШ

К основным ресурсам, по которым в природных сообществах происходит экологическое разделение (и, следовательно, избегание конкуренции), относятся пространство, пища и время [Schoener, 1974]. Как видно из рисунка сезонных изменений численности (рис. 3, 4), пи-

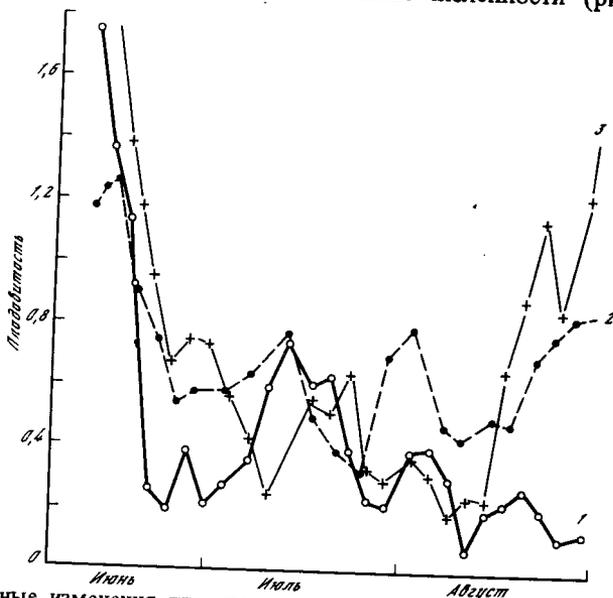


Рис. 1. Сезонные изменения плодовитости ветвистоусых оз. Глубокого в 1977 г., число яиц на одну самку (\bar{E})

1 - *Diaphanosoma brachyurum*; 2 - *Bosmina coregoni*; 3 - *Daphnia cucullata*

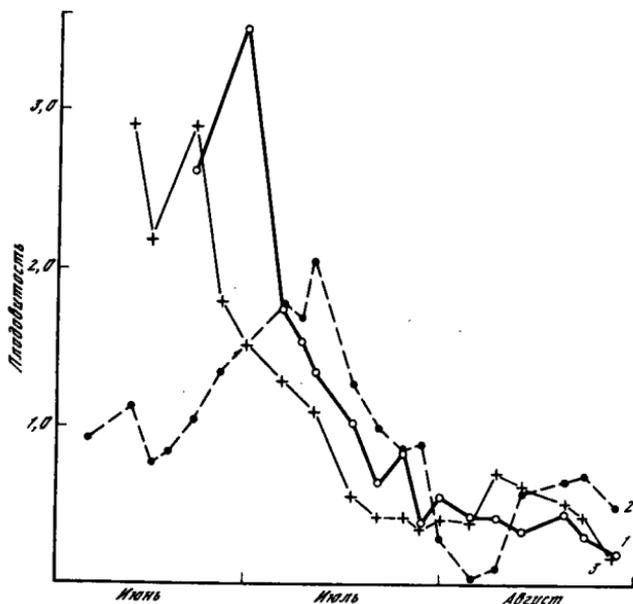


Рис. 2. Сезонные изменения плодовитости ветвистоусых оз. Глубокого в 1978 г. Обозначения — см. рис. 1

ки *Db*, *Bc* и *Dc* не разобщены, а в отдельные периоды численности этих видов меняются синхронно. Эти данные указывают на высокое сезонное перекрытие.

Поскольку пелагиаль оз. Глубокого летом стратифицирована, можно предположить возможность пространственного разделения ветвистоусых. Однако ранее [Гиляров и др., 1975; Матвеев, 1978] было показано отсутствие изолированности *Db*, *Bc* и *Dc*. Перекрытие в дневное и ночное время у этих видов различалось мало [Гиляров, Матвеев, 1977], что указывает на отсутствие временного разделения в масштабе суток.

Для оценки пространственного перекрытия в 1977 г. были рассчитаны величины индекса q_k [Pianka, 1974]:

$$o_{jk} = o_{kj} \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}},$$

где O_{jk} — индекс перекрытия видов j и k (его значения меняются от 0 до 1), p_{ij} — доля численности вида j в пробе i от его суммарной численности во всех пробах, p_{ik} — доля численности вида k .

Летом 1977 г. популяции *Db*, *Bc* и *Dc* сильно перекрывались, а величины, рассчитанные для всех сочетаний трех видов, близки к максимальным ($o_{jk} = 0,710-0,969$) (табл. 1).

Для оценки перекрытия ветвистоусых оз. Глубокого по размеру пищи были использованы результаты опытов на оз. Миколайском. В этих опытах фигурировали те же виды кладоцер. Планктонным рачкам (изолируемым в озере в начале опыта) скармливали пластиковые шарики размером 0–50 мкм и определяли скорость фильтрации в размерных классах шариков диаметром 0–5, 5–10, ..., 45–50 мкм.

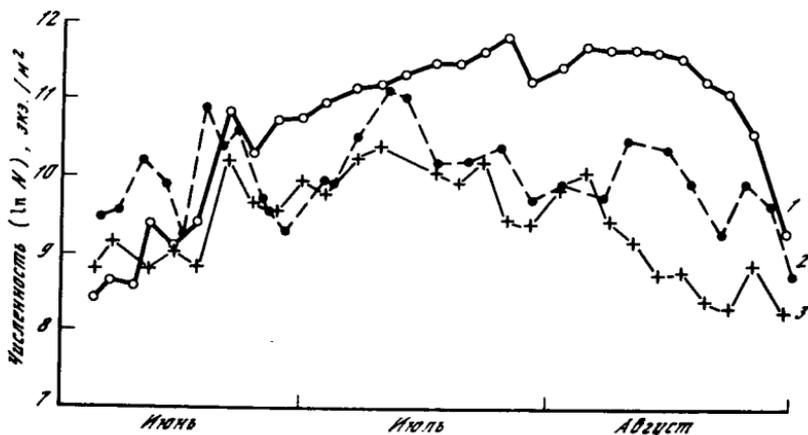


Рис. 3. Сезонные изменения численности ветвистоусых оз. Глубокого в 1977 г. Обозначения — см. рис. 1

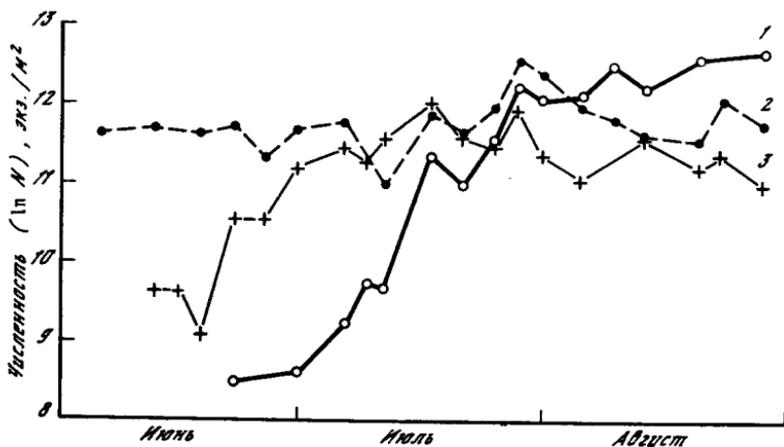


Рис. 4. Сезонные изменения численности ветвистоусых оз. Глубокого в 1978 г. Обозначения — см. рис. 1

В наших расчетах пищевого перекрытия кладоцер величины p_{ij} и P_{ij} явились долями скорости фильтрации в данном размерном классе. Результаты табл. 1 свидетельствуют о возможности весьма высокого пищевого перекрытия у Db, Bc и Dc в озерах летом ($\sigma_{jk} = 0,776-0,990$).

Не зная особенностей потребления пищи ветвистоусыми оз. Глубокого на разных глубинах, можно ошибиться в оценке общего перекрытия ниш. Например, особи двух видов, обитающие на одной глубине, могут потреблять частицы разного размера, и, наоборот, особи двух видов, потребляющие частицы одинакового размера, могут находиться на разных глубинах. В этом случае, несмотря на видимое перекрытие по отдельным осям ресурсов (размер пищи, глубина), ниши видов будут тем не менее разделены [May, 1975; Гиляров, 1978]. Подобная ситуация ставит задачу оценки двумерного перекрытия ниш. Показано [May, 1975], что если оси ресурсов полностью независимы (например, доли различных

Таблица 1

Величины пространственного перекрытия (o_{jk}) *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni* и *Daphnia cucullata* оз. Глубокого летом 1977 г. и перекрытия размеров потребляемой пищи, рассчитанного по результатам опытов на оз. Миколойском

Перекрытие в пространстве									
15.VI			5.VII			15.VIII			
Вид	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>
<i>Db</i>	1	0,827	0,969	1	0,783	0,809	1	0,907	0,710
<i>Bc</i>	—	1	0,927	—	1	0,915	—	1	0,874

Перекрытие по пище						
Июль				Август		
Вид	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>
<i>Db</i>	1	0,921	0,776	1	0,901	0,909
<i>Bc</i>	—	1	0,931	—	1	0,990

размеров потребляемой пищи одинаковы на всех глубинах), что общее двумерное перекрытие равно произведению одномерных o_{jk} , а при полной зависимости осей ресурсов оно равно среднему арифметическому из одномерных o_{jk} . Поскольку упомянутые варианты отражают крайние мыслимые ситуации, а в случае ветвистоусых оз. Глубокого о зависимости осей ресурсов ничего не известно, целесообразно рассчитать как произведение o_{jk} для пространственного и пищевого перекрытия, так и среднее арифметическое из o_{jk} по обеим осям ресурсов. Очевидно, истинное перекрытие окажется в пределах величин, полученных двумя способами. Табл. 2 отражает двумерное перекрытие *Db*, *Bc* и *Dc*. Как видим (табл. 2), двумерное перекрытие ветвистоусых оз. Глубокого по-прежнему велико, что указывает на их большое экологическое сходство. Вспомнив данные, указывающие на лимитирующую роль ресурсов, можно прийти к выводу о существовании интенсивной межвидовой конкуренции.

Таблица 2

Предельные величины двумерного перекрытия (в пространстве и по размерам потребляемой пищи) *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni* и *Daphnia cucullata* оз. Глубокого в июле и августе 1977 г. Рассчитано по табл. 1

Июль				Август		
Вид	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>	<i>Db</i>	<i>Bc</i>	<i>Dc</i>
<i>Db</i>	1	0,72–0,85	0,63–0,79	1	0,82–0,90	0,65–0,81
<i>Bc</i>	—	1	0,85–0,92	—	1	0,87–0,93

СЛЕДСТВИЯ ЛАБОРАТОРНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

В стабильных условиях лабораторного эксперимента, при постоянном притоке пищи изолированные популяции *Daphnia* претерпевают колебания численности, которые являются их врожденным свойством [Slobodkin, 1954]. Поскольку в таких условиях биомасса популяции растет пропорционально уровню вносимой концентрации пищи, последняя является лимитирующим фактором. Следствием этого является тот факт, что обеспеченность пищей каждой взрослой самки высока при низкой плотности популяции и низка — при высокой. В результате обнаруживается отрицательная связь плодовитости ветвистоусых с плотностью [Frank, 1952]. Во флуктуирующей популяции эта связь наиболее отчетливо должна проявляться тогда, когда плодовитость данного дня сравнивается с плотностью, бывшей несколькими днями раньше, так как самки не сразу реагируют на изменение кормовых условий [явление лаг-эффекта — Frank, 1952]. Отрицательная связь плодовитости с плотностью — прямое следствие внутривидовой конкуренции и поэтому влияние последней всегда измеримо как процесс, зависящий от плотности [Варли и др., 1978].

В опытах по межвидовой конкуренции разные виды одновременно используют общие лимитирующие ресурсы. По аналогии с изолированной популяцией можно считать, что плодовитость каждого из конкурирующих видов будет отрицательно связана с их общей плотностью. Действительно, количество корма на самку будет падать при увеличении суммарной плотности видов, так как ресурсы являются общими для всех видов; в результате упадет и плодовитость всех видов. В периоды падения общей плотности плодовитость каждого вида возрастет.

Изложенные рассуждения убеждают в возможности оценки действия конкуренции в естественных сообществах по ее конечному результату — наличию отрицательной корреляции плодовитости (\bar{E}) с плотностью (N). Требуется только получить необходимые величины, которые легко измеряются у ветвистоусых в полевых условиях.

Выше были приведены доводы в пользу существования у ветвистоусых оз. Глубокого условий конкуренции — лимитирования и общности ресурсов. Необходимо проверить правомочность выводов.

МЕТОДИКА КОРРЕЛЯЦИОННОГО АНАЛИЗА И РЕЗУЛЬТАТЫ

Предположим, что в озерном комплексе обитает три вида потенциальных конкурентов. Если они действительно конкурируют друг с другом, то плодовитость каждого из них (\bar{E}_i) будет отрицательно коррелировать с суммарной численностью ($\sum N_i$). Отсутствие корреляции \bar{E}_i с $\sum N_i$ хотя бы у одного вида указывает на то, что в конкурентный комплекс входит менее трех видов либо межвидовая конкуренция отсутствует. В первом случае разумно проверить наличие отрицательных связей внутри комплексов, состоящих из пар видов:

$$\bar{E}_1 \text{ и } \bar{E}_2 \text{ с } (N_1 + N_2); \bar{E}_1 \text{ и } \bar{E}_3 \text{ с } (N_1 + N_3); \bar{E}_2 \text{ и } \bar{E}_3 \text{ с } (N_2 + N_3).$$

В случае обнаружения двух связей в паре можно говорить о конкуренции между двумя видами. Если же хотя бы одна связь в паре отсутствует,

Таблица 3

Величины рангового коэффициента корреляции (r^S) между плодовитостью (\bar{E}) *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata* и суммарной численностью этих видов ($\sum N_i$) при разном времени лаг-периода (τ) в августе 1975 г. Жирным шрифтом выделены r^S , достоверные при $P < 0,05$, звездочкой – при $P < 0,01$, остальные r^S недостоверны. Число наблюдений, $n = 13$

Коррелируемые величины	Дни (τ)				
	0	3	6	9	12
$\bar{E}_{Db} - \sum N_i$	-0,41	-0,47	-0,72*	-0,75*	-0,68
$\bar{E}_{Bc} - \sum N_i$	-0,46	-0,49	-0,73*	-0,82*	-0,76*
$\bar{E}_{Dc} - \sum N_i$	-0,39	-0,41	-0,76*	-0,86*	-0,83*

то межвидовая конкуренция не выражена и остается только проверить, не зависит ли плодовитость каждого вида от его собственной численности, т.е. попытаться выявить внутривидовую конкуренцию. Ясно, что на каждом этапе анализа необходимо учитывать лаг-эффект.

Сукцессия планктонных водорослей свидетельствует о непостоянстве кормовых условий ракообразных в озерах. Можно ожидать различий и в характере регуляции численности ветвистоусых в разные периоды. Логично поэтому проводить анализ корреляций $\bar{E}-N$ отдельно для каждого месяца. Подобное ограничение удобно и для цели минимизации влияния температуры на \bar{E} , поскольку за месячный период колебания температуры в оз. Глубоком меньше, чем в целом за лето. Заметим, однако, что в литературе высказывались соображения [Lampert, 1978], указывающие на независимость плодовитости от температуры.

Первый шаг анализа – поиск корреляций \bar{E}_i с $\sum N_i$ в данный месяц при разных значениях лаг-периода (τ). Время τ заранее неизвестно, и нет оснований считать его постоянным. Показано [Frank, 1952], что τ меньше при снижении плодовитости самок в ответ на повышение плотности, чем при росте плодовитости в ответ на ее понижение. Поскольку значения τ могли быть разными в разные месяцы, все варианты корреляций $\bar{E}-N$ были подсчитаны для $\tau = 0, 3, 6, 9, 12$ дней. Интервал 0–12 дней перекрывает вариации τ в опытах Фрэнка [Frank, 1952].

Проверка показала, что на месячных интервалах статистическое распределение \bar{E}_i , как правило, отклоняется от нормального, поэтому для оценки сопряженности мы рассчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена, r^S [Урбах, 1964; Лакин, 1968]. Его применение устраняет необходимость логарифмировать численности, как было сделано ранее [Матвеев, 1976].

Август 1975 г. Для периода 22.VII–30.VIII 1975 г. все три вида кладоцер (*Db*, *Bc*, *Dc*) обнаружили достоверные корреляции \bar{E}_i с $\sum N_i$ (табл. 3). Наибольшие величины r^S у всех видов обнаружены при $\tau = 9$ дням. Таким образом, можно заключить, что в августе 1975 г. *Db*, *Bc*, *Dc* конкурировали друг с другом, что не противоречит сделанному ранее выводу, основанному на несколько ином подходе [Матвеев, 1976].

Таблица 4

Величины рангового коэффициента корреляции (r^S) между плодовитостью (\bar{E}) *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata* и численностями (N) этих видов при разном времени лаг-периода (τ) в июне 1977 г. Жирным шрифтом выделены r^S , достоверные при $P < 0,05$, звездочкой — при $P < 0,01$, остальные r^S недостоверны, $n = 8$.

Коррелируемые величины	Дни (τ)			
	0	3	6	9
		\bar{E}_{Dc}		
$\sum^3 N_i$	-0,54	-0,71	-0,48	-0,46
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-0,34	-0,36	-0,43	-0,46
$(N_{Dc} + N_{Db})$	-0,67	-0,95*	-0,81	-0,82
N_{Dc}	-0,62	-0,91*	-0,79	-0,79
		\bar{E}_{Bc}		
$\sum^3 N_i$	-0,06	-0,83	-0,83	-0,83
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-0,21	-0,63	-0,42	-0,60
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-0,32	-0,74	-0,82	-0,86
N_{Bc}	-0,07	-0,52	-0,68	-0,72
		\bar{E}_{Db}		
$\sum^3 N_i$	-0,67	-0,86	-0,52	-0,55
$(N_{Dc} + N_{Db})$	-0,69	-0,88*	-0,60	-0,71
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-0,67	-0,88*	-0,52	-0,55
N_{Db}	-0,64	-0,86	-0,52	-0,69

Июнь 1977 г. Чтобы проиллюстрировать полную схему последовательного корреляционного анализа для июня 1977 г. (11.VI–3.VII), в табл. 4 приведены результаты расчетов всех возможных вариантов корреляций от $\bar{E}_i - \sum^3 N_i$ до $\bar{E}_i - N_i$. Ввиду недостатка данных корреляции подсчитывали только для $0 \leq \tau \leq 9$. При $\tau = 12$ дням величины \bar{E} сопоставляются с майскими датами, для которых нет данных по численности, так как наблюдения начаты в июне. Плодовитость каждого из трех видов в июне 1977 г. отрицательно скоррелирована с $\sum^3 N_i$. Однако у *Dc* максимальное значение r^S ($\tau = 3$ дням), равное $-0,71$, недостоверно ($P > 0,05$), поэтому в соответствии с предложенной схемой потребовалось рассчитать корреляции внутри возможных попарных сочетаний видов. Как видим (табл. 4), \bar{E}_{Dc} скоррелирована с $(N_{Dc} + N_{Db})$ ($r^S = -0,95$, $P < 0,01$, $\tau = 3$); \bar{E}_{Db} , в свою очередь, скоррелирована с $(N_{Dc} + N_{Db})$ ($r^S = -0,88$, $P < 0,01$, $\tau = 3$), следовательно, *Dc* и *Db* конкурируют. \bar{E}_{Bc} скоррелирована с $(N_{Bc} + N_{Db})$ ($r^S = -0,86$, $P < 0,05$, $\tau = 9$). То же у \bar{E}_{Db} с $(N_{Bc} + N_{Db})$ ($r^S = -0,88$, $P < 0,05$, $\tau = 3$). Следовательно, *Db* и *Bc* также конкурируют друг с другом. Поскольку *Dc* и *Bc* порознь конкурируют с *Db*, можно полагать, что в конкурентный комплекс входят все три вида, а отсутствие достоверной корреляции \bar{E}_{Dc} с $\sum^3 N_i$ связано с малой выборкой значений, использованных в расчете.

Помимо обнаруженных корреляций, достаточных для констатации конкуренции между тремя видами, плодовитость каждого вида скоррелирована с собственной численностью (табл. 4).

Таблица 5

Величины рангового коэффициента корреляции (r^S) между плодовитостью (\bar{E}) *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata* и численностями этих видов при разном времени лаг-периода (τ) в июле 1977 г. Жирным шрифтом выделены r^S , достоверные при $P < 0,05$, звездочкой – при $P < 0,01$, остальные r^S недостоверны, $n = 9$

Коррелируемые величины	Дни (τ)				
	0	3	6	9	12
	\bar{E}_{Dc}				
$\sum N_i$			-0,20	+0,15	+0,25
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-0,50	-0,45	-0,10	+0,48	+0,47
$(N_{Dc} + N_{Db})$	-0,65	-0,60	-0,30	-0,05	-0,08
N_{Dc}	-0,20	-0,30	-0,19	+0,28	+0,17
	-0,32	-0,70			
	\bar{E}_{Bc}				
$\sum N_i$	-	-	-	-	-
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	+0,38	+0,18	-0,02	-0,55	-0,77
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-0,02	-0,08	-0,15	-0,38	-0,65
N_{Bc}	+0,30	+0,28	-0,15	-0,63	-0,83
	\bar{E}_{Db}				
$\sum N_i$	-	-	-	-	-
$(N_{Dc} + N_{Db})$	+0,37	+0,32	+0,32	+0,15	-
$(N_{Bc} + N_{Db})$	+0,37	+0,42	+0,30	+0,22	-0,07
N_{Db}	+0,30	+0,37	+0,37	+0,15	+0,15
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	+0,68	+0,85*	+0,74	+0,22	+0,28

Июль 1977 г. (30.VI–26.VII). Поскольку корреляции \bar{E}_{Dc} с $\sum N_i$ отсутствуют (табл. 5), нет необходимости искать их и у остальных видов. Анализ попарных сочетаний (табл. 5) обнаружил достоверную корреляцию \bar{E}_{Bc} с $(N_{Bc} + N_{Dc})$, однако связи \bar{E}_{Dc} с $(N_{Bc} + N_{Dc})$ нет, поэтому конкуренция между *Dc* и *Bc* в июле, видимо, не было. У \bar{E}_{Dc} нет корреляций и с $(N_{Dc} + N_{Db})$; то же – у \bar{E}_{Db} . В отсутствие у *Db*, *Bc* и *Dc* межвидовой конкуренции логично предположить существование у каждого из этих видов внутривидовой. Действительно, \bar{E}_{Dc} скоррелирована с N_{Dc} ($r^S = -0,70$, $P < 0,05$, $\tau = 3$), а \bar{E}_{Bc} скоррелирована с N_{Bc} ($r^S = -0,83$, $P < 0,05$, $\tau = 12$). Эффект плотности не проявляется у *Db*, так как корреляций \bar{E}_{Db} с N_{Db} нет (табл. 5).

Можно было бы ограничиться анализом конкурентных связей между тремя видами ветвистоусых. Однако изменения \bar{E} у *Db* нельзя объяснить ни межвидовой, ни внутривидовой конкуренцией. Из опытов, поставленных в природе [Lynch, 1978], следует, что между ветвистоусыми, потребляющими частицы озерного сестона одинакового размера, помимо конкуренции, могут возникать положительные взаимодействия. Так, присутствие в экспериментальных садках *Ceriodaphnia* или *Bosmina* либо обоих видов вместе приводило к значительному увеличению плодовитости находившейся там же *Daphnia pulex* по сравнению с контролем, где *Daphnia* содержалась изолированно [Lynch, 1978]. В той же серии опытов показано, что в другое время сезона *Ceriodaphnia* вытесняет *Daphnia* в конкурентной борьбе.

Таблица 6

Величины рангового коэффициента корреляции между плодовитостью *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata* и численностями этих видов при разном времени лаг-периода в августе 1977 г. Жирным шрифтом выделены r^S , достоверные при $P < 0,05$, звездочкой – при $P < 0,01$, остальные r^S недостоверны, $n = 11$

Коррелируемые величины	Дни (τ)				
	0	3	6	9	12
			\bar{E}_{Dc}		
$\sum N_i$	-0,79*	-0,84	-0,35	0,00	—
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-0,76*	-0,86*	-0,53	-0,26	—
$(N_{Dc} + N_{Db})$	-0,82*	-0,86*	-0,53	-0,22	+0,05
N_{Dc}	-0,64	-0,75	-0,81*	-0,85*	-0,50
			\bar{E}_{Bc}		
$\sum N_i$	-0,82*	-0,75	-0,55	-0,19	—
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-0,45	-0,72	-0,73	-0,22	—
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-0,88*	-0,74	-0,46	-0,15	—
N_{Bc}	-0,67	-0,36	-0,25	-0,09	+0,36
			\bar{E}_{Db}		
$\sum N_i$	+0,33	+0,23	0,00	+0,46	+0,58
$(N_{Dc} + N_{Db})$	+0,46	+0,18	-0,03	+0,47	+0,76*
$(N_{Bc} + N_{Db})$	+0,17	+0,15	+0,21	+0,46	+0,46
N_{Db}	+0,39	+0,16	-0,12	+0,36	+0,57
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	+0,17	+0,35	+0,22	+0,29	+0,53
N_{Dc}	+0,55	+0,65	+0,25	+0,09	—

А priori можно ожидать положительных взаимодействий и между кластерами оз. Глубокого, особенно в том случае, когда не удастся выявить межвидовую и внутривидовую конкуренции. Проверить эту гипотезу можно было бы, рассчитав корреляцию между плодовитостью одного вида и численностью другого (или суммарной численностью двух других видов). Для *Db* оз. Глубокого такой расчет был проведен. Выяснилось, что плодовитость *Db* положительно коррелирует как с $(N_{Bc} + N_{Dc})$ ($r^S = +0,85$, $P < 0,01$, $\tau = 3$) (табл. 5), так и с численностью *Bc* и *Dc* раздельно ($r^S = +0,68$, $+0,70$, $P < 0,05$, $\tau = 3$). Таким образом, в июле 1977 г. *Db* испытывала положительное влияние со стороны *Bc* и *Dc*.

Август 1977 г. (29.VII–30.VIII). Плодовитость *Dc* и *Bc* зависела от изменения суммарной численности трех видов, а *Db* – не зависела (табл. 6). В пределах пар видов отрицательные корреляции \bar{E}_i обнаружены у *Dc* и *Bc* с их суммарной численностью. Для \bar{E}_{Dc} с $(N_{Dc} + N_{Bc})$ $r^S = -0,86$ ($P < 0,01$, $\tau = 3$); для \bar{E}_{Bc} с $(N_{Dc} + N_{Bc})$ $r^S = -0,73$ ($P < 0,05$, $\tau = 6$). Следовательно, в отличие от июля, когда *Dc* и *Bc* развивались независимо друг от друга, в августе эти виды конкурировали. \bar{E}_{Db} в августе, как и в июле, оказалась несвязанной с $(N_{Db} + N_{Bc})$ при всех τ (табл. 6). При $\tau = 12$ \bar{E}_{Db} положительно скоррелирована с $(N_{Db} + N_{Dc})$ ($r^S = +0,76$, $P < 0,01$). Эта единственная в попарных сочетаниях связь не поддается биологической интерпретации и, вероятно, является случайной.

Таблица 7

Величины рангового коэффициента корреляции между плодовитостью *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata* и численностями этих видов при разном времени лаг-периода в июле и августе 1978 г. Жирным шрифтом выделены r^S , достоверные при $P < 0,05$, звездочкой – при $P < 0,01$, остальные r^S недостоверны. Число наблюдений в июле $n = 7$, в августе $n = 8$.

Коррелируемые величины	Июль 1978 г.				
	Дни (τ)				
	0	3	6	9	12
$\bar{E}_{Db} - \sum_3 N_i$	-0,54	-0,89	-0,75	-0,71	-0,86
$\bar{E}_{Bc} - \sum_3 N_i$	-0,79	-0,75	-0,36	-0,36	-0,61
$\bar{E}_{Dc} - \sum_3 N_i$	-0,55	-0,87	-0,16	-0,74	-0,88
			Август 1978 г.		
			\bar{E}_{Dc}		
$\sum_3 N_i$	-0,43	-0,24	-0,16	+0,07	+0,79
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-0,29	-0,53	-0,17	+0,24	+0,57
$(N_{Dc} + N_{Db})$	-0,04	-0,10	-0,05	-0,14	+0,33
N_{Dc}	+0,21	-0,17	-0,53	-0,45	-0,19
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-0,48	-0,28	-0,07	+0,24	+0,83
N_{Bc}	-0,43	-0,53	-0,05	+0,52	+0,71
N_{Db}	-0,03	+0,10	+0,16	+0,05	+0,24
			\bar{E}_{Bc}		
$\sum_3 N_i$	+0,64	-0,21	-0,41	-0,57	+0,17
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	-	-	-	-	-
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-	-	-	-	-
N_{Bc}	+0,14	-0,54	-0,93*	-0,43	-0,38
			\bar{E}_{Db}		
$\sum_3 N_i$	-0,36	-0,14	-0,54	-0,13	-0,17
$(N_{Dc} + N_{Db})$	-	-	-	-	-
$(N_{Bc} + N_{Db})$	-0,32	-0,10	-0,49	-0,10	-0,10
N_{Db}	-0,63	-0,52	-0,41	-0,55	-0,26
$(N_{Dc} + N_{Bc})$	+0,14	+0,38	+0,35	+0,42	+0,31
N_{Bc}	+0,09	+0,37	+0,33	+0,38	+0,39
N_{Bc}	+0,10	+0,45	+0,39	+0,39	+0,20

Отсутствие у *Db* связей, интерпретируемых как проявление межвидовой и внутривидовой конкуренции, заставляет проверить возможность положительных взаимодействий. Действительно, \bar{E}_{Db} положительно связана с N_{Dc} ($r^S = +0,65$, $P < 0,05$, $\tau = 3$). Напомним, что в июле подобная связь у *Db* больше при сравнении плодовитости с $(N_{Bc} + N_{Dc})$, чем при раздельном сравнении с N_{Bc} или N_{Dc} .

Подводя итог летним наблюдениям 1977 г., отметим, что полученные корреляции указывают на: 1) межвидовую конкуренцию между *Db*, *Bc* и *Dc* в июле; 2) отсутствие конкуренции между ними в июле; проявление эффекта самоограничения у *Bc* и *Dc*, а также положительное влияние *Bc* и *Dc* на размножение *Db* в июле; 3) межвидовую конкуренцию *Bc* с *Dc* и положительное влияние *Dc* на *Db* в августе (см. рис. 5). Ввиду позднего развития зоопланктона оз. Глубокого в 1978 г. корреляционный

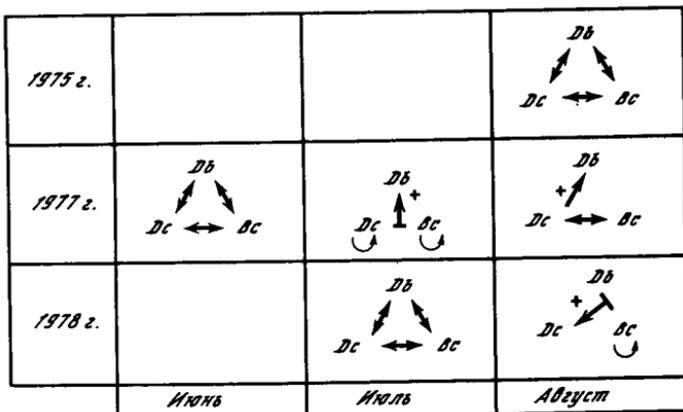


Рис. 5. Схема взаимодействий *Diaphanosoma brachyurum* (*Db*), *Bosmina coregoni* (*Bc*) и *Daphnia cucullata* (*Dc*), составленная по результатам корреляционного анализа. Стрелки, соединяющие символы видов, обозначают конкуренцию, стрелки со знаком "+" — положительное влияние (оз. Глубокое: 1975, 1977, 1978 гг.)

анализ для этого года проводили только по данным, собранным в июле и августе.

Июль 1978 г. (30.VI–25.VII). Как и в начале периода исследований 1977 г., в июле 1978 г. плодовитость *Db*, *Bc* и *Dc* отрицательно скоррелирована с их суммарной численностью (табл. 7). Различие состоит в том, что в 1977 и 1978 гг. у всех видов максимальные величины r^S обнаружены при $\tau = 3$, а у *Bc* в 1978 г. — при $\tau = 0$.

Август 1978 г. (28.VII–28.VIII). Ни один из трех видов в августе 1978 г. не имел достоверных отрицательных корреляций \bar{E} с $\sum N_i$ и \bar{E} с $\sum N_i$. При $\tau = 6$ \bar{E}_{Bc} отрицательно скоррелирована с N_{Bc} ($r^S = -0,93, P < 0,01$). В то же время у *Db* и *Dc* подобных связей не найдено при всех τ . \bar{E}_{Dc} положительно связана с суммарной численностью *Db* и *Bc* ($r^S = +0,83, P < 0,05, \tau = 12$), вероятно, *Dc* испытывала положительное влияние со стороны *Db* и *Bc*. Таким образом, единственный случай, не нашедший объяснения с помощью корреляционного анализа, — изменения \bar{E}_{Db} в августе 1978 г. (табл. 7).

Результаты за 1978 г. суммированы на рис. 5.

ОБСУЖДЕНИЕ

В экспериментальной монокультуре *Daphnia* скорость размножения взрослых больше зависит от количества пищи, чем скорость роста молодежи. Обострение конкуренции за пищу, связанное с перепроизводством особей в популяции, приводит к остановке размножения задолго до прекращения роста молодежи [Slobodkin, 1954]. Это свидетельствует о высокой чувствительности изменений \bar{E} , как показателя трофической обеспеченности самок. По этой причине величина \bar{E} была выбрана для настоящего исследования конкурентных отношений. Такой подход имеет свои недостатки, поскольку \bar{E} есть показатель условий только взрослых самок, а не всей популяции.

Отсутствие отрицательной корреляции \bar{E}_i с N_i может и не означать отсутствия внутривидовой конкуренции, например, в том случае, когда молодь и взрослые одного вида потребляют разные, но лимитирующие ресурсы. В многовидовом сообществе подобная ситуация не отрицает возможности конкуренции между молодью одного вида и взрослыми другого [Neill, 1975; Lynch, 1978].

Возможно, случаи отсутствия всех отрицательных связей (\bar{E}_i с N_i , $\sum N_i$, $\sum N_i$) свидетельствуют не об отсутствии конкуренции, а о сложности взаимодействий между видами. На сложность отношений указывают также различия в схеме взаимодействий D_b , B_c и D_c (рис. 5) в течение сезона.

Обнаруженные в настоящей работе положительные связи на фоне отсутствия отрицательных (табл. 5, 6) указывают на возможность положительного взаимодействия видов, аналогичного тому, которое обнаружил Линч [Lynch, 1978]. Заметим, что ни в одном случае корреляционного анализа не было обнаружено одновременного выполнения условий конкуренции и положительных взаимодействий. Это указывает на неслучайность полученных корреляций.

Хотя перекрывание ниш D_b с B_c и D_c в июле 1977 г. было большим, вывод о конкуренции мы сделать не можем, так как обнаружены положительные корреляции \bar{E}_{D_b} с $(N_{B_c} + N_{D_c})$ и \bar{E}_{D_b} с N_{B_c} , N_{D_c} . Следовательно, высокое экологическое сходство видов может не сопровождаться острой конкуренцией. Подобное несоответствие показывает, что даже сравнительно тонкий подход к оценке перекрывания ниш (учет возможности разделения популяций фильтраторов по размеру пищи и оценка двумерного перекрывания) оказывается недостаточным для выводов о конкуренции. При высоком перекрывании кладоцер по размеру пищи они могут быть разделены по потреблению частиц одного размера, но разной формы.

ЛИТЕРАТУРА

- Варли Дж.К., Градуэлл Дж. Р., Хассел М.П. Экология популяций насекомых. М.: Колос, 1978. 222 с.
- Гильяров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши. — Успехи совр. биол., 1978, т. 85, № 3, с. 431–446.
- Гильяров А.М., Матвеев В.Ф., Сагайдачный А.Ю. Исследование распределения пресноводного зоопланктона при помощи корреляционного анализа. — Докл. АН СССР, 1975, т. 224, № 4, с. 947–949.
- Гильяров А.М., Матвеев В.Ф. Пространственное перекрывание в зоопланктонном сообществе озера Глубокого. — Экология, 1977, № 4, с. 40–46.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1968. 288 с.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона Глубокого озера за 1972–73 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 4, с. 40–46.
- Матвеев В.Ф. Оценка конкуренции в природе с помощью метода множественной регрессии: Анализ взаимодействия трех видов зоопланктона. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 6, с. 822–830.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–1974 гг. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 9–28.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
- Dodson S.I., Edwards C., Wiman F., Normandin J.C. Zooplankton: specific distribution and food abundance. — Limnol. and Oceanogr., 1976, vol. 21, N 2, p. 309–313.
- Edmondson W.T. Reproductive rates of rotifers in natural populations. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 1960, vol. 12, p. 21–77.

- Frank P.W. A laboratory study of intraspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* O.F. Müller. — *Physiol. Zool.*, 1952, vol. 25, N 2, p. 178–204.
- Lampert W. A field study on the dependence of the fecundity of *Daphnia spec.* on food concentration. — *Oecologia*, 1978, vol. 36, p. 363–369.
- Lynch M. Complex interactions between natural coexploiters — *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. — *Ecology*, 1978, vol. 59, N 3, p. 552–564.
- May R.M. Some notes on estimating the competition matrix, α . — *Ecology*, 1975, vol. 56, N 3, p. 737–741.
- Neill W.E. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. — *Ecology*, 1975, vol. 56, N 4, p. 809–826.
- Paloheimo J.E. Calculation of instantaneous birth rate. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1974, vol. 19, N 4, p. 692–694.
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition. — *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1974, vol. 71, N 5, p. 2141–2145.
- Schoener T.W. Resource partitioning in ecological communities. — *Science*, 1974, vol. 185, p. 27–39.
- Slobodkin L.B. Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz. — *Ecol. Monogr.*, 1954, vol. 24, N 1, p. 69–88.

УДК 591.524.12

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ПЕРЕКРЫВАНИЕ В МАКРОЗООПЛАНКТОНЕ

Е.И. КАТУНИНА

Московский государственный университет

Наряду с традиционным изучением пространственного распределения отдельных видов планктонных организмов в настоящее время применяется анализ пространственной структуры целого планктонного сообщества. Среди различных количественных методов, используемых в рамках данного подхода, важное место занимает оценка степени пространственного перекрытия популяций разных видов, которая может быть осуществлена для всех попарных сочетаний видов в сообществе, путем усреднения полученных величин для всего сообщества в целом. Очевидно, что на величину среднего пространственного перекрытия в сообществе может оказывать влияние целый комплекс факторов, как внешних по отношению к сообществу, каковыми являются факторы, например, неравномерность распределения температуры или пищевых объектов, так и внутренних, в качестве которых может выступать, например, степень напряженности существующей в сообществе внутривидовой и межвидовой конкуренции.

Озеро Глубокое населено богатым в качественном и количественном отношении зоопланктоном, имеет значительную глубину при небольшой поверхности и четко выраженную стратификацию. В связи с перечисленными особенностями оз. Глубокое можно считать модельным водоемом для изучения пространственной структуры зоопланктона.

Распределение отдельных видов планктонных животных было подробно изучено в 1951 г. А.П. Щербаковым [1956, 1967], а в 1972–1974 гг. В.Ф. Матвеевым [1975, 1978] и Л.К. Матвеевой [1979]. В последнее

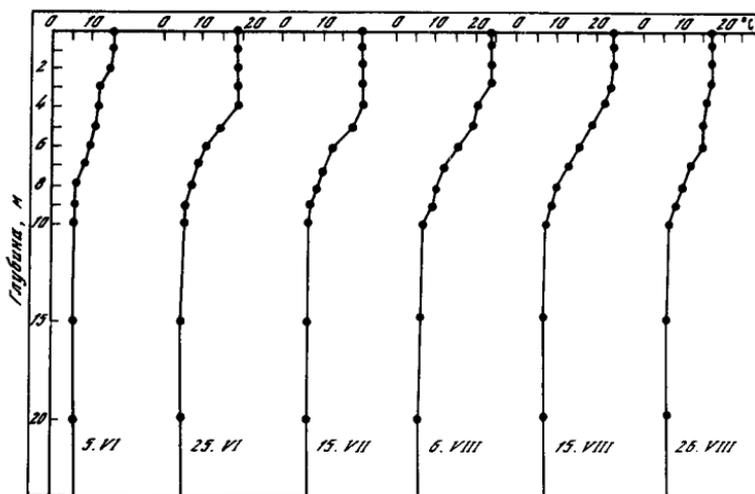


Рис. 1. Изменения температуры воды оз. Глубокого в 1977 г.

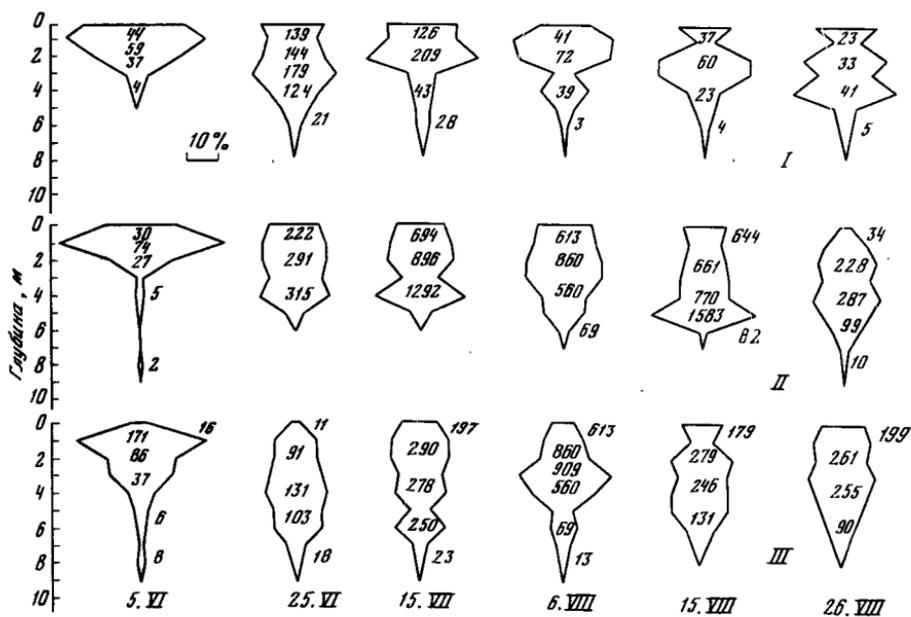


Рис. 2. Дневное вертикальное распределение зоопланктона. Числа на гистограммах – число особей в 10 л

I – *Daphnia cucullata*; II – *Diaphanosoma brachyurum*; III – *Bosmina coregoni*; IV – *Eudiaptomus graciloides* (мауплии); V – *Daphnia galeata*

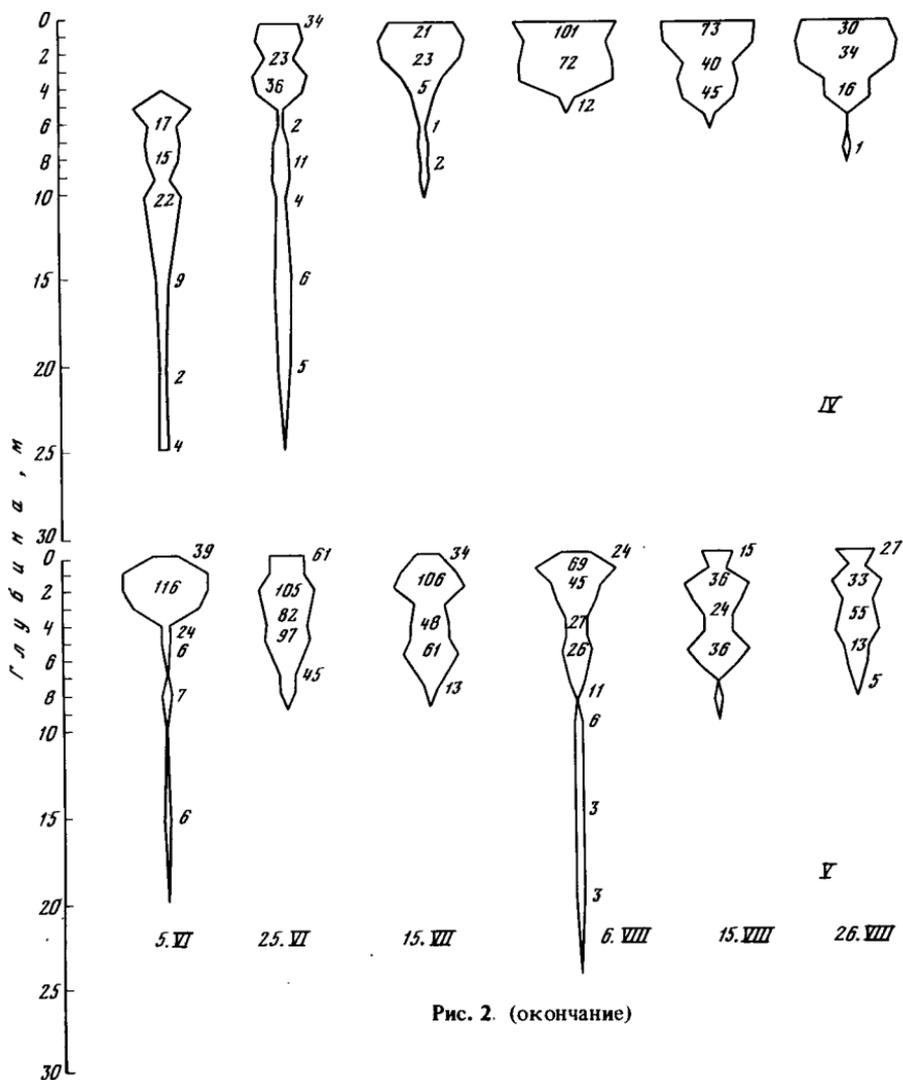


Рис. 2. (окончание)

время выполнен ряд работ, посвященных анализу пространственной структуры целого планктонного сообщества [Гиляров и др., 1975; Сагайдачный и др., 1977; Гиляров, Матвеев, 1977; Гиляров и др., 1979; Матвеева, 1979]. Во всех указанных работах в той или иной степени затрагивается проблема пространственного перекрытия популяций [Гиляров, Матвеев, 1977; Матвеева, 1979]. Для того чтобы разобраться в механизмах, поддерживающих пространственную структуру сообществ, важно установить, насколько различия в распределении отдельных видов определяются их отношением к градиентам внешних факторов среды, а насколько составляют результат конкурентной борьбы. В упомянутой уже выше работе Л.К. Матвеевой [1979] было показано, что среднее пространственное пере-

крывание в сообществе планктонных коловраток Глубокого озера, меняющееся в течение лета, достоверно отрицательно с коррелировано со средней температурой столба воды (с выраженностью температурной стратификации). Для планктонных ракообразных аналогичных исследований еще не проводили. В задачу настоящей работы входило подробное изучение вертикального распределения макрозоопланктона (включающего ракообразных и крупных коловраток рода *Asplanchna*) оз. Глубокого в течение лета 1977 г., количественная оценка перекрытия попарно для всех видов и в среднем для целого сообщества, а также попытка поисков связей показателя среднего перекрытия с температурой, общей численностью сообщества и его видовым разнообразием.

Материал для работы собирали в дневное время 5 и 25 июня, 15 июля, 6,15 и 26 августа 1977 г. на постоянной станции, расположенной в районе максимальных глубин озера: 30–32 м. Пробы брали 10-литровым планктоботометром Дьяченко–Кожевникова через каждый метр от поверхности до глубины 10 м и глубже — через каждые 5 м до придонного слоя. Планктон из проб отфильтровывали через газ № 70 и подсчитывали под биноклем в камере В.Г. Богорова. Учитывая 11 видов ракообразных: *Eudiaptomus graciloides* (Lill.), *Cyclops strenuus* Fisch., *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Bosmina longirostris* (O.F.M.), *Bosmina coregoni* Baird, *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Daphnia cucullata* Sars, *Daphnia hyalina* (Leydig), *Daphnia galeata* Sars, *Daphnia cristata* Sars, *Chydorus sphaericus* (M.) и 2 вида коловраток: *Asplanchna priodonta* Gosse и *Asplanchna herricki* de Guerne. Науплиальные стадии *C. strenuus* и *E. graciloides* рассматривали как отдельные "виды". Отмеченные в течение периода наблюдений изменения видового состава очень незначительны: 5 июня в пробах отсутствовали науплии *C. strenuus*, лишь во второй половине июля появилась в планктоне коловратка *A. herricki*, а в августе был крайне малочислен и потому не учитывался такой представитель ракообразного планктона, как *B. longirostris*.

Оценивали пространственное перекрытие с помощью индекса o_{jk} предложенного Пианкой [Pianka, 1974] для измерения степени перекрытия экологических ниш видов:

$$o_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij} \sum_i^n P_{ik}}}$$

где P_{ij} — доля особей j -го вида в i -й пробе от общей численности вида j во всех n пробах данной вертикальной серии, P_{ik} — доля в той же i -й пробе k -го вида от его общей численности во всех пробах серии. Показатель o_{jk} , использовавшийся недавно в работе Л.К. Матвеевой [1979], выгодно отличается от ранее применявшегося при исследовании зоопланктона озера индекса Левинса a [Гиляров, Матвеев, 1977] своей симметричностью.

Видовое разнообразие оценивали при помощи индекса H , основанного на информационной формуле [Margalef, 1958]:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i,$$

где P_i — доля i -го вида от общей численности всех (s) видов сообщества. При расчете H использовали таблицы значений функций $P_i \log_2 P_i$ от заданного значения P_i [Frey, 1971]. Значения индекса разнообразия определены только для целого планктонного сообщества, населяющего весь столб воды. Соотношение численностей в сообществе устанавливали исходя из численностей в отдельных пробах и частоты взятия последних по вертикали.

Выявляя корреляции между различными показателями ($\bar{\sigma}_{jk}$ и H , $\bar{\sigma}_{jk}$ и $\lg N$, $\bar{\sigma}_{jk}$ и $t_{\text{ср.}}$, $\bar{\sigma}_{jk}$ и Δt), использовали показатель корреляции рангов по Спирмену.

Параллельно со взятием проб на тех же глубинах измеряли температуру (рис. 1). В течение всего периода исследований в озере сохранялась четкая термическая, а по данным А.П. Садчикова [наст. сб.] и кислородная стратификация с характерным дефицитом кислорода в придонных слоях. Максимальная температура эпилимниона ($24,5^\circ$) отмечена 15 августа, а минимальная ($15,2^\circ$) — 5 июня. Зона температурного скачка, которая в начале июня занимала глубины 2–7 м, постепенно опускалась и к концу августа находилась на глубинах 6–10 м. В гиполимнионе в течение всего сезона сохранялась температура $4,5$ – $5,0^\circ$.

Для удобства рассмотрения все данные по вертикальному распределению отдельных видов представлены в виде гистограмм, при построении которых число особей каждого вида на конкретном горизонте выражалось в процентах от суммарной численности данного вида во всем столбе воды.

В течение сезона вертикальное распределение зоопланктона менялось, однако тенденция приуроченности отдельных видов к определенным слоям была весьма хорошо заметна. В эпилимнионе максимальной численности достигали *D. cucullata*, *D. brachyurum*, *B. coregoni*, *D. galeata* и науплии *E. graciloides* (рис. 2). У всех четырех перечисленных видов ветвистых максимумы численности в эпилимнионе сохранялись и в середине лета, когда большая часть их популяций находилась в зоне температурного скачка. Только в конце лета в период начавшегося резкого спада численности максимум *D. brachyurum* сместился в верхнюю часть металимниона (рис. 2).

В металимнионе отмечена наибольшая численность *D. hyalina* и *B. longirostris* (рис. 3). Почти все лето (за исключением 25 июня и 26 августа) сконцентрирована в зоне температурного скачка популяция *C. pulchella* (рис. 3). Лишь незначительная часть этого вида находилась в эпилимнионе, а в гиполимнионе он почти полностью отсутствовал. Довольно четкая приуроченность к металимниону наблюдалась и у *C. sphaericus* (рис. 3), хотя по сравнению с *C. pulchella* этот вид в гораздо больших количествах встречался в эпилимнионе и почти полностью отсутствовал в гиполимнионе.

Распределение *D. cristata* постепенно изменялось в течение лета (рис. 3).

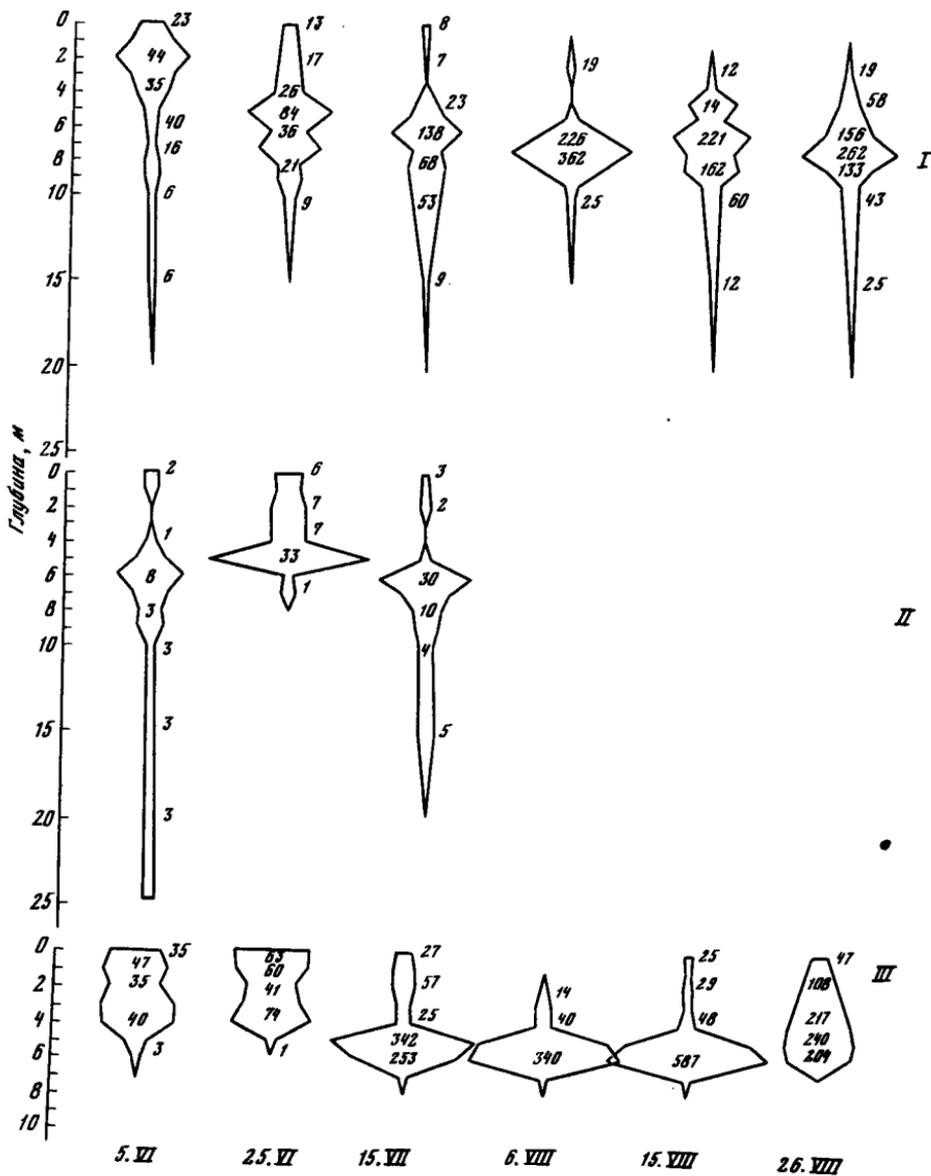


Рис. 3. Дневное вертикальное распространение зоопланктона
 I – *Daphnia hyalina*; II – *Bosmina longirostris*; III – *Ceriodaphnia pulchella*; IV – *Chydorus sphaericus*; V – *Daphnia cristata*

Если в июне популяция этого вида почти целиком располагалась в металимнионе, захватывая верхнюю зону гипolimниона, то в последующий период она опускалась все глубже и во второй половине августа полностью находилась в гипolimнионе. Интересно, что со второй половины лета три пелагических вида дафний Глубокого озера четко разграничены

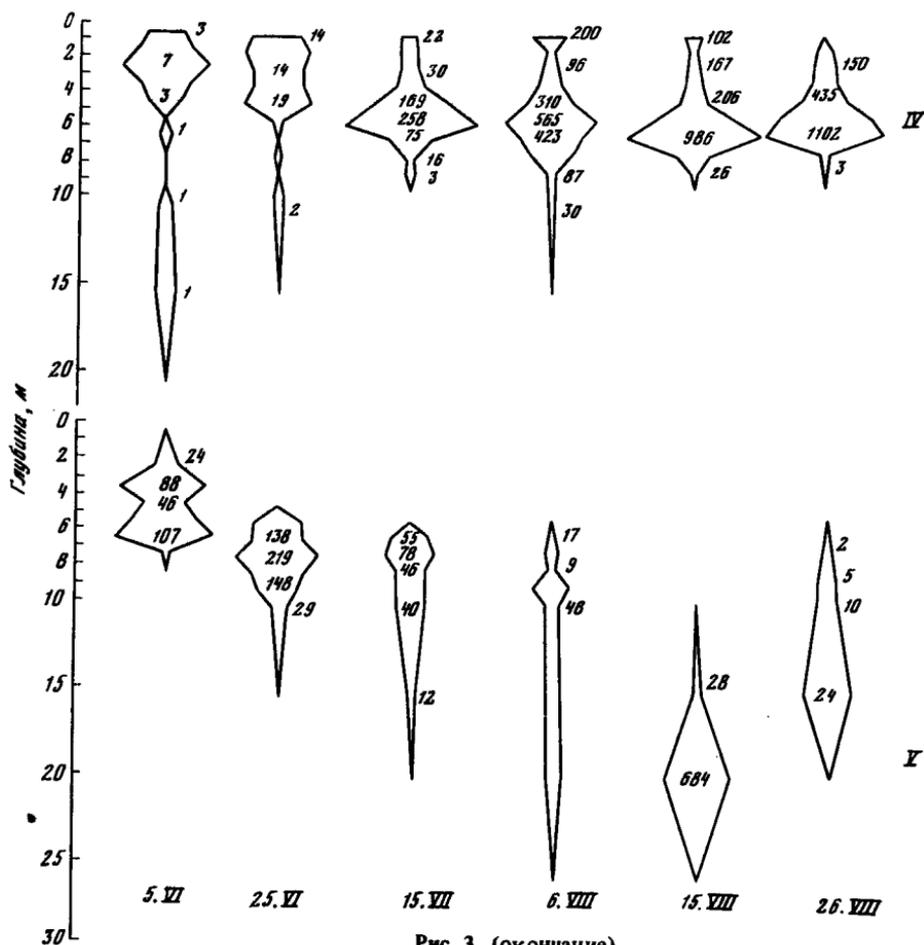


Рис. 3 (окончание)

в своем вертикальном распределении по трем термическим зонам: *D. succulata* – в эпилимнионе, *D. hyalina* – в металимнионе, *D. cristata* – в гиполимнионе. Что касается *D. galeata*, то область ее обитания захватывает эпи- и металимнион и частично совпадает с распределением *D. succulata* и *D. hyalina*.

Взрослые особи и копепоиды *E. graciloides* распределены по всей толще воды наиболее равномерно (рис. 4). Максимум численности этого вида чаще приходится на эпилимнион и металимнион. Другой представитель веслоногих ракообразных – *C. strenuus* – на всех стадиях развития почти не встречался в эпилимнионе и концентрировался в металимнионе и верхней части гиполимниона (рис. 4).

A. priodonta в первой половине лета была приурочена к зоне металимниона, а в августе пик численности находился в эпилимнионе (рис. 4). Другой представитель того же рода – *A. herricki* – встречалась в озере только во второй половине лета и обитала в металимнионе (рис. 4).

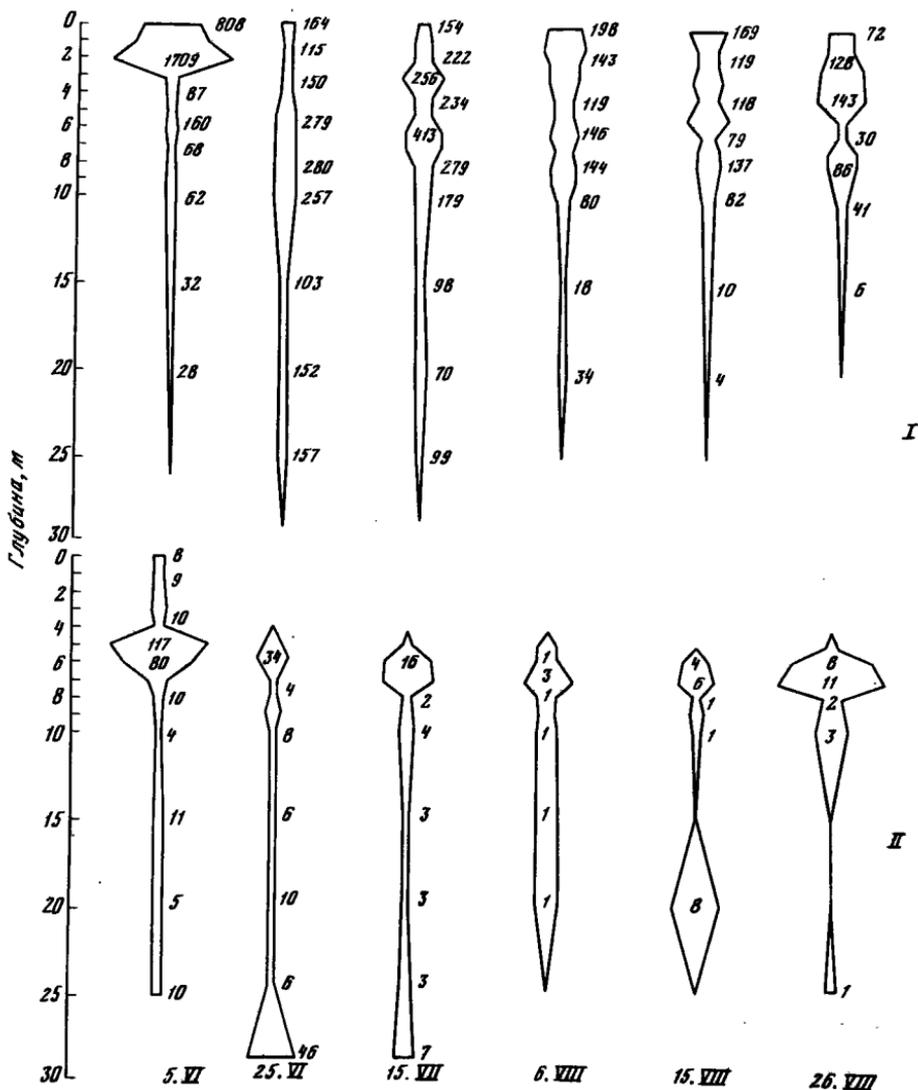


Рис. 4. Дневное вертикальное распределение зоопланктона

I – *Eudiatomus graciloides*; II – *Cyclops strenuus* (взрослые и копеподиты); III – *C. strenuus* (науплии); IV – *Asplanchna herricki*; V – *A. priodonta*

Сопоставление полученной нами картины вертикального распределения отдельных видов в 1977 г. с той, которая наблюдалась В.Ф. Матвеевым [1975, 1978] в 1972–1974 гг., не выявило сколь-либо заметных различий. Выделенные нами визуально группы видов с определенным типом вертикального распределения соответствуют полученным ранее при помощи корреляционного анализа [Гиляров и др., 1975].

Значения индексов пространственного перекрытия (σ_{jk}), рассчитанные для всех видов, комбинированных попарно, приведены в таблиц-

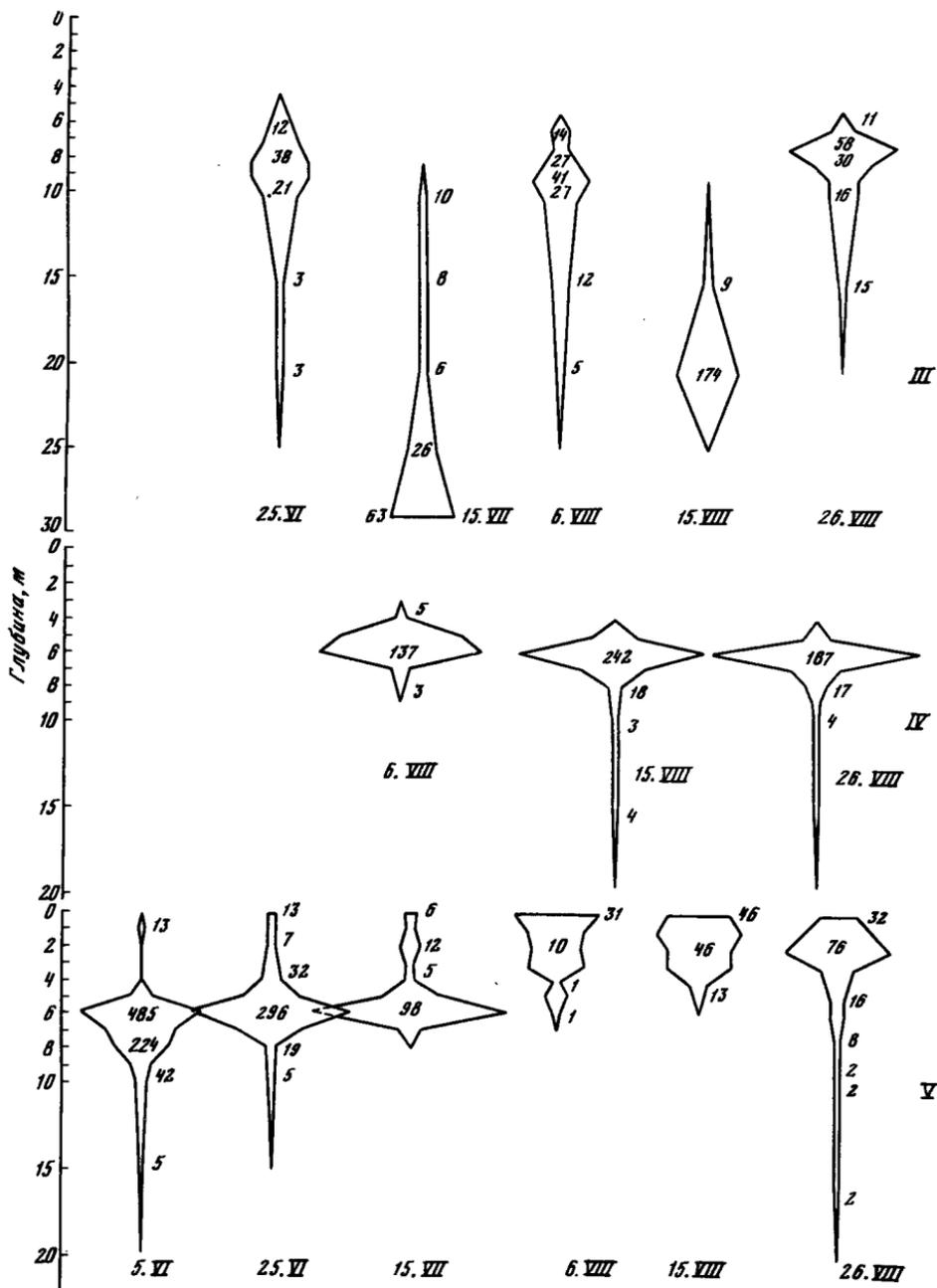


Рис. 4 (окончание)

ных матрицах (табл. 1). Матрицы строили для каждой серии проб, взятой в определенный срок. Средние значения (σ_{jk}) приведены в табл. 2. Была осуществлена попытка скоррелировать средние значения индекса пространственного перекрытия σ_{jk} со средней температурой 15-метрового столба воды (ниже 15 м температура оставалась неизменной в течение всего лета) и с градиентом температуры. Значения последней величины определяли как разность между значением температуры у поверхности и на глубине 15 м. Была обнаружена достоверная зависимость показателя среднего пространственного перекрытия от средней температуры столба воды: $r^S = -0,886$ при $P < 0,001$. Значение коэффициента корреляции, характеризующего зависимость от градиента температуры, довольно высокое ($r^S = -0,714$ при $P > 0,05$), но недостоверное.

Для объяснения сезонного хода изменений величины $\bar{\sigma}_{jk}$ обратимся к рис. 1. Как уже отмечалось выше, к началу сезона в озере наблюдалась четкая температурная и кислородная стратификация. В период с 5 июня по 15 августа поверхностные слои озера постепенно прогревались и происходило заглубление термоклина. Виды распределялись по разным температурным зонам, хотя остается неизвестным, в какой степени это расхождение видов определялось разницей в их температурных предпочтениях, а в какой было следствием конкуренции. Максимальное значение среднего перекрытия отмечено 25 июня, после чего до 15 августа происходило монотонное уменьшение величины $\bar{\sigma}_{jk}$. В самом начале лета 5 июня значение $\bar{\sigma}_{jk}$ несколько ниже, что вполне объяснимо, так как в это время уже закончилось весеннее перемешивание, но еще не установилась четкая летняя температурная стратификация. В период с 15 по 26 августа произошло охлаждение поверхностных слоев озера на 6° в результате ветрового перемешивания вод эпилимниона и металимниона. Упорядоченность взаимного пространственного распределения планктона в этих слоях была нарушена, что и привело к увеличению значения $\bar{\sigma}_{jk}$.

Ранее сильная отрицательная корреляция между средним пространственным перекрытием видов $\bar{\sigma}_{jk}$ и средней температурой столба воды была обнаружена также в сообществе планктонных коловраток Глубокого озера [Матвеева, 1979].

Поскольку среднее перекрытие в сообществе может зависеть от напряженности внутри- и межвидовой конкуренции, представляется интересным сравнить изменения показателей $\bar{\sigma}_{jk}$ с изменениями таких характеристик сообщества, как суммарная численность всех популяций и видовое разнообразие. Малый размер выборки не позволяет обнаружить достоверной корреляционной связи между $\bar{\sigma}_{jk}$ и информационным индексом видового разнообразия ($r^S = -0,600$ при $P > 0,1$), но нами отмечена достоверная корреляция между σ_{jk} и общей численностью зоопланктона ($r^S = -0,771$ при $P < 0,02$). Значения информационных индексов видового разнообразия, логарифмы общей численности в разные даты обследования приведены в табл. 2. Вполне вероятно, что пространственное перекрытие на самом деле связано с видовой структурой сообщества, в частности возрастание видового разнообразия может обеспечиваться за счет увеличения прост-

Таблица 1
Матрицы значений Φ_{jk} для зоопланктонного сообщества оз. Глубокого летом 1977 г.

i*	Номер вида														
	2	3	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15			
i	,087	,187	,824	,364	,789	,706	,906	,748	,887	,257	,569	,121			
	2	,435	,121	,738	,192	,273	,111	,521	,204	,776	,392	,627			
		3	,014	,824	,113	,033	,001	,394	,253	,339	,691	,655			
			5	,229	,901	,712	,962	,639	,818	,148	,360	,041			
				6	,236	,262	,235	,631	,239	,651	,533	,926			
					7	,841	,840	,772	,934	,387	,442	,070			
						8	,753	,862	,867	,568	,378	,073			
							9	,659	,845	,165	,403	,030			
								10	,834	,755	,694	,501			
									11	,998	,517	,098			
										12	,593	,601			
											13	,438			
												15			

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15
1	,541	,459	,803	,395	,532	,707	,407	,470	,834	,662	,828	,455	,623
2	,081	,937	,211	,937	,404	,777	,942	,938	,436	,810	,190	,948	,532
3		,486	,304	,223	,223	,285	,040	,085	,377	,229	,399	,054	,493
4		,026		,158	,158	,235	,018	,053	,582	,243	,830	,073	,394
5				5	,507	,816	,973	,970	,386	,874	,068	,985	,143
6					6	,673	,434	,553	,796	,765	,415	,462	,360
7						7	,744	,821	,732	,926	,444	,867	,583
8							8	,933	,367	,795	,039	,986	,123
9								9	,474	,912	,129	,934	,210
10									10	,750	,853	,409	,692
11										11	,420	,819	,897
12											12	,082	,725
13												13	,132
15													15

25 ЮННЯ

Таблица 1 (продолжение)

1	Номер года														
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15		
1	,587	,755	,154	,572	,793	,763	,563	,522	,838	,802	,807	,567	,596		
2		,095	,030	,814	,166	,855	,304	,941	,206	,852	,115	,449	,179		
3			,392	,074	,894	,360	,270	,105	,817	,468	,859	,290	,730		
4				,010	,084	,033	,028	,013	,123	,026	,236	,019	,037		
5					,141	,913	,352	,829	,241	,806	,042	,611	,237		
6						,452	,561	,195	,924	,551	,855	,296	,843		
7							,534	,849	,493	,946	,275	,598	,532		
8								,414	,708	,643	,294	,826	,792		
9									,207	,860	,076	,344	,256		
10										,583	,841	,539	,801		
11											,372	,598	,615		
12												,169	,486		
13													,485		
15															

15 июля

Таблица I (продолжение)

I	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12	13	14	15
I	,746	,487	,515	,796	,769	,435	,776	,498	,890	,401	,592	,402	,707
	2	,012	,003	,901	,777	,072	,821	,050	,800	,003	,188	,010	,916
		3	,653	,085	,137	,385	,063	,856	,282	,681	,453	,440	,034
			4	,653	,101	,201	,023	,495	,188	,856	,769	,232	,009
				5	,924	,293	,872	,096	,985	,012	,483	,207	,767
					7	,375	,767	,238	,829	,060	,579	,296	,580
						8	,161	,466	,388	,083	,881	,992	,134
							9	,102	,927	,028	,319	,101	,713
								10	,349	,373	,598	,530	,055
									11	,143	,526	,340	,661
										12	,191	,114	,004
											13	,857	,202
												14	,109
													15

августа

Таблица I (продолжение)

I	Номер вида														
	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
I	,667	,273	,074	,824	,837	,516	,670	,638	,772	,052	,608	,410	,614		
2	,000	,000	,000	,702	,792	,140	,804	,085	,631	,000	,251	,002	,952		
3		3	,633	,047	,121	,326	,033	,475	,309	,619	,353	,427	,025		
4			4	,005	,018	,043	,013	,099	,063	,995	,050	,055	,039		
5				5	,907	,524	,709	,259	,693	,003	,538	,218	,629		
7					7	,528	,699	,248	,908	,008	,619	,355	,739		
8					8		,185	,715	,623	,008	,964	,887	,105		
9				9			9	,139	,805	,012	,296	,079	,824		
10								10	,591	,056	,792	,849	,081		
11									11	,039	,868	,612	,617		
12										12	,015	,016	,040		
13											13	,935	,183		
14												14	,146		
15													15		

15 августа

Таблица I (окончание)

I	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12	13	14	15
I	,785	,374	,447	,843	,873	,701	,842	,553	,849	,201	,423	,209	,767
2	,029	,037	,742	,742	,894	,537	,799	,135	,819	,009	,224	,009	,953
3		3	,868	,176	,131	,310	,083	,932	,209	,254	,448	,742	,078
4			4	,076	,054	,088	,043	,904	,136	,315	,147	,387	,053
5				5	,933	,911	,889	,351	,945	,045	,665	,255	,769
7					7	,833	,904	,278	,934	,027	,543	,190	,863
8					8	,844		,448	,847	,042	,897	,524	,564
9						9		,250	,923	,012	,449	,105	,765
10								10	,381	,312	,535	,659	,173
11									11	,051	,589	,217	,777
12										12	,066	,139	,045
13											13	,786	,300
14												14	,093
15													15

26 августа

* I — Eudiaptomus graciloides, 2 — иаушли E. graciloides, 3 — Cyclops strenuus, 4 — наушли C. strenuus, 5 — Diaphanosoma brachyurum, 6 — Bosmina longirostris, 7 — Bosmina coregoni, 8 — Ceriodaphnia pulchella, 9 — Daphnia cucullata, 10 — Daphnia hyalina, 11 — Daphnia galeata, 12 — Daphnia cristata, 13 — Chydorus sphaericus, 14 — Asplanchna herricki, 15 — Asplanchna priodonta

Таблица 2

Среднее пространственное перекрытие (\bar{d}_{jk}), логарифм общей численности ($\lg N$) и видовое разнообразие (H) сообщества в разные даты обследования

Дата	\bar{d}_{jk}	$\lg N$	H	Дата	\bar{d}_{jk}	$\lg N$	H
5 июня	0,495	2,96	2,40	6 августа	0,427	3,17	3,00
25 июня	0,521	3,07	2,90	15 августа	0,397	3,29	3,11
15 июля	0,474	3,20	2,86	26 августа	0,457	3,03	3,08

ранственной изоляции между отдельными популяциями. Для решения данных вопросов требуются дальнейшие исследования. В случае сообщества планктонных коловраток, исследованного в предыдущий год [Матвеева, 1979], методом множественной регрессии было показано отсутствие непосредственных связей между суммарной численностью коловраток в сообществе и величиной среднего пространственного перекрытия.

ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Сагайдачный А.Ю. Исследование распределения пресноводного зоопланктона при помощи корреляционного анализа. — Докл. АН СССР, 1975, т. 224, № 4, с. 947–949.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф. Пространственное перекрытие в зоопланктонном сообществе озера Глубокого. — Экология, 1977, № 4, с. 40–46.
- Гиляров А.М., Чекрижева Т.А., Садчиков А.П. Структура горизонтального распределения планктона в эпилимнионе мезотрофного озера. Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 4, с. 10–18.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона Глубокого озера за 1972–1973 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 4, с. 40–46.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–1974 гг. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 9–28.
- Матвеева Л.К. Пространственное перекрытие в сообществе планктонных коловраток и его зависимость от абиотических и биотических факторов. — Докл. АН СССР, 1979, т. 249, № 5, с. 1270–1273.
- Сагайдачный А.Ю., Гиляров А.М., Матвеев В.Ф. Исследование пространственного распределения зоопланктона методом главных компонент. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 218–227.
- Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера: Рачковый планктон. — Тр. ВГБО, 1956, т. 7, с. 237–270.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое: Гидробиол. очерк. М.: Наука, 1967. 379 с.
- Frey T. Tables of binary logarithm products by the argument for the interval 0.000 (0.0001) 1.000. — In: Estonian contribution to the International Biological Programme, 1956, т. 7, с. 237–270.
- Margalef R. Information theory in ecology. General Systems, 1958, vol. 3, p. 36–71.
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1974, vol. 71, N 5, p. 2141–2145.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ КОЛОВРАТОК

Л.К. МАТВЕЕВА

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Изучение планктонных коловраток оз. Глубокого проводили в течение нескольких десятилетий. Исследователи выясняли видовой состав и биологическую видовую структуру [Зернов, 1900; Воронков, 1905, 1907], их сезонную динамику и вертикальное распределение [Кастальская-Карзинкина, 1937; Щербаков, 1957, 1967; Матвеев, 1978]. Однако во всех случаях каждый из них ограничивался наблюдениями одного года.

В работе анализируется четырехлетний материал по видовому составу, сезонной динамике и вертикальному распределению планктонных коловраток, с целью уточнения их систематической принадлежности и выяснения пределов естественных колебаний численности популяций. Проведено сравнение наших результатов с данными за 1951 г. [Щербаков, 1957] и за 1973–1974 гг. [Матвеев, 1978]. Упоминание этих данных не обязательно будет сопровождаться ссылками на авторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в дневное время в 1975 (26.VI), 1976 (31.V; 8, 17, 27.VI; 9, 20.VII; 7, 22.VIII; 11.IX), 1977 (5, 15, 25.VI; 5, 15, 25.VII; 6, 15, 26.VIII; 5, 28.IX; 16, 11.X), 1978 (9, 15–28.V; 6, 21, 30.VI; 10, 20, 30.VII; 10, 27.VIII; 6.XI) и 1980 (16, 26.VI; 6, 19, 27.VII; 6, 20.VIII; 8, 18, 28.IX; 12, 20.X) годах с горизонтов 0–10 м через 1 м, глубже — через 5 м. В 1975 г. лов проводили на четырех станциях, образующих полуразрез перпендикулярно главной оси озера, глубины которых составляли 5,5, 11, 18, 32 м. Оказалось, что вертикальное распределение численности и биомассы у каждого вида сходно для всех станций (рис. 1), поэтому в остальные годы пробы собирали каждый раз с одной станции, расположенной над глубиной 30–32 м. Орудием лова служил 10-литровый планктонобагор Дьяченко–Кожевникова. Батометрическую пробу концентрировали, процеживая через газ № 73, затем фиксировали 4%-ным раствором формалина. Коловраток определяли под микроскопом и подсчитывали в камере Богорова под биноклем при увеличении в 32 раза. При подсчете пробы разбавляли так, чтобы в счетной камере находилось более 100 особей самого многочисленного вида, а общая численность коловраток превышала 300 особей. Всего обработано 676 проб. Одновременно со взятием вертикальной серии проб на тех же горизонтах проводили измерение температуры воды.

Сезонная динамика численности коловраток представлена на графиках. Поскольку нет строгой приуроченности развития популяций к определенным календарным датам, для лучшей сравнимости сезонной динамики в разные годы по оси абсцисс графиков отложены дни

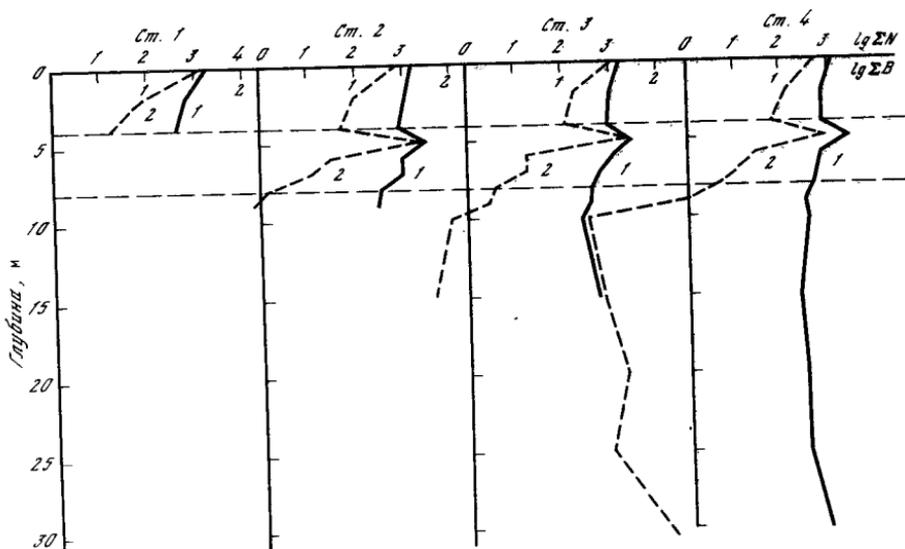


Рис. 1. Вертикальное распределение суммарной численности $\lg \Sigma N(1)$ и суммарной биомассы $\lg \Sigma B(2)$ коловраток 26 июля 1975 г. на четырех станциях
Пунктирными линиями выделен металимнион

от момента вскрытия водоема. За первый день мы принимали день вскрытия в данном году (25.IV в 1976 г., 20.IV в 1977 г., 20.IV в 1978 г., 30.IV в 1980 г.). По оси ординат этих графиков отложена средняя численность вида в 1 л (общую численность вида в данный срок делили на обловленный объем: 140–150 л).

Изменения вертикального распределения коловраток в течение сезона отражено на гистограммах. Для большей наглядности при построении всех гистограмм использовали относительные величины, т.е. общую численность вида в определенный срок принимали за 100%, а его численность на данном горизонте выражали в процентах от общей.

ВИДОВОЙ СОСТАВ

В период 1975–1978 и 1980 гг. в планктоне озера обнаружено 23 вида коловраток. Список видов приведен в таблице. Коловратки перечислены в систематическом порядке [Кутикова, 1970]. Большинство этих видов известны из прошлых обследований озера [Зернов, 1900; Воронков, 1905, 1907; Щербаков, 1957, 1967; Матвеев, 1978]. Новыми для пелагиали оз. Глубокого являются *Trichocerca* (D.) *porcellus*, *Asplanchna herricki*, *Lecana lunaris*, *Ascomorpha escaudis* и *Collotheca* sp. Из основного комплекса планктонных коловраток, выделенного А.П. Щербаковым [1967] и насчитывавшего 12 видов, мы не встретили *Trichocerca sarcinica* и *Pompholux sulcata*. По сообщению А.М. Гилярова, *P. sulcata* уже несколько лет не встречалась в озере. Оба вида не приводятся и в работе В.Ф. Матвеева [1978].

Виды планктонных коловраток, обнаруженные в оз. Глубоком, и их встречаемость в разные годы

Вид	1975	1976	1977	1978	1980
1. *Trichocerca (D) porcellus (Gosse)	+	-	+	+	-
2. Trichocerca (D) similis (Wierzejski)	-	+	+	+	+
3. Gastropus stylifer Imhof	+	+	+	+	+
4. *Ascomorpha ecaudis Perty	-	+	+	+	+
5. Synchaeta sp.	-	+	+	+	+
6. Synchaeta pectinata Ehrenberg	-	-	+	+	+
7. Polyarthra vulgaris Carlin	+	+	+	+	+
8. Polyarthra dolichoptera dolichoptera Idelson	+	+	+	+	+
9. Polyarthra major Burckhardt	+	+	+	+	+
10. Polyarthra euryptera Wierzejski	-	-	+	+	+
11. Bipalpus hudsoni (Imhof)	-	+	+	+	+
12. *Asplanchna herricki Guerne	-	-	+	+	+
13. Asplanchna priodonta Gosse	+	+	+	+	+
14. *Lecana (M.) lunaris (Ehrenberg)	-	-	+	+	-
15. Euchlanis dilatata Ehrenberg	+	+	+	+	+
16. Keratalla cochlearis (Gosse)	+	+	+	+	+
17. Keratella hiemalis (Carlin)	+	+	+	+	+
18. Kellicottia longispina (Kellicott)	+	+	+	+	+
19. Conochilus hippocrepis (Schrank)	+	+	+	+	+
20. Conochilus unicormis Rousselet	+	+	+	+	+
21. Conochiloides natans (Seligo)	-	+	-	+	-
22. Filinia terminalis (Plate)	+	+	+	+	+
23. *Collotheca sp.	-	+	+	+	+

Примечание. Звездочкой отмечены виды, впервые найденные в оз. Глубоком в 1975–1978 и 1980 г.

ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ КОЛОВРАТОК

Максимальная общая численность во все годы наблюдалась весной в конце мая – начале июня (рис. 2, А). Характер изменения суммарной численности различался в разные годы. В 1976 г. от весны к осени происходило постепенное ее падение, в 1977 г. это падение было скачкообразным, а осенью она вновь возросла, в 1978 г. в середине – конце июля наблюдался второй пик численности. В 1980 г. второй пик численности был в августе.

Вертикальное распределение суммарной численности также было не одинаково в разные годы (рис. 3). В 1976 г. максимальный пик численности почти весь сезон находился в металимнионе (до 5790 экз/л). В 1977 г. в некоторые сроки, помимо металимниальных (до 1630 экз/л), существовали и резко выраженные гипolimниальные пики (до 2470 экз/л), обусловленные присутствием у самого дна огромного количества *Keratella hiemalis* и *Polyarthra dolichoptera*. В 1978 г.

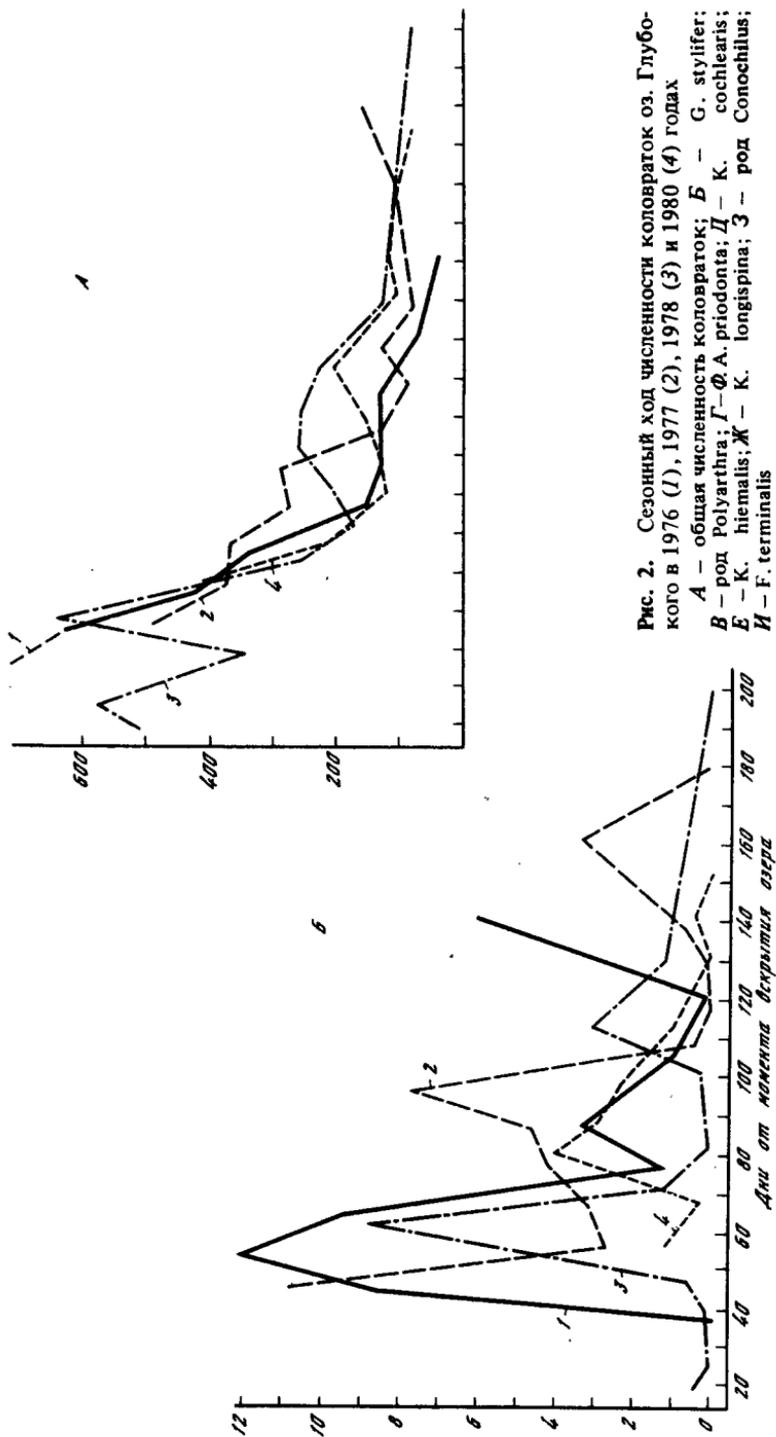


Рис. 2. Сезонный ход численности коловраток оз. Глубокого в 1976 (1), 1977 (2), 1978 (3) и 1980 (4) годах
 А - общая численность коловраток; Б - *G. stylifer*;
 В - род *Polyarthra*; Г-Ф. *A. priodonta*; Д - К. *cochlearis*;
 Е - К. *hiemalis*; Ж - К. *longispina*; З - род *Conochilus*;
 И - *F. terminalis*

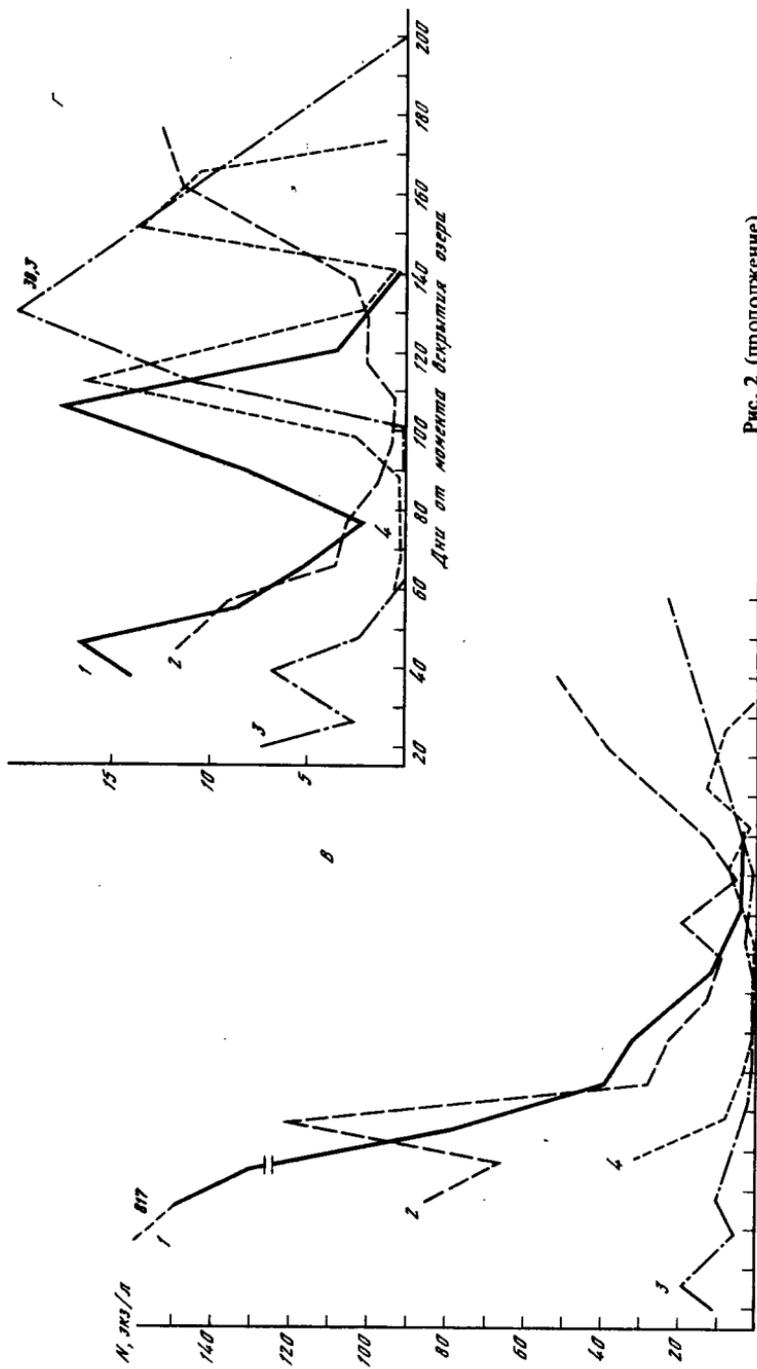


Рис. 2 (продолжение)

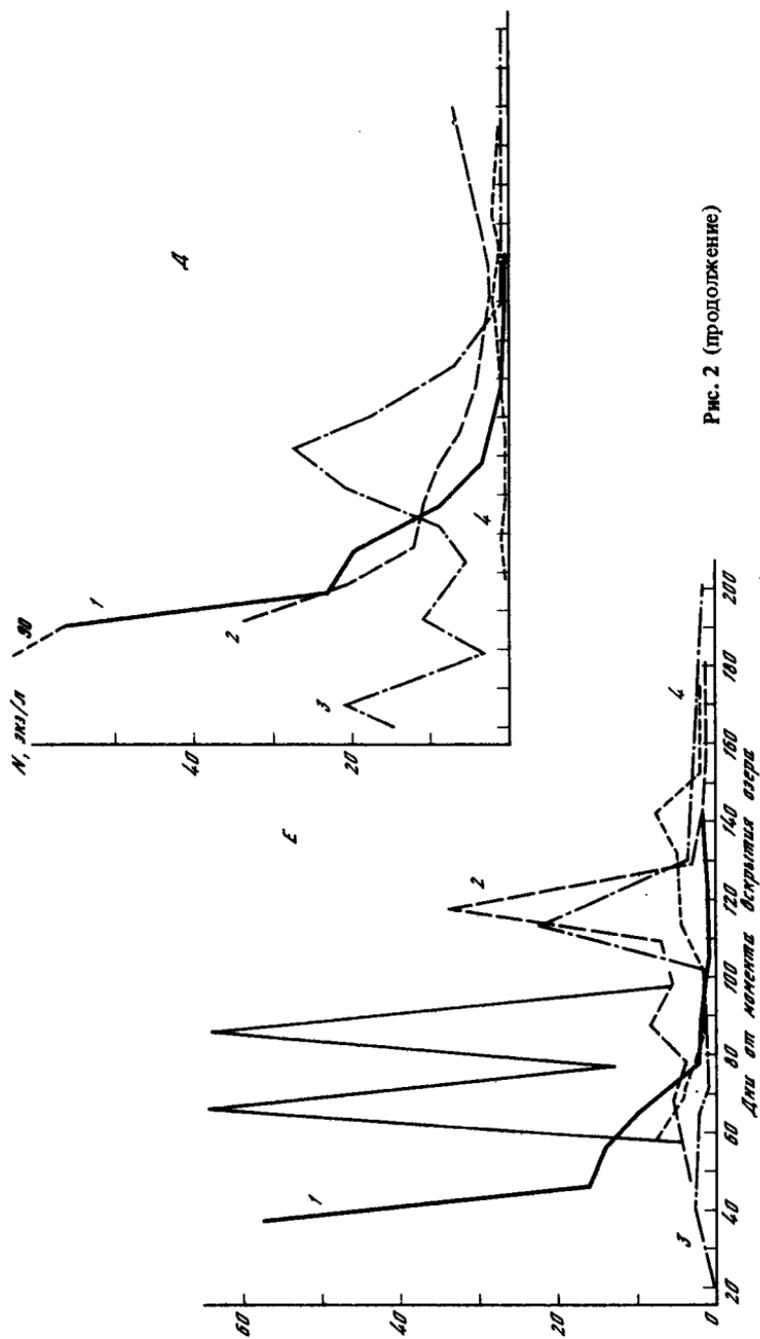


Рис. 2 (продолжение)

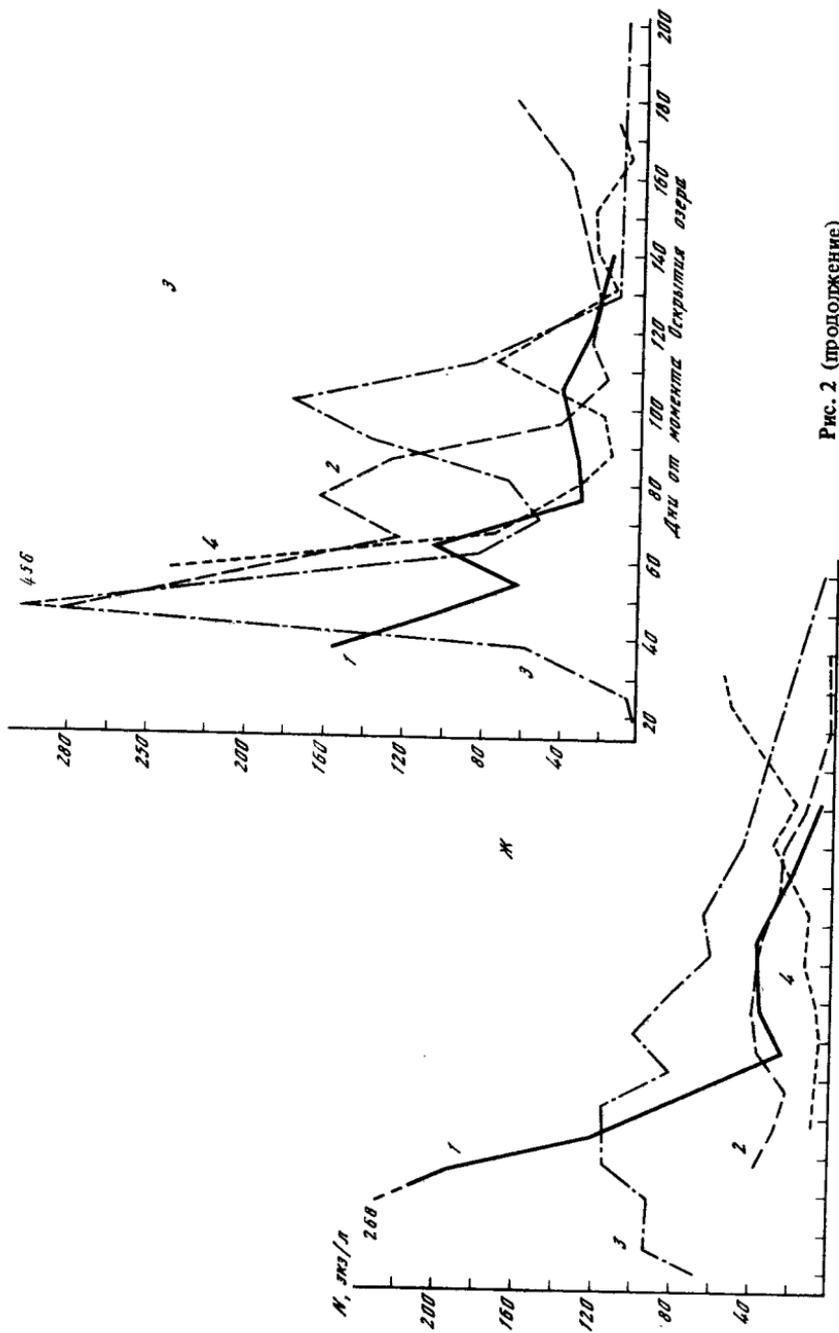


Рис. 2 (продолжение)

Рис. 3. Вертикальное распределение общей численности коловраток в 1976–1978 гг.

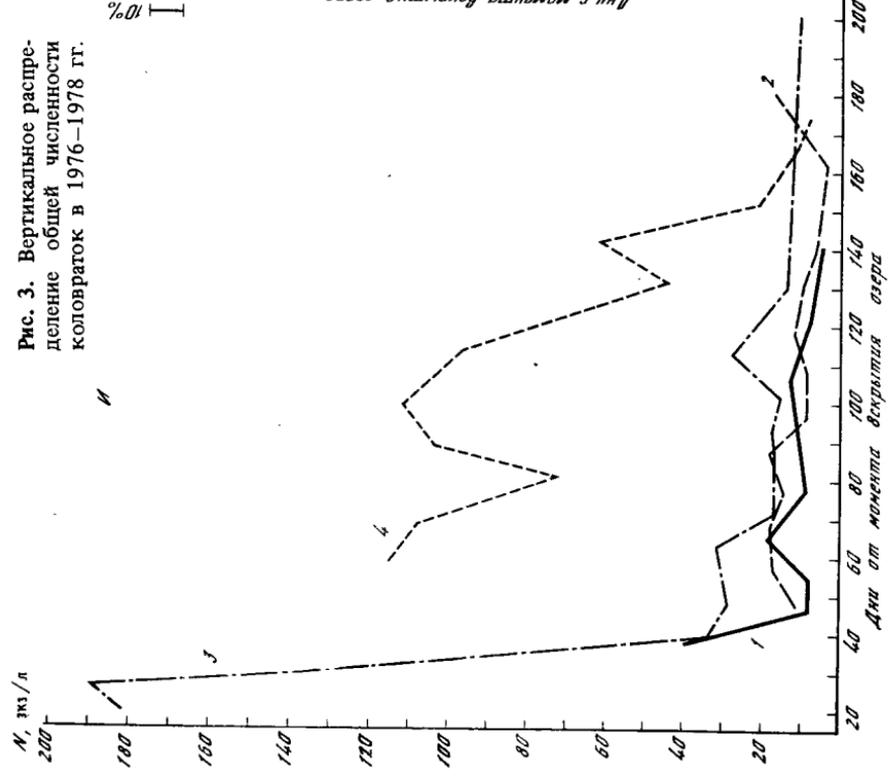
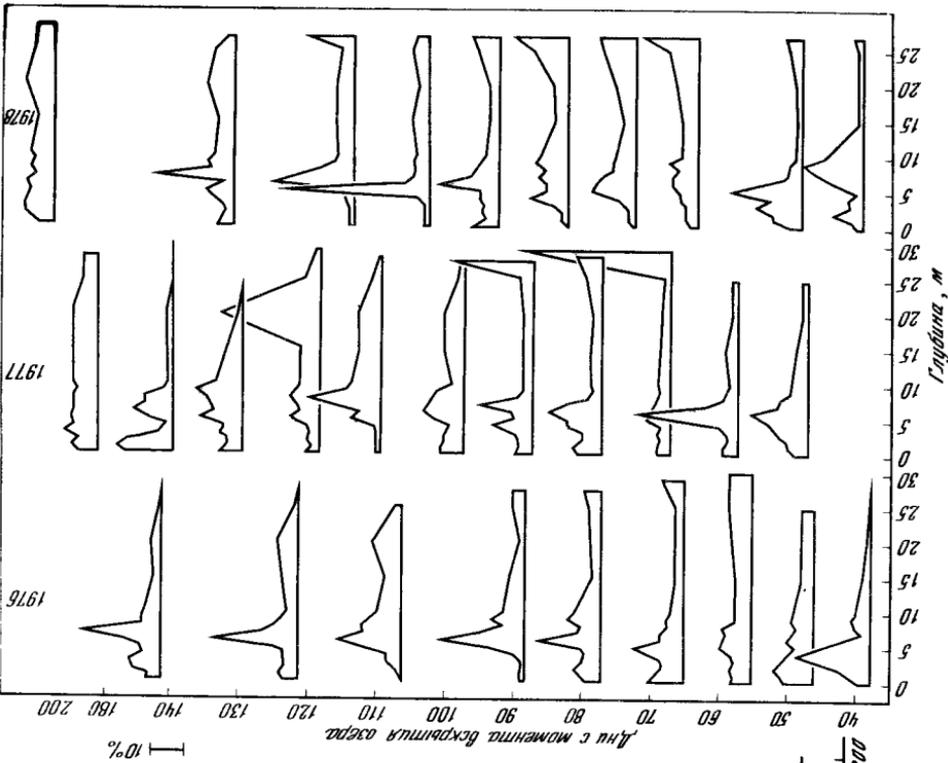


Рис. 2. (окончание)

гиполимниальные пики выражены менее отчетливо (до 630 экз/л). Во время осенней гомотермии общая численность распределена равномерно во всем столбе воды. Летом 1951 г. максимальная суммарная численность была приурочена к эпилимниону. Возможно, ее перемещение в металимнион в 1975–1978 и 1980 гг. связано с увеличением прозрачности и уменьшением цветности воды в последние годы [Матвеев, 1975].

ОТНОСИТЕЛЬНОЕ ОБИЛИЕ ВИДОВ

В отдельные годы периода наших 4-летних наблюдений в сообществе планктонных коловраток доминировали разные виды (рис. 4). В 1975 г. наибольшую численность в момент наблюдений имел *Euchlanis dilatata*, в 1976 г. — виды рода *Polyarthra*; в 1977–1978 г. — виды рода *Conochilus*, в 1980 г. — *Filinia terminalis*.

Однако в разные сроки сезона одного года эти виды могли сменяться другим. В 1976 г. доминирование переходило от рода *Polyarthra* к виду *K. longispina*, а от нее к роду *Conochilus*; в 1977 г. — от р. *Conochilus* к *K. longispina* и обратно к *Conochilus*; в 1978 г. — от р. *Conochilus* к *K. longispina*, опять к роду *Conochilus* и затем вновь к *K. longispina*. В 1980 г. — от р. *Conochilus* к *F. terminalis*, а затем к *K. longispina*. Наблюдавшееся к осени постепенное выравнивание численности между видами планктонных ракообразных [Матвеев, 1978] для сообщества коловраток не обнаружено.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Trichocerca (Diurella) porcellus — малочисленный вид, ранее не отмеченный для озера. Единично присутствовал в планктоне все лето 1977 г., встречался в 1978 г. осенью. Наибольшую численность имел в середине — конце июня: в 1975 г. до 30 экз/л в эпилимнионе, в 1977 г. до 20 экз/л в металимнионе.

Trichocerca (Diurella) similis (= *Diurella stylata* Eyferth у А.П. Щербакова) — немногочисленный вид, присутствовавший в планктоне с конца июня по октябрь. Все годы имел один пик численности в конце июля — августе, что совпадает с наблюдениями 1951 г. В 1976 г. максимальная плотность зарегистрирована 22.VIII (эпилимнион — 13 экз/л), в 1977 г. — 25.VII (верхний металимнион — 14 экз/л), в 1978 г. — 10.VIII (металимнион — 32 экз/л), в 1980 г. — 20.VIII (эпилимнион). *T. similis* встречалась во всей толще воды, но пик численности по вертикали приходился на температурный интервал 14,5 — 17,0°, что в разные годы соответствовало эпили или металимниону. В 1951 г. этот вид принадлежал к эпилимниальным.

Gastropus stylifer присутствовал в планктоне с мая по октябрь (рис. 2, Б), имел два пика численности: больший в мае—июне и меньший — в середине июля — сентябре. Вид лишь недавно появился в озере, поэтому других данных о его сезонной динамике не имеется. Во все годы *G. stylifer* располагался в эпилимнионе (до 40 экз/л), лишь иногда опускаясь в верхний металимнион (рис. 5). О приуроченности этого

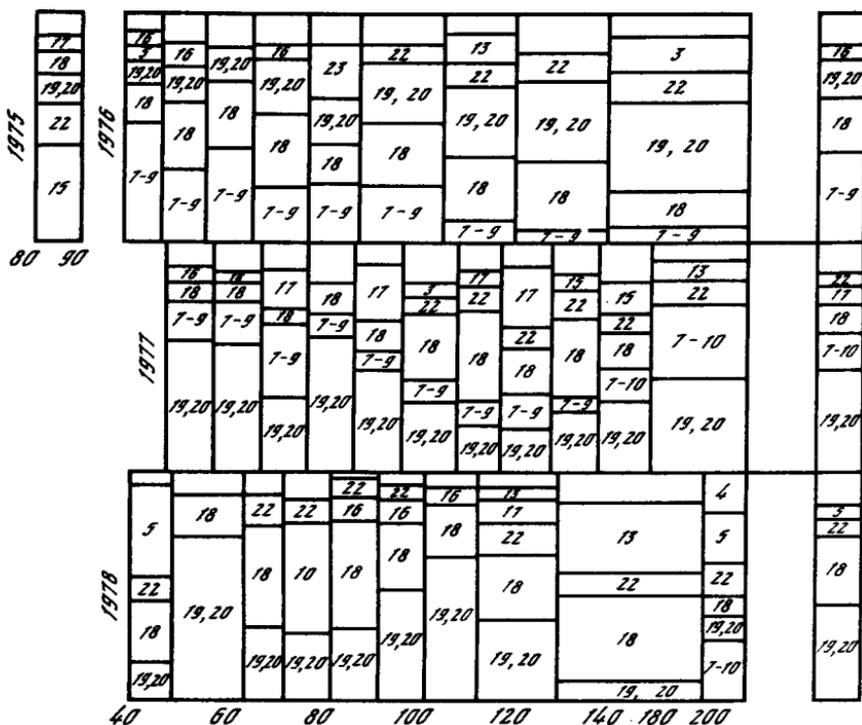


Рис. 4. Изменение относительного обилия планктонных коловраток в 1975–1978 гг. По осн абсцисс – дни от момента вскрытия озера; по вертикали – % численности видов от общей численности. Справа – диаграммы относительного обилия видов за год (названия видов – см. в таблице)

вида к эпилимниону сообщал Гранберг [Granberg, 1970] и В.Ф. Матвеев [1978].

Ascomorpha ecaudis ранее не встречали в озере. К сожалению, учет этого вида проводили не во всех пробах. *A. ecaudis* имела высокую численность весной (до 130 экз/л) и осенью (до 25 экз/л). В 1976 и 1978 гг. в малых количествах она присутствовала в планктоне в эти годы весь сезон. В 1977 г. наибольшая численность наблюдалась в первой половине августа, а весной и осенью вид отсутствовал. В 1980 г. пик численности приходился на начало июля. Вертикальное распределение коловратки менялось в течение сезона: весной максимум численности был приурочен к эпилимниону, летом – к металимниону, в период осеннего перемешивания она была распределена равномерно по всему столбу воды.

Synchaeta sp. Вероятно, в работах 1951 и 1973–1974 гг. этот вид называли *S. tremula*. Более тщательное определение показало, что, вероятнее всего, это либо *S. verrucosa*, либо *S. oblonga*. Наибольшую численность вид имел в мае (до 730 экз/л) и в декабре (в декабре количественный учет коловраток не проводили, но смотрели живой планктон). К середине

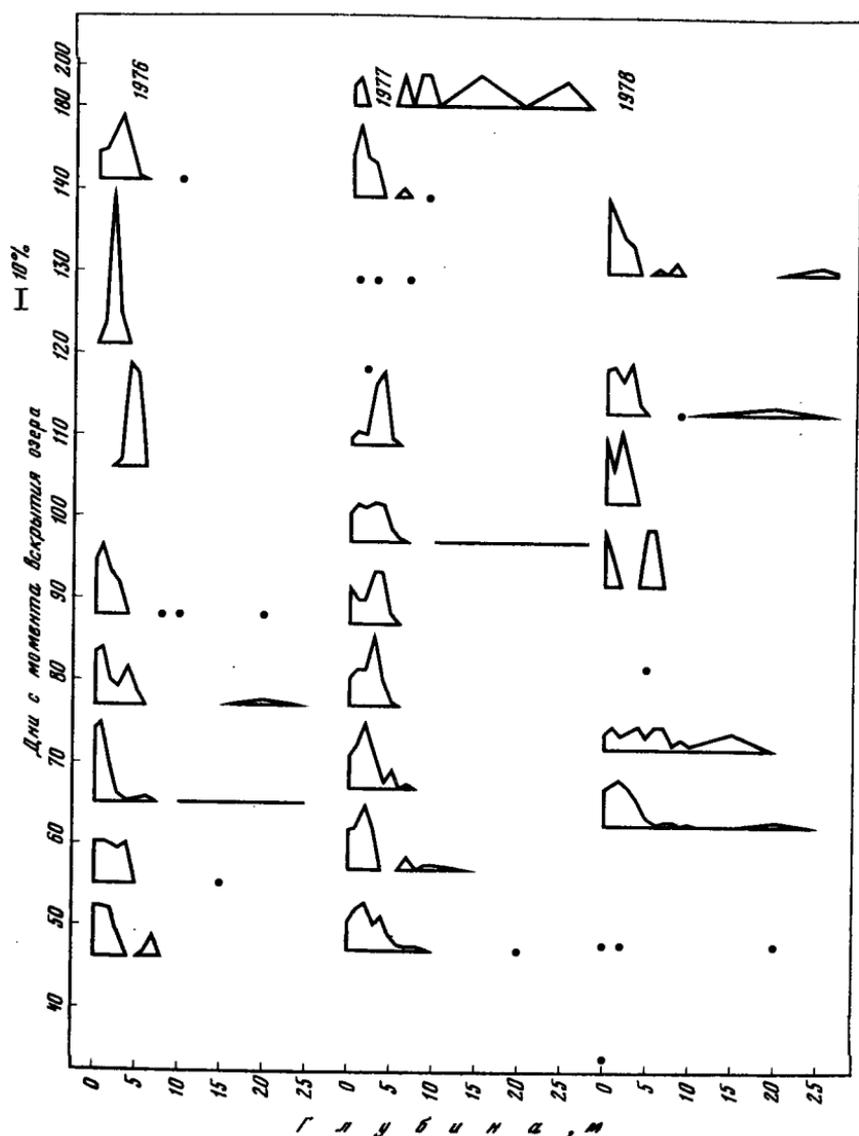


Рис. 5. Вертикальное распределение *G. stylifer* в 1976–1978 гг.

июня численность *Synchaeta* резко снижалась и самое позднее к началу июля она совсем исчезала из планктона. С сентября вид вновь улавливался количественно. В январе он встречался гораздо реже, чем в декабре, а в феврале и марте вовсе отсутствовал в планктоне. Возможно *Synchaeta* чувствительна к недостатку кислорода в озере, так как ее пики численности наблюдались после весеннего и осеннего перемешивания. Сходную весенне-летнюю динамику численности коловратки описывают А.П. Щербаков [1957] и В.Ф. Матвеев [1978]. Зимой эти иссле-

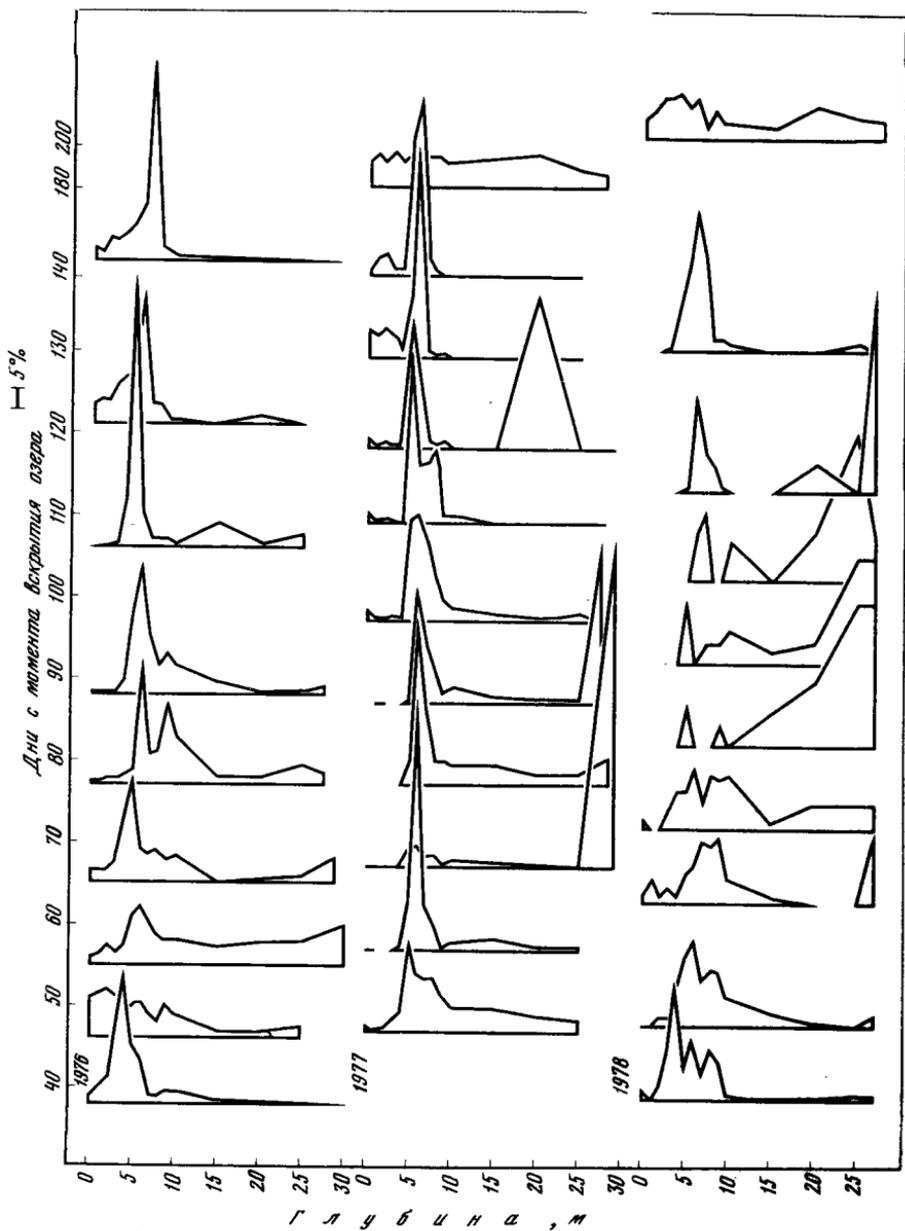


Рис. 6. Вертикальное распределение видов рода *Polyarthra* в 1976–1978 гг.

дователи либо не брали проб, либо делали это редко. Вертикальная приуроченность вида изменялась от мета-к гиполимниону в течение мая—июня, осенью он был распределен равномерно во всем столбе воды. Интересно, что в 1951 г. этот вид считали эпилимниальным, а в 1973—1974 гг. — гиполимниальным.

Synchaeta pectinata — редкий вид, встречающийся весной, осенью и зимой. Наибольшей численности достигал в декабре. По-видимому, сезонная динамика его похожа на таковую у предыдущего вида. *S. pectinata* лишь недавно появилась в оз. Глубоком [Матвеев, 1978].

Под *Polyarthra* представлен в озере четырьмя видами: *P. vulgaris*, *P. dolichoptera*, *P. major* (эти три вида у А.П. Щербакова объединены в группу *P. trigla*) и *P. euryptera*. Все годы виды учитывали вместе, однако можно сказать, что *P. dolichoptera* обитала в основном в гиполимнионе, только она одна из четырех видов присутствовала в зимнем планктоне. *P. major* и *P. vulgaris* населяли эпи- и металимнион и встречались весной и летом. *P. euryptera* появлялась в конце августа, имела большую численность в сентябрьских—ноябрьских пробах и была приурочена к металимниону. Сезонная динамика общей численности видов сильно различалась в разные годы (рис. 2, В). В 1976 г. род имел один весенний пик и был самым массовым среди коловраток: составлял около 40% от их сезонной суммарной численности (рис. 4). Во время весеннего пика плотность достигала 4400 экз/л. В 1977 г. мы наблюдали два максимума: июньский, обусловленный очень высокой численностью у дна *P. dolichoptera* (до 1400 экз/л), и октябрьский, во время которого было много *P. dolichoptera* и встречалась *P. euryptera*. В этот год доля *Polyarthra* составила около 17% от общей сезонной численности коловраток. В 1978 г. вовсе отсутствовал характерный для рода [Щербаков, 1957] весенний пик, максимальную численность он имел в ноябре. Коловратки, хотя и встречались весь сезон, но плотность их была не выше 40 экз/л. Доля от общей численности за год составила всего 2%. Средняя плотность в 1 л в мае 1976 и 1978 гг. различалась на два порядка. В 1980 г. *Polyarthra* малочисленна, весенний пик выражен плохо.

Вертикальное распределение *Polyarthra* представлено на рис. 6. В 1976 г. весь сезон род был приурочен к металимниону. В 1977 г. можно выделить мета- и гиполимниальные пики численности. Последние обусловлены присутствием *P. dolichoptera*. Возможно, максимум численности этого вида, как и *Keratella hiemalis*, сосредоточен у самого дна и не всегда улавливался батометром. 15 августа *P. dolichoptera* поднялась на горизонт 20 м, так как у дна возник дефицит кислорода. В 1978 г. также существовали мета- и гиполимниальные пики. В период осенней гомотермии 1977 и 1978 гг. *Polyarthra* была распределена почти равномерно по всему столбу воды. Следует отметить, что в 1951 г. эти коловратки концентрировались в эпилимнионе, а в 1973—1974 гг. — в металимнионе.

Vipalpus hudsoni встречен в озере в 1903 г. [Воронков, 1905]. С тех пор исследователями не упоминался: вероятно, не улавливался из-за малой численности. В планктоне присутствовал весь сезон, наибольшую численность имел в конце августа — сентябре в эпилимнионе (до 10 экз/л). Относится к хищникам, питается коловратками рода *Polyarthra* [Кути-

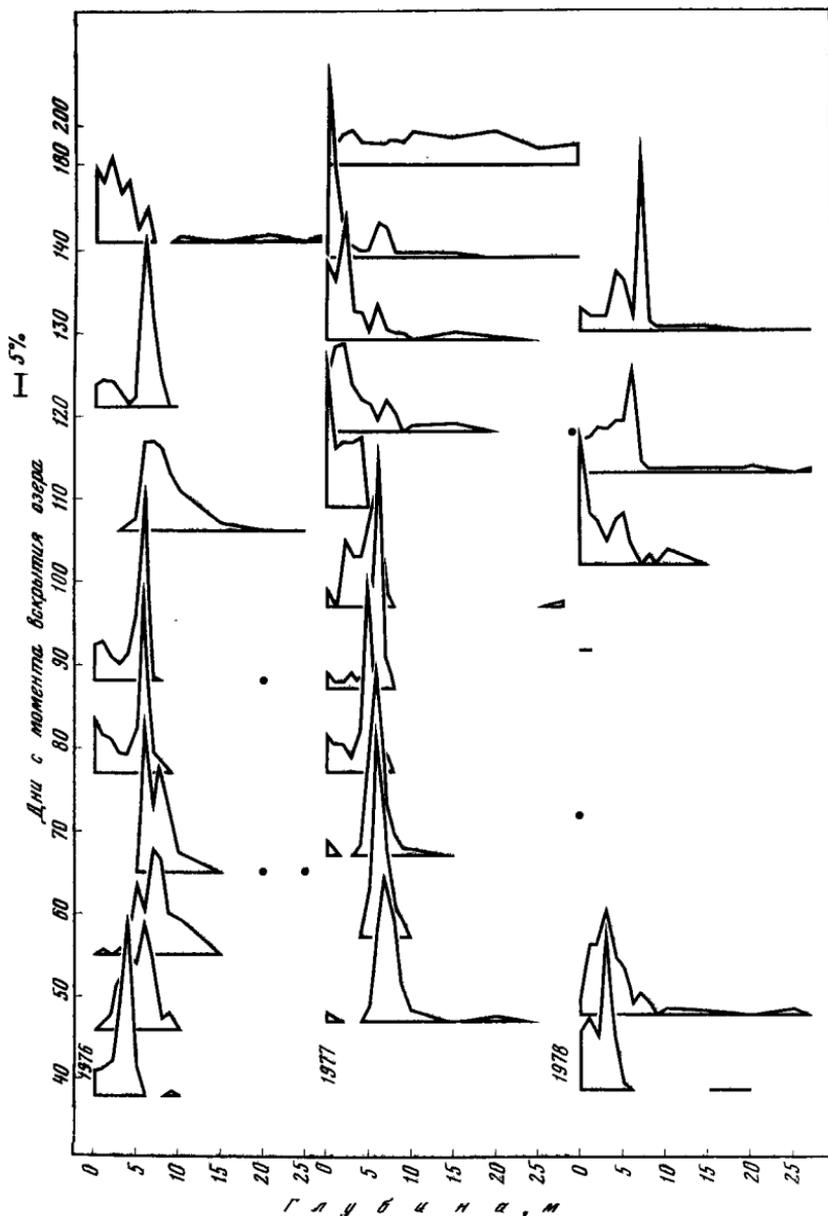


Рис. 7. Вертикальное распределение *A. priodonta* в 1976–1978 гг.

кова, устное сообщение]. Однажды в живой пробе попал на *Asplanchna priodonta* и съел ее.

Asplanchna herricki появилась в озере летом 1977 г. В 1977 и 1980 гг. присутствовала в планктоне с июля по сентябрь, давая пик численности в августе — сентябре. В металимнионе ее плотность в 1977 г. достигала 32 экз/л. Если учесть, что коловратка имеет размеры до 2 мм и является хищником (в желудке не раз находили *Bosmina* и коловраток), то при такой плотности она должна существенно влиять на динамику численности своих жертв. В начале августа 1977 г. появились самцы *A. herricki*, а в середине августа стали попадаться особи с покоящимися яйцами. В 1978 г. вид улавливали количественно только с августа. Во все годы коловратка концентрировалась в металимнионе, единичные особи встречались в эпи- и гиполимнионе.

Asplanchna priodonta — постоянный компонент летнего планктона. Все годы имел два пика численности: в 1976—1978 гг. весенний (до 120 экз/л) и позднелетний — осенний (до 55 экз/л), в 1980 г. — летний и осенний (рис. 2, Г). Зимой в планктоне не обнаружен. Предыдущие исследователи отмечали сходную сезонную динамику вида в оз. Глубоком. В других озерах (оз. Балатон) регистрировали лишь один осенний пик *A. priodonta* [Zankai, Ponyi, 1970]. В эвтрофном озере описывали две вспышки численности коловратки — в середине июля и середине августа [Брегман, 1968]. Наблюдаемого в европейских озерах увеличения численности *K. cochlearis* и *K. longispina*, предшествующего осеннему максимуму *A. priodonta* [Granberg, 1970], в оз. Глубоком в 1976—1977 гг. не обнаружили. Как известно [Гиляров, 1977], в оз. Глубоком *A. priodonta* не является облигатным хищником, большую часть ее рациона составляют панцирные водоросли, хотя иногда в желудках встречаются и коловратки, например *K. cochlearis*. В 1978 г. перед осенним пиком *A. priodonta* произошло резкое увеличение численности этой коловратки.

В июне 1978 г. наблюдалось почти полное отсутствие *A. priodonta* в центре озера. Так как в этом месяце дули сильные ветры, мы решили проверить, не повлияли ли они на горизонтальное распределение вида. Для этого были проведены тотальные ловы планктонной сетью (газ № 61) у четырех берегов и в центре озера. Оказалось, что численность в центре озера в 10 раз меньше, чем у подветренного берега, и в 50 раз меньше, чем у наветренного берега.

Вертикальное распределение коловратки представлено на рис. 7. Пик ее численности большую часть сезона находился в металимнионе, однако часть популяции населяла эпи- и верхний гиполимнион. В 1976—1977 гг. в конце лета максимум *A. priodonta* поднялся в эпилимнион. Подобное вертикальное распределение вида наблюдали и в 1951 и 1972—1974 гг.

Lecana luinarus — вид, впервые отмеченный для пелагиали озера. В 1977—1978 гг. появлялся в планктоне в конце июля—августе в единичных количествах. Вероятно, он постоянно присутствует в литорали озера (так как считается обитателем заросших водоемов) и иногда выносятся в пелагиаль.

Euchlanis dilatata недавно появился в планктоне озера. Численность его неодинакова в разные годы. В 1973—1974 гг. он был найден в малых количествах в июльских пробах и населял эпилимнион. В 1975 г. в конце

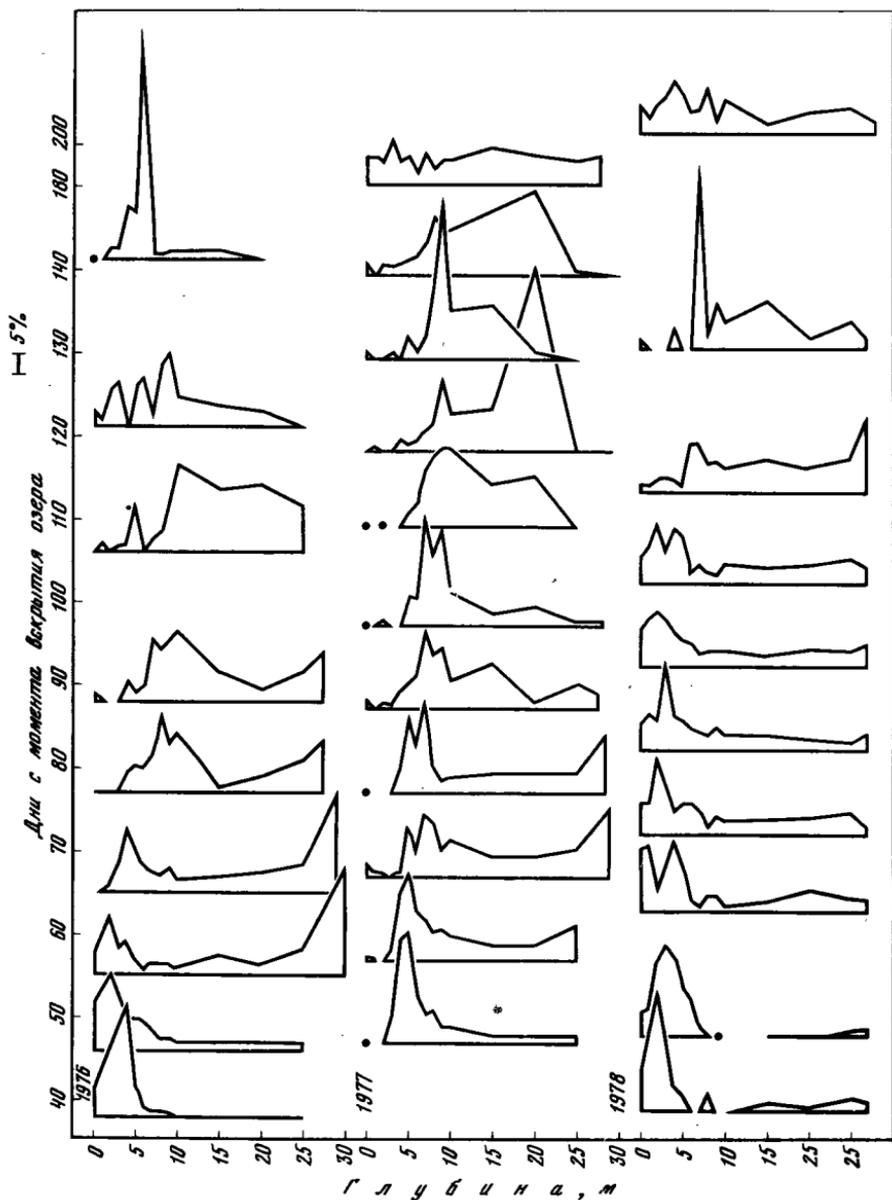


Рис. 8. Вертикальное распределение *K. cochlearis* в 1976–1978 гг.

июня вид был самый массовый среди коловраток. Вертикальное распределение его имело два максимума – в эпилимнионе (до 180 экз/л) и в металимнионе (до 260 экз/л). Следует отметить, что в это году в озере наблюдали сильное цветение синезеленой водоросли *Aphanisomenon flos-aque*. Один из подвидов *E. dilatata*, а именно *E. d. lucksiana*, часто встречается в водоемах, где много *A. flos-aque* [Кутикова, устное сообщение].

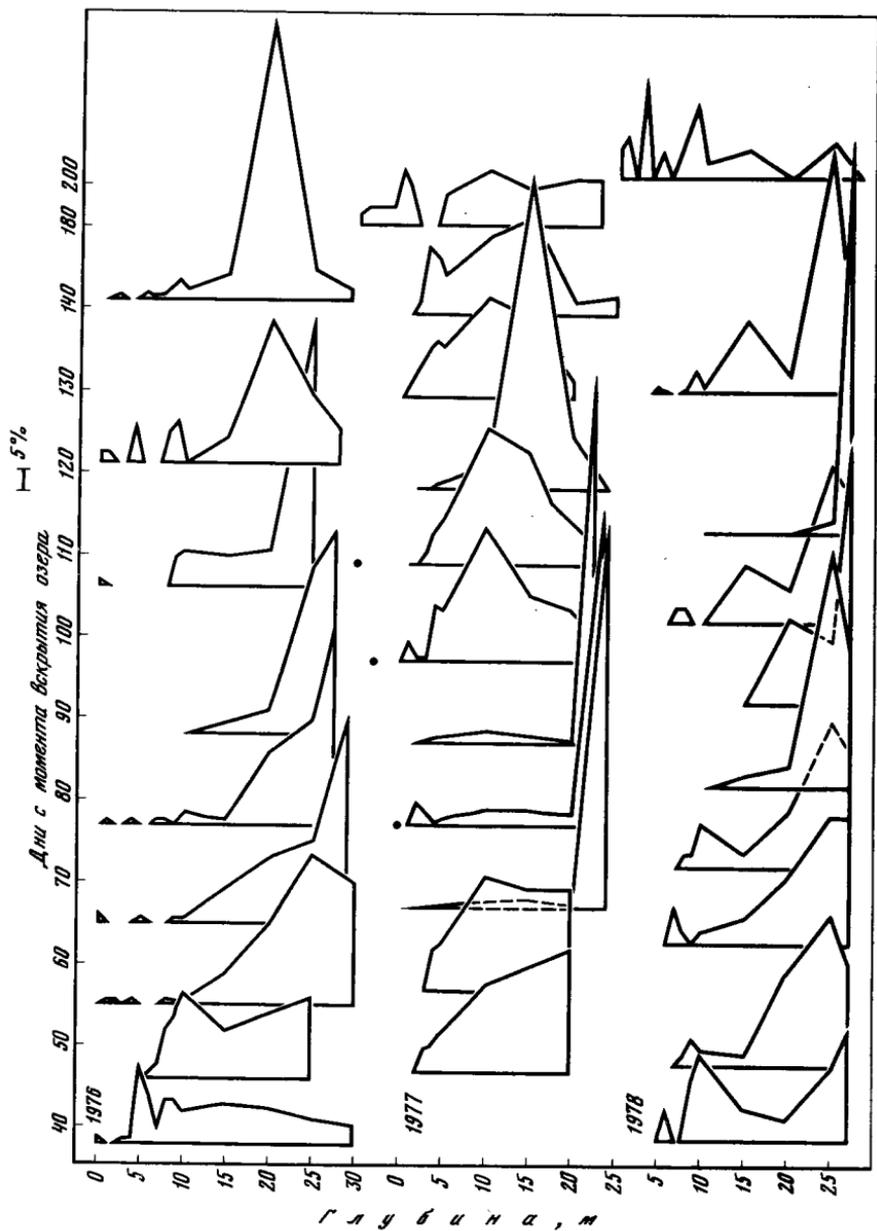


Рис. 9. Вертикальное распределение *K. hiemalis* в 1976–1978 гг.

Возможно, в 1975 г. в планктоне присутствовал именно этот подвиd. В 1976 г. *E. dilatata* встречался единично, увеличивая свою численность в конце августа–сентябре. В 1977 и 1980 г. вид постоянно находили в пробах с пиком в 1977 и 1980 г. в конце августа–сентябре (до 65 экз/л в эпилимнионе). В 1978 г. *E. dilatata* имел максимум численности в конце июля

(до 58 экз/л в эпилимнионе), а в августе уже исчез из планктона. Во все годы вид был сконцентрирован в эпи-, металимнионе, хотя встречался и в гиполимнионе. Интересно, что *E. dilatata* в живой пробе поедал *Conochilus* sp., выдерживая особей из колоний.

Keratella cochlearis встречалась в планктоне в течение всего года. В 1976 г. она имела один пик численности в конце мая (до 495 экз/л в металимнионе) (рис. 2, Д). В 1977 г. помимо весеннего пика наблюдалось некоторое увеличение численности в октябре. В 1978 г. вид дал одну вспышку, но не весной, а в середине июля (до 56 экз/л в эпилимнионе). В 1980 г. численность *K. cochlearis* была низкой. Предыдущие исследователи оз. Глубокое указывали на два пика численности вида — весной и в конце лета — осенью [Кастальская-Карзинкина, 1937; Щербаков, 1957]. В европейских водоемах *K. cochlearis* давала один (май) [Davis, 1972, 1973] или два (май, август) максимума в год [Hakkari, 1969; Zankai, Ponyi, 1970]. Вертикальное распределение коловратки сходно менялось в течение сезонов 1976—1977 гг. (рис. 8). В начале лета она располагалась в эпи-, металимнионе, позже часть популяции опускалась в гиполимнион, осенью вид вновь концентрировался в металимнионе, а затем распределялся равномерно по всему столбу воды. В 1978 г. только малая часть популяции находилась в гиполимнионе, основная ее масса весь сезон пребывала в эпи-, металимнионе. Отметим, что в 1951 г. *K. cochlearis* принадлежала к эпилимниальным видам. В 1973—1974 гг. ее вертикальное распределение было сходно с описанным для 1976—1978 гг.

Keratella hiemalis в предыдущих работах по оз. Глубокому фигурировала под названием *K. quadrata*. Внешне эти два вида очень похожи и только более точное определение показало, что в озере обитает *K. hiemalis*. За то, что и раньше в планктоне встречали этот вид, говорит его экология, описанная исследователями (в частности, приуроченность к холодным слоям воды). В 1976 г. вид имел один весенний пик численности (до 145 экз/л в металимнионе) (рис. 2, Е). В 1977 г. наблюдали три максимума — в конце июня (до 890 экз/л в гиполимнионе), в середине июля (до 845 экз/л в гиполимнионе), в середине августа (до 370 экз/л в гиполимнионе). Два первых пика обусловлены огромным скоплением коловратки в узком придонном слое (более 90% популяции). На рис. 2, Е для 1977 г. эти два пика нарисованы тонкой сплошной линией, пунктирная линия под ней показывает численность *K. hiemalis* в 25-метровом водном столбе. Ввиду трудности облова придонного слоя вся популяция, вероятно, учитывалась не весь сезон. Возможно, по этой причине А.П. Щербаков [1957] писал, что *K. hiemalis* никогда не бывает многочисленной в озере и отмечал ее приуроченность к глубинным слоям. Августовская вспышка 1977 г. связана с поднятием ядра популяции вида (рис. 9) в результате возникновения дефицита кислорода у дна. Аналогичное поднятие коловратки наблюдали в 1976 г. однако оно не сопровождалось увеличением численности вида. В 1978 г. зарегистрирован один августовский пик численности (до 320 экз/л в гиполимнионе). В 1980 г. *K. hiemalis* немногочисленна, с максимумом в сентябре (50 экз/л). Предыдущие исследователи указывали на существование в оз. Глубоком одной [Щербаков, 1957] или двух [Кастальская-Карзинкина, 1937] вспышек численности вида. Следует отметить, что *K. hiemalis*

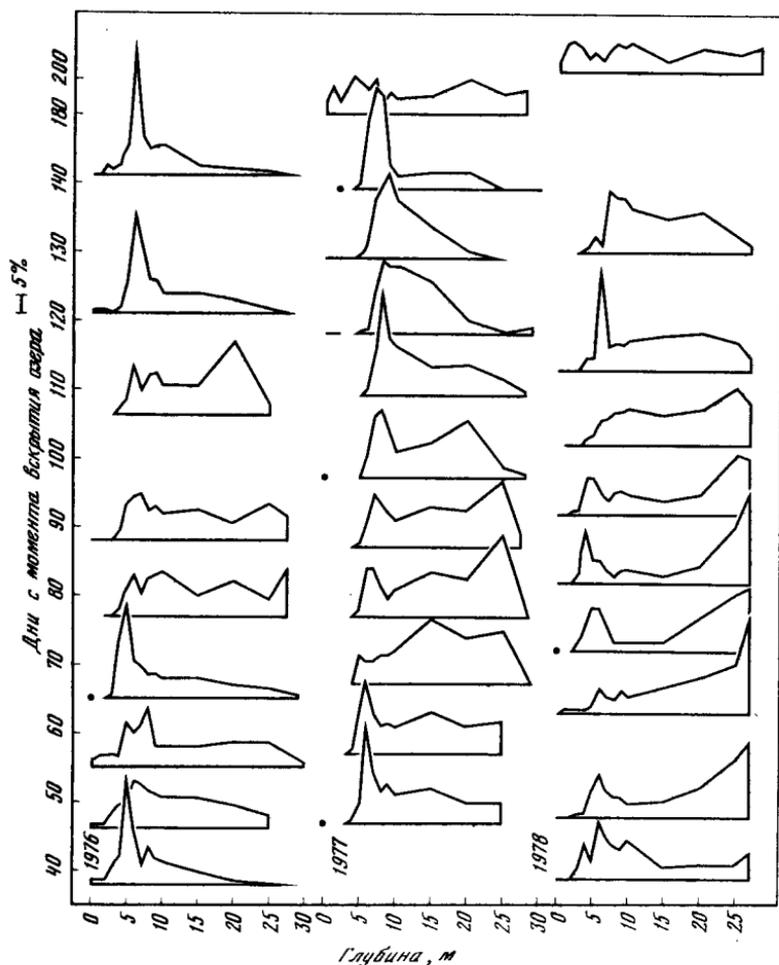


Рис. 10. Вертикальное распределение *K. longispina* в 1976–1978 гг.

встречалась и в зимних пробах. Что касается вертикального распределения коловратки (рис. 9), то все годы большую часть сезона она проводила в гипolimнионе, только весной присутствуя в металимнионе.

Kellicottia longispina (= *Notholca longispina* у А.П. Щербакова) имела сильно различающуюся в разные годы динамику численности (рис. 2, Ж). В 1976 г. вид дал одну весеннюю вспышку численности (до 1150 экз/л в металимнионе). В 1977–1978 гг. четкий пик вообще отсутствовал. На рис. 2, Ж видна общая тенденция этих лет постепенного снижения численности коловратки от весны к осени. В 1980 г. пик численности приходился на октябрь (84 экз/л). От года к году менялась доля *K. longispina* в суммарной численности всех коловраток за период наблюдений (рис. 4). В 1976 г. она составляла 23, в 1977 г. — 12, в 1978 г. — 29%. Вид присутствовал в зимнем планктоне и являлся самым массовым в феврале–марте.

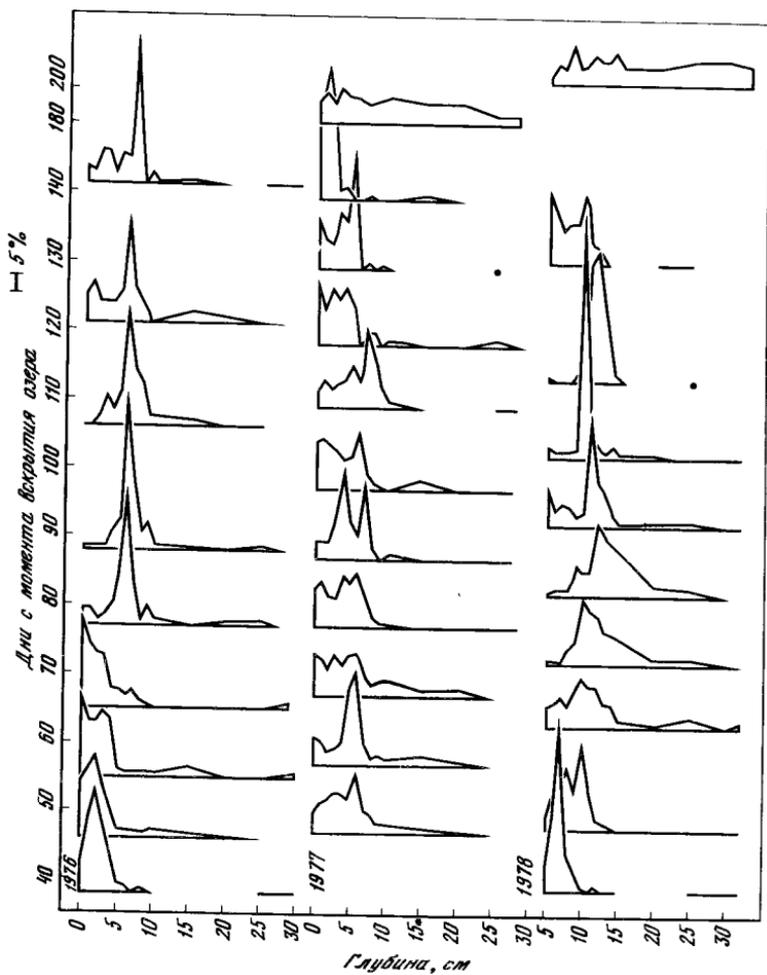


Рис. 11. Вертикальное распределение видов рода *Conochilus* в 1976–1978 гг.

В 1951 г. и в более ранние годы эта коловратка всегда имела два максимума численности — весной и осенью. Ее сезонная динамика была похожа на таковую у *K. cochlearis*. В других озерах также отмечали по крайней мере весенний максимум обилия вида [Nakkari, 1969; Davis, 1972, 1973].

Вертикальное распределение *K. longispina* представлено на рис. 10. Во все годы оно менялось между мета- и гипolimнионом. Коловратка почти совсем отсутствовала в эпилимнионе. Интересно, что в 1951 г. весной и поздним летом вид концентрировался в этом слое. Летом 1973 г. верхняя граница распространения вида проходила на глубине 6–7 м.

Pod Conochilus представлен в оз. Глубоком двумя видами — *C. hiprosperis* и *C. unicornis*, которых подсчитывали вместе, так как их раздельный учет в фиксированном виде представлял большие трудности.

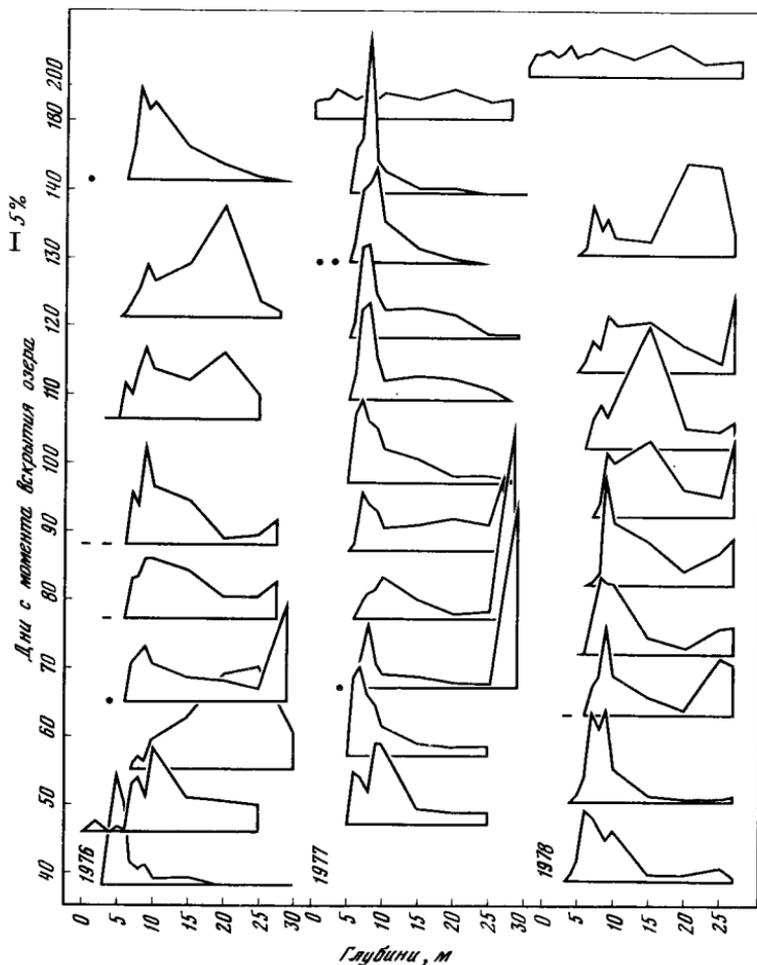


Рис. 12. Вертикальное распределение *F. terminalis* в 1976–1978 гг.

Во все годы наблюдали два пика численности видов: весной — в начале лета (до 1772 экз/л в 1978 г.) и в конце июня — конце июля (до 1820 экз/л в 1978 г.) (рис. 2, 3). Вероятно, первый пик связан с увеличением численности *S. unicornis*, который давно обитал в озере и по наблюдениям А.П. Щербакова [1957] встречался в первую половину лета и давал один максимум численности. По нашим наблюдениям, этот вид присутствовал в планктоне весь сезон и был найден даже в подледных пробах. Второй пик численности, возможно, связан с развитием *S. hiprosterpis*, о сезонной динамике которого в озере данных нет. В других водоемах этот вид отсутствовал весной [Granberg, 1970]. Может быть, что и второй пик обусловлен развитием *S. unicornis* или обоих видов сразу.

Виды рода *Conochilus* в некоторые сроки сезона доминировали в планктоне (5, 15 июня, 5 июля 1977 г. они составили 56–59% от сум-

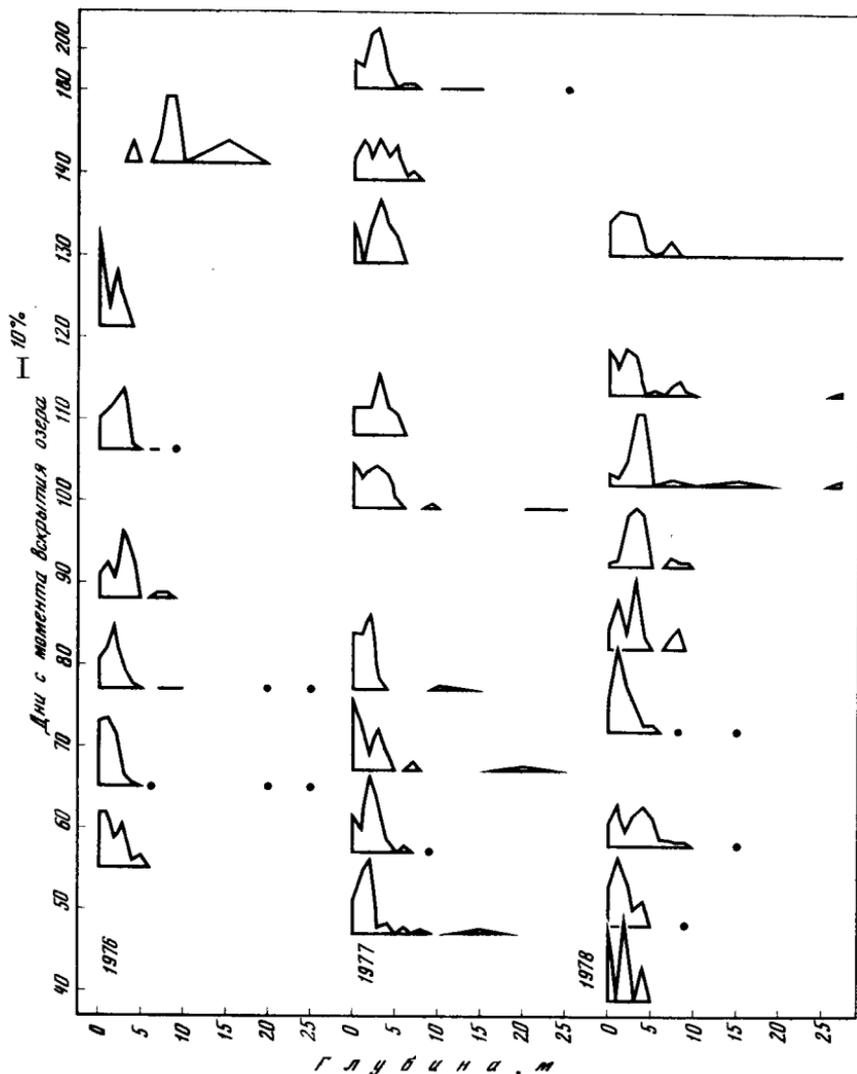


Рис. 13. Вертикальное распределение *Collotheca* sp. в 1976–1978 гг.

марной численности коловраток; 6 июня и 30 июля 1978 г. – 72 и 63% соответственно) (рис. 4). Их доля в общей численности коловраток за сезон менялась от 19% в 1976 г. до 43–44% в 1977–1978 гг.

Суммарное вертикальное распределение видов (рис. 11) менялось между эпи- и металимниом. Коловратки встречались и в гиполимнионе, но в этом слое их численность никогда не была высокой. Во время осеннего перемешивания виды были распределены равномерно во всем столбе воды. Следует отметить, что *S. unicornis*, которого А.П. Щербаков относил к эпилимниальным, сейчас населяет и металимнион. *S. hippocrepis*, как и в 1973–1974 гг., в конце лета располагался в металимнионе.

Conochiloides natans обнаружили в малых количествах в майских пробах за 1976 и 1978 гг. Максимум численности этого вида приходится на апрель [Воронков, 1907], вероятно, поэтому *C. natans* не встречен М.А. Кастальской-Карзинкиной [1937] и А.П. Щербаковым [1957]. В.Ф. Матвеев [1978] указывал на присутствие этого вида в майских пробах за 1974 г.

Filinia terminalis у предыдущих исследователей озера фигурировал под названием *F. longiseta*. Более точное определение и особенности экологии вида говорят за то, что это *F. terminalis*. Коловратка присутствовала в планктоне весь год, а в феврале—марте была второй по массовости после *K. longispina*. Сезонная динамика вида менялась в разные годы (рис. 2, И). В 1976 г. он имел один весенний пик численности (до 170 экз/л в металимнионе). В 1977 г. четкий пик вообще отсутствовал, некоторое увеличение численности отмечали в середине июня — середине июля и в октябре. В 1978 г. вид дал две вспышки: в конце мая—июне (до 132 экз/л в гиполимнионе) и в первой половине августа (до 100 экз/л в гиполимнионе). В 1980 г. вид доминировал среди коловраток, имел пик численности в конце июня—начале июля (до 338 экз/л в металимнионе) и в конце июля—начале августа (до 350 экз/л в металимнионе). В предыдущие годы число сезонных максимумов этого вида для оз. Глубокого варьировало от трех [Кастальская-Карзинкина, 1937] до одного [Щербаков, 1957]. Но во все годы наблюдений хотя бы один пик численности приходился на начало лета.

Вертикальное распределение *F. terminalis* было сходно в разные годы (рис. 12). Вид то находился в металимнионе, то опускался в гиполимнион. В разные годы время, проведенное в этих слоях, несколько различалось. Подобное вертикальное распределение наблюдали и в 1951 г. Осенью 1976—1977 гг. вид концентрировался в металимнионе, то же происходило в 1973 г. Во все сроки коловратка практически отсутствовала в верхнем четырехметровом слое, за исключением периодов осеннего перемешивания, когда ее распределение было равномерно во всем столбе воды.

Приуроченность *F. terminalis* к низким температурам отмечали многие исследователи [Pejler, 1961; Hutchinson, 1967; Elliott, 1977; Ruttner-Kolisko, 1980].

Collotheca sp. впервые обнаружена в планктоне озера в 1976 г. Вид имеет небольшие размеры и способен сильно сжиматься. Возможно, при взятии проб он частично терялся. Методика отбора проб была одинакова во все годы, поэтому мы можем судить о сезонной динамике численности вида в разные годы. В 1976—1978 гг. существовало два пика численности: в мае—начале июля (до 158 экз/л) и в конце июля—августе (до 30 экз/л). Весенние пики в эти годы различались по величине почти в 6 раз. Вертикальное распределение вида (рис. 13) во все сезоны было ограничено эпи- и верхним металимнионом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Виды, впервые зарегистрированные для пелагиали оз. Глубокого в 1973–1974 гг. (*Gastropus stylifer*, *Synchaeta pectinata*, *Euchlanis dilatata*), в 1976–1978 и 1980 гг. также обитали в ней. Кроме этих коловраток в 1976–1978 и 1980 гг. найдены в значительных количествах *Ascomorpha esaudis*, *Collotheca* sp. и *Asplanchna herricki*. Скорее всего, два первых вида и раньше населяли водоем. *Pompholyx sulcata* и *Trichocerca sarcusina*, как и в 1973–1974 гг., отсутствовали в планктоне.

Следует отметить, что изменения вертикального распределения видов рода *Polyarthra* и *Conochilus*, а также *Kellicottia longispina*, *Synchaeta* sp. и *Keratella cochlearis*, произошедшие между 1951 и 1973–1974 гг., сохранились в 1976–1978 и 1980 гг. Вероятно, эти изменения вызваны увеличением прозрачности и уменьшением цветности воды озера в последние годы и носят стойкий многолетний характер.

По результатам четырехлетних наблюдений за динамикой планктонных коловраток оз. Глубокого можно заключить, что относительное обилие видов меняется в разные годы, размах колебаний численности очень велик (например, максимальная численность видов рода *Polyarthra* различалась между 1976–1977 и 1978 гг. в 25 раз), повторяемость динамики у некоторых коловраток практически отсутствует, более стабильным признаком при межгодовых сравнениях является характер вертикального распределения видов. Эти факты усложняют применение биоиндикации, цель которой — регистрация изменений в сообществе в ответ на антропогенное влияние. В случаях, подобных описанному выше, естественные межгодовые различия в динамике популяций можно ошибочно расценить как последствия антропогенного стресса.

Автор благодарит Л.А. Кутикову за большую помощь в определении коловраток.

ЛИТЕРАТУРА

- Брегман Ю.Э. Рост и продукция коловратки *Asplanchna priodonta* в эвтрофном озере Дривяты. — В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшейш. школа, 1968, с. 184–193.
- Воронков Н.В. Гидробиологические заметки: Наблюдение над планктоном Глубокого озера за 1903–1904 гг. — Тр. студ. кружка для исслед. Русской природы, состоящ. при Моск. ун-те, 1905, т. 2, с. 50–67.
- Воронков Н.В. Коловратки Московской губернии. — Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере, 1907, т. 2, с. 76–126.
- Гиляров А.М. Наблюдения над составом пищи коловраток рода *Asplanchna*. — Зоол. журн., 1977, т. 56, № 12, с. 1874–1876.
- Зернов С.А. О планктоне Глубокого озера за июнь и июль месяцы 1897 года. — Тр. Отд. ихтиол. Рус. о-ва акклиматизации животных и растений, 1900, т. 3, с. 6–16.
- Кастальская-Карзинкина М.А. Опыт применения метода учета животных и отмерших компонентов в изучении планктона Глубокого озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1937, вып. 21, с. 143–190.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. 1970. Л.: Наука. 744 с.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона Глубокого озера за 1972–1973 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 4, с. 40–46.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–1974 гг. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 9–28.

- Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. П. Планктонные коловратки. — Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 163–182.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967. 379 с.
- Davis C.C. Plankton succession in a Newfoundland lake. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1972, vol. 52, N 3, p. 367–395.
- Davis C.C. A seasonal quantitative study of the plankton of Bauline Long Pond, a Newfoundland Lake. — *Natur. Can.*, 1973, vol. 100, N 2, p. 85–105.
- Elliott J. Seasonal changes in the abundance and distribution of planktonic rotifers in Gramsmere (English Lake District). — *Freshwater Biol.*, 1977, vol. 7, N 2, p. 147–166.
- Granberg K. Seasonal fluctuations in numbers and biomass of the plankton of Lake Paajarvi, southern Finland. — *Ann. zool. Fennici*, 1970, vol. 7, p. 1–24.
- Hakkari L. Zooplankton studies in the Lake Langelmavesi, south Finland. — *Ann. Zool. Fennici*, 1969, vol. 6, p. 313–326.
- Hutchinson G.E. A treatise on Limnology J. Wiley, 1967, vol. 2. N.Y. 1115 p.
- Pejler B. The zooplankton of Osbysjon, Djursholm. 1. Seasonal and vertical distribution of the species. — *Oikos*, 1961, vol. 12, p. 225–248.
- Ruttner-Kolisko A. The abundance and distribution of *Filinia terminalis* in various types of lakes as related to temperature, oxygen and food. — *Hydrobiologia*, 1980, vol. 73, p. 169–175.
- Zankai N., Panyi J.E. The quantitative proportions of rotifera plankton in Lake Balaton in 1967. — *Ann. Biol. fihany*, 1970, vol. 37, p. 291–308.

УДК 595.324.2

МОРФОЛОГИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *DAPHNIA* И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА

С.М. ГЛАГОЛЕВ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР

Род *Daphnia* — один из сложных в таксономическом отношении родов ветвистоусых. В его пределах описано несколько групп видов-двойников. Биологический статус многих видов вызывает сомнения. Системы, предлагавшиеся разными авторами для рода за последние пятьдесят лет, значительно различаются [например, Wagler, 1936; Brooks, 1957; Мануйлова, 1964].

Первая, может быть, наиболее важная причина такого состояния систематики дафний — большая изменчивость многих видов и многих признаков и слабая ее изученность. Другая вероятная причина ненадежности систематики дафний — использование небольшого числа признаков. У дафний, видимо, вообще относительно немного "хороших" морфологических признаков, которые могут быть применены в систематике, к тому же некоторые из них используются редко: это прежде всего строение торакальных конечностей. Привлечение хетотаксии конечностей как таксономического признака в ходе ревизий таких семейств, как *Chydoridae* и *Moinidae* [Смирнов, 1971, 1976], оказалось плодотворным. В систематике *Daphniidae* признаки конечностей применяются, например, для определения видов рода *Simoscephalus*, но редко включаются в определительные таблицы видов рода *Daphnia*. Изображения торакальных конечностей дафний есть в работах ряда авторов [Lilljeborg, 1900;



Рис. 1. Нога I самца *Daphnia magna*

a — после второй линьки; *б* — половозрелого. Здесь и далее масштаб на рисунках разный, вооружение щетинок, которые непосредственно не рассматриваются, обычно не показывается

Ekman, 1901; Wolski, 1932; Cannon, 1933; Smirnov, 1971], но едва ли не единственная широкая попытка сравнительного изучения конечностей разных видов дафний — работа А.Л. Бенинга [Behning, 1912]. Эта работа показывает, что использовать строение конечностей в систематике дафний в ряде случаев целесообразно. Данные А.Л. Бенинга оказали мне неоцени-

мую помощь в качестве прочной основы и материала для сравнения. В работе приняты те же обозначения частей торакальных конечностей I—V пар (nI—V), что и у Бенинга.

Показаны некоторые черты внутривидовой изменчивости конечностей дафний и возможности применения строения торакальных конечностей в систематике рода. Работа основана на изучении примерно 20 видов рода *Daphnia* и нескольких видов других родов *Daphniidae* из разных районов и местообитаний. Материалом служили качественные пробы и лабораторные культуры нескольких видов. По большинству видов (кроме *Daphnia carinata* King, *D. atkinsoni* Baird, *Daphniopsis pusilla* Serventy) имелся материал из нескольких популяций. Рисунки выполнялись при помощи рисовального аппарата, измерения — при помощи окуляр-микрометра.

Изменения и изменчивость конечностей в пределах вида. Пропорции, число и строение щетинок разных частей конечностей с возрастом обычно меняются слабо, если вообще меняются. Наиболее резкие изменения происходят с nI самцов. Подробно они были прослежены у *Daphnia magna* Straus, но имеют сходный характер и у других исследованных видов подрода *Ctenodaphnia* (*D. angulata* Hebert, *D. lumholtzi* Sars, *D. cf. dolichocephala* Sars. У новорожденного самца *D. magna* nI имеет в общем такую же форму, как у самки. Щетинки первых трех выступов эндита и щетинка экзита имеют такое же строение, как у самки, и примерно такие же относительные размеры. На III выступе эндита есть добавочная щетинка, но слабо расчлененная, голая, не менее чем в пять раз короче другой внутренней щетинки этого выступа; у взрослого самца длина этих двух щетинок различается менее чем в два раза (рис. 1). После 1—2 линек у маленькой щетинки III выступа становятся различимыми три участка (рис. 1, а, 1) — базальный, с толстой кутикулой, средний с несколько вогнутыми краями, и заостренный дистальный с тонкой кутикулой. Волоски на этой стадии отсутствуют. IV выступ эндита двураздельный. Наружный его вырост у новорожденного самца широкий, округлый на конце, с обычной кутикулой; позднее он превращается в крючок. Внутренний вырост соответствует цилиндрическому выросту взрослого самца и несет на дистальном конце щетинку, такую же после двух линек, как маленькая щетинка III выступа медиальнее от нее — небольшой шипик, а снаружи — маленькую, голую, не подразделенную на отделы, но ясно отчлененную щетинку, которая у взрослых самцов видов подрода *Ctenodaphnia* (рис. 1б) отсутствует, но имеется в течение всей жизни у самцов видов подрода *Daphnia*. Затем в ходе II—IV линек постепенно меняются форма конечности и пропорции щетинок: внутренние щетинки выступов эндита становятся все более сходного размера, относительно короче, чем у самок, на их дистальных частях появляются длинные волоски, длинная щетинка экзита сильно увеличивается и видоизменяется, крючок начинает изгибаться, на его конце появляется шипик (рис. 1 а, 2), затем крючок отчленяется и хитинизируется.

Постнатальные изменения происходят также в строении жесткой щетинки эндита nII. У новорожденных самцов эта щетинка такая же,



Рис. 2. Нога II

a — самец *D. obtusa*, отдельно показана жесткая щетинка эндита; *б* — жесткая щетинка эндита самки *D. obtusa*; *в* — эндит самки *D. middendorfiiana* (жесткая щетинка — 1)



Рис. 3. Дистальный выступ эндита ноги II *D. gosea*
a — самец; *б* — самка

как у самок, но после наступления половозрелости она обычно более или менее резко видоизменяется и возникает половой диморфизм в строении нII. Половой диморфизм в строении жесткой щетинки нII отмечался для *D. pulex*, *D. cristata* и *D. cucullata* [Lilljeborg, 1900], *D. savicervix* [Ekman, 1901] и *Daphniopsis stückeri* [Rühe, 1921]. При изучении конечностей других видов выяснилось, что такой диморфизм свойствен им всем. У самцов изученных видов группы *D. pulex* (*D. pulex* Lejdig, *D. obtusa* Kurz, *D. pulicaria* Forbes, *D. curvirostris* Eylmann) щетинка эта сложным образом изогнута и вооружена мелкими шипиками (рис. 2, *a*); у живых особей направление изгиба жестких щетинок эндита нII совпадает с направлением



Рис. 4. Жесткая щетинка эндита ноги II

а – самка *Daphniopsis tibetana*; *б* – самка *Daphnia magna*, изнутри; *в* – то же, снизу; *г* – самец *D. magna*; *д* – самец *D. atkinsoni* (рисунок выполнен по электронной микрофотографии)



Рис. 5. Нора II *Simocephalus*

a – эндит самки *S. vetulus*; *б* – эндит самки *S. exrinosus*; *в* – эндит и гнатобаза самца *S. vetulus*; 1–4 – жесткие щетинки эндита

изгиба крючков нї. У самок видов группы *D. pilex*, как и у самок и самцов большинства других исследованных видов (кроме самцов *D. atkinsoni* Baird), эта щетинка прямая или слабо изогнутая, вооружена либо шипиками (рис. 2, б), либо частыми мелкими волосками (рис. 2, в). У самцов *D. rosea* (= *D. longispina rosea*) Sars жесткая

щетинка эндита III относительно толще и короче, чем у самок, слегка изогнута и вооружена несколькими крупными шипиками (рис. 3, а); у самок она несет мелкие волоски, заметные только в проксимальной части дистальной половины щетинки (рис. 3, б). У самцов *D. cucullata* и *D. cristata* эта щетинка почти голая, крючкообразно изогнутая, причем у *D. cucullata* сильно укорочена; у самок этих видов щетинка тоже почти голая и относительно короче, чем у других видов [Lilljeborg, 1900].

У самок большинства изученных видов подрода *Ctenodaphnia* [*D. carinata*, *D. lumholtzi*, *D. angulata*, *D. atkinsoni*, *D. cf. dolichocephala* Sars), а также *Daphniopsis tibetana* Sars [= *Daphnia tibetana* (Sars) Wagler] и *Daphniopsis pusilla* Serventy жесткая щетинка эндита III относительно длинная, несет частые и тонкие, но довольно длинные волоски (рис. 4, а). У самок *D. magna* эта щетинка вооружена редкими шипиками (рис. 4 б, в). У самцов *D. magna*, *D. lumholtzi*, *D. angulata*, а также [■] *D. pusilla* (наши данные) и *Daphniopsis stüderi* [Rühe, 1921] жесткая щетинка короче и толще, чем у самок, вооружена 1–2 рядами длинных тонких шипиков (рис. 4, з). У самцов *D. atkinsoni* эта щетинка несет более толстые шипики и, кроме того, изогнута так же, как у самцов видов группы *D. pulex* (рис. 4, д).

У двух исследованных видов рода *Simocephalus* — *S. vetulus* O.F.M. и *S. expinosus* Koch — половой диморфизм в строении III выражен сильнее, чем у видов рода *Daphnia*. У самок *S. vetulus* и *S. expinosus* жесткие щетинки эндита несколько различаются по длине, но все они тонкие и почти голые (рис. 5, а, б). У самцов обоих этих видов жесткие щетинки трех дистальных выступов эндита намного длиннее, чем соответствующие щетинки самок, толстые, слегка изогнутые, несут на вогнутой стороне дистальной части развитые волоски (рис. 5, в). Возрастные изменения у самцов *Simocephalus* не прослежены. Функциональное значение полового диморфизма III не ясно. Возможно, видоизмененные щетинки эндита самцов наряду с крючком служат для удержания самок; возможно, что они видоизменяются, так как служат для очистки видоизмененных частей I самцов.

Следует отметить, что у зрелых эмбрионов *D. magna* и у уже отрожденных особей строение III и IV разное. На конечностях эмбриона перед последней эмбриональной линькой (которая происходит непосредственно перед выходом из выводковой камеры или сразу же после выхода) видны не вполне развитые щетинки, а более короткие и толстые выступы последней эмбриональной кутикулы, под которыми перед линькой во ввернутом состоянии находятся дефинитивные щетинки. На IV обе "эмбриональные" щетинки экзита, направленные вентрально, имеют почти равную длину (рис. 6, а); у взрослых самцов проксимальная щетинка гораздо меньше дистальной, но вполне заметна (рис. 6, б), а у взрослых самок она почти полностью редуцирована (рис. 6, в); таким образом, у этого вида половой диморфизм затрагивает и IV. На эндите III, кроме набора щетинок, который есть у отрожденных особей (по 1 мягкой на проксимальном и следующем выступах, 0 на третьем, 2 мягкие и 1 жесткая на четвертом выступах), у зрелых эмбрионов есть еще добавочные "эмбрио-



Рис. 6. Нога V зрелого эмбриона *D. magna* (а) (рисунок выполнен без рисовального аппарата)

б — нога V взрослой самки *D. magna*; в — нога V взрослого самца *D. magna*; г — дистальная часть ноги II зрелого эмбриона *D. magna*; 1—3 — добавочные щетинки эндыта (рисунок выполнен без помощи рисовального аппарата)

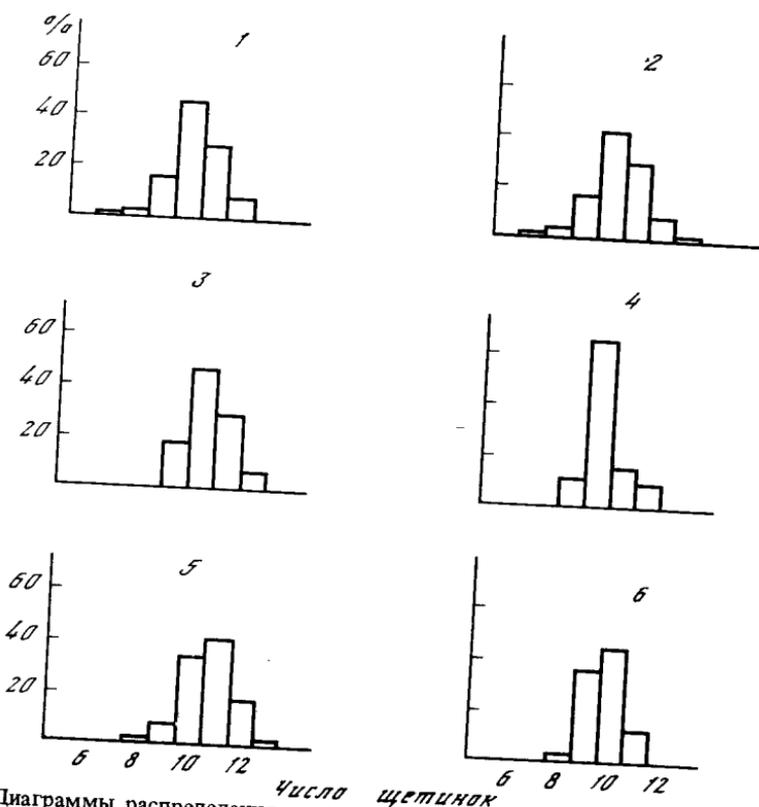


Рис. 7. Диаграммы распределения частот встречаемости разных чисел щетинок гнато-
базы н II

1 - *D. pulex*, I, первая выборка (n = 80); 2 - *D. pulex*, I, вторая выборка (n = 348);
3 - *D. pulex*, II (n = 45); 4 - *D. "pulicaria"* (n = 38); 5 - *D. middendorffiana* (n = 58); 6 -
D. obtusa (n = 62)

нальные" щетинки, по одной на I-III выступах, расположенные
ковнутри от остальных (рис. 6, з). Под этими "добавочными" ще-
тинками дефинитивные щетинки не закладываются, и при последней
эмбриональной линьке они исчезают.

Из характеристик изменчивости конечностей дафний была изучена
изменчивость числа щетинок, свойственная гнатобазе нII и эндитам
нIII и нIV. У одной и той же особи число этих щетинок на правой и
левой конечности часто неодинаково, при этом на нII число щетинок
может различаться на одну, редко на две, на нIII и нIV разница может
составлять до пяти. В пяти популяциях четырех видов группы *D. pulex*
было подсчитано число щетинок наружного края гнатобазы нII (кроме
трех проксимальных, которые имеют особое строение и обычно при-
сутствуют в постоянном числе, хотя изредка встречаются особи с
четырьмя щетинками такого строения) и число фильтрующих щетинок
эндитов нIII и нIV у 30-50 особей, причем вся выборка разбивалась на
8-11 размерных классов (по 200 мк от минимального до максимального

Рис. 8. Число щетинок на эндитах III и nIV у отдельных особей из популяции *D. pulex*, II

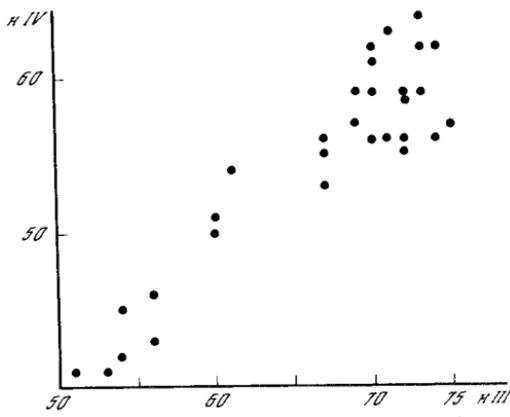
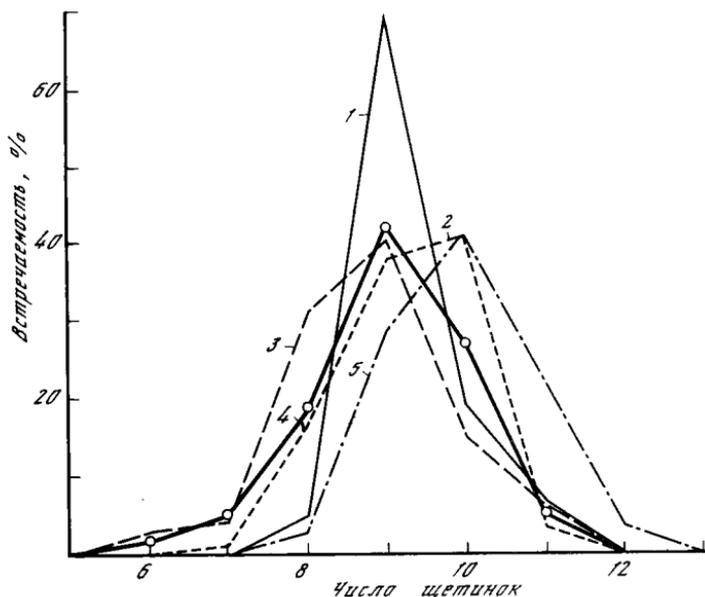


Рис. 9. Распределение частот встречаемости разного числа щетинок гнато-базы ноги II в разных размерных классах популяции *D. pulex*, I

Размерные классы: 1 — 4,0–5,9; 2 — 6,0–7,9; 3 — 8,0–9,9; 4 — 10,0–11,9; 5 — 12,0–13,9 (l = 200 мк)



размера в данной пробе) и подсчитывалось число щетинок у 3–5 особей каждого класса, по возможности на обеих конечностях каждой пары. Таким способом были обработаны две популяции *D. pulex* и по одной популяции *D. pulicaria*,* *D. obtusa* и *D. middendorffiana*. В большинстве случаев не обнаружено закономерного изменения числа щетинок при увеличении длины тела; исключение — исследованная популяция *D. middendorffiana*, где число щетинок nIII и nIV с увеличением длины тела закономерно убывает (в другом случае у дафнии было отмечено возрастание числа щетинок nIII–IV с увеличением длины тела [Košinek, Macháček, 1980]. В табл. 1 приведены числа щетинок для пяти популяций, а на рис. 7 и в табл. 2, 3 — распределения частот встречаемости разного количества щетинок nII, nIII и nIV (обработаны смещенные выборки из качественных проб).

* Популяция позже переопределена, она относится к *D. curvirostris*.

Таблица 1

Количество фильтрующих щетинок торакальных конечностей (нII-IV)

Конечности	Длина тела, l = 200 мк				
	3,0-3,9	4,0-4,9	5,0-5,9	6,0-6,9	7,0-7,9
нII*	8,40 (5) 6*	9,12 (8)	9,00 (9)	9,37 (8)	9,12 (8)
нIII	51,2 (5)	55,3 (8)	57,7 (7)	57,6 (8)	53,5 (8)
нIV	47,0 (3)	46,6 (7)	48,0 (8)	46,1 (9)	43,6 (7)
нII ^{2*}	-	11,5 (2)	10,3 (6)	10,3 (6)	10,2 (6)
нIII	-	71,0 (2)	66,5 (6)	68,6 (5)	64,0 (5)
нIV	-	59,5 (5)	57,3 (6)	57,8 (5)	53,6 (4)
нII ^{3*}	8,75 (4)	9,17 (6)	9,50 (6)	8,80 (5)	9,00 (4)
нIII	60,0 (2)	60,1 (5)	63,7 (6)	61,0 (3)	63,2 (5)
нIV	48,8 (5)	47,8 (6)	51,8 (4)	49,8 (4)	51,2 (5)
нII ^{4*}	-	10,2 (10)	10,0 (6)	9,50 (6)	9,30 (7)
нIII	-	48,5 (1)	47,5 (6)	46,7 (5)	46,2 (8)
нIV	-	33,4 (8)	32,8 (6)	30,8 (5)	31,6 (8)

	Длина тела			
	6,0-6,9; 7,0-7,9	8,0-8,9	9,0-9,9	10,0-10,9
нII ^{5*}	11,50 (4)	11,8 (6)	10,8 (6)	10,7 (6)
нIII	80,5 (6)	77,3 (6)	70,5 (6)	70,5 (6)
нIV	72,8 (5)	67,0 (4)	61,7 (6)	59,3 (6)

*D. pulex, I популяция (район Ворга-Шора, 25 км от Воркуты, лужа, 7.VI 1978 г.);
 2* D. pulex, II популяция (Чувашская АССР, с. Красноармейское, пруд, 7.X 1979 г.);
 3* D. "pulex" (Таджикская ССР, г. Ленинабад, прудик, 11.VIII 1979 г.); 4* D. obtusa
 (Чувашская АССР, с. Красноармейское, лужа, 7.X 1979 г.); 5* D. middendorffiana (пос.
 Ворга-Шор, пруд, 23.VII 1977 г.); 6* в скобках - число измерений.

Было замечено, что в большинстве случаев у тех особей, у которых число щетинок на нIII больше, чем среднее для данной популяции, число щетинок на нII и нIV тоже больше среднего (это видно даже из усредненных данных табл. 1). Оказалось, что между числом щетинок на нIII и нIV (у одной и той же особи) существует выраженная корреляция (рис. 8). Между числом щетинок нII и нIII корреляция более слабая.

Длина тела, 1 = 200 мк

8,0-8,9	9,0-9,9	10,0-10,9	11,0-11,9	12,0-12,9	13,0-13,9
8,33	8,90	9,60	8,90	9,89	10,25
(6)	(6)	(10)	(8)	(8)	(4)
47,0	52,3	58,2	51,2	57,8	56,2
(3)	(5)	(8)	(5)	(10)	(4)
40,5	44,1	49,7	44,0	49,5	44,7
(6)	(8)	(7)	(6)	(8)	(3)
10,0	10,1	11,2	9,0	9,0	-
(6)	(8)	(6)	(3)	(2)	
65,5	68,8	71,3	54,8	52,0	-
(6)	(8)	(6)	(4)	(2)	
54,0	57,8	58,3	43,0	43,0	-
8,87	9,50	9,00	-	-	-
(6)	(6)	(2)			
62,6	64,7	64,5	-	-	-
(5)	(5)	(2)			
51,3	51,8	53,5	-	-	-
(6)	(6)	(2)			
9,83	9,50	99,80	10,0	9,50	10,0
(6)	(6)	(5)	(6)	(4)	(4)
45,7	45,7	47,0	48,3	46,8	49,3
(6)	(6)	(5)	(6)	(4)	(4)
30,7	30,8	33,3	35,8	31,8	35,3
(6)	(5)	(6)	(4)	(4)	(3)

Длина тела

11,0-11,9	12,0-12,9	13,0-13,9	14,0-14,9	15,0-15,9	16,0-16,9
10,8	10,3	9,50	10,8	10,0	10,5
(6)	(6)	(6)	(6)	(6)	(6)
64,4	61,5	59,2	60,0	61,5	54,5
(6)	(6)	(6)	(6)	(6)	(6)
54,3	48,6	47,0	48,0	49,0	45,8
(6)	(5)	(6)	(5)	(6)	(6)

Из первой популяции *D. rufex* была взята вторая выборка \times (140 особей) у которых было подсчитано число щетинок III. Среднее значение числа щетинок для всей популяции, полученное по 190 особям, незначительно отличается от результата, полученного по 50 особям. Общие результаты подсчета числа щетинок у особей этой популяции (включая данные табл. 1) приведены в табл. 4; там же приведены данные

Т а б л и ц а 2

Распределение частот встречаемости разного количества щетинок nIII

D. pulex, I популяция	38–40* (1)	41–43 (0)	44–46 (2)
D. pulex, I популяция, другие интервалы	35–40 (1)	41–45 (1)	46–50 (6)
D. pulex, II популяция	50–53 (3)	54–57 (3)	58–61 (4)
D. ⁿ pulicaria ⁿ	58–60 (7)	61–63 (14)	64–66 (11)
D. middendorffiana	51–55 (6)	56–60 (13)	61–65 (11)
D. obtusa	43; 44 (5)	45; 46 (21)	47; 48 (19)

*В табл. 2–3 верхние цифры – число щетинок, в скобках – число особей.

по распределению частот встречаемости разного количества щетинок для разных размерных классов, а на рис. 9 те же данные (обобщенные) представлены графически.

Средние значения числа щетинок для первого, второго и четвертого размерных классов различаются незначимо; средние значения для третьего и пятого классов значимо отличаются от других средних ($\alpha = 0,01$ по критерию $Z_{\text{набл.}}$) [Гмурман, 1977]. Сравнить изменчивость в разных размерных классах оказалось затруднительно, так как проверка на нормальность показала, что по крайней мере некоторые распределения не нормальные. Данные по изменчивости все же приведены в таблице. Вероятно, изменчивость в первом размерном классе меньше, чем в других; хотя коэффициент вариации отличается незначительно,

Т а б л и ц а 3

Распределение частот встречаемости разного количества щетинок nIV

D. pulex, I популяция	38–40 (10)	41–43 (9)	44–46 (21)	47–49 (14)	50–52 (11)	53–55 (5)	–
То же	35–40 (10)	41–45 (25)	46–50 (25)	51–55 (12)	–	–	–
Другие интервалы							
D. pulex, II популяция	40–43 (4)	44–47 (2)	48–51 (2)	52–55 (15)	56–59 (14)	60–63 (7)	64–67 (1)
D. ⁿ pulicaria ⁿ	45–47 (5)	48–50 (14)	51–53 (12)	54–56 (7)	–	–	–
D. middendorffiana	41–45 (9)	46–50 (13)	51–55 (8)	56–60 (9)	61–65 (7)	66–70 (5)	71–75 (4)
D. obtusa	28; 29 (4)	30; 31 (17)	32; 33 (13)	34; 35 (14)	36; 37 (4)	38; 39 (1)	–

47-49 (4)	50-52 (11)	53-55 (15)	56-58 (22)	59-61 (11)	62-64 (3)
51-55 (26)	56-60 (29)	61-65 (4)	-	-	-
62-65 (7)	66-69 (13)	70-73 (9)	74-77 (3)	-	-
67-69 (2)	-	-	-	-	-
66-70 (11)	71-75 (8)	76-80 (5)	81-85 (4)	-	-
49; 50 (6)	51; 52 (6)	53; 54 (1)	-	-	-

у распределения гораздо более острый пик. Интересно, что при сравнении общих распределений частот встречаемости разного числа щетинок nII во всех популяциях оказалось, что наиболее острый пик распределение имеет у той популяции, у которой средняя длина тела наименьшая; с увеличением средней длины тела процент особей, приходящийся на максимум, снижается (см. рис. 7, табл. 5). В популяции

Т а б л и ц а 4

Частота встречаемости (в %) различного числа щетинок и показатели изменчивости числа щетинок наружной стороны гнатобазы nII у особей разных размерных классов популяции *D. pulex*, I

Число щетинок	Размерный класс, $l = 200 \text{ мк}$					
	4,0-5,9	6,0-7,9	8,0-9,9	10,0-11,9	12,0-13,9	Общее
6	0	0	3,0	1,7	0	0,9
7	0	1,1	4,5	5,1	0	2,1
8	5,1	16,7	31,2	18,6	3,3	15,6
9	69,0	37,8	40,2	42,4	28,35	42,8
10	19,0	41,1	14,9	27,1	41,7	29,6
11	6,9	3,3	6,2	5,1	23,35	8,4
12	0	0	0	0	3,3	0,6
Число измерений	58	90	67	59	60	334
M	9,27	9,29	8,78	9,04	9,95	9,26
$m = \sigma / \sqrt{n}$	0,090	0,089	0,124	0,124	0,114	0,052
σ	0,689	0,841	1,015	0,951	0,883	0,945
$m_{\sigma} = \sigma / \sqrt{2n}$	0,064	0,063	0,088	0,088	0,081	0,037
C	0,074	0,091	0,116	0,105	0,088	0,102
$m_C = C / \sqrt{2n}$	0,0069	0,0067	0,0141	0,0097	0,0080	0,0039

n — число измерений; σ — среднее квадратичное отклонение; M — среднее; C — коэффициент вариации.

Т а б л и ц а 5

Распределение частот встречаемости разного количества щетинок нII (в %)

Популяция и средняя длина тела, l = 200 мк	Число щетинок								
	6	7	8	9	10	11	12	13	n*
<i>D. pulicaria</i> 6, 64	0	0	13,2	65,8	15,8	5,3	0	0	38
<i>D. pulex</i> , II 7, 81	0	0	0	17,8	46,7	28,9	6,7	0	45
<i>D. obtusa</i> 8, 23	0	0	1,6	37,1	46,8	14,5	0	0	62
<i>D. pulex</i> , I 8, 84	0,9	2,1	15,6	42,8	29,6	8,4	0,6	0	334
<i>D. middendorffiana</i> 11, 94	0	0	1,7	6,9	34,5	39,7	15,5	1,7	58

*n = 100% (общее число измерений).

Т а б л и ц а 6

Средние (по популяции) значения числа щетинок нII – нIV и отношения средних

Вид и популяция	нII	нIII	нIV	III/II	III/IV
<i>D. pulex</i> , I	9,27 (200) *	55,20 (71)	46,96 (72)	6,01	1,20
<i>D. pulex</i> , II	10,26 (45)	65,86 (44)	54,95 (45)	6,42	1,20
<i>D. pulicaria</i>	9,10 (39)	62,70 (33)	50,39 (38)	6,89	1,24
<i>D. middendorffiana</i>	10,65 (58)	65,93 (60)	54,87 (55)	6,19	1,20
<i>D. obtusa</i>	9,77 (61)	47,19 (60)	32,45 (55)	4,83	1,45

*В скобках – число измерений.

Т а б л и ц а 7

Характеристики изменчивости числа щетинок нIII и нIV разных популяций

Популяция	Число особей	Разность III–IV, среднее	Отношение III/IV, среднее	C_{III-IV}	$m_{C_{III-IV}}$	$C_{III/IV}$	$m_{C_{III/IV}}$
<i>D. pulex</i> , I	14	9,00	1,196	0,247	0,047	0,046	0,0087
<i>D. pulex</i> , II	27	11,15	1,198	0,223	0,030	0,059	0,0080
<i>D. obtusa</i>	26	14,54	1,445	0,090	0,040	0,048	0,0067

III–IV – разность числа щетинок нIII и нIV; III/IV – отношение числа щетинок нIII к числу щетинок нIV; C – среднее квадратичное отклонение; n – число особей;

$$m_C = \frac{C}{\sqrt{2n}}$$

Таблица 8

Распределение по разным классам "асимметричных" и "симметричных" особей (по числу щетинок нII)

Популяция	Число щетинок										Асим.	Симм.	
	7/8	8/8	8/9	9/9	9/10	10/10	10/11	11/11	11/12	12/12			
<i>D. pulex</i> , I	6	10	26	32	44	21	14	4	2	0	92	67	
<i>D. pulex</i> , II	0	0	0	2	2	8	11	2	3	0	16	12	
<i>D. pulicaria</i>	0	0	5	8	2	1	1	0	0	0	8	9	
<i>D. middendorffiana</i>	0	0	1	0	3	4	8	4	6	1	18	9	
<i>D. obtusa</i>	0	0	1	6	14	9	5	1	0	0	20	16	
											Всего	154	113

D. pulex, I третий размерный класс, на который приходится наступление половозрелости, характеризуется наибольшим значением среднего квадратичного отклонения (и коэффициента вариации) при наименьшем среднем числе щетинок.

Для всех популяций были вычислены средние (по всей выборке) значения числа щетинок нII, нIII и нIV, а затем — отношения средних (нIII/нII и нIII/нIV). Эти данные приведены в табл. 6. Затем для трех популяций (*D. pulex*, I; *D. pulex*, II; *D. obtusa*) были подсчитаны разность чисел щетинок нIII и нIV и отношение этих чисел для тех особей, у которых удалось сосчитать число щетинок на всех четырех конечностях III и IV пары. Были вычислены коэффициенты вариации для разности и для отношения чисел щетинок. Во всех трех популяциях коэффициент вариации отношения оказался в несколько раз меньше, чем коэффициент вариации разности (табл. 7). Видимо, это показывает, что отношение чисел щетинок нIII и нIV — более биологически значимый признак, чем их разность.

По числу щетинок на нII тех особей, у которых подсчитано число щетинок на обеих ногах этой пары, можно разделить на "симметричных" (число щетинок на обеих конечностях одинаково) и "асимметричных" (число щетинок различается на одну или две). Каждую группу можно разбить на несколько классов в зависимости от конкретного числа щетинок на каждой конечности (7/7, 7/8, 8/8 и т.д.). Особи, у которых, например, на одной ноге 8, а на другой 10 щетинок, отнесены к классу 8/9. Распределение особей, по таким классам и общее число "симметричных" и "асимметричных" особей в исследованных популяциях представлены в табл. 8. Различие между общим числом "симметричных" и "асимметричных" особей недостоверно. По-видимому, это означает, что "симметричность—асимметричность" нII — признак, не подверженный существенному давлению отбора.

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СТРОЕНИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА

При исследовании торакальных конечностей близких видов (*D. pulex*, *D. pulicaria*, *D. middendorffiana*, *D. curvirostris*, *D. obtusa* ex gr. *pulex*, *D. galeata*, *D. hyalina*, *D. longispina*, *D. rosea* ex gr. *longispina*, *D. carinata*, *D. angulata*, *D. thomsoni* Sars ex gr. *carinata*) оказалось, что строение торакальных конечностей по крайней мере без специального анализа не может служить для выделения или определения близких видов. Этот же или сходные выводы следуют из работ, где рассматриваются, в частности, с применением канонического анализа другие морфологические признаки подобных видов [Hebert, 1977; Edwards, 1980; Dodson, 1981]. Мелкие отличия выявляются, но они недостаточно устойчивы. Так, во всех исследованных популяциях *D. obtusa* жесткая щетинка эндита nI у взрослых самок вооружена шипиками, а в популяциях *D. middendorffiana* — волосками, но в это же время в некоторых популяциях *D. pulex* эта щетинка вооружена шипиками, а в других — волосками. У *D. rosea* из Италии длина жесткой щетинки эндита nI составляет 1/2 длины мягких щетинок эндита, а у близкого вида (или формы) *D. zschokkei* — 3/4 длины мягких щетинок [Margaritora, 1979]; но изменчивость этого признака не изучена.

В отличие от отграничения близких видов разграничение групп видов на основании признаков конечностей кажется более реалистичным. Ниже приводится описание морфологии конечностей взрослых особей исследованных групп видов, и на ее основе делается попытка более подробно обосновать выделение подродов рода *Daphnia* и определить таксономическое положение видов рода *Daphniopsis*.

Для удобства описания щетинки нумеруются. Для этого выступы эндитов обозначаются римскими цифрами от проксимального к дистальному. Нумерация щетинок на каждом выступе отдельная, щетинки заднего края каждого выступа обозначаются арабскими цифрами, а щетинки, расположенные ближе к переднему краю (внутренние), — буквами русского алфавита (тоже от проксимальных к дистальным) (рис. 10, а).

Число и расположение щетинок каждого выступа эндита и экзита nI у самок всех исследованных видов *Daphnia* одинаково: единственное исключение — *D. magna*, у которой пять мягких щетинок (1–5) на I выступе эндита. У всех других видов на I выступе 4 мягких щетинки и одна жесткая, на II и III выступах по 2 мягких щетинки и по 1 жесткой, на IV — 1 жесткая. На экзите одна длинная жесткая щетинка и одна короткая кнаружи от нее, обе на дистальном конце экзита. Точно такое же расположение и число щетинок у самок *Daphniopsis tibetana*, *D. pusilla* (наши данные) и *D. stüderi* [Rühe, 1921]. У видов других родов *Daphniidae* число и расположение щетинок может быть иным. Так, у изученных видов *Spinoserhalus* nI самок на IV выступе эндита несет не менее 2 щетинок, а на наружной стороне конечности — широкую мягкую щетинку. Изученные виды *Daphnia* и *Daphniopsis* отличаются между собой в основном относительно размерами жестких щетинок (см. табл. 9, рис. 10).

У самцов, как и у самок, nI имеет 4 выступа задне-внутреннего края и дистальный экзит. Мягкие щетинки трех проксимальных выступов такие же, как у самок. На наружнозаднем крае дистального конца III выступа

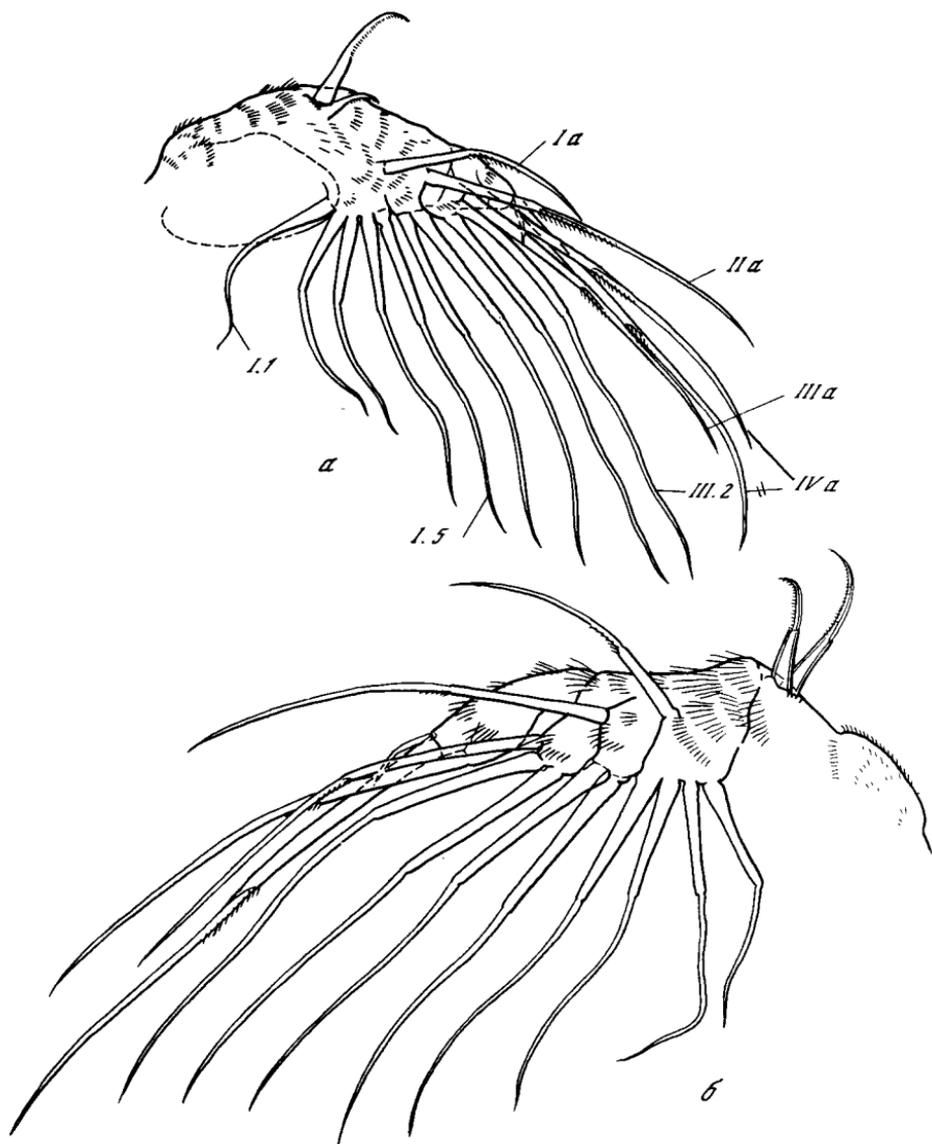


Рис. 10. Нога I самок

a – *D. magna*; *б* – *D. angulata*; *в* – *Daphniopsis tibetana*; *г* – *D. lumholtzi*; *д* – *D. pulex*; *е* – *D. longiremis*

у всех изученных видов есть щетинка, которая у самок отсутствует; ее проксимальный членик голый, а дистальный, с тонкой кутикулой, покрыт мелкими, редкими волосками. Эта щетинка (III. 3) короче всех других щетинок III выступа. Жесткие щетинки I–III.a по числу и расположению такие же, как у самок, но по размерам и морфологии обычно иные. Размеры соответствующих щетинок у самцов разных видов различаются

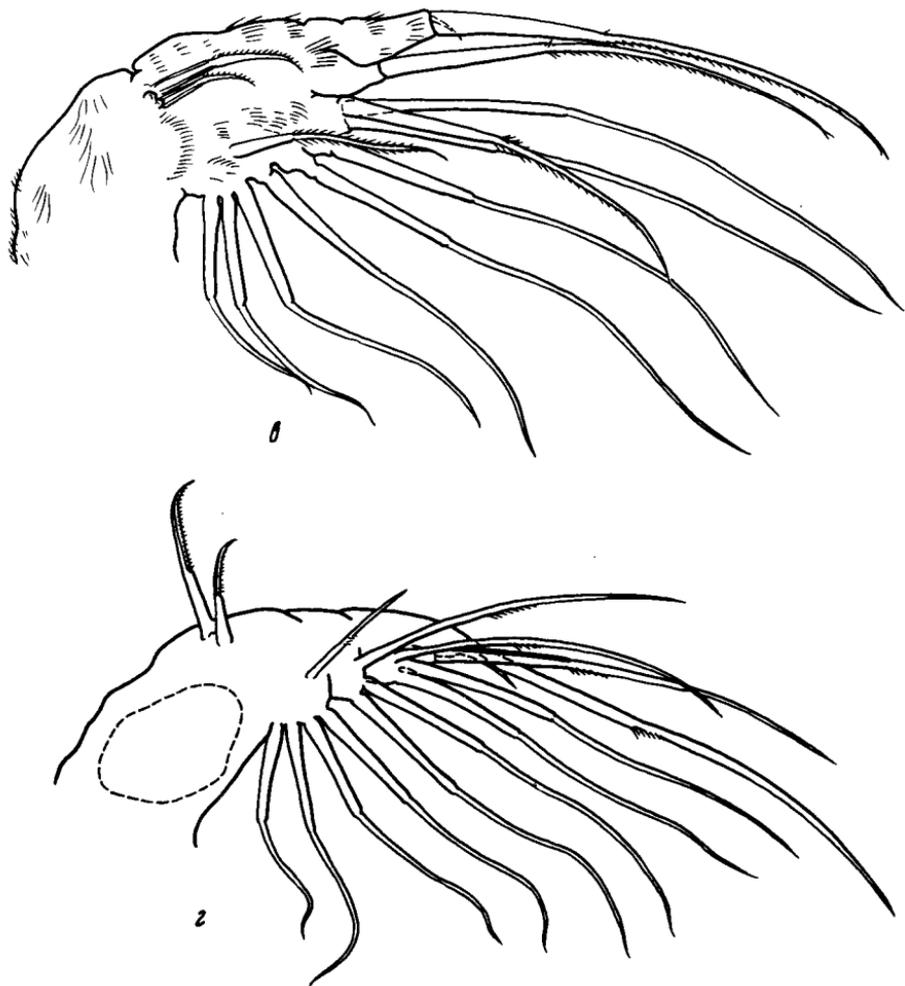


Рис. 10 (продолжение)

гораздо слабее, чем у самок, слабее отличаются по длине и щетинки разных выступов. Например, у самцов *D. pulex* длина I.a по отношению к длине II примерно вдвое больше, чем у самок этого вида, а у самцов *D. magna* — примерно вдвое меньше (при этом у самца *D. magna* длина этой щетинки все же относительно примерно вдвое больше, чем у самцов *D. pulex*). Толщина и оперение дистальных частей этих щетинок, как у самок, несколько варьируют. Интересно, что у *Daphniopsis pusilla*, у самок которого щетинки I—III.a оперены сильнее, чем у других видов, щетинки самцов оперены несколько слабее, чем у самок (рис. 11, б). Напротив, у самцов видов группы *D. pulex* и группы *D. longispina* щетинки I—III.a толстые и очень сильно оперенные (рис. 11, в), а у самок этих видов они почти голые.



Рис. 10 (окончание)

IV выступ задита у самцов более длинный, чем у самок, узкий, цилиндрический. На внутренней стороне его дистального конца имеется некрупная, обычно загнутая внутрь щетинка (IV.a); ее проксимальный членик голый, дистальный несет тонкие, довольно длинные, редкие волоски. У самцов видов подрода *Stenodaphnia* и *Daphniopsis pusilla* кнаружи от этой щетинки есть небольшой выступ; у видов подрода *Daphnia* — вторая щетинка (IV.1), внешне не подразделенная на членики, голая, но ясно отчлененная. Строение нI самцов некоторых видов показано на рис. 1.

Межвидовые различия нII в основном касаются строения жесткой щетинки задита и были описаны выше. У *D. atkinsoni* и видов *Daphniopsis* щетинки наружной стороны гнатобазы имеют очень сходное, состоящее из длинных редких волосков вооружение (рис. 12, a); у остальных видов вооружение иное (рис. 12, б).

Из структур нIII наиболее четкие межвидовые различия есть в строении

Т а б л и ц а 9

Относительные размеры жестких щетинок nI у изученных видов

Виды	Щетинка		
	Ia	IIa	IIIa
<i>D. magna</i>	Примерно на 1/3 своей длины выступает за дистальный край экзита	Выступает за дистальный край экзита на 1/2 своей длины или более	Не более чем в 1,5 раза длиннее щетинки IIa
Виды группы <i>D. carinata</i>	Достигает дистального конца экзита или чуть выступает за него		
<i>D. lumholtzi</i> , <i>D. atkinsoni</i> , <i>Daphniopsis tibetana</i> , <i>D. pusilla</i>	Не достигает конца экзита, но выступает за дистальный край IV выступа эндита		
Другие изученные виды	Не выступает за дистальный край II выступа эндита	Не выступает за дистальный край экзита	Не менее чем в 2 раза длиннее щетинки IIa

проксимальной щетинки внутренней стороны I выступа эндита (I.a). У *D. cristata* и *D. longiremis* эта щетинка длиннее фильтрующих щетинок эндита, тонкая, слабо оперенная, часто с изогнутым концом (рис. 13, а). У видов группы *D. pulex* и группы *D. longispina* эта щетинка примерно такая же, как I.б (однотипная у всех видов), — более короткая, чем фильтрующие щетинки эндита, толстая, сильно оперенная (рис. 13). У *D. atkinsoni* и видов *Daphniopsis* (в том числе *D. stüderi*), [Rühe, 1921] эта щетинка по крайней мере вдвое короче, чем I.б, тонкая, лишь в дистальной части слабо оперенная (рис. 13, в). У *D. magna* и видов группы *D. carinata* щетинка I.a еще короче, нерасчлененная, совершенно голая (рис. 13, г). Наконец, у *D. lumholtzi* она совершенно редуцирована, там, где у других видов находится основание этой щетинки, имеется участок утолщенной кутикулы (рис. 13, д).

Кенон [Cannon, 1933] считал, что у *D. magna* щетинка I.a редуцирована потому, что эндиты $nIII$ и nIV более полно перекрываются, чем у *Moina*, у которой щетинка I.a длинная (как у *Daphnia cristata*) и служит для удаления отфильтрованных частей с дистальных фильтрующих щетинок эндита nIV . Для проверки существования корреляции между соотношением длин эндитов $nIII$ и nIV и длиной щетинки I.a были измерены длины эндитов $nIII$ и nIV (расстояние по прямой от основания наиболее проксимальной фильтрующей щетинки до основания наиболее дистальной) у *D. magna*, *D. middendorffiana* (примерно у 20 особей каждого вида) и *D. longiremis* (у 4 особей). Оказалось, что у *D. magna* длина эндита nIV составляет примерно 3/4 длины эндита $nIII$, у *D. middendorffiana* длины эндитов $nIII$ и nIV примерно равны, а у *D. longiremis* длина эндита nIV заметно больше, чем $nIII$. Так как при этом у *D. longiremis* щетинка I.a наиболее длинная, а у *D. middendorffiana* — средней длины, полученные данные свидетельствуют в пользу точки зрения Кенона.

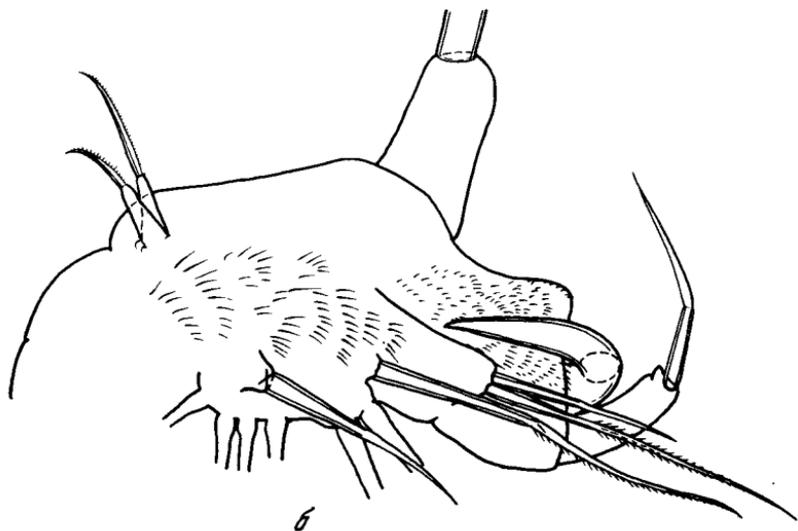
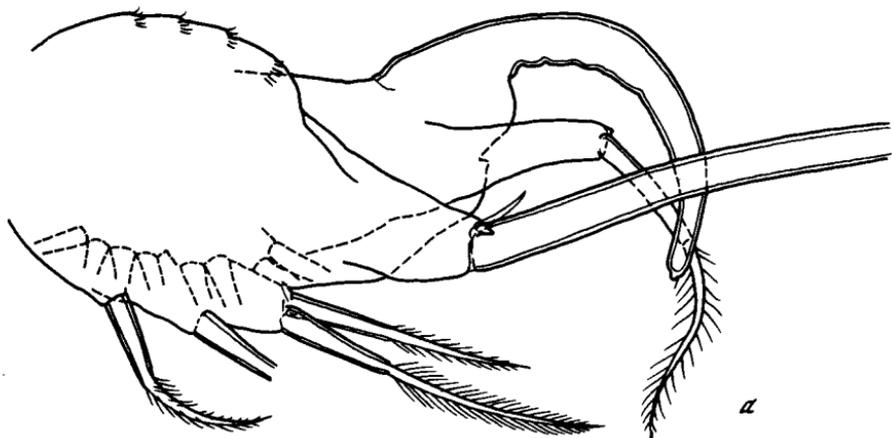


Рис. 11. Нога I самцов

а : *D. lumholtzi*, левая спереди; б : *Daphniopsis pusilla*, левая спереди—изнутри; в — *D. obtusa*, правая спереди; г — *D. cristata*, правая спереди—изнутри

НIV у всех изученных видов устроена сходно. Довольно заметные отличия между группами видов есть по числу "варьирующих" щетинок гнагобазы нII и эндитов нIII и нIV. Так, у большинства видов подрода *Stenodaphnia* и двух исследованных видов *Daphniopsis* число этих щетинок велико — на нII больше 10, обычно 12–18, у *D. lumholtzi* — обычно 5–10, у видов группы *D. pulex* — 6–11, у видов группы *D. longispina* — 5–9, у *D. cristata*, *D. longiremis* и *D. cucullata* — 4–6.

Межвидовые различия в строении нV в основном сводятся к различиям в числе и относительных размерах вентрально направленных щетинок



Рис. 11 (продолжение)

экзита. Основные варианты строения следующие: две довольно крупные щетинки — виды группы *D. pulex*, группы *D. longispina*, *D. atkinsoni*, *Daphniopsis pusilla* (также и *Daphniopsis stüderi* [Rühe, 1921]); две мелкие щетинки — *D. cucullata*; крупная дистальная и очень мелкая проксимальная щетинка — большинство видов подрода *Stenodaphnia*; одна средних размеров щетинка — *Daphniopsis tibetana* (видимо, дистальная) и *D. longiremis* (видимо, проксимальная); обе щетинки отсутствуют — *D. cristata*. Строение nV некоторых видов показано на рис. 14.

Родовая принадлежность в пределах *Daphniidae* обычно может быть определена уже по габитусу, поэтому родовые диагнозы обычно даются краткие, и такие признаки, как строение конечностей, в них не включаются. Все же кажется целесообразным выделить такие признаки, которые не варьируют в пределах разных родов, так как пограничные случаи могут

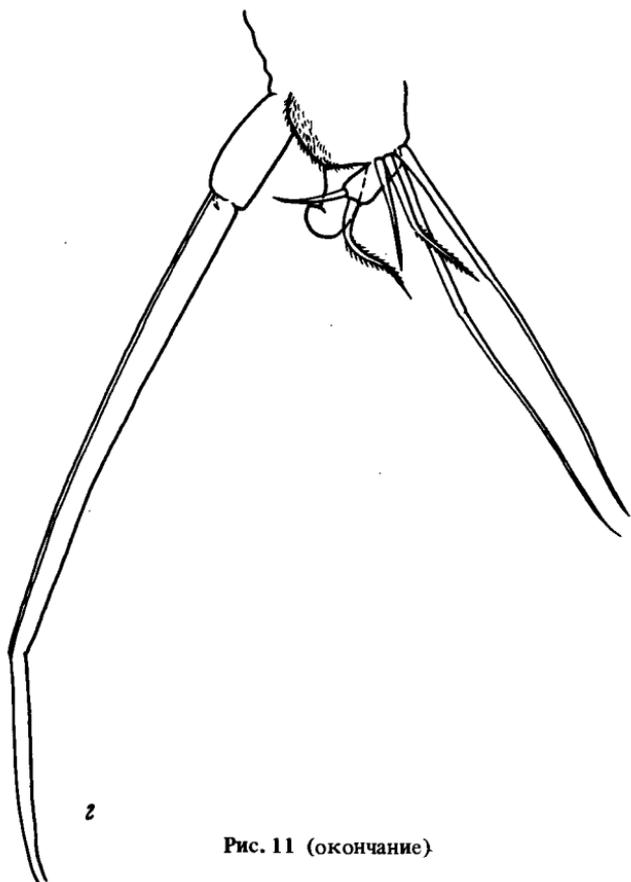


Рис. 11 (окончание)

встретиться (кроме того, это нужно для уяснения таксономических взаимоотношений разных родов). Сравнение некоторых признаков родов *Daphniidae* приведено в табл. 10.

Кажется оправданным выделение в пределах рода *Daphnia* подродов *Daphnia* и *Stenodaphnia*. Подробно выделение этих подродов обосновывает Ваглер [Wagler, 1936], именуя их группами *p-Daphnia* (подрод *Daphnia*) и *m-Daphnia* (подрод *Stenodaphnia*). Ваглер приводит следующие признаки: у *m-Daphnia* есть выемка на заднем крае головного щита, шипики в двух базальных группах коготка обычно крупные, тело слабо сжато с боков, обычно развиты широкие форниксы и латеральные кили створок, эфипшиум с яйцами, длинные оси которых параллельны дорсальному краю эфипшиума или слабо наклонены по отношению к нему, в состав эфипшиума входит в передний вырост створок: у *p-Daphnia* задний край головного щита имеет вид заостренного выступа, шипики базальных групп коготка мелкие (кроме собственно группы *D. pulex*), тело латерально сжатое, широких форниксов и латеральных килей створок нет, яйца в эфипшиуме примерно перпендикулярно длинными осями к его дорсальному краю, переднего выроста нет.

Ваглер отмечает, что у *D. lumholtzi* выемки головного щита нет, и на

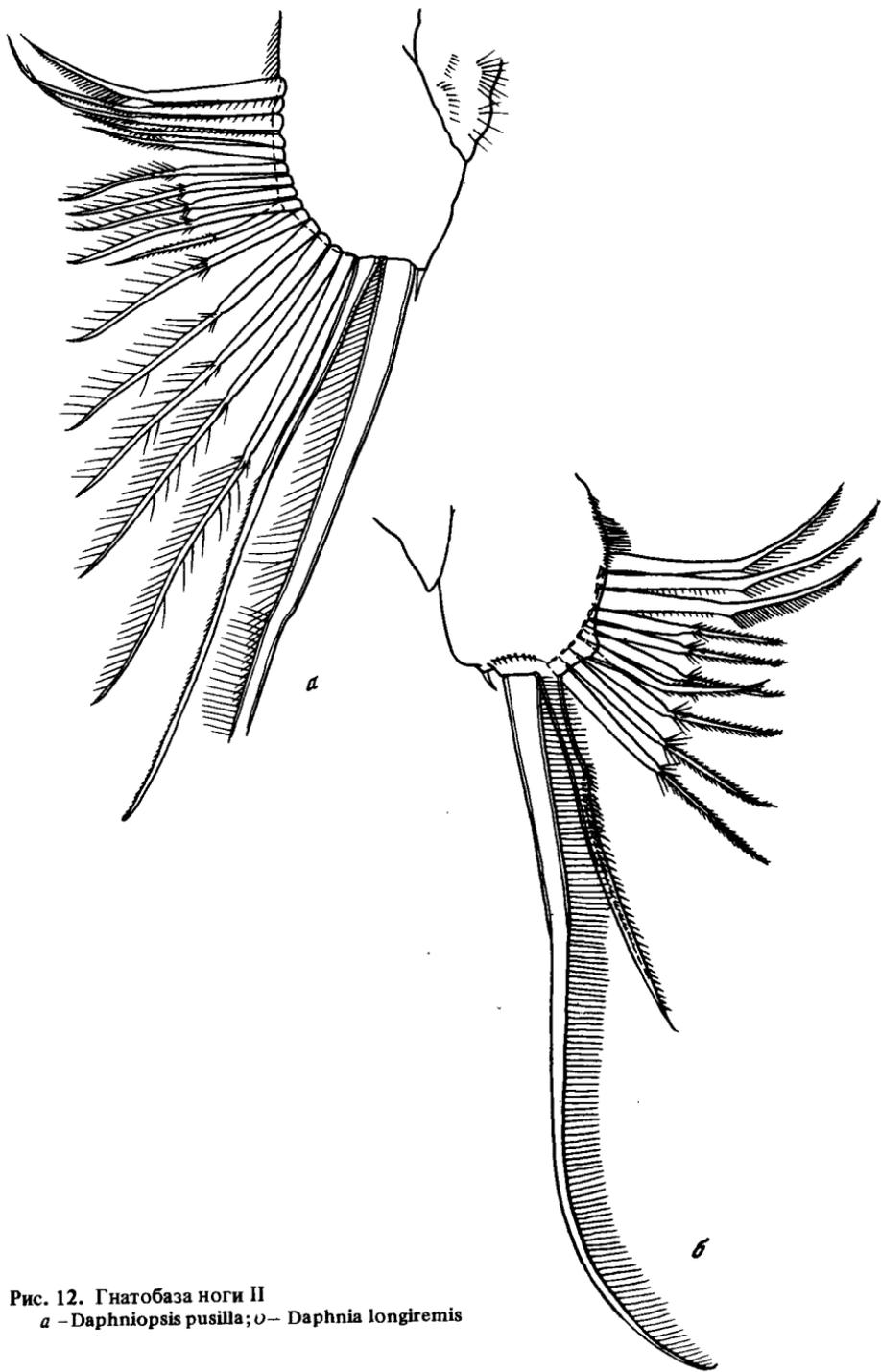


Рис. 12. Гнатобаза ноги II
a - *Daphniopsis pusilla*; б - *Daphnia longiremis*



Рис. 13. Дистальная часть эндита ноги III

а — *D. longiremis*; б — *D. pulex*; в — *Daphniopsis tibetana*; г — *Daphnia magna*; д — *D. lumholtzi*; 1 — щетинка внутренней стороны проксимального выступа эндита

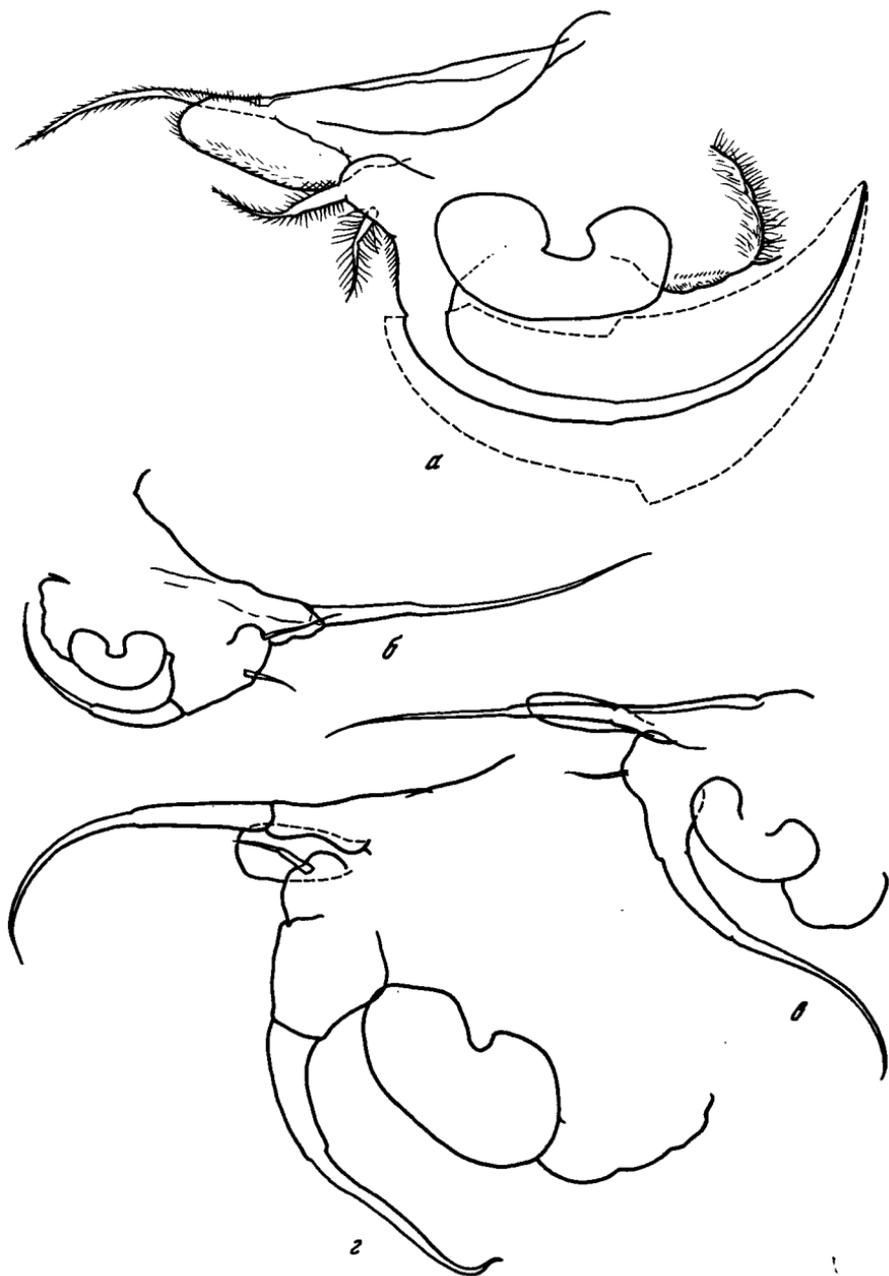


Рис. 14. Нога V

а - самка *D. pulex*; б - самец *Daphniopsis pusilla*; в - самка *D. longiremis*; г - самка *Daphniopsis tibetana*

приводимом рисунке видно, что яйца в эфипиуме наклонены довольно сильно; кроме того, нет и крупных шпиков на коготке (по-видимому, шпикотки коготка слишком изменчивы в пределах каждого подрода, чтобы их строение можно было использовать для характеристики подродов). Тем не менее Ваглер относит *D. lumholtzi* к *m-Daphnia* на том основании, что у нее створки все же имеют очень короткий направленный вперед вырост. Однако этот и некоторые другие примеры показывают, что желательное уточнение диагнозов подродов, хотя само их выделение кажется удачным. В диагнозы подродов можно включить такие признаки: 1) антенны I самцов подрода *Stenodaphnia* всегда довольно длинные, сложная щетинка оперенная, заметно длиннее эстетасков, простая щетинка на дистальном конце основания; у самцов подрода *Daphnia* сложная щетинка голая, простая расположена отступая от дистального конца, а если на дистальном конце, то антенны I короткие и сложная щетинка примерно равна эстетаскам по длине (расположение простой щетинки у *D. cristata* и *D. longiremis* не описано); 2) на дистальном выступе эндита nI самцов *Daphnia* (*Stenodaphnia*) одна щетинка, у самцов *Daphnia* (*Daphnia*) — две щетинки; 3) у самок *Daphnia* (*Stenodaphnia*) на nI жесткая щетинка 1.а выступает за дистальный край IV выступа эндита, у *Daphnia* (*Daphnia*) щетинка 1.а не достигает края III выступа эндита; 4) на nIII ^{внутреннего} края дистального конца I выступа эндита у *Daphnia* (*Stenodaphnia*) короткая или отсутствует, у *Daphnia* (*Daphnia*) — длинная; 5) на дорсальном крае эфипиума у *Daphnia* (*Stenodaphnia*) обычно сохраняются шпикотки, такие же, как на крае створки; у *Daphnia* (*Daphnia*) есть лишь мелкие многочисленные волосовидные шпикотки (кроме того, наши предварительные наблюдения над несколькими видами при помощи сканирующего электронного микроскопа показали, что у видов подрода *Stenodaphnia* (*D. magna*, *D. atkinsoni*) поверхность эфипиума покрыта округлыми "бородавочками", а у видов подрода *Daphnia* (*D. pulex*, *D. rosea*), наоборот, ямками или вмятинами).

При таких уточнениях признаки подрода *Stenodaphnia*, действительно, уже перевешивают у *D. lumholtzi*, и сомнений ^в ее принадлежности к этому подроду не остается.

К этому же подроду, видимо, можно отнести все виды, описанные в составе рода *Daphniopsis*. В 1903 г. Г. Сарс выделил род *Daphniopsis*, описав типовой вид *D. tibetana* [Sars, 1903]. В 1921 г. Рюз описал *Daphniopsis stüderi*; ранее тот же вид был описан под названием *Simocephalus intermedius* [Rühe, 1921]. Наконец, в 1929 г. был описан новый вид *Daphniopsis* из Австралии — *D. pusilla* [Serventy, 1929]. В 1936 г. Ваглер отнес все виды, кроме *Daphniopsis pusilla*, к роду *Daphnia*, сведя их к тому же в один — *Daphnia tibetana* (про работу Serventy он, как и другие европейские исследователи этого периода, видимо, не знал [Акатова, 1964]). К этому же виду Ваглер отнес и описанную Рыловым *Daphnia ramirensis* (ранее тот же или близкие виды описывались под названиями *D. tibetana* и *D. fusca*) [Верещагин, 1923; Rylov, 1928; Gurney, 1906]. Сейчас очевидно, что *D. ramirensis* — вид, достаточно далекий от *D. tibetana* и достаточно типичный представитель группы *Daphnia atkinsoni*, поэтому мы исключим его из дальнейшего рассмотрения. Признаки трех видов рода *Daphniopsis* (который большинство исследователей до сих пор признают) приведены в табл. 11.

Таблица 10

Некоторые признаки родов семейства Daphniidae

Признаки	Daphnia	Daphniopsis	Ceriodaphnia	Simocephalus	Scapholeberis
Строение I самок	На IV выступе эндита 1 жесткая щетинка. Наружной мягкой щетинки нет	То же	На IV выступе эндита 1–3 щетинки. Наружной мягкой щетинки нет	На IV выступе эндита 3 (2?) щетинки. Наружная мягкая щетинка есть	На IV выступе эндита 3 щетинки. Наружная мягкая щетинка есть
IV выступ эндита I самцов	Несет 1–2 щетинки	Несет 1 щетинку	Несет 2 (3?) щетинки	Несет 3–4 щетинки	Несет 3 щетинки
Эндит nII – щетинки I выступ	1 мягкая	То же	1 мягкая, 0–1 жесткая	1 жесткая, 1 мягкая	1 жесткая, 1 мягкая
II выступ	Отсутствуют	”	1 жесткая (у <i>S. quadrangula</i> – нет)	1 жесткая или нуль	1 жесткая
III выступ	1 мягкая	”	1 мягкая, иногда еще 1 жесткая	1 жесткая (у самки <i>S. elizabethae</i> , нуль)	1 жесткая
IV выступ	2 мягкие, 1 жесткая (длинная)	”	2 мягкие, у <i>S. rotunda</i> еще короткая жесткая	2 мягкие, обычно 1 жесткая, длинная у ♂♂ короткая у ♀♀	1–2 мягкие, 1 длинная, жесткая
nV	2–4 щетинки экзита; лопасть видный вырост есть	3–4 щетинки экзита, лопасть видный вырост есть	4 щетинки экзита, лопасть видного выроста нет	То же	То же
Антенны I самок	Сросшиеся с головой, чувствительная щетинка, сужающаяся, у середины основания или проксимальнее	То же	Не сросшиеся с головой, чувствительная щетинка, сужающаяся, у середины основания или дистальнее	Не сросшиеся с головой, щетинка цилиндрическая, примерно у середины основания	Не сросшиеся с головой щетинка сужающаяся (цилиндрическая у <i>Sc. aurita</i> ?) , у середины основания
Антенны I самцов*	Простая щетинка на боковой поверхности или дистальном конце, сложная на дистальном конце, голая или оперенная	Обе щетинки на дистальном конце, сложная щетинка оперенная	Простая щетинка боковой поверхности, сложная – голая, на дистальном конце	Простая щетинка боковой поверхности, сложная голая, на передней поверхности	То же
Эфишиум	С двумя яйцами, с шипиками на дорсальном крае	С 1–2 яйцами, с шипиками или без	С 1 яйцом, с шипиками или без	С 1 яйцом, без шипиков	С 1 яйцом, без шипиков

*Строение простой щетинки у самцов такое же, что и у самок того же рода.

Т а б л и ц а 11

Сравнение некоторых признаков видов *Daphniopsis*

Признаки	<i>D. tibetana</i>	<i>D. pusilla</i>	<i>D. stüderi</i> [Rühe, 1921]
Головной щит	С глубокой выемкой, форниксы широкие, сзади округлые	Без выемки, форниксы широкие, сзади округлые	Выемка (?), форниксы широкие, сзади округлые
Антенны I самок	Сросшиеся с головой, чувствительная щетинка у проксимального конца основания, сужается	Такого же строения	Такого же строения
Антенны I самцов	Самец не описан	Длинные; обе чувствительные щетинки на дистальном конце, сложная щетинка оперенная	Такого же строения
Жесткие щетинки nI самок	По 1 на каждом выступе эндита, длинные (см. табл. 9)	По 1 на каждом выступе эндита, длинные (см. табл. 9)	По одной на каждом выступе эндита, Ia довольно короткая, другие длинные
IV выступ эндита nI самцов	?	Несет одну щетинку	Несет одну щетинку
Строение nII	Типичное для рода (см. табл. 10)	То же	То же
Средние вентральные щетинки экзита nV	Одна средних размеров щетинка	2 довольно длинные щетинки	2 довольно длинные щетинки
Строение эфиппиума	Эфиппиум с двумя яйцами, их длинные оси параллельны дорсальному краю эфиппиума, на котором есть крупные шипики (у партеногенетических самок на створках отсутствуют)	Эфиппиум с одним яйцом, его длинная ось параллельна дорсальному краю эфиппиума, шипики на дорсальном крае отсутствуют, поверхность эфиппиума гладкая	Эфиппиум с двумя яйцами, длинные оси которых параллельны его дорсальному краю

Из данных таблицы видно, что все три вида достаточно резко отличаются друг от друга (хотя имеют и общие черты). Очевидно также, что эти виды не являются промежуточными по своим признакам между родами *Daphnia* и *Simoscephalus* и не заполняют разрыв между этими родами. Вопрос лишь в том, следует ли их относить к роду *Daphnia*, к какому-нибудь еще роду или выделять род *Daphniopsis*.

В отношении самки *D. tibetana* вопрос не вызывает сомнений — это вид рода *Daphnia*, причем подрода *Stenodaphnia*, как по строению торакальных конечностей, так и головного щита и эфиппиума (эфиппиум этого вида, видимо, впервые был получен нами от самки из лабораторной культуры, взятой летом 1981 г. из лужи на берегу о. Каракуль, Памир). У *D. stüderi* головной щит детально не описан, но строение торакальных конечностей самки и самца, а также эфиппиума весьма сходно с таковым *D. aktinsoni* и удовлетворяет диагнозу подрода *Stenodaphnia*. В отношении

самца *D. pusilla* вопрос тоже достаточно очевиден — его строение почти полностью соответствует диагнозу подрода *Stenodaphnia*, отсутствует только выемка на головном щите. Но строение самки вносит некоторый диссонанс — эфиппиум с одним яйцом, по крайней мере в норме, не встречается у других видов дафний, и вообще строение эфиппиума *D. pusilla* весьма своеобразно; нет и выемки на головном щите. По этим признакам *D. pusilla* хорошо подходит под диагноз рода *Ceriodaphnia*, напоминая виды этого рода и формой тела, а строение постабдомена и конечностей в общем не препятствует отнесению самки *D. pusilla* к роду *Ceriodaphnia*. Так как нельзя самца отнести к одному роду, а самку — к другому, может быть нужно сохранить род *Daphniopsis* для *D. pusilla*? Видимо, нет, так как система должна служить и для удобства извлечения информации, а в этом смысле дробление на уровне рода наиболее вредно; кроме того, "не признаки дают нам таксон, а таксон дает признаки", — если находится вид, который по всем признакам, кроме одного, подходит под некоторый родовой диагноз, почти всегда следует не описывать новый род, а изменить диагноз, чтобы включить такой вид в старый род [Майр, 1974]. *D. pusilla* сходен с *D. tibetana* по строению nI и nII, а отчасти и nV; возможно, это довольно близкие родственники. Кроме того, строение антенн I самца, видимо, более консервативный признак, чем строение эфиппиума, и должен иметь больший вес в систематике. Так, в роде *Moina* у одних видов в эфиппиуме одно яйцо, а у других — два, и вообще строение эфиппиума разных видов резко отличается, при этом в остальном их строение может быть весьма сходным. Возможно, в составе рода *Daphnia* для *D. pusilla* следует выделить третий подрод — *Daphniopsis*. Некоторые признаки указывают на близость видов "*Daphniopsis*" и *D. atkinsoni*.

Возникает еще и такой вопрос — не следует ли разделить род *Daphnia* на несколько? Некоторые признаки рода, такие, как наличие хвостовой иглы створок или редуцированные антенны I самок, явно могли возникнуть конвергентно; кроме того, виды подрода *Daphnia* по строению головного щита и антенн I самцов сходны с видами рода *Ceriodaphnia*, а виды подрода *Stenodaphnia* резко отличаются от тех и других по этим признакам, причем такого, как у типичных видов подрода *Stenodaphnia*, строения головного щита и антенн I самцов нет ни у каких других *Daphniidae*. Решение о разделении рода, видимо, все же было бы неправильным; в единстве рода *Daphnia* нас убеждает, кроме упомянутого единообразия строения некоторых частей конечностей в его пределах, еще и наличие видов, которые по ряду признаков занимают промежуточное положение между подродами — *D. lumholtzi*, *D. pusilla*, видимо, также *Daphnia* (*Stenodaphnia*) *jollyi* Petkovsky.

Дальнейшее исследование торакальных конечностей разных видов, в частности, причин и значения изменчивости и изменений фильтрующих щетинок, должны помочь яснее представить таксономические взаимоотношения видов рода *Daphnia*, а также характер питания разных видов, внутри- и межвидовых конкурентных взаимоотношений.

Я выражаю глубокую благодарность Н.Н. Смирнову, С.И. Левушкину за помощь в работе, советы и обсуждение результатов; Е.А. Мусаткиной за помощь при подготовке рукописи, а также всем, кто любезно предоставил мне материал.

ЛИТЕРАТУРА

- Акатова Н.А.* Нахождение *Daphniopsis stüderi* Rühle (Cladocera) в озере "оазиса" Вест-фоль (Восточная Антарктида). — В кн.: Исследования фауны морей. Т. 2, вып. X. Результаты биологических исследований Советской антарктической экспедиции (1955—1958). М.; Л.: Наука, 1964, с. 185—188.
- Верещагин Г.Ю.* Заметка о пресноводной фауне Памира. — Изв. Рос. гидрол. ин-та, 1923, вып. 6, с. 21—40.
- Гмурман В.Е.* Теория вероятностей и математическая статистика. М.: Высш. школа, 1977, 479 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. — В кн.: Определители по фауне СССР. М.; Л.: Наука, 1964, т. 88. 327 с.
- Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира. — В кн.: Фауна СССР. Новая серия, № 101. Ракообразные, т. I, вып. 2. Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Смирнов Н.Н.* Macrothricidae и Moinidae фауны мира. — В кн.: Фауна СССР. Нов. сер., № 112. Ракообразные; т. I, вып. 3. Л.: Наука, 1976. с. 237.
- Brooks J.L.* The Systematics of North American Daphnia. — Mem. Connect. Acad. Arts Sci., 1957, vol. 53, p. 1—80.
- Behning A.* [Бенинг А.Л.] Studien über die vergleichende Morphologie sowie über temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten. — Intern. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., Biol. Suppl., 1912, IV Serie, Heft 1, S. 1—70.
- Cannon H.G.* On the feeding mechanism of the Branchiopoda. — Phyl. Trans. Roy. Soc. London, 1933, vol. B 222, p. 267—339.
- Dodson S.I.* Morphological variation of *Daphnia pulex* Leydig (Crustacea: Cladocera) and related species from North America. — Hydrobiologia, 1981, vol. 83, p. 101—114.
- Edward J.* The anatomy of *Daphnia* mandibles. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1980, vol. 99, N 1, p. 2—24.
- Ekman S.* Cladoceren aus Patagonien, gesammelt von der schwedischen Expedition nach Patagonien 1899. — Zool. Jahrb., Abt. Syst., 1901, Bd. 14, p. 62—84.
- Gurney R.* On some freshwater Entomostraca in the collection of the Indian Museum. — J. Proc. As. Soc. Bengal, 1906, vol. 2, p. 273—281.
- Hebert P.D.N.* A revision of the taxonomy of the genus *Daphnia* in Southeastern Australia. — Austr. J. Zool., 1977, vol. 25, p. 371—398.
- Kořínek V., Macháček J.* Filtering structures of Cladocera and their ecological significance. I. *Daphnia pulex*. — Vestn. Čs. společnosti Zool., 1980, vol. 44, N 3, p. 213—218.
- Lilljeborg W.* Cladocera Sueciae. Upsala, 1900. 701 p.
- Margaritora F.G., Ferrara O.* Contributo alla conoscenza di *Daphnia rosea* Sars (Cladocera Daphnidae) in Italia: confronti e differenze con *D. longispina* O.F. Müller e *D. zschokkei* Stingelin. — Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona, 1979, vol. 7, p. 127—138.
- Rühle F.E.* Die Süswässer Crustaceen der Deutschen Südpolar Expedition 1901—1903 mit Ausschluss der Ostracoden. — In: Dtsche Südpolar Exped., 1914, Bd. 16, Zool. 8(1), S. 4—66.
- Rylow W.M.* Cladocera et Copepoda. — Труды Памирской экспедиции 1928 г. II. Зоология, Л., 1928. с. 105—130.
- Sars G.O.* On the Crustacean fauna of Central Asia. Part II. Cladocera. — Ann. Mus. St.-Perersburg, 1903, vol. 8, N 2, p. 157—194.
- Serventy D.L.* Records of Cladocera (Crustacea) from the South — West Province of Australia. — J. Roy. Soc. West. Austr., 1929, vol. 15, p. 63—69.
- Smirnov N.N.* [Смирнов Н.Н.] Morphofunctional grounds of mode of life of Cladocera. V. Morphology and adaptive modification of trunk limbs of Anomopoda. — Hydrobiologia, 1971, vol. 37, N 2, p. 317—347.
- Wagler E.* Die Systematik und geographische Verbreitung des Genus *Daphnia* O.F. Müller mit besonderer Berücksichtigung der Südafrikanischen Arten. — Arch. für Hydrobiol., 1936, Bd. 30, H. 4, S. 500—556.
- Wolski T.* Studien über die Cladoceren — Gattung *Daphnia*. I. *Daphnia psittacea* Baird aus Jugoslawien. — Ann. Mus. Zool. Polonici, 1933, Bd. 9, N 18, S. 267—285.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ CHAOBORUS И LEPTODORA

А.И. КАРТАШОВ

Московский государственный университет

Согласно существующим в настоящее время гипотезам беспозвоночные хищники могут в значительной степени определять видовой состав, размерную структуру зоопланктонного сообщества и сезонную динамику входящих в него видов. С 1972 г. на биостанции оз. Глубокого проводились интенсивные исследования зоопланктонного сообщества, однако данных о популяциях беспозвоночных хищников было явно недостаточно для учета их влияния на мирный зоопланктон.

Основные беспозвоночные хищники в пелагиали оз. Глубокого — *Leptodora kindti* (Focke), *Chaoborus flavicans* [Meigen, 1818*], *Cyclops strenuus* (Fischer), *Polyphemus pediculus* L. В настоящей работе рассмотрены только два вида, так как *C. strenuus* в озере является эврифагом, и его роль в выедании планктонных ракообразных, по-видимому, невелика [Гиляров, 1976], а *P. pediculus* встречается главным образом в прибрежной зоне. Нашей задачей было исследовать динамику численности и миграционного поведения *L. kindti* и *Chaoborus flavicans* и попытка оценить их влияние на мирный зоопланктон.

МЕТОДИКА

Известно [Парма, 1971], что как лептодора, так и личинки хаоборуса могут активно уходить от сетки, особенно небольшого диаметра, а использование батометра нецелесообразно из-за низкой плотности популяций обоих видов. Наиболее точные результаты дает применение сетки большого диаметра с крупным газом, позволяющим достаточно быстро поднимать сетку.

Для определения плотности популяции хаоборуса мы проводили в ночное время вертикальные ловы в 9–12 точках над разными глубинами по полуразрезу центр озера — биостанция. Вся площадь озера была условно поделена нами на шесть зон, различающихся по глубине: 26–31, 25–21, 20–16, 15–11, 10–6, 5–0 м. В каждой из первых 5 зон мы брали по две пробы, в зоне 5–0 м проб не брали. Облавливали горизонт, в котором находились в это время личинки хаоборуса — 7–0 м. В течение сезона такие горизонтальные серии брали 18 раз, в среднем через неделю. До 16 июля использовали сетку Джели с диаметром входного отверстия 50 см,

*Личинки из оз. Глубокого определены Н.Н. Смирновым как *Chaoborus flavicans* [Meigen, 1818] по работе Парма [Парма, 1969] и другим источникам. Опубликованные определения их как *Chaoborus crystallinus* [DeGeer, 1776], приводимые, например А.П. Щербаковым [1967, с. 231], А.М. Гиляровым [Ghilarov, 1981], очевидно, ошибочны. Авторы переработок этой группы отмечают, что в озерах глубиной более 5 м живут личинки *C. flavicans*, но не *C. crystallinus* [Парма, 1969; Saether, 1970]. (Прим. ред.).

газ № 23, после 16 июля – сетку Джели с диаметром 16 см, газ № 23. В пробах тотально подсчитывали личинок хаоборуса, каждую стадию отдельно.

Для выяснения хода численности лептодоры 23 июля, 3, 6 и 12 июля 1978 г. в дневное время брали вертикальные тотальные пробы сеткой Джели (диаметр входного отверстия 25 см, газ № 61). В каждый из дней пробы брали в 4 точках центральной части пелагиали, над глубинами 22–31 м. Начиная с 16 июля численность лептодоры определяли в тех же пробах, что и плотность популяции хаоборуса. Во всех пробах число особей подсчитывали тотально.

Для выяснения картины суточных вертикальных миграций 8 и 15 июня, 15 июля и 16 августа несколько раз в течение суток проводили фракционные вертикальные ловы сеткой Джели с замыкателем (диаметр входного отверстия 50 см, газ № 23); дифференцированно облавливали горизонты 25–20, 20–15, 15–10, 10–5, 5–0 м. Лептодора и личинки хаоборуса просчитывались тотально. Для уточнения распределения личинок хаоборуса в верхнем слое пелагиали в ночь на 23 июня в 10 точках центральной части пелагиали проводили вертикальные ловы той же сеткой Джели по горизонтам 2–0, 4–0, 6–0 м.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Личинки хаоборуса гетеротопны и проводят день в бентали или в гипolimнионе, а ночью поднимаются в эпиплимнион, причем такие миграции совершает иногда только часть популяции [Wood, 1956; Parma, 1971; и др.]. Отсюда следует, что ночные пробы, взятые в толще воды, лишь приблизительно отражают динамику численности личинок хаоборуса в оз. Глубоком, и далее мы будем говорить о плотности личинок в пелагиали. Именно эта последняя величина необходима для оценки влияния личинок хаоборуса на мирный зоопланктон.

Известно [Боруцкий, 1939; Wood, 1956], что плотность популяции хаоборуса неодинакова над разными глубинами, и в течение сезона горизонтальное распределение популяции изменяется. Для учета этой горизонтальной неоднородности необходимо брать пробы над разными глубинами. Мы воспользовались данными, полученными при взятии горизонтальных серий, для вычисления средней плотности по каждой из выделенных нами зон. Зная площадь каждой зоны, мы вычисляли средневзвешенную плотность личинок хаоборуса по всей пелагиали. На рис. 1 показано изменение средневзвешенной плотности личинок хаоборуса в течение сезона. Отдельно показано изменение плотности 3 + 4 стадий и 1 + 2, так как только 3-я и 4-я стадии достаточно активны как хищники [Parma, 1971; Fedorenko, 1975].

На рис. 1 прежде всего обращают на себя внимание два пика плотности – в июне и в конце августа – начале сентября и резкое падение плотности всех стадий в конце июля. Такой характер кривой объясняется сменой генераций, происходящих в конце июля – начале августа. В первой половине лета в пробах представлены исключительно личинки 4-й стадии старой генерации, отличающиеся от личинок 4-й стадии новой генерации более крупными размерами и более темной окраской. В течение июля–

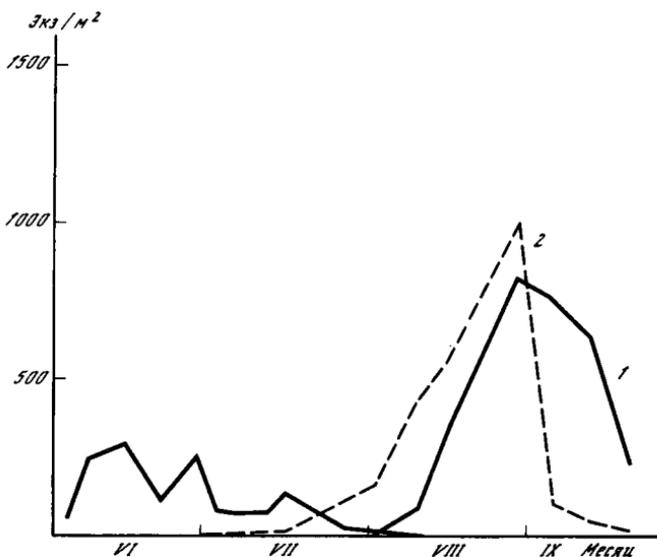


Рис. 1. Динамика численности *Chaoborus flavicans* (в экз/м²)
1 — III и IV стадии; 2 — I и II стадии

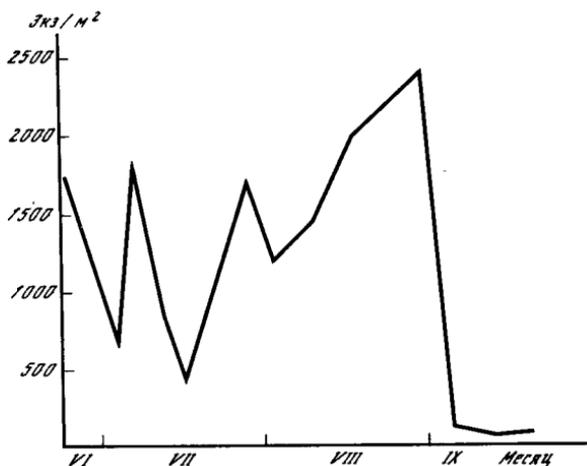


Рис. 2. Динамика численности *Leptodora kindtii*

августа в пробах встречаются в незначительном количестве куколки. Второй максимум дают уже личинки новой генерации.

Таким образом, *C. flavicans* имеет в оз. Глубоком одногодичный жизненный цикл, в июле—августе наблюдается перекрывание двух генераций. Плотность хищных личиночных стадий хаоборуса довольно велика в июне и особенно в конце августа — начале сентября, когда достигает максимума новая генерация. На протяжении июля и первой половины августа плотность 3-й и 4-й стадий крайне незначительна.

Большинство авторов, исследовавших биологию различных видов рода *Chaoborus* в водоемах различного типа, также указывают на одногодичный жизненный цикл, перекрывание двух генераций, хорошо выраженный максимум численности в конце лета [Боруцкий, 1939; Wood, 1956; Fedorenko, 1975a].

На рис. 2 изображена динамика численности лептодоры с 23 июня по 23 сентября (до 16 июля — численность в центральной части пелагиали, начиная с 16 июля — средневзвешенная численность по всей пелагиали). В отличие от личинок хаоборуса лептодора не совершает миграций из эпилимниона в гипolimнион или бенталь, и на основании наших проб мы можем судить о численности всей популяции. Мы наблюдаем по меньшей мере три отчетливо выраженных пика численности — в начале июля, конце июля и в конце августа. Ранее, в 1973 и 1974 гг., лептодора давала в озере 1 и 2 пика соответственно [Матвеев, 1978]. В.Ф. Матвеев пришел к заключению, что тип сезонной динамики лептодоры в озере не представляет собой устойчивую характеристику популяции, что вполне подтверждается нашими данными.

Если сравнить абсолютную величину пиков численности в 1973, 1974 [Матвеев, 1978] и 1978 гг., можно увидеть, что в 1978 г. лептодора достигает большей численности. (2400 экз/м² в 1978 г. против 1700 и 1200 экз/м² в 1974 и 1973 гг. соответственно). Однако В.Ф. Матвеев брал пробы днем сеткой с более мелким газом, что ведет к некоторой недооценке численности. Поэтому можно считать, что наши данные и данные В.Ф. Матвеева примерно сходны в том, что касается максимальной плотности, достигаемой популяцией лептодоры.

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛЕПТОДОРО И ЛИЧИНОК ХАОБОРУСА

Во многих, особенно крупных водоемах личинки хаоборуса совершают сезонные горизонтальные миграции. Зимой и весной личинки концентрируются в наиболее глубокой части водоема, затем в течение первой половины лета постепенно распространяются по всей его площади и вылет имаго происходит уже преимущественно у берега. Откладка яиц происходит также обычно в зоне прибрежной водной растительности. Затем постепенно восстанавливается типичная зимняя картина. Так описывают сезонные миграции многие авторы [Боруцкий, 1939; Wood, 1956; Щербаков, 1967; и др.]. Однозначного объяснения причин подобного поведения личинок пока не найдено.

Горизонтальные миграции личинок хаоборуса в оз. Глубоком выражены достаточно четко, на что указывал еще А.П. Щербаков [1967]. В табл. 1 приведены значения плотности личинок хаоборуса в эпилимнионе над разными глубинами в течение сезона. Видно, что в первой половине июня личинки 4 стадии старой генерации сосредоточены в основном в наиболее глубокой части озера, а к концу июня максимум плотности смещается в область глубин 20–16 м. В июле личинки старой генерации довольно равномерно распределены по всей пелагиали.

К сожалению, мы не брали количественных проб над глубинами менее 1 м, однако, как нам сообщил Н.М. Коровчинский, в августе 1978 г. над глубинами около 1 м им было обнаружено значительное количество ли-

Таблица 1

Сезонная динамика плотности хаоборуса над различными глубинами (в экз./м²)

Дата	Глубина, м				
	30-26	25-21	20-16	15-11	10-5
Старая генерация					
4. VI	250	125	85	25	10
8. VI	1000	280	245	160	55
15. VI	1000	220	265	305	115
22. VI	360	160	170	85	25
29. VI	275	395	570	290	95
3. VIII	115	275	135	40	30
6. VII	70	135	100	95	40
12. VII	55	50	80	65	105
16. VII	120	95	190	90	165
28. VII	65	40	95	120	55
2. VIII	25	45	0	20	20
Новая генерация, I + II стадии					
16. VI	0	5	5	0	5
28. VII	5	5	30	25	30
2. VIII	60	40	155	115	255
10. VIII	75	150	420	725	460
17. VIII	100	330	1105	1045	405
30. VIII	960	1385	2240	1130	445
6. IX	165	160	165	85	60
13. IX	20	30	20	70	70
23. IX	35	10	10	10	10
Новая генерация (III стадия)					
10. VIII	270	170	50	15	10
17. VIII	515	410	675	230	130
30. VIII	55	805	1110	1020	420
6. IX	525	785	905	440	45
13. IX	175	1290	220	570	150
23. IX	240	30	20	25	25
Новая генерация (IV стадия)					
10. VIII	30	55	20	5	25
17. VIII	70	40	40	90	25
30. VIII	85	195	100	220	185
6. IX	555	835	605	500	105
13. IX	200	930	120	170	210
23. IX	840	80	120	90	50

чинок хаоборуса, видимо, I стадии. Следует отметить, что личинки I стадии встречаются в наших пробах редко, уже 10 августа их число относилось к числу личинок II стадии как 1 : 8, и в дальнейшем их доля еще снижалась. Поэтому в табл. 1 отражена в основном динамика плотности II стадии. Очевидно, личинки I стадии проводят время в мелководной зоне и только после первой линьки мигрируют в пелагиаль. В августе и сентябре можно

Таблица 2

Численность лептодотры в разных частях пелагиали озера во второй половине летнего сезона 1978 г. (в экз./м²)

Дата	Глубина, м				
	30-26	25-21	20-16	15-11	10-5
16. VII	305	285	480	435	495
28. VII	1785	1600	2365	2000	1350
2. VIII	1150	1390	1120	1140	1155
10. VIII	1105	790	1250	1210	1905
30. VIII	1665	1110	1530	2130	3515
6. IX	160	80	95	100	130
13. IX	15	25	25	55	105
23. IX	60	120	70	70	90

наблюдать постепенное смещение максимума 1 + 2, а затем III и IV стадий к центру озера. 23 сентября плотность личинок III и IV стадий в зоне максимальных глубин на порядок превышает их плотность в остальной части озера.

Горизонтальное распределение лептодотры, начиная с 16 июля, отражено в табл. 2. Видно, что распределение довольно равномерное, и только 10-30 августа наблюдается отчетливое смещение популяции к берегу.

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ

Полученные нами данные говорят о том, что картина суточных вертикальных миграций, совершаемых личинками хаборуса в оз. Глубоком, примерно одинакова в июне, июле и августе (см. табл. 3). Незадолго до захода солнца личинки начинают подниматься вверх довольно компактной группой (не менее 70% популяции — в 5-метровом слое воды). Через 1,5-2 ч после захода солнца почти все личинки располагаются в верхних 5 м, что примерно соответствует эпилимниону, и находятся там все темное время. Примерно за час до восхода личинки хаборуса начинают опускаться вниз, причем не все одновременно, так что популяция довольно сильно "размазывается" по вертикали. К моменту восхода или несколько позже все личинки опускаются в нижние слои гиполимниона. Следует отметить, что в июне и июле миграции совершают личинки IV стадии старой генерации, а в августе — личинки II-IV стадий новой генерации.

Аналогичная картина миграций описана многими авторами для большинства видов хаборуса в глубоких стратифицированных водоемах. Некоторые виды ведут исключительно планктонный образ жизни и днем опускаются в металимнион или верхние слои гиполимниона, например, *S. americanus* и *S. terivittatus* [Fedorenko, Swift, 1972]. Большинство же видов, в том числе *S. crystallinus* и наиболее близкий к нему *S. flavicans*, проводят светлое время суток в бентали или в нижних слоях гиполимниона [Wood, 1956; Parma, 1971 и др.]. Личинки младших стадий — I и II — иногда не совершают миграций и проводят все время в эпилимнио-

Таблица 3

Вертикальное распределение хаоборуса в ночное время (% личинок в данном горизонте от общего числа в столбе воды), 1978 г.

Дата	Время суток	Слой воды, м			
		0-5	6-10	10-15	15-20
8. VI	21	0	4	21	75
	22	0	71	19	8
	23	79	7	6	1
	2,45	34	37	26	3
	3,15	6	30	52	12
	4	0	6	22	72
15. VI	22	0,5	92	7	0,5
	23	98	0,5	1	0,5
	24	94	5	1	0
	1	96	3	0	1
	2	96	3	0	0,5
	3	77	11	6	5
	4	1	4	32	63
15. VII	21	0	0	84	16
	22	6	90	3	1
	23	98	2	0	0
	2	90	6	3	1
	3	46	44	5	5
	4	2	6	28	64
16. VIII	20	22	70	8	—
	21	91	8	1	—
	3	93	6	1	—
	4	68	32	0	—
	5	3	64	33	—

не. В мелких водоемах миграций может вообще не быть. Следует также отметить, что в эпилимнион поднимается обычно не вся популяция, и процент мигрирующих личинок может колебаться в зависимости от времени года от 0 до 80–100%; весной и осенью процент мигрирующих личинок минимален, летом максимален [Wood, 1956]. Этим, в частности, объясняется резкое возрастание плотности личинок в толще воды в начале июня в нашем случае (рис. 1).

В.Ф. Матвеев [1978] показал, что доминирующие виды кладоцер в озере — *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata* и *Bosmina longirostris*, а также другие, не столь многочисленные виды в основном располагаются в эпилимнионе. Поэтому время пребывания личинок хаоборуса в верхних 5 м можно принять за время их контакта с популяциями жертв. В июне и июле это время равно 4–5 ч, а в августе — примерно 8 ч, в сентябре, видимо, оно увеличивается до 9–10 ч.

Мы также предприняли попытку более точно определить расположение личинок хаоборуса в эпилимнионе (табл. 4). Число личинок в слое 4–2 м было вычислено как разность между числом личинок в слое 4–0 м и в

Таблица 4

Вертикальное распределение личинок хаоборуса в верхних 6 м (в % от общего числа личинок в столбе воды)

Горизонт, м	Станции										Средн.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
0-2	2	26	19	100	38	41	36	21	26	5	31,4
2-4	41	65	25	0	18	31	20	17	41	18	27,6
4-6	57	9	56	0	44	28	44	62	33	77	41,0

слое 2-0 м; аналогично — в слое 6-4 м. Видно, что личинки хаоборуса достаточно случайным образом распределены в верхних 6 метрах, с некоторым сдвигом в область больших глубин. Правда, по некоторым данным [Berg, 1937], личинки хаоборуса могут избегать опускаемой сетки и света фонаря и уходить на большую глубину.

Возможно, применение более эффективных орудий лова даст возможность уточнить вертикальное распределение личинок хаоборуса в эпилимнионе в ночное время. Было также выяснено вертикальное распределение лептодоры в толще воды. Как и ожидалось, лептодора постоянно пребывает в верхних 5 метрах. По многочисленным литературным данным, лептодора во всех водоемах относится к эпилимниальным видам и может совершать лишь незначительные суточные вертикальные миграции с амплитудой 1-2 м [Costa, Cummins, 1969]. Для нас важно, что популяция лептодоры постоянно находится в контакте с популяциями своих потенциальных жертв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как лептодора, так и личинки хаоборуса являются активными хищниками. Лептодора переходит к хищному образу жизни по достижении половозрелости [Cummins et al., 1969]. Рацион взрослой особи составляет от 20 до 40% собственного веса в сутки, или от 10 до 40 рачков (в зависимости от размера жертв). Питание происходит в светлое и темное время примерно одинаково [Мордухай-Болтовская, 1958; 1960; Степанова, 1972]. Данные по составу пищи противоречивы: так Э.Д. Мордухай-Болтовская [1958, 1960] показала, что лептодора питается и клadoцерами, и копеподами, и коловратками; отмечали что лептодора питается только клadoцерами, не отдавая предпочтения тому или иному виду. Питание личинок хаоборуса происходит, видимо, только в толще воды. Опыты по питанию личинок, зарывшихся в грунт, не дали положительного результата [Parma, 1971]. Личинки могут питаться практически всеми видами зоопланктона [Berg, 1937; Parma, 1971; и др.]. Рацион зависит главным образом от вида, к которому принадлежат личинки. Для *S. flavicans* найден другими авторами рацион: около 0,8 экз/час на 1 личинку IV стадии (при питании клadoцерами и копеподами). В пределах одного вида рацион III и IV стадий различается незначительно, рацион II стадии в несколько раз меньше [Fedorenko, 1975b]. I стадия различных видов хаоборуса, по-

видимому, не относится к хищникам, и, во всяком случае, ее рацион несравнимо меньше рациона III и IV стадий. В ряде случаев показана элективность питания, причем предпочитают жертвы более мелких размеров [Allan, 1973; Dodson, 1972, 1974], в других работах показано отсутствие элективности [Fedorehko, 1975a].

И лептодора [Cummins et al., 1969], и личинки хаоборуса [Dodson, 1972; Fedorenko, 1975b] могут в сутки уничтожить до 10% и более от популяций своих жертв, что соответствует потреблению нескольких десятков и даже 100% продукции жертв. Тем самым они вносят существенный вклад в смертность мирных клadoцер, иногда свыше 90% [Dodson, 1972]. Косвенным доказательством значительного вклада пресса этих хищников в смертность клadoцер могут служить данные о значительной положительной корреляции динамики численности лептодора [Hall, 1964; Wright, 1965; De Bernardi, Giussani, 1975] и хищных личиночных стадий хаоборуса [Dodson, 1972] с динамикой смертности мирных клadoцер.

Рассмотрим полученные нами результаты с точки зрения возможного влияния лептодора и личинок хаоборуса на популяции мирных клadoцер оз. Глубокого. Пресс личинок хаоборуса на популяции клadoцер может быть значительным в июне и в последней половине августа — первой половине сентября. Осенью пресс должен быть больше, поскольку численность II и IV стадий в это время превышает июньскую численность IV стадии. Кроме того, осенью личинки хаоборуса проводят в эпилимнионе большую часть суток, чем летом, и рацион отдельной личинки должен быть выше. В июле и первой половине августа пресс личинок хаоборуса должен быть крайне незначительным. В предыдущие годы динамика плотности личинок хаоборуса была примерно такой же, как и в 1978 г., так что описанный ход изменения пресса, видимо, повторяется из года в год.

В силу своего срезнительно длинного жизненного цикла хаоборус не испытывает резких скачков численности, как, например, клadoцеры. Поэтому смертность, обусловленная прессом личинок хаоборуса, должна изменяться довольно плавно. Скачки плотности личинок хаоборуса в эпилимнионе могут быть вызваны только резким изменением процента мигрирующих личинок; специальных исследований для определения этого процента мы пока не проводили.

Лептодора, в отличие от личинок хаоборуса, может достигать максимума в разные годы в разное время, например в 1973 г. — в конце июля, в 1974 г. — в начале августа и в начале сентября [Матвеев, 1978], в 1978 г. — в начале июля, в конце июля и в конце августа. Число максимумов в течение сезона также может быть различным. Соответственно этому и пресс лептодора в разные годы изменяется по-разному.

Перепады численности лептодора чрезвычайно резки даже для клadoцер, и от минимума до минимума может пройти всего около 10 дней. Поэтому есть основания полагать, что именно лептодора может быть ответственна за резкие пики смертности клadoцер в оз. Глубоком.

ЛИТЕРАТУРА

Боруцкий Е.В. Динамика общей биомассы бентоса профундали Белого озера. — Тр. лимнол. ст. в Косино, 1939, вып. 22, с. 196—218.

Гиляров А.М. Питание *Cyclops strenuus* Fischer (Copepoda, Crustacea) в озере Глубо-

- ком (Московская область) в летнее время. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 2, с. 294–296.
- Матвеев В.Ф.* Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–1974 гг. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 9–28.
- Мордухай-Болтовская Э.Д.* Предварительные данные по питанию хищных клadoцер Leptodora kindtii (Focke) и Vythotrepes Leydig. — Докл. АН СССР, 1958, т. 122, № 4.
- Модухай-Болтовская Э.Д.* О питании хищных клadoцер Leptodora kindtii (Focke) и Vythotrepes Leydig. — Бюл. ин-та биол. водохр., 1960, вып. 6, с. 21–22.
- Степанова Л.А.* Рационы питания популяций Mesocyclops leukarti (Claus) и Leptodora kindtii (Focke) озера Ильмень. — Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 3, с. 90–92.
- Щербаков А.П.* Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967. 379 с.
- Berg K.* Contributions to the biology of Corethra Meigen. — Biol. medd., 1937, vol. 13, N 11, p. 1–101.
- Costa R.R., Cummins K.W.* Diurnal vertical migration patterns of Leptodora kindtii (Focke) (Crustacea, Cladocera) in a shallow eutrophic reservoir. — Intern. Rev. ges. Hydrobiol., 1969, vol. 54, p. 533–541.
- Cummins K.W., Costa R.R., Rowe R.E. et al.* Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter Leptodora kindtii (Focke) (Cladocera). — Oikos, 1969, vol. 20, p. 189–223.
- De Bernardi R., Giussani G.* Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. — Intern. Verein. Limnol., Verhändl., 1975, vol. 19, p. 2906–2912.
- Dodson S.I.* Mortality in a population of Daphnia rosea. — Ecology, 1972, vol. 53, N 6, p. 1011–1023.
- Dodson S.I.* Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. — Ecology, 1974, vol. 55, N 3, p. 605–613.
- Ghilarov A.M. [Гиларов А.М.]* Dynamics of cladoceran populations in a mesotrophic lake and main factors of its control. — Verh. internat. Verein. Limnol., 1981, vol. 21, p. 1, p. 509–512.
- Fedorenko A.Y.* Instar and species specific diets in two species of Chaoborus. — Limnol. and ocean., 1975a, vol. 20, p. 238–249.
- Fedorenko A.Y.* Feeding characteristics and predation impact of Chaoborus (Diptera, Chaoboridae) larva in a small lake. — Limnol. and ocean., 1975b, vol. 20, p. 250–258.
- Fedorenko A.Y.; Swift M.C.* Comparative biology of Chaoborus americanus and Chaoborus trivittatus in Eunice Lake, British Columbia. — Limnol. and ocean., 1972, vol. 17, p. 721–730.
- Hall D.J.* An experimental approach to the dynamics of a natural population of Daphnia galeata mendotae. — Ecology, 1964, vol. 45, N 1, p. 94–112.
- Parma S.* Notes on the larval taxonomy, ecology, and distribution of the Dutch Chaoborus species (Diptera, Chaoboridae). — Beaufortia, 1969, vol. 17, N 225, p. 21–50.
- Parma S.* Chaoborus flavicans (Meigen) (Diptera, Chaoboridae): an outecological study. N. v. Brouder offset. Rotterdam. 1971, 128 p.
- Saether O.* Nearctic and palaeartic Chaoboris (Diptera: Chaoboridae). — Fish. Res. Board Can., 1970, Bull. 174. 57 p.
- Wood K.G.* Ecology of Chaoborus (Diptera, Culicidae) in an Ontario Lake. — Ecology, 1956, vol. 34, p. 639–643.
- Wright J.C.* The population dynamics and production of Daphnia in Canyon Ferry Reservoir, Montana. — Limnology and ocean., 1965, vol. 10, p. 583–590.

О БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ В ЗАРОСЛЯХ КУБЫШКИ (*NUPHAR LUTEUM*) И ЦИКЛЕ ПОПУЛЯЦИИ *SIDA CRYSTALLINA*

Н.М. КОРОВЧИНСКИЙ

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Литоральная зона озер представляет собой очень сложный гетерогенный в пространстве и времени биоценоз с высоким разнообразием видов. Для того чтобы подойти к выяснению биоценотических связей, в этой зоне потребуется выделить более простые естественные комплексы наиболее тесно связанных друг с другом видов.

На основании исследований численности и пространственного распределения ракообразных в зарослях кубышки озера Глубокого выяснилось, что нижняя поверхность крупных плавающих на поверхности воды листьев этих растений представляет собой биотоп, к которому почти исключительно приурочено несколько наиболее массовых видов фитофильных ракообразных [Коровчинский, 1978а]. Одним из этих видов является своеобразный по биологии рачок *Sida crystallina* (Cladocera: Sididae). В связи со своими крупными размерами и наибольшей численностью он занимает стержневое положение в данном ценозе. Казалось необходимым провести дополнительное более подробное изучение некоторых сторон его биологии, касающиеся сезонного жизненного цикла популяции, сведения о которых отсутствуют в литературе.

В целом настоящая работа представляет собой попытку наметить некоторые черты структуры и функционирования отмеченного ценоза.

МЕТОДИКА

Работа проводилась на оз. Глубоком в мае—октябре 1977 и мае—августе 1978 гг. Пробы собирались в одном из заливчиков южного берега озера. Для определения размерно-возрастного, полового состава, плодовитости популяции *Sida crystallina* заросли кубышки облавливались каждые 6—10 дней (весной 1978 г. каждые 1—3 дня) скачком из газа № 52, затем случайная выборка из 100 особей фиксировалась в камере Богорова и тут же просматривалась и обмеривалась под биноклем. При промерах все особи были разбиты по длине тела на 12 классов от 0,6 до 3,0 мм. Количественные сборы фауны с плавающими листьями производились в июне—августе 1978 г. через 6—7 дней специальным методом, описанным ранее [Коровчинский, 1978а]. Каждый раз собирались животные с 5 листьев. Для сбора проб в поверхностном слое свободной воды применялся 10-литровый планктоночерпатель Вовка.

Для определения степени выедания беспозвоночных в этих же зарослях кубышки подъемником были отловлены в течение августа 68 экз. сеголеток окуня и плотвы, а ставными сетями 6 взрослых особей этих видов. Кроме того, проводились опыты по выеданию *S. crystallina* сеголетками

плотвы (в августе они преобладали в зарослях). Для этого использовались 5-литровые стеклянные банки и кристаллизаторы, в каждый из которых сажалось по 50 особей ракообразных с пропорцией молоди и половозрелых самок сходной с таковой в озере в данное время. Сосуды ставились в воду у берега, в один подсаживалось по одной рыбе, другие оставались контрольными. Каждый опыт проводился 1–5 дней с 2–3 повторностями.

Автор выражает глубокую благодарность О.С. Бойковой за помощь в исследовании содержимого желудков рыб и предоставление сведений по их питанию в оз. Глубоком.

РЕЗУЛЬТАТЫ

До недавнего времени отсутствовали сколько-нибудь подробные сведения о сезонной динамике численности, вертикальном и горизонтальном распределении *Sida crystallina*. Имеющиеся данные о индивидуальном росте, возрастном составе популяции [Воскресенский, Лебедева, 1964], как и некоторые другие, относятся только к летнему периоду или очень фрагментарны. Совсем недавно появились работы, специально касающиеся плодовитости данного вида [Зимбалевская, 1977, 1978], роста, развития яиц [Bottrell, 1975a, 1975b]. Таким образом, кажется важным показать количественно полный жизненный цикл от весеннего выхода из стойких зимующих яиц до осени популяции *S. crystallina*, занимающей доминирующее положение среди фитофильных видов в зарослях *Nuphar luteum*. Наблюдения двух лет взаимно дополняют друг друга.

Первые ювенильные особи *S. crystallina*, большей частью около 0,8 мм длиной, были обнаружены в 1978 г. 14 мая при температуре воды 7,6°, так что выход из стойких яиц начался, видимо, не ранее 1–2 дней до того. На рис. 1 представлена динамика изменений размерно-возрастного состава популяции данного вида в мае. Хорошо заметно, что по крайней мере до 22 мая присутствуют особи наименьшего размера и это определенно говорит о том, что выход молоди из стойких яиц не происходит одновременно, а растягивается на довольно продолжительный срок, в данном случае около 10 дней. Время вылупления из таких яиц определяется температурой, а также, вероятно, длительностью освещения и освещенностью, как это установлено для *Meigoxus denticulatus* [Shan, 1970]. Вполне поэтому возможно предположить, что стойкие яйца, опустившись осенью на дно и подводную растительность, весной оказываются в различных условиях — одни остаются на поверхности, другие погружаются глубже, заносятся осадками и реагируют на наступление благоприятных условий позже.

В конце предполагаемого периода выхода молоди из стойких яиц была сделана попытка подсчета ее с помощью планктоночерпателя Вовка в двух удаленных друг от друга участках литорали. Оказалось, что на 1 м³ в каждой из точек приходится около 300–600 экз. сид. Конечно, эти данные весьма приблизительны, поскольку достаточно полно собрать рачков, не сконцентрированных еще в наибольшей массе под плавающими листьями и рассеянных довольно сложно (не только поднимающихся со дна растений, затонувших стволах и пр.), имеющимися количественными орудиями лова нельзя.

Первые партеногенетические самки отмечены 27–28 мая, через две неде-

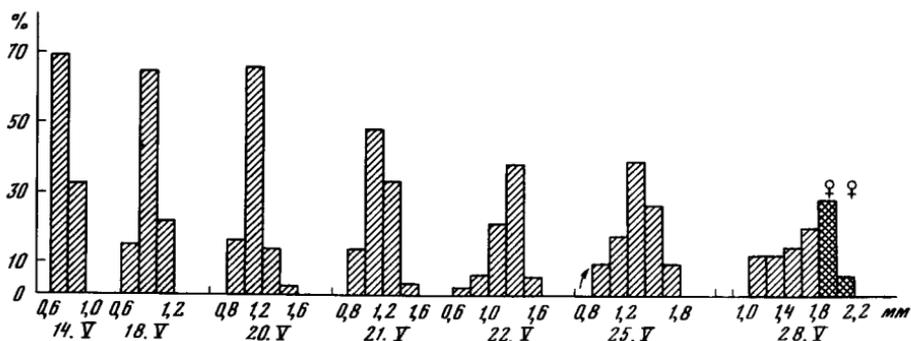


Рис. 1. Динамика изменений размерно-возрастного состава первого поколения особей *Sida crystallina*, вышедших из стойких яиц в мае 1978 г.

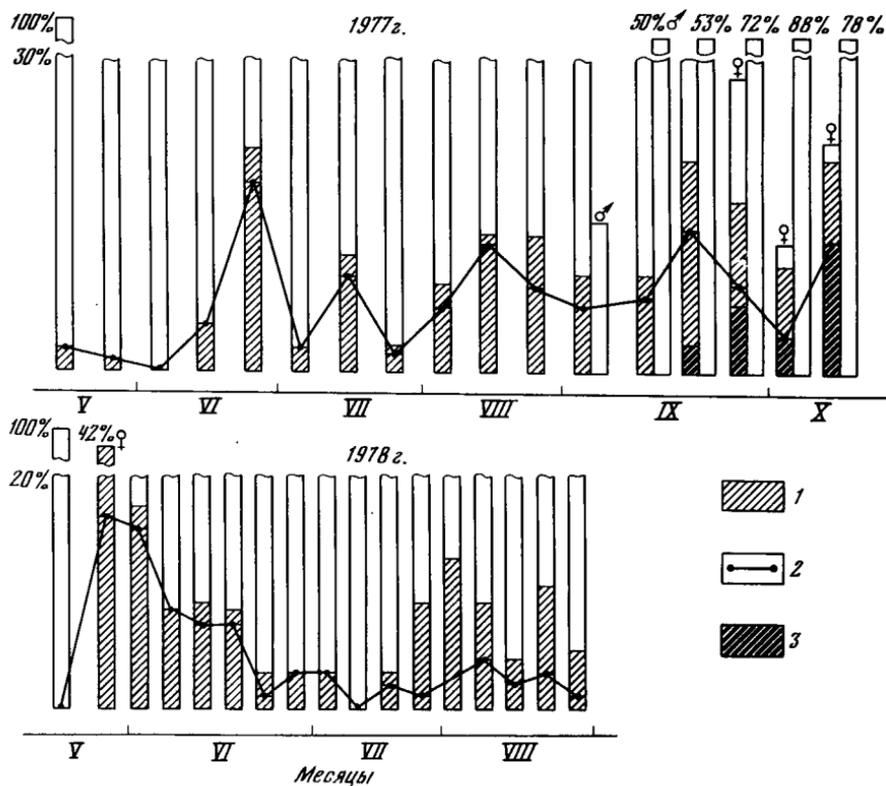


Рис. 2. Относительное количество половозрелых (1), яйценесущих (2), в том числе гамогенетические яйца (3) самок и самцов в популяции *Sida crystallina* оз. Глубоко-го по наблюдениям двух лет

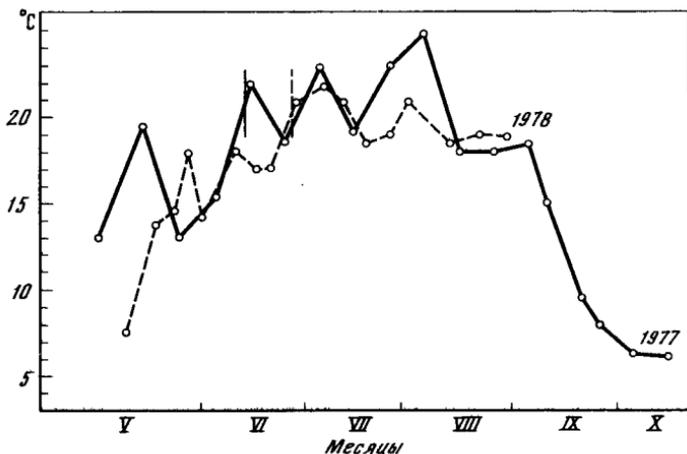


Рис. 3. Температура поверхностного слоя воды в зарослях кубышки за два года (вертикальные линии – время начала цветения кубышки)

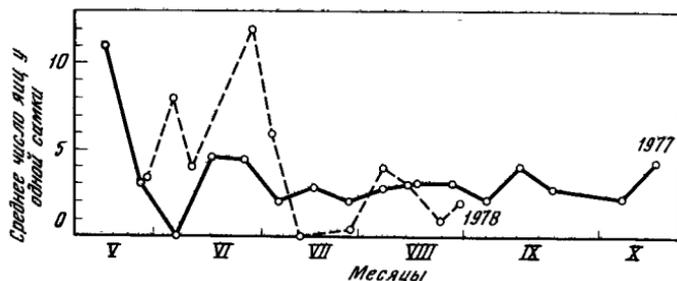


Рис. 4. Плодовитость популяции *Sida crystallina* по наблюдениям двух лет

ли после начала выплывания. В это время процент их от численности всех особей наивысший (42% половозрелых самок и 17% яйценесущих), но скоро он довольно резко снижается (17% половозрелых и 16% яйценесущих) и весь остальной период остается на низком уровне (рис. 2). Быстрому половому созреванию особей в конце мая соответствует значительное повышение температуры воды (рис. 3). Вероятно, эта же причина повлияла на заметное увеличение доли половозрелых самок во второй половине июня 1977 г.

Следует заметить, что 1977 г. был теплый, а в следующем году прогрев воды и связанные с ним многие биологические явления задержались примерно на две недели. Это можно видеть, например, по началу цветения кубышки (15 и 28 июня соответственно; отмечено линиями на рис. 3).

В течение лета популяция *S. crystallina* на 90% и более состоит из молодых неполовозрелых особей, доля взрослых самок очень невелика, еще меньше доля яйценесущих самок. Такая картина представлена и другими авторами [Воскресенский, Лебедева, 1964]. В некоторые периоды численность половозрелых самок была чрезвычайно низкая – менее 1% от числа всех особей.

Плодовитость, высокая весной — в начале лета, затем резко снижается и до конца сезона незначительно колеблется около одного уровня (рис. 4). Сравнивая сказанное с данными по пелагическому сообществу (устное сообщение В.Ф. Матвеева), можно заключить, что у видов последнего наблюдается обратное: более высокий процент половозрелых самок и более низкая плодовитость.

Самцы *S. crystallina* в 1977 г. появились в первой декаде сентября, а уже к середине этого месяца они составляли 50% популяции. Среди самок значительно повысилась доля половозрелых. Самки с гамогенетическими яйцами отмечены с третьей декады сентября, но партеногенетическое размножение продолжалось до конца сентября. В октябре численность самцов достигла максимальной величины (88–78% всех особей 5 и 15 октября соответственно), подавляющее число самок было половозрелыми и они несли только гамогенетические яйца (рис. 2). В целом откладка стойких яиц продолжалась около месяца.

Преобладание самцов в популяции во время полового размножения, видимо, имеет вполне определенный смысл, поскольку благодаря этому значительно повышается вероятность оплодотворения всех самок. Так, Мураками установил, что если в популяции *Moina macgосora* самцы составляют менее 40%, то часть самок образует пустые эфиппиумы [Murakami, 1961; цит. по: Смирнов, 1975].

Интересно отметить, что в оз. Глубоком практически не попадались самки *S. crystallina* с более чем 16 партеногенетическими яйцами (только один раз весной встречена особь с 25 яйцами), в подавляющем большинстве случаев их было не более 6–8. Во многих других водоемах эти ракообразные гораздо более плодовиты. Так, в эвтрофном озере в Белоруссии самки с менее чем 10 яйцами (10–24) не встречались [Черемисова, 1962]; у крупных самок в Рыбинском водохранилище было до 30–35 эмбрионов [Воскресенский, Лебедева, 1964]!, а в водоемах Днепра отмечены самки, несущие до 61 яйца (!) [Зимбалевская, 1978]. Важную роль в данном случае должны играть пищевые условия. Фактором отсутствия крупных наиболее плодовитых самок может быть и усиленное выедание их, о чем подробнее будет сказано ниже.

Еще одним указанием на недостаток пищи является факт нахождения, иногда в значительном числе, мертвых особей *S. crystallina*, большей частью молоди. Одной из особенностей этих рачков является то, что, погибнув, они не открепляются от субстрата. В наибольшем числе мертвые сиды на листьях кубышки отмечены в конце мая 1978 г. (до 40% от числа живых) и довольно регулярно встречались в малом количестве в летних пробах.

Обнаруженное явление представляется весьма существенным в жизни сообщества, обитающего на нижней поверхности плавающих листьев, так как трупы сид, не осаждаясь вниз и оставаясь на листе, могут служить дополнительным источником накопления здесь пищевого материала.

Осенью и в одном случае весной у некоторых самок *S. crystallina* имелись зараженные партеногенетические (в одном случае гамогенетические) яйца или эмбрионы рыхлого темно-сероватого вида. В большинстве случаев зараженными были все яйца в выводковой камере, реже одиночные. По имеющимся данным [Green, 1974], заражение с такими симптомами могут вызывать бактерии *Spirobacillus* и грибы *Blastulidium*, причем заражение

у *S. crystallina* отмечено этим автором как раз в мае—июне и сентябре—ноябре.

Исследование сообщества, приуроченного к плавающим листьям кубышки, началось с начала июня 1978 г., когда заросли этих растений полностью сформировались. В состав данного сообщества входит довольно постоянное число основных, наиболее здесь многочисленных видов фитофильных ракообразных и представителей других групп беспозвоночных, которые в открытой воде между листьями почти не встречаются. Их количество здесь, как показал облов планктоночерпателем, в десятки—сотни раз меньше, чем непосредственно под листьями. Постоянными доминирующими видами являются *Sida crystallina*, *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus truncatus* и *Graptoleberis testudinaria*, что совпадает с данными 1975 г. Как различие отмечу почти полное отсутствие *Alonella exigua* в период исследования, что может быть связано со сдвигом на более поздние сроки времени ее заметного развития из-за сравнительно более холодной погоды.

Примечательно, что в некоторых озерах США [Quade, 1968] и водоемах Австралии [Shiel, 1976] отмечено доминирование в фитофильных биоценозах перечисленных или близких видов. В значительно меньшем числе и периодически здесь попадались клadoцеры *Alona costata*, *A. guttata*, *Alonella nana*, *Acroporus harpae*, *Diapertura affinis*, *Preufoxus laevis*, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus*, копеподы *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops macrurus*, *E. macruroides*, *Microcyclus bicolor*, из остракод наиболее массовые в настоящее время *Syridopsis vidua*. Картина процентного соотношения обилия видов ракообразных в целом соответствует схемам, предложенным Пеннаком [Pennak, 1966] для зарослей литорали озер штата Колорадо (США).

Постоянными обитателями подводной стороны листьев *Nuphar luteum* являются также личинки хирономид родов *Limnochironomus*, *Endochironomus*, *Eukiefferiella*, *Clyptotendipes*, *Paratanytarsus* и наиболее многочисленные *Coqunoneura*. Пространственно хирономиды тяготеют к средней части листа возле центральной жилки, где в наибольшей степени развивается перифитон [Щербаков, 1967] и, видимо, наиболее спокойно при волнении. Из других насекомых отмечены куколки *Diptera*, мелкие личинки поденок и по одному разу мелкие веснянки и только что вылупившиеся личинки *Chaoborus*.

Довольно регулярно встречались *Stylaria lacustris*, моллюски и их кладки, изредка мелкие *Hirudinea*, гидры и клещи, в большинстве случаев нимфы. При сравнении со списком фауны зарослей кубышки, изученных А.П. Щербаковым в 1956 г. [Щербаков, 1967], заметны различия. Так, в ряду многочисленных здесь не был отмечен *Chydorus sphaericus*, очень мал список *Chironomidae* и личинки вислокрылок, которые, по его словам, "приурочены именно к этим зарослям" и мной не были встречены. Облов зарослей в ночное время показал, что состав фауны и количество отдельных видов под плавающими листьями сходны с дневными, то есть сколько-нибудь заметных миграций не происходит.

Горизонтальное распределение фауны под листьями в первую половину периода наблюдений было довольно равномерным, но со второй половины июля положение изменилось. На листьях кубышки в большом числе появились личинки жуков *Galerucella*, которые сильно выгрызали листовую

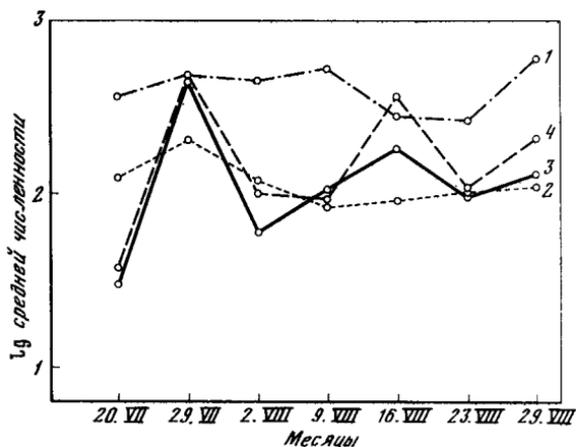


Рис. 5. Численность Chydoridae и *Sida crystallina* на старых (1 и 4 соответственно) и молодых (2 и 3 соответственно) листьях кубышки

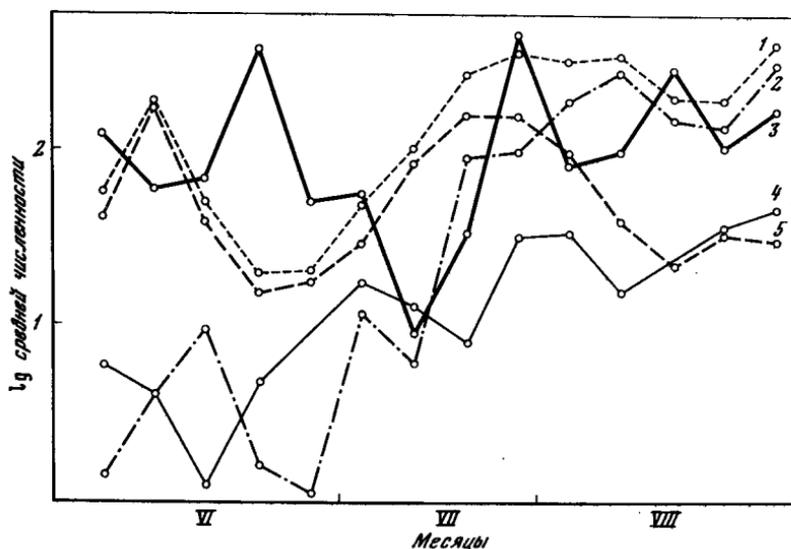


Рис. 6. Динамика численности основных представителей фауны обитающей на нижней поверхности листьев кубышки

1 – все Chydoridae; 2 – *Pleuroxus truncatus*; 3 – *Sida*; 4 – Chironomidae; 5 – *Chydorus sphaericus*.

поверхность с верхней стороны. Листья приобретали ажурный вид, и их площадь при этом сокращалась во многих случаях до половины. Среди листьев было много старых отмирающих. Не исключено, что в разрушении листьев участвует и перифитон, как это показано новейшими исследованиями для *Potamogeton pectinatus* [Heward-Williams, Davies 1978]. Сообразно с гетерогенностью субстрата изменилось и распределение связанных с ним некото-

рых представителей фауны (для сравнения пробы брались с целыми и с изъеденными старыми листьями). Сказанное особенно касается хидорид. На рис. 5 показана численность *S. crystallina* и видов Chydoridae в целом на двух типах листьев кубышки во вторую половину летнего сезона. Хорошо видно, что на старых листьях хидорид постоянно намного больше. В первую очередь это было характерно для *Pleuroxus truncatus*. И это вполне понятно так как эти ракообразные по способу питания относятся ко вторичным фильтраторам, соскребаящим пищевые частицы непосредственно с субстрата, а разлагающиеся листья могут предоставить детрит с пышно развивающейся здесь же бактериальной флорой в изобилии. Численность *S. crystallina*, отфильтровывающих пищу из окружающей воды, на двух типах листьев более сходна. Не исключено, что разложение листьев способствует и их питанию. Количество хирономид как детритоедов так же было постоянно в 2–4 раза выше на старых листьях.

На рис. 6 представлена динамика численности основных видов и групп исследуемого сообщества. Для построения графиков использованы данные по средней численности животных на один лист. При сравнении с показателями 1975 г. видно, что в целом ход кривых численности *S. crystallina* похож, причем в 1975 г. первый максимум и спад численности в середине лета менее выражены, что, возможно, связано с меньшей частотой взятия проб. Из хидорид в первую половину лета преобладал *Chydorus sphaericus* (в среднем до 180 экз./лист), ближе к августу на первое место вышел *Pleuroxus truncatus*. Численность хирономид постепенно повышалась к осени.

Теперь рассмотрим более подробно взаимоотношения видов и групп между собой. По способу питания всех основных представителей населения подводной части листьев, кроме хищников, можно разделить, о чем кратко уже говорилось выше, на потребляющих пищу непосредственно с поверхности листа (Chydoridae, Chironomidae) и отфильтровывающих ее из окружающего слоя воды, к которым относится единственный вид — *Sida crystallina*. Таким образом, оказывается, что этот вид занимает в данном сообществе совершенно особое положение, избегая непосредственной пищевой конкуренции с другими видами.

Но тут же возникает вопрос — если все рассматриваемые виды так или иначе тяготеют к субстрату — листу, то не возникает ли конкуренция из-за места на этом субстрате, не действует ли фактор беспокойства из-за высокой скученности особей? Имеющиеся данные, как представляется, позволяют ответить отрицательно. Так, общая численность животных на изъеденных листьях с уменьшенной намного суммарной площадью не меньше, а часто больше, чем на целых. Это касается и отдельных видов. Например, наблюдается не уменьшение, а, наоборот, часто некоторое увеличение численности *S. crystallina* на старых листьях кубышки, где хидориды и хирономиды особенно многочисленны.

Наглядно сказанное выше иллюстрирует рис. 6, на котором виден подъем общего числа животных во второй половине лета. Установив в общих чертах, что *S. crystallina* избегает пищевой и пространственной конкуренции с соседствующими видами, обратимся к взаимоотношениям этого вида с хищниками. При обработке проб сразу бросается в глаза, что хищные беспозвоночные встречаются в очень незначительном числе. Совершенно от-

Т а б л и ц а 1

Содержимое желудков и кишечника рыб (окунь, плотва), пойманных в зарослях кубышки в 1978 г.

Дата лова	Вид рыб и число просмотренных желудков	Число		Преобладающая пища
		желудков с Sida	экз. Sida в одном желудке	
30–31. VII	Сеголетки окуня – 25	4	1–10 (5) *	Eudiaptomus graciloides, личинки хирономид, хидориды (Ascomeres harpae, Bipertura affinis)
7–8 VIII	Сеголетки плотвы – 9 Взрослая плотва – 2 Взрослый окунь – 4	6	1–4 (2)	Хидориды (Ascomeres harpae, Bipertura affinis, Camptocercus rectirostris), личинки хирономид, насекомые
16. VIII	Сеголетки плотвы – 13	2	1–2 (2)	Diaphanosoma brachyurum, Daphnia sp., насекомые, подоросли
23. VIII	Сеголетки плотвы – 8 Сеголетки окуня – 1	–	–	Diaphanosoma brachyurum, Bosmina longirostris, насекомые, растительный детрит
30. VIII– I.IX	Сеголетки плотвы – 10 Сеголетки окуня – 2	4	1–20 (10)	Diaphanosoma brachyurum, Bosmina longirostris, детрит

* В скобках – среднее число экземпляров.

Т а б л и ц а 2

Результаты опытов по выеданию сиды сеголетками плотвы

Условия опыта	Опыт I		Опыт II		Опыт III	
	начало	конец	начало	конец	начало	конец
С рыбой	45	0	45	0	47	0
	5	0	5	0	3	0
Без рыбы (контроль)	45	63	45	53	47	44
	5	13	5	6	3	4
	Опыт IV		Опыт V		Опыт VI	
Сеголеток плотвы, есть лист кубышки	47	5	47	14	47	21
Сеголеток плотвы, нет листа кубышки	3	1	3	0	3	1
	47	0	47	2	47	3
	3	0	3	0	3	0

существовали хищные олигохеты и насекомые, в частности личинки стрекоз, которые, по имеющимся данным, могут активно потреблять сид [Садырин, 1977], регулярно, но в очень малом числе попадались мелкие виды клещей, иногда пиявки. В более заметном числе присутствовали только хищные циклопы — *Macrocyclops albidus* (со второй половины июля в среднем до 5–6 экз.), вид, который в основном концентрируется у дна [Коровчинский, 1978а]. К сожалению, нет сообщений о поедании *S. crystallina* макроклопами, но, по косвенным данным, о питании хищных циклопов [Монаков, 1976] можно предположить, что сиды, особенно взрослые самки, обладающие значительными размерами и относительно твердыми покровами, могут избежать выедания.

Не следует совсем отбрасывать возможность заметного влияния хищных беспозвоночных на численность *S. crystallina* в исследуемом биоценозе и это потребует опытной проверки. Факт выедания ракообразных этого вида рыбами представляется более конкретным и потому его надо рассмотреть подробнее.

В табл. 1 представлены результаты вскрытия желудков и кишечника 74 рыб (большой частью сеголетков плотвы и окуня), пойманных в зарослях кубышки в течение августа, когда численность *S. crystallina* была высокой (см. рис. 6). Можно видеть, что потребление этих ракообразных незначительно, в том числе и во время пика их численности в самом конце июля. Относительно незначительное потребление сид отмечено и О.С. Бойковой, изучавшей питание взрослых окуней [Бойкова, 1978], плотвы, сеголеток этих видов рыб (данные О.С. Бойковой) оз. Глубокого в течение ряда лет. От года к году показатели выедания различаются, и только в 1975 г. они были ощутимо высокими во время максимальной численности *S. crystallina* (в среднем 88 экз. на один желудок окуня). При этом сиды были найдены примерно у половины пойманных рыб и только у немногих они преобладали в желудках (до 250–600 особей). В значительно большей степени поедаются планктонные ракообразные, придонные виды хидорид, насекомые, в том числе личинки хирономид и растительный детрит. Бросается в глаза, что съеденные сиды являются часто взрослыми самками, нередко яйцесущими.

Проделанные опыты по выеданию сеголетками плотвы *S. crystallina* (табл. 2) показали, что эти рачки могут выедаться очень интенсивно (опыты I–III), но с изменением условий опытов, когда в один из кристаллизаторов был положен лист кубышки, картина изменилась (опыты IV–VI). А именно в кристаллизаторах с листом заметное количество особей не съедалось. Можно предположить, что лист является для рачков как бы убежищем, способствующим их выживанию. Если же учесть, что в сосудах часть рачков прикрепляется не к листу, а к стенкам, где рыбы могут легко их достать, что хорошо видно из первых опытов, то вполне допустимо, что в природе выживаемость еще больше.

Опыты по сравнению выедания взрослых самок и молоди, которых помещали в равном числе (по 20 особей) вместе с кристаллизаторами с листьями кубышки, показали, что практически все самки выедаются, тогда как часть молоди (не менее 25%) обязательно выживает. Это хорошо согласуется с приводимыми прежде данными о частой встречаемости половозрелых самок в желудках рыб и о незначительной доли их в популяции.

Действительно, взрослые *S. crystallina* являются очень заметной добычей благодаря крупному массивному телу, иногда имеющему разноцветную окраску, не очень прозрачным покровам, окрашенным в зеленый или желто-коричневый цвет яйцам, довольно крупному глазу и кишечнику, заполненному пищей. С другой стороны, представители этого вида относительно очень мало подвижны, особенно взрослые особи [Коровчинский, 1978б], и такая черта поведения, несомненно, является благотворной для их выживания. Имеется предположение, что рыбы (окуни) поедают сид не с поверхности субстрата, а из толщи воды. Поедание происходит по методу "пошгучного" лова [Грезе, 1939].

Таким образом, можно заключить, что наибольший пресс выедания рыбами действует на взрослых самок *S. crystallina*. Только во время массового выедания этого вида при пике его численности в июле 1975 г., о чем было сказано выше, в желудках было много молоди. При такой избирательности даже относительно незначительное потребление может существенно действовать на всю популяцию.

В дополнение следует сказать, что в 1977 г. в малом числе, но регулярно попадались самки *S. crystallina* более 2,5 мм (2,5–3,0 мм) длиной, тогда как в следующем году самки крупнее 2,4 мм не были встречены. Поскольку для 1977 г. было характерно образование по всему побережью озера массовых скоплений нитчатых водорослей, можно предположить, что они препятствовали выеданию сид рыбами, в том числе особенно крупных, наиболее предпочитаемых. В 1978 г. такие скопления водорослей отсутствовали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заросшей литорали оз. Глубокого было выбрано для более детального биоценогического изучения достаточно обособленное сообщество животных, обитающих на нижней стороне плавающих листьев кубышки, — *Nuphar luteum*. Наиболее многочисленными видами этого сообщества в течение летнего сезона были кладоцеры *Sida crystallina*, *Chydorus sphaericus* и *Pleuroxus truncatus*. На втором месте по численности стояли хирономиды. Был изучен жизненный цикл популяции доминирующего вида *S. crystallina* от начала выхода особей из стойких зимующих яиц весной до времени исчезновения из состава фауны осенью. Констатирована постепенность выхода первого поколения из стойких яиц, что можно связать с различными условиями, в которые эти отложенные яйца попадают. В летнее время популяция сид более чем на 90% состоит из молоди, взрослые, а тем более яйценесущие самки относительно редки. По сравнению с некоторыми другими водоемами их размеры и индивидуальная плодовитость низкие.

Важным фактором в жизнедеятельности изучаемого сообщества, обитающего вблизи границы водной и воздушной среды, является его опосредованное взаимодействие с представителями фауны последней. Это выражается в том, что во второй половине лета на верхней стороне плавающих листьев в большом числе появляются листогрызущие личинки жуков рода *Galerucella nymphaeae*. Изгрызенные листья приобретают ажурный вид, их площадь сильно сокращается, среди них появляется много отмирающих разлагающихся. Оказалось, что на этих старых листьях *Chydoridae* и *Chiro-*

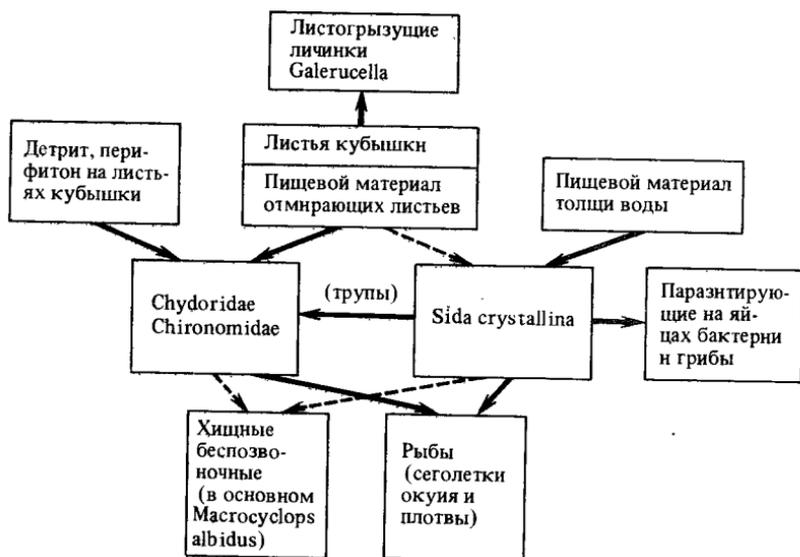


Рис. 7. Схема биоценологических взаимоотношений в зарослях кубышки (стрелки направлены от объекта потребления к потребителю; пунктирные стрелки – возможные связи)

nomidae, питающиеся непосредственно с субстрата, скапливаются в значительно большем числе, чем на молодых листьях. Это, конечно, связано с особым обилием пищи, предоставляемой разлагающимися листьями. Рассмотренные явления обуславливают горизонтальную неравномерность распределения представителей упомянутых групп в зарослях.

Членов сообщества, приуроченного к нижней поверхности листьев кубышки, по способу питания можно разбить на три основные группы: 1) добывающих пищу с субстрата (вторичные фильтраторы Chydoridae, собиратели Chironomidae), 2) улавливающих пищу из окружающей воды (первичные фильтраторы, к которым относится один вид – *Sida crystallina*) и 3) хищных беспозвоночных. Последних оказалось здесь очень мало, чаще других попадался *Macroscyclops albidus*. Важным элементом, взаимодействующим с перечисленными тремя, являются рыбы (в наибольшем количестве в зарослях кубышки держатся сеголетки окуня и плотвы).

Благодаря уникальности своего способа питания *S. crystallina* избегает непосредственной пищевой конкуренции с соседствующими видами, что, видимо, немало способствует ее процветанию в данном сообществе. Установлено также, что этот вид не конкурирует с другими и за место на субстрате.

С другой стороны, довольно регулярное нахождение, причем иногда в большом числе, мертвых особей *S. crystallina* дает возможность предполагать наличие внутривидовой конкуренции. Дальнейшая работа позволит более определенно решить этот вопрос. Влияние паразитирующих на яйцах бактерий и грибов представляется незначительным. Часто мертвые сиды остаются прикрепленными к нижней стороне плавающих листьев и тем самым обеспечивается дополнительный источник питания для обитающих

здесь детритоедов. Слизь сопутствующая жизнедеятельности хирономид, моллюсков, также может способствовать задержанию пищевых частиц на поверхности листьев.

На основании полученных данных трудно сказать что-либо о влиянии на популяцию *S. crystallina* хищных беспозвоночных. Их малая численность в данном местообитании и некоторые другие приведенные выше соображения дали повод пока формально не учитывать их воздействия.

Опыты по выеданию *S. crystallina* сеголетками плотвы показали, что эти ракообразные могут интенсивно выедаться. В желудках же рыб, пойманных в водоеме, в том числе в зарослях кубышки, они присутствовали далеко не всегда и в большинстве случаев в малом числе; непропорционально часто в желудках встречались взрослые самки. Последующие опыты выявили, что листья кубышки можно рассматривать как убежища для сид (и, видимо, не только для них, поскольку совместно живущие с ними виды хидорид также редко встречались в желудках) от выедания рыбами.

Безусловно, относительно неподвижный образ жизни *S. crystallina* тоже является существенным фактором их выживания. Особенно это относится к взрослым самкам, которые больше времени проводят, прикрепившись к субстрату, чем молодь. Не будь этого, рыбы уничтожили бы их всех в короткий срок, так как при плавании они легко заметны благодаря своей величине и окраске.

На рис. 7 приведена схема обсуждаемых биоценологических взаимоотношений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойкова О.С. О питании окуня в озере Глубоком. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 43—53.
- Воскресенский К.А., Лебедева Л.И. Изучение популяций кладоцер методом полуизоляции в водоеме. — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 4, с. 518—524.
- Грезе Б.С. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем — сеголетком. — Изв. ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 291—321.
- Зимбалева Л.Н. Плодовитость *Sida crystallina* и *Simocephalus vetulus* и ее связь с численностью популяций. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 7, с. 1015—1020.
- Зимбалева Л.Н. Плодовитость *Sida crystallina* (O.F. Mull.) и *Simocephalus vetulus* (O.F. Mull.). — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 1, с. 48—54.
- Коровчинский Н.М. Сезонная динамика и пространственное распределение ракообразных в прибрежье озера Глубокого. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978а, с. 29—42.
- Коровчинский Н.М. О распространении прибрежных ракообразных в пелагиали озера Глубокого в связи с их поведением. — В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. симпозиума по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978б, с. 21—22.
- Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 1976. 170 с.
- Садырин В.М. Суточный рацион личинок стрекоз (*Coenagrion armatum* Charp) в условиях эксперимента. — Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 3, с. 22—24.
- Смирнов Н.Н. Биология ветвистоусых ракообразных. — В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных, 1975, т. 3. 116 с.
- Черемисова К.А. К познанию биологии *Sida crystallina* (O.F. Müller), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) и некоторых представителей семейства Bosminidae. — В кн.: Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск: 1962, с. 209—218.
- Щербakov А.П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. М.: Наука, 1967. 379 с.
- Bottrell H.N. The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the river Thames, with a discussion of temperature function. — *Oecologia* (Berl.), 1975, vol. 18, p. 63—84.

- Bottrell H.H.* Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the river Thames. — *Oecologia* (Berl.), 1975b, vol. 19, p. 129–140.
- Green J.* Parasites and epibionts of Cladocera. — *Trans. zool. Soc. London*, 1974, vol. 32, p. 417–515.
- Heward-Williams C., Davies B.R.* The influence of periphyton on the surface structure of a *Potamogeton pectinatus* L. leaf (an hypothesis). — *Aquat. Bot.*, 1978, vol. 5, N 1, p. 87–91.
- Pennak R.W.* Structure of zooplankton population in the littoral macrophyte zone of some Colorado lakes. — *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1966, vol. 85, N 3, p. 329–349.
- Quade H.W.* Cladoceran faunas associated with aquatic macrophytes in some lake in northwestern Minnesota. — *Ecology*, 1968, vol. 50, N 2, p. 170–179.
- Shan* 1970. См.: Смирнов Н.Н. 1975.
- Shiel R.J.* Association of Entomostraca with Weedbed Habitats in a Billabong of the Goulburn, River, Victoria. — *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 1976, vol. 27, N 4, p. 533–549.

УДК 591.524.16 + 595.31

НАСЕЛЕНИЕ УРЕЗА ВОДЫ

Н.Н. СМИРНОВ

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Зоопланктон зарослей оз. Глубокого представлен видами *Ceriodaphnia*, *Polyphemus pediculus*, *Cyclopoidea*, *Hydracarina* и различными *Chydoridae*, в разной мере плавающими у поверхности растений и грунта. Планктонное население зарослей разного морфологического характера, а именно хвоща и тростника, кубышки, подводных макрофитов, несомненно различно и пока недостаточно изучено. В населении зарослей преобладают разнообразные формы, использующие растения как субстрат.

Население уреза воды, т.е. литорали непосредственно у берега, разнообразно, но до сих пор не изучалось. Для выяснения состава населения уреза воды в условиях защищенной литорали, т.е. вдоль берега на участках с зарослями полупогруженных растений, были взяты пробы путем зачерпывания и фильтрации через планктонную сеть. Вода зачерпывалась насколько возможно вблизи берега с глубины примерно 10 см, что обычно приходилось на расстояние менее 1 м от плотного берега, с июня по сентябрь (с 9-го по 17-е число). Зона уреза воды, наблюдавшаяся в данном случае, защищена широкой полосой зарослей тростника и хвоща от открытой воды. Дно здесь сплошь покрыто растительными остатками и опавшими листьями деревьев. В пробы попадали планктонные беспозвоночные и за счет некоторого взмучивания донного материала *Oligochaeta*, личинки *Ephemeroptera* и т.п. Подсчитывались все животные, кроме крупных моллюсков, жуков, личинок стрекоз и т.п.

Для сравнения в июне взяты параллельные пробы на расстоянии 1 м от берега. Существенных различий в них не обнаружено. Полученные данные об относительных численностях беспозвоночных приведены в таблице.

Процентные соотношения численностей беспозвоночных в зоне уреза воды оз. Глубокого (средние из 10 проб)

Беспозвоночные	1979 г.					1980 г.	1981 г.	1982 г.
	VI		VII	VIII	IX	17.IX	17.IX	17.IX
	урез	1 м от берега						
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Acroperus harpae</i> s.l.	2	0,4	1	1	1,7	0,5	0,2	0,4
<i>Alona costata</i> Sars	0,8	0,7	0,05	0,8	0,3	0,4	0,1	0,6
<i>A. guttata</i> Sars	0	0,05	0,05	0	0	0,1	0,1	0,05
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg)	0,15	0	0,1	1,7	7	0,5	3,1	6
<i>A. nana</i> (Baird)	0	0	0	0,1	0,2	0,2	0	0,05
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	0,1	0,7	0	0	0	0	0	0,1
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler	0,2	0,3	0	0	0,05	0,1	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)	0,8	0,5	1,5	1	1,6	0,7	4,30	0,4
<i>Eurycercus lamellatus</i> (Müller)	0,3	0,05	0,05	0,4	0,2	0,8	0	0,3
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	0,2	0,1	0,05	0,4	0,7	0,3	0,8	1
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars)	0	0	0,5	0,6	0,5	0,2	0,2	0,3
<i>Pleuroxus laevis</i> Sars	0,05	0,05	0,25	1,6	0,5	0,5	0,4	2
<i>P. striatus</i> Schoedler	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>P. trigonellus</i> (Müller)	0,2	0	0	0,1	0,2	1	0,5	2,4
<i>P. truncatus</i> (Müller)	0,3	0,1	0,7	1	2,4	1,6	5,4	1,5
<i>P. uncinatus</i> Baird	0	0	0,1	0,3	3,6	0,4	0,5	0
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)	0	0	0	0,2	0	2	0,1	1
Итого Chydoridae	5	3	4	10	19	9	14	16

Таблица (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Hyocryptus sordidus</i>	0	0	0	0	0,05	0	0	0
<i>Ceriodaphnia</i> sp. sp.	32	44	18	37	15	19	3	10
<i>Scapholeberis aurita</i>	0	0	0	0,1	0,2	0	0	1
<i>S. mucronata</i>	1	0,25	0,8	0,6	0,4	0,2	1	5
<i>Simoccephalus vetula</i>	6,6	1,2	1,9	10	10	13	4	21
<i>Lathonura rectirostris</i>	6	0,15	2,6	12	16	13	36	7
<i>Polyphemus pediculus</i>	5	9	0,05	0	0,05	0,1	0,1	0,2
<i>Cyclopoidea</i>	26	24	41	16	28	36	30	15
<i>Harpacticoida</i>	0,6	0,15	0,1	0,5	0,05	0,3	0,1	0
<i>Ostracoda</i>	5	2,5	1,8	0,6	0,5	1,2	5,7	4,2
<i>Chironomidae</i> larvae	2,5	1,5	9	0,8	1	3	2,6	1,2
<i>Coleoptera</i> larvae	0	0,05	0,3	0	0	0,1	0	0
<i>Ephemeroptera</i> larvae	0,2	0,4	0,6	0,05	0,2	0,1	1,4	1
<i>Hydrocarina</i>	0,6	0,3	0,1	0	0	0,1	0	0,1
<i>Nematoda</i>	0,3	0,15	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0
<i>Oligochaeta</i>	7,3	7,8	13	3,6	1,4	1	2	0,4

Всего в зоне уреза воды присутствовало более 40 форм. В качестве нехарактерных для этой зоны можно отметить встреченных здесь *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*, в среднем их было менее 1% и *Daphnia* sp. sp. в среднем менее 6%. Доминируют в зоне уреза *Ceriodaphnia* и *Cyclopoidea*. Много здесь *Lathonura rectirostris*, *Simoccephalus vetula*, *Polyphemus pediculus*. Постоянно присутствуют много видов хидорид, численность каждого из которых невелика. Найден обильный таксоценоз цериодафний, большинство которых не указывалось для озера. В течение всего периода наблюдений в большинстве проб была представлена *Ceriodaphnia megops*.

В пробах за июнь были определены также *C.pulchella*, *C.quadrangula*, *C.reticulata*. В июне относительная численность цериодафний достигала в отдельных пробах 83, *Cyclopoidea* — 50%. В июле цериодафний было до 77, *Cyclopoidea* до 74%. Из цериодафний в июле определены *C. megops* (в 1979 г., 13.VII отмечены самцы), *C.laticaudata*, *C.rotunda*. В августе цериодафнии достигали 66, *Cyclopoidea* 50%. Присутствовали эфиппидальные самки и самцы *C. megops*. В сентябре цериодафний до 31, *Cyclopoidea* до 59%. Определены *C. megops* (самки, эфиппидальные самки, самцы), *C.laticaudata* (♀ ♂), *C.rotunda* (♀ ♂).

Встречено немного *Ostracoda*, причем *Cypridopsis vidua* (Müller) присутствовала во все сроки взятия проб. В июне, июле и августе найдена *Dolegocypis fasciata* (Müller), а в августе также *Notodromas monacha* (Müller). Помимо перечисленных сезонных изменений надо отметить некоторое

увеличение к осени общего количества хидорид, в основном за счет *Alonella* и *Pleuroxus*. К осени возрастало относительное количество *Lathonura rectirostris*, которой было в отдельных пробах в августе до 31 и в сентябре до 35%. Наиболее регулярно встречающаяся в зоне уреза воды *Ceriodaphnia megops*, по данным Мяэметса [Mäemets, 1961], живет в более узких пределах ряда факторов сравнительно с *C. pulchella*, *C. quadrangula*, *C. reticulata*, а именно Ca^{2+} 17–52 мг/л, окисляемость 1–54 мг O_2 /л, pH 7–8, температура 10–23°.

Население уреза воды, очевидно, занимает некоторую прибрежную полосу поскольку на расстоянии метра от берега оно оставалось тем же по составу (по данным для июня). Из цериодафний лишь *C. pulchella* живет также в литорали и в планктоне открытых частей озера Глубокого, причем в обеих этих зонах достигает значительной численности [Коровчинский, 1978; Матвеев, 1978]. В фауне уреза воды, как и в других зонах оз. Глубокого, было очень мало *Chydorus sphaericus* и *Eurycecus*, что вполне согласуется с малым процентом их остатков в донных отложениях [Смирнов, 1978].

В сентябре 1980 г. наблюдения были продолжены. 17 сентября обнаружен тот же состав прибрежной фауны и практически в тех же соотношениях, что и в 1979 г., что подтверждает наличие специфического ценоза. Лето 1980 г. было холодным, в связи с большим количеством осадков уровень воды в оз. Глубоком был повышенным в противоположность 1979 г. Зона уреза воды была более обводненной, несмотря на эту разницу, состав фауны остался прежним.

Осенью 1980 г. доминировали цериодафнии (*C. megops* ♀, эф. ♀, ♂, *C. rotunda*, *C. laticaudata*, *C. quadrangula*), *Simocephalus vetula*, *Lathonura rectirostris*, *Cyclopoidea*. Встречены как самки, так и самцы *Pleuroxus trigonellus*, эфипшиальные самки *Simocephalus vetula*, *Scapholeberis*, *Pleuroxus truncatus*, *Alonella exigua*. Среди немногочисленных остракод присутствовала *Cypridopsis vidua*. В отдельных пробах 1980 г. относительное количество цериодафний достигало 78, *Simocephalus* – 35, *Lathonura* – 34, *Cyclopoidea* – 72%. 1981 г. был крайне жаркий и сухой, уровень воды в озере был понижен, так что вода на несколько метров отступила от коренного берега. Состав описанного ценоза сохранился при сильно пониженном количестве цериодафний.

Осенью 1982 г. было сравнительно мало *Ceriodaphnia* sp. sp., *Lathonura*, *Cyclopoidea*. Местами у защищенного берега развилось много *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1886 emend. Johnson, 1952 (определение С.М. Глаголева).

ЛИТЕРАТУРА

- Коровчинский Н.М. Сезонная динамика и пространственное распределение ракообразных в прибрежье озера Глубокого. – В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 29–42.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–1974 гг. – В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 9–28.
- Смирнов Н.Н. Методы и некоторые результаты исторической биоценологии ветвистоустых ракообразных. – В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 105–173.
- Mäemets A. Eesti vesikirbuliste (Cladocera) ökoloogias ja fenoloogias. – В кн.: Гидробиол. исслед. (Тарту), 1961, вып. 2, с. 108–158.

ФИТОПЛАНКТОН оз. ГЛУБОКОГО

Т.А. ЧЕКРЬЖЕВА

Московский государственный университет

Сведения о планктонных водорослях оз. Глубокого, главным образом о массовых формах, имеются в работах А.А. Иванова [1900], Н.В. Воронкова [1905], М.А. Кастальской-Карзинкиной [1937], А.П. Щербакова [1967]. Целью настоящей работы явилось изучение видовой структуры, сезонной динамики и пространственной организации фитопланктонного сообщества оз. Глубокого.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, взятые в безледный период 1977 г. Пробы брались с одной станции, расположенной в пелагической части озера над глубинами около 30–32 м: один раз в конце мая, два раза в июне и по три раза в месяц в июле и августе 2-литровым батометром Молчанова. Пробы объемом 0,5 л отстаивали в течение 10–15 дней, фиксировали специальным фиксатором [Кузьмин, 1975], водоросли просчитывали в камере типа Нажотта. Пробы отбирали через один метр до 10-метровой глубины, далее с 15, 20 и 25 м. Одноклеточные водоросли просчитывали клетками, колониальные формы – колониями. Определялись все виды водорослей, встреченные в количественных пробах.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА оз. ГЛУБОКОГО

Хотя в работе не ставилась цель составления исчерпывающего списка видового состава водорослей, по возможности определялись все виды, встреченные в количественных пробах. Несомненно, при более тщательном исследовании видового состава численность найденных видов водорослей в планктоне озера значительно бы возросла.

В количественных пробах фитопланктона обнаружено 88 таксонов водорослей, принадлежащих к семи отделам: синезеленые – 16, золотистые – 91, диатомовые – 24, желто-зеленые – 2, пирофитовые – 8, эвгленовые – 3, зеленые – 26 таксонов.

Cyanophyta. *Anabaena lemmermanii* P. Richt., *A. scheremetievi* Elenk., *A. spiroides* Aleb., *Aphanizomenon flos-squae* (L.) Ralfs., *Aphanothece clatrata* v. *brevis* (Bachm.) Elenk., *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg., *Cylindrospermum Kuetz.*, *Gloeocapsa turgida* (Kuetz.) Hollerb., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Merismopedia punctata* Meyen, *Microcystis aeruginosa* Kuetz. emend. Elenk., *Oscillatoria agardhii* Gom., *Phormidium Kuetz.*, *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk.

Chrysophyta. *Chrysococcus rufescens* Klebs., *Dinobryon divergens* Imh., *Kephirion Pasch.*, *Mallomonas acaroides* Perty*, *M. acrocomos* Ruttn., *M. cau-*

* Виды родов *Mallomonas* и *Synura* определены при помощи электронной микроскопии сотрудником Института биологии внутренних вод АН СССР И.М. Балоновым.

data Iwan., *Synura paraphysomonas*, *S. petersenni* Korsch., *Uroglenopsis americana* Lemm.

Bacillariophyta. *Amphora ovalis* Kuetz., *Asterionella formosa* Hass., *A. gracilima* (Hant.) Heib., *Cocconeis pediculus* Ehr., *Eunotia pectinalis* var. *ventralis*, *E. praeurupta* Ehr., *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun., *F. crotonensis* Kitt., *Frustulia rhomboides* (Ehr.), D.T., *Gyrosigma* Hass., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Melosira italica* (Ehr.) Kuetz., *Navicula radiosa* Kuetz., *Nitzschia acicularis* W. Sm., *Pinnularia interrupta* W. Sm., *P. praeurupta* Ehr., *P. undulata* Greg., *Stauroneis anceps* Ehr., *S. phoenicenteron* Ehr., *Stephanodiscus* Ehr., *Surirella Turp.*, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kuetz., *T. fenestrata* v. *intermedia* Grun.

Xanthophyta. *Pseudotetraëdron neglectum* Pasch., *Tribonema ambiguum* Skuja.

Pyrrophyta. *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh., *Croomonas acuta* Uterm., *Cryptomonas marssonii* Skuja, *C. ovata* Ehr., *Glenodinium* (Ehr.) Stein., *Gymnodinium* Stein., *Peridinium cinctum* (O.F.M.) Ehr.

Euglenophyta. *Euglena* Ehr., *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein. emend. Defl., *T. volvocina* v. *subglobosa* Lemm. sensu Swir.

Chlorophyta. *Ankistrodesmus angustus* Bern., *A. arcuatus* Korschik., *A. closterioides* (Printz.) Korschik., *A. densus* Korschik., *Chlamydomonas* Ehr., *Coelastrum microporum* Naeg., *Cosmarium* sp., *Dictyosphaerium pulchellum* Wood., *Elakalotrix lacustris* Korschik., *Euastrum* sp., *Micrasterias* sp., *Oocystis lacustris* Chod., *O. solitaria* Witt., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen, *P. tetras* (Ehr.) Ralfs., *Raphidonema longiseta* Vischer, *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kuetz., *S. quadricauda* (Turp.) Bréb., *Schroederia setigera* (Schroed.) Lemm., *Sphaerocystis polycocca* Korschik., *Spirogyra* sp., *Staurastrum gracile*, *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hangs., *T. triangulare* Korschik., *Volvocox aureus* Ehr.

Как видно из списка, зеленые, диатомовые и синезеленые — самые разнообразные группы. Сравнение списка обнаруженных видов с видовым составом, установленным ранее другими авторами, затруднено, поскольку основное внимание в старых работах по фитопланктону Глубокого озера уделялось только массовым формам. Тем не менее такое сравнение нами было проведено.

Общее число обнаруженных нами в озере Глубоком видов диатомовых водорослей велико, но сколько-нибудь значительных численностей в течение сезона 1977 г. достигали только *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*. В ранних работах по фитопланктону озера эти формы диатомей также относили к массовым. Кроме того, есть указания, что ранее в отдельные годы в значительном количестве в весеннем планктоне озера развивались виды р. *Melosira*; нами была встречена *M. italica*, но единичными экземплярами. Из зеленых водорослей наиболее часто встречались протококковые водоросли родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Oocystis*, *Coelastrum*, *Ankistrodesmus*, *Tetraëdron*, *Schroederia* и другие, но значительных численностей в течение сезона достигал только *Sph. polycocca*. Из десмидиевых встречались виды родов *Cosmarium*, *Closterium*, *Euastrum*, *Staurastrum* и другие, но всегда единичными экземплярами. Из вольвоксовых только *Chlamydomonas* достигал в период наблюдений 1977 г. сколько-нибудь значительных количеств. Менее разнообразны в видовом отношении синезеленые водоросли, но присутствовали в планктоне они постоянно.

но, а летом наряду с пиррофитовыми определяли его облик. Больших количеств из синезеленых в течение сезона достигали *Coel. kuetzingianum*, *Oscillatoria agardhii*, *An. scheremetievi*, *Aph. flos-aquae*. У А.П. Щербакова [1967] встречается указание на то, что массового развития в Глубоком озере из *Anabaena* достигает *An. flos-aquae*, к которой чаще других примешивается *An. spiroides*. Нами в период исследований была обнаружена *An. spiroides*, но в очень незначительном количестве, а *An. flos-aquae* в сезон 1977 г. вообще не была отмечена. Массового развития в этот год из *Anabaena* достигала *An. scheremetievi*; встречалась также *An. lemmermanii*, которая в середине августа у берега образовала плотную пленку из нитей, продержавшуюся несколько дней, после чего началось отмирание колоний *An. lemmermanii*. В ранних работах по фитопланктону озера не встречается указаний на нахождение в планктоне озера этих двух видов. Кроме того, А.П. Щербаков [1967] отмечает в летнем планктоне нахождение редкой для озера синезеленой водоросли — *Coel. kuetzingianum*; в период наблюдений 1977 г. этот вид достигал массового развития. Другие виды синезеленых, такие, как *Micr. aeruginosa*, *Micr. pulvereae*, *G. aronica*, *Wor. naegelianae*, отмеченные для планктона Глубокого озера ранее, нами также были обнаружены, правда, ни один из перечисленных видов значительных количеств в период наблюдений не достигал. Пиррофитовые водоросли представлены в планктоне озера очень мелкими криптомонадами родов *Crocomonas* и *Cryptomonas*, которые постоянно присутствовали в течение всего безледного периода в пелагической части озера, но обнаружить в пробах которые оказалось возможным только при помощи микроскопов, дающих большое увеличение. Указаний на нахождение в планктоне криптомонад этих родов в ранних работах, посвященных планктонным водорослям озера, нами не встречено. Из пиррофитовых встречались постоянно в планктоне озера также и перидинии *Ceratium hirundinella* и ранее не отмечаемый *Peridinium cinctum*, достигавшие в отдельные периоды наряду с криптомонадами значительной численности. Золотистые водоросли в планктоне оз. Глубоком представлены видами рода *Mallomonas*, в весеннем комплексе обычны *Dinobryon divergens*, достигавший в это время года больших количеств. Также в озере развивались виды родов *Synura*, *Uroglenopsis* и *Chrysooccus* (*C. rufescens*). Все виды, кроме последнего из названных, являются формами с очень нежной структурой, не выдерживающими консервирования, что делает их обнаружение в фиксированных пробах почти невозможным. Такие виды золотистых, как *Dinobryon divergens*, *Mallomonas*, *Uroglenopsis*, встречались в планктоне озера и раньше [Щербаков, 1967]. Эвгленовые водоросли — *Trachelomonas volvocina* v. *subglobosa*, *T. hispida* встречались в планктоне постоянно, кроме того, была зафиксирована *Euglena*. Представители желто-зеленых водорослей встречались крайне редко. У берега развивались нитчатые формы зеленых водорослей.

Следует отметить, что интенсивное развитие в планктоне озера таких форм водорослей, как *Anabaena spiroides*, *A. flos-aquae*, *Asterionella formosa*, *Melosira italica*, *Tabellaria fenestrata*, *Ceratium hirundinella*, на что встречаем указания в ранних работах, посвященных фитопланктону этого водоема, свидетельствовало о чистоте озера, а весь комплекс планктонных водорослей, отмечавшийся для Глубокого озера ранее, говорит о том, что данный водоем относится к типу мезотрофных. Исследование видового состава фи-

топланктонного сообщества Глубокого озера, проведенное нами в 1977 г., позволяет отметить повышение трофности изучаемого водоема, о чем свидетельствует развитие в планктоне в массовом количестве таких видов водорослей, как *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria*, различных видов родов *Anabaena*, *Oscillatoria*, присутствие зеленой водоросли *Chlamydomonas*, многих видов протококковых. Наряду с этими водорослями в водоеме встречаются и обычные виды озерного комплекса (*Pediastrum*, *Volvox*), болотные формы (*Cosmarium* и др.).

Таким образом, фитопланктон весьма разнообразен, а состав форм является характерным для водоемов мезотрофного типа.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА В 1977 г.

Изучение фитопланктона в течение безледного периода 1977 г. позволило обнаружить определенные чередования в изменении численности представителей различных отделов водорослей. Так, в конце мая наблюдали преобладание по численности пиррофитовых водорослей (1629 тыс. экз/л). Основную долю численности диатомей составляла *Tabellaria fenestrata*; ей сопутствовали *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis* (численность первой из названных была в три, второй — в пять раз меньше численности *Tabellaria fenestrata*). Из золотистых основную долю численности создавал *Dinobryon divergens* значительных количеств также достигали в это время виды *Mallomonas* (в основном *M. caudata*). В первую декаду июня увеличивают численность до максимальных величин пиррофитовые водоросли (3489 тыс. экз/л), начинают интенсивнее развиваться и синезеленые. Диатомовые и золотистые водоросли снижают свою численность, но с последней декады июня численность золотистых не претерпевает значительных изменений. Диатомовые водоросли резко сокращают численность к 17 июля, затем увеличивают ее, сохраняя примерно на одном уровне до конца августа. Если с конца мая по первую декаду июня среди диатомей доминирует *T. fenestrata*, то позднее численности *T. fenestrata* и *Fr. crotonensis* выравниваются. Начиная с июня резко уменьшает свою численность *As. formosa*. После первой декады июня снижается численность золотистых водорослей *D. divergens* и *M. caudata*, в летние месяцы первый вид встречается крайне редко, а затем практически исчезает из планктона; второй, уменьшив численность, сохраняет ее примерно на одном уровне в течение всего сезона. Со второй декады июня численность пиррофитовых начинает падать и с конца июня до конца августа не претерпевает значительных изменений. В течение сезона доминировали среди пиррофитовых криптомонады родов *Crocomonas* и *Cryptomonas*. Представители перидиней *Cer. hirundinella* и *P. cinctum* в течение большей части лета сохраняли свою численность примерно на одном уровне. Синезеленые водоросли, начиная увеличиваться в численности с прогревом воды в озере, достигали в течение сезона двух максимумов, 27 июня и 11 августа. Первый максимум численности (3632 тыс. экз/л) был образован в основном *S. kuetzingianum* (3371 тыс. экз/л), второй (3561 тыс. экз/л) определялся интенсивным развитием *a. flos-aquae* (2380 тыс. экз/л). Начиная с первой декады июня увеличивал свою численность *s. kuetzingianum*, резкое снижение которого

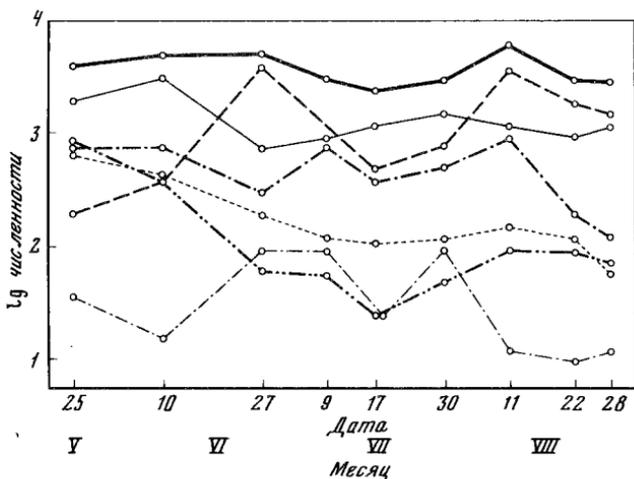


Рис. 1. Сезонная динамика численности разных видов водорослей, суммированных по отделам летом 1977 г.

го произошло 17 июля и через две недели после чего снова начался подъем. Численность *An.scheremetievi* изменялась в течение сезона, несколько возросла к концу августа; численность другой синезеленой водоросли — *Os. agardhii* начала возрастать с конца июня, сохраняясь до конца августа примерно на одном уровне. Количество *A. flos-aquae* резко увеличилось с конца июля, этот вид до конца августа доминировал по численности над другими. Зеленые водоросли в течение безледного периода 1977 г. в Глубоком озере в своем развитии демонстрировали три примерно одинаковых пика численности. Все максимумы численности зеленых определялись протоккокковыми водорослями. Эвгленовые водоросли, представленные в основном *Tg. volvocina* v. *subglobosa*, который и создавал в течение сезона основную долю численности водорослей этого отдела, имели два максимума: с 27 июня по 9 июля и 30 июля (рис. 1; табл. 1).

Имеющиеся литературные данные о сезонных изменениях состава фитопланктона Глубокого озера в предыдущие годы дают возможность провести сравнение со сменой форм водорослей в озере в течение безледного периода 1977 г. Так, А.П. Щербаков [1967] указывает, что весной в Глубоком озере, как правило, доминируют диатомовые водоросли, которым уже в начале сезона иногда сопутствует один из видов *Dinobryon*, в отдельные годы становящийся массовой формой. Начатые нами в конце мая наблюдения за фитопланктоном озера показали, что преобладали в это время года в планктоне пирофитовые водоросли, значительной численности в этот период достигали диатомовые, зеленые и золотистые (табл. 2). В летнем комплексе, отмечает А.П. Щербаков, чаще других водорослей доминируют синезеленые, массовыми формами при этом становятся виды р. *Алабаена*, на смену которым приходит *Aph. flos-aquae*, достигающий своей наивысшей численности в озере обычно в июле или августе. В летнее время 1977 г. в планктоне озера доминировали по численности синезеленые и пирофитовые водоросли, сменяя в этой роли друг друга (табл. 2). Господствовали

Т а б л и ц а 1

Численность (в тыс. экз/л) в слое 0–10 м основных видов фитопланктона в оз. Глубоком в 1977 г.

Вид	25.V	10.VI	27.VI	9.VII	17.VII	30.VII	11.VIII	22.VIII	28.VIII
<i>Anabaena scheinmetievi</i>	25	13	50	155	70	45	56	134	264
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	7	9	8	12	49	300	2380	1019	659
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	40	268	3371	915	55	87	558	462	371
<i>Oscillatoria agardhii</i>	60	36	130	120	285	323	328	333	287
<i>Chrysoococcus rufescens</i>	50	52	75	53	51	70	52	47	27
<i>Dinobryon divergens</i>	445	123	48	10	6	4	1	0	0
<i>Mallomonas caudata</i>	157	271	84	27	23	31	50	18	1
<i>Asterionella formosa</i>	167	74	8	1	1	3	4	5	10
<i>Fragilaria crotonensis</i>	106	56	16	17	4	30	57	49	31
<i>Tabellaria fenestrata</i>	504	213	22	14	11	17	29	41	30
<i>Ceratium hirsutinella</i>	17	23	18	39	27	102	145	29	31
<i>Crocomonas acuta</i>	1177	999	237	317	804	788	364	433	545
<i>Crocomonas sp.</i>	114	1696	94	103	131	62	25	40	93
<i>Cryptomonas marssonii</i>	56	106	51	36	79	246	128	67	127
<i>C. avata</i>	139	463	130	62	53	151	179	159	282
<i>Peridinium cinctum</i>	86	168	184	311	196	128	260	262	240
<i>Trachelomonas volvocina</i>	39	16	101	78	24	95	13	2	13
<i>Chlamydomonas sp.</i>	13	74	8	13	0	9	15	14	7
<i>Sphaerocystis polycoeca</i>	205	184	26	120	252	114	612	43	9

из пиррофитовых в течение лета криптонады родов *Crocomonas* и *Cryptomonas*. В начале лета, в отличие от предыдущих лет, доминировал из синезеленых *C. kuetzingianum*, а не виды р. *Anabaena*, как отмечает А.П. Щербаков, в августе, как и ранее, доминирующее положение в планктоне занимал *A. flos-aquae*. В конце августа доли пиррофитовых и синезеленых в общей численности всех водорослей начали выравниваться, что может свидетельствовать о наступающей очередной смене отделов фитопланктона. Числен-

ности синезеленых, как правило, в водоемах подобного типа с наступлением осени снижаются, а затем они и совсем исчезают из планктона. Такие случаи для фитопланктона Глубокого озера отмечались и ранее [Щербаков, 1967]. Очевидно, в сентябре облик планктона озера снова бы определял пиррофитовые водоросли, численность которых к концу августа стала возрастать.

Как видно из табл. 2, пиррофитовые и синезеленые водоросли в течение всего сезона исследований 1977 г. постоянно доминировали над другими по численности, сменяя друг друга. Чередование этих отделов фитопланктона происходило, как правило, через 3—4 недели. Из данных 1947 г. о смене типов водорослей в течение лета [Щербаков, 1967] следует, что представитель синезеленых водорослей *A. flos-aquae* доминировал в планктоне озера около месяца. Вероятно, в годы, когда отмечается преобладание по численности в основном только двух отделов водорослей, чередование их в планктоне озера Глубокого и происходит через указанное время, подготавливая условия для интенсивного развития друг друга.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В 1977 г.

В течение безледного периода 1977 г. изучали в озере вертикальное распределение планктонных водорослей. На рис. 2 приведено распределение lg общей численности фитопланктона по глубине. Как видно из рис. 2, основная масса водорослей в летний период сосредоточена в верхних слоях толщи воды, в конце же лета температурный скачок погружается, и основная доля численности фитопланктона заглубляется, концентрируясь в зоне металимниона. Ранние данные свидетельствуют о том, что при сходных условиях основная часть водорослей остается сосредоточенной все же в верхних слоях воды [Щербаков, 1967].

В летний сезон 1977 г. детально было изучено вертикальное распределение всех встреченных в количественных пробах планктонных водорослей, но наибольший интерес представляет рассмотрение распределения по глубине массовых форм водорослей. Из диатомей в значительном количестве в течение сезона наблюдений встречались *Fr. crotonensis* и *Tab. fenestrata*, вертикальное распределение их численностей представлено на рис. 3, из которого видно, что названные виды диатомовых водорослей постоянно распределены по глубине сходным образом, лишь дважды в сезон *Fr. crotonensis* исчезает из планктона на 15-метровой глубине (9 июля и 11 августа), в то время как *Tab. fenestrata* встречается до глубины 24 м. Представители криптофитовых водорослей виды родов *Crocomonas* и *Cryptomonas* в течение всего периода исследований имели сходное вертикальное распределение (рис. 4). Перидинеи — *Ceratium hirundinella* и *P. cinctum* также демонстрировали характер распределения численностей по глубине, отличие состоит в том, что *Cer. hirundinella* не распространяется глубже 10 м, за исключением 9 июля, в то время как живые клетки *P. cinctum* встречаются и на 25-метровой глубине (рис. 5). Массовые формы золотистых водорослей *M. caudata* и *M. acaroides* расходятся в пространстве. В верхних слоях предпочитает находиться *M. acaroides*, в то время как *M. caudata*, кроме конца мая и второй половины августа (в самом конце августа этот вид практически исчез из планктона), концентрируется в более глубоких слоях. В течение тепло-

Таблица 2

Фитопланктон в 1977 г.

Дата	Численность, тыс. экз/л	Суммарная доля отделов I группы от общей численности всего фитопланктона	Суммарная доля отделов II группы от общей численности всего фитопланктона	I группа			
				Отдел	Доля от общей численности	Отдел	Доля от общей численности
25.V	4298	76,8	23,2	<i>P*</i>	38,1	<i>D</i>	22,2
10.VI	5617	84,6	16,3	<i>P</i>	62,7	<i>Cl</i>	13,3
27.VI	5116	92,1	7,9	<i>C</i>	71,0	<i>P</i>	14,4
9.VII	3246	90,9	9,1	<i>C</i>	41,0	<i>P</i>	27,4
17.VII	2420	91,3	8,7	<i>P</i>	53,9	<i>C</i>	20,3
30.VII	3116	90,6	9,4	<i>P</i>	47,9	<i>C</i>	26,9
11.VIII	5931	94,7	5,3	<i>C</i>	60,0	<i>P</i>	19,6
22.VIII	3465	93,3	6,7	<i>C</i>	58,4	<i>P</i>	29,4
28.VIII	3319	94,8	5,2	<i>C</i>	49,5	<i>P</i>	41,4

* *P* – пиррофитовые, *C* – синезеленые, *Cl* – зеленые, *D* – диатомовые, *Ch* – золотистые, *E* – эвгленовые водоросли.

го летнего времени, с конца июня по конец июля, *M. caudata* выше 5-метровой глубины не поднимается (рис. 6). Представители синезеленых водорослей – четыре основные массовые формы – демонстрировали в течение сезона 1977 г. различный характер распределения численностей по глубине. Так, максимумы численностей *Anabaena scheremetievi* и *Os. agardhii* расходятся по глубине в течение всего сезона, хотя в отдельные даты наблюдений распределение их численности в верхних слоях (25 мая, 10 июня, 22 и 28 августа) или даже в целом по столбу (17 июля) оказывается схожим (рис. 7).

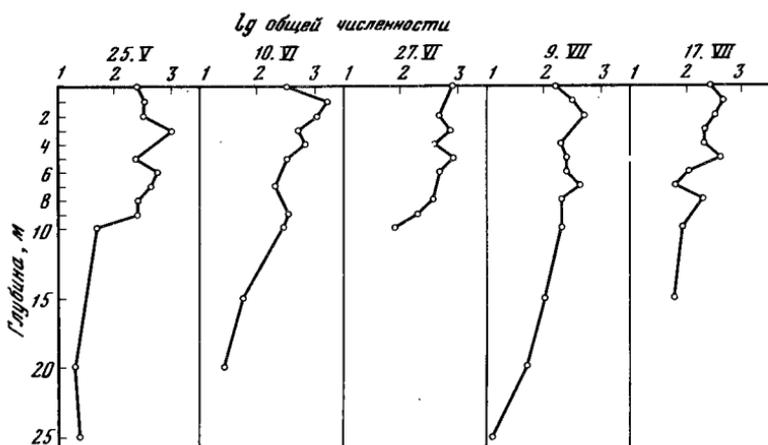


Рис. 2. Вертикальное распределение общей численности фитопланктона в оз. Глубоком в 1977 г.

I группа		II группа					
Отдел	Доля от общей численности	Отдел	Доля от общей численности	Отдел	Доля от общей численности	Отдел	Доля от общей численности
Ch	16,5	Cl	17,0	C	5,1	E	1,1
Ch	8,5	C	7,7	D	7,5	E	0,3
Cl	6,7	Ch	4,6	E	2,1	D	1,2
Cl	22,5	Ch	4,1	E	2,9	E	2,1
Cl	17,1	Ch	6,0	D	1,4	E	1,3
Cl	15,8	Ch	4,2	E	3,5	D	1,7
Cl	15,1	Ch	3,0	D	1,9	E	0,4
Cl	5,5	Ch	3,4	D	3,1	E	0,2
Cl	3,9	D	2,4	Ch	2,1	E	0,7

Характерно, что в течение всего периода наблюдений подавляющая доля численности *Os. agardhii* сосредоточена глубже 4 м, тогда как численность *Ap. schegemetievi*, как правило, резко сокращается с глубиной. Колониальная форма синезеленых — *C. kuetsingianum* в начале лета уменьшала свою численность с глубиной, а начиная с июля основная доля ее численности приходилась на зону металимниона. С середины августа распределение численности этой водоросли по глубине становится более или менее равномерным. Большая часть численности *A. flos-aquae* в течение всего лета при-

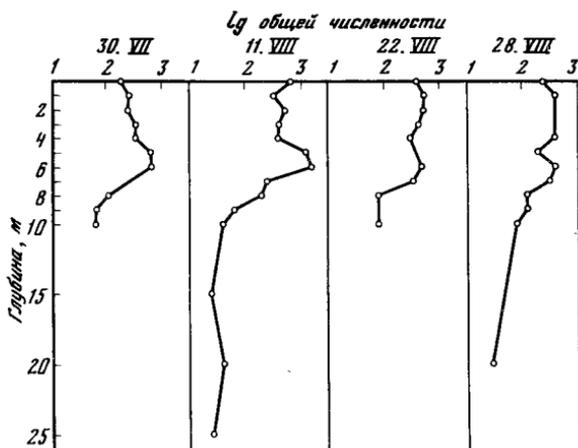


Рис. 2 (окончание)

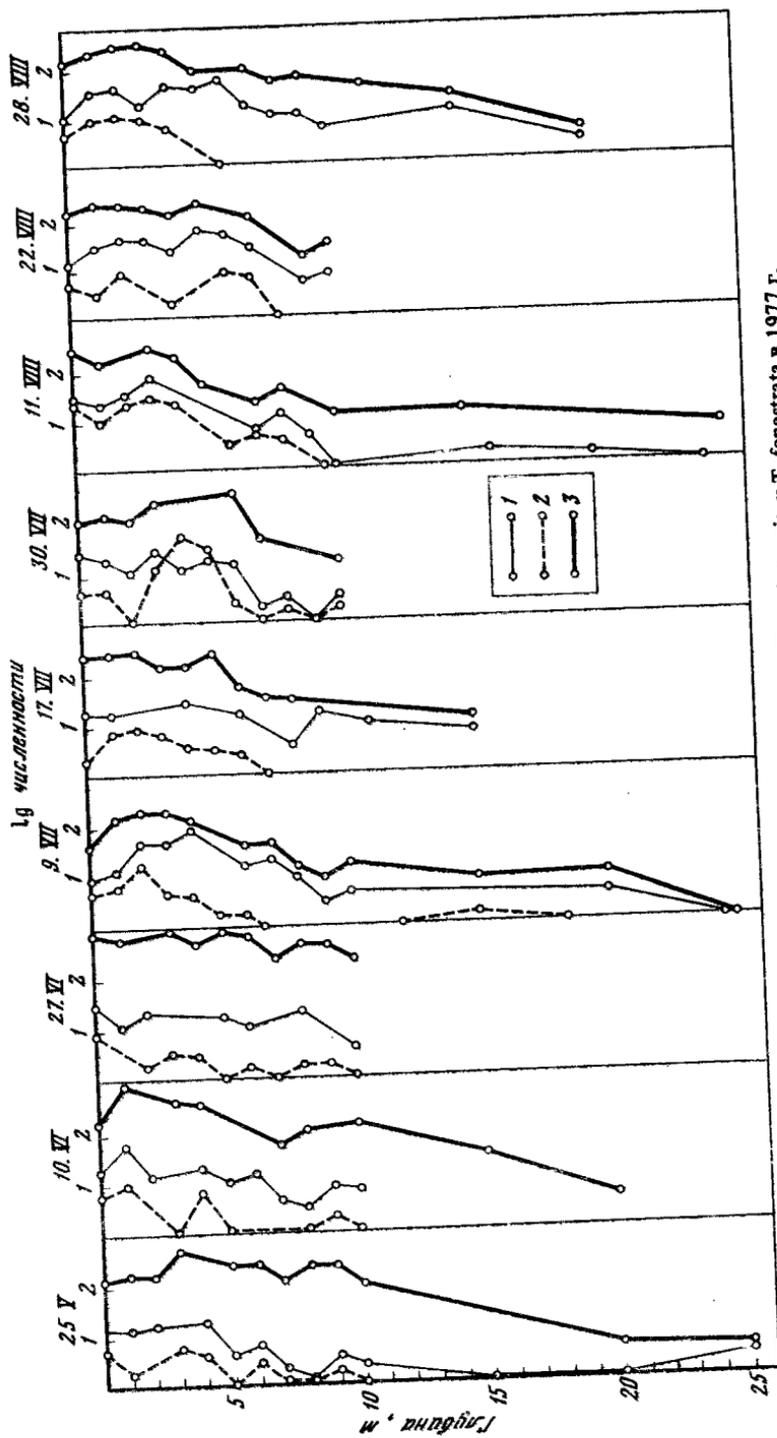


Рис. 3. Вертикальное распределение численности *F. scrotonensis* и *T. fenestrata* в 1977 г.
 1 — *F. scrotonensis*; 2 — *T. fenestrata*; 3 — lg общей численности диpterомых водорослей

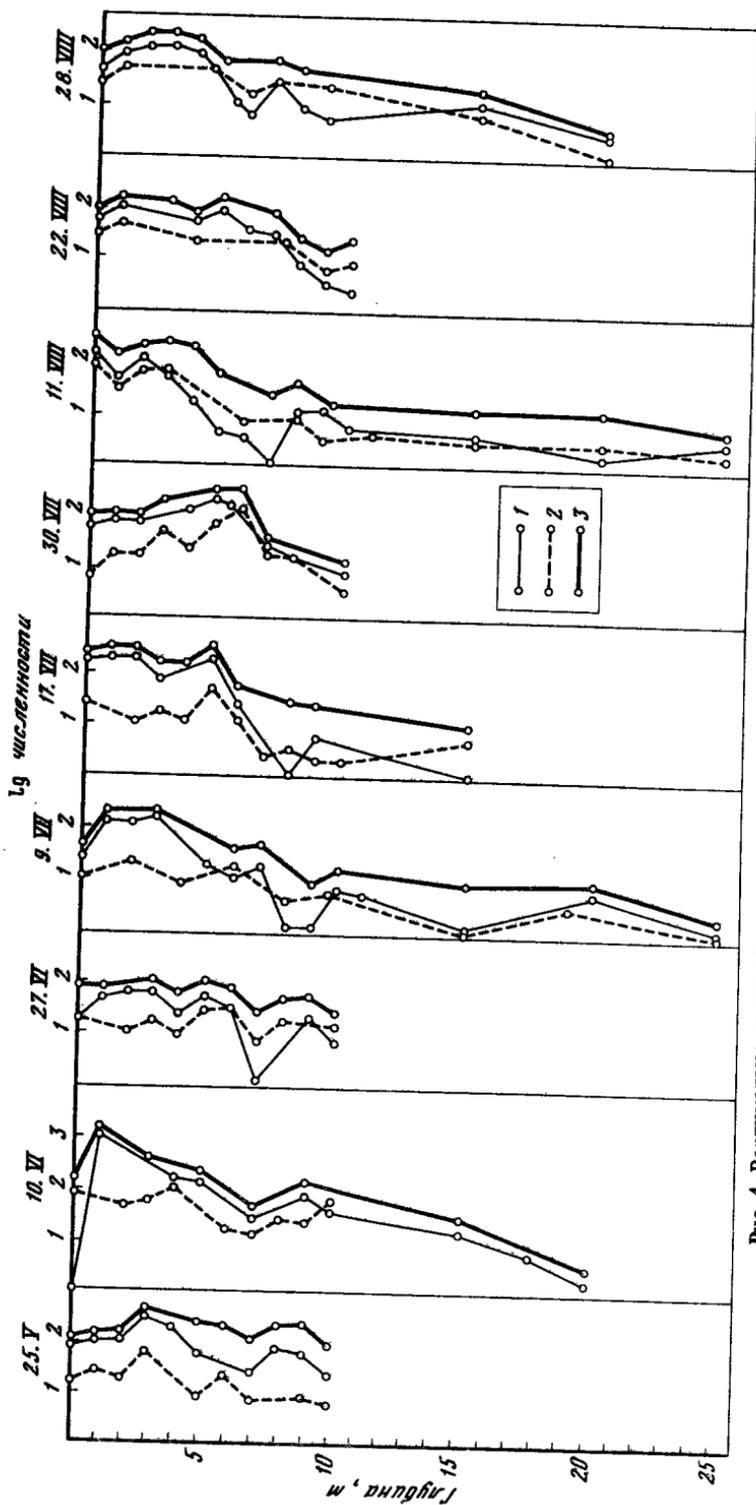


Рис. 4. Вертикальное распределение численности видов родов *Stomatopas* и *Sturptomopas* в 1977 г.
 1 — *Stomatopas* sp.; 2 — *Sturptomopas* sp.; 3 — lg общей численности пифидиновых водорослей

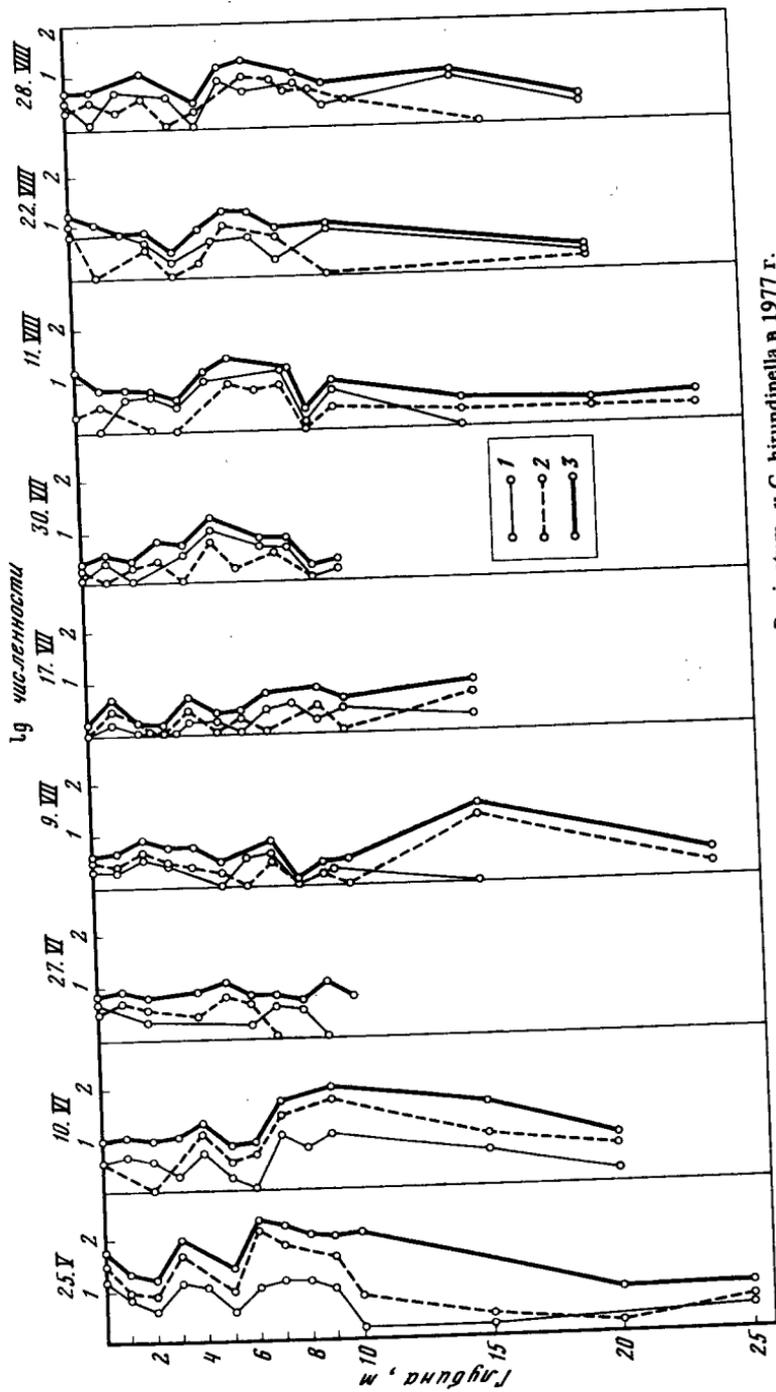


Рис. 5. Вертикальное распределение численности *P. sinatum* и *S. hirundinella* в 1977 г.
 1 — *P. sinatum*; 2 — *S. hirundinella*; 3 — см. рис. 4

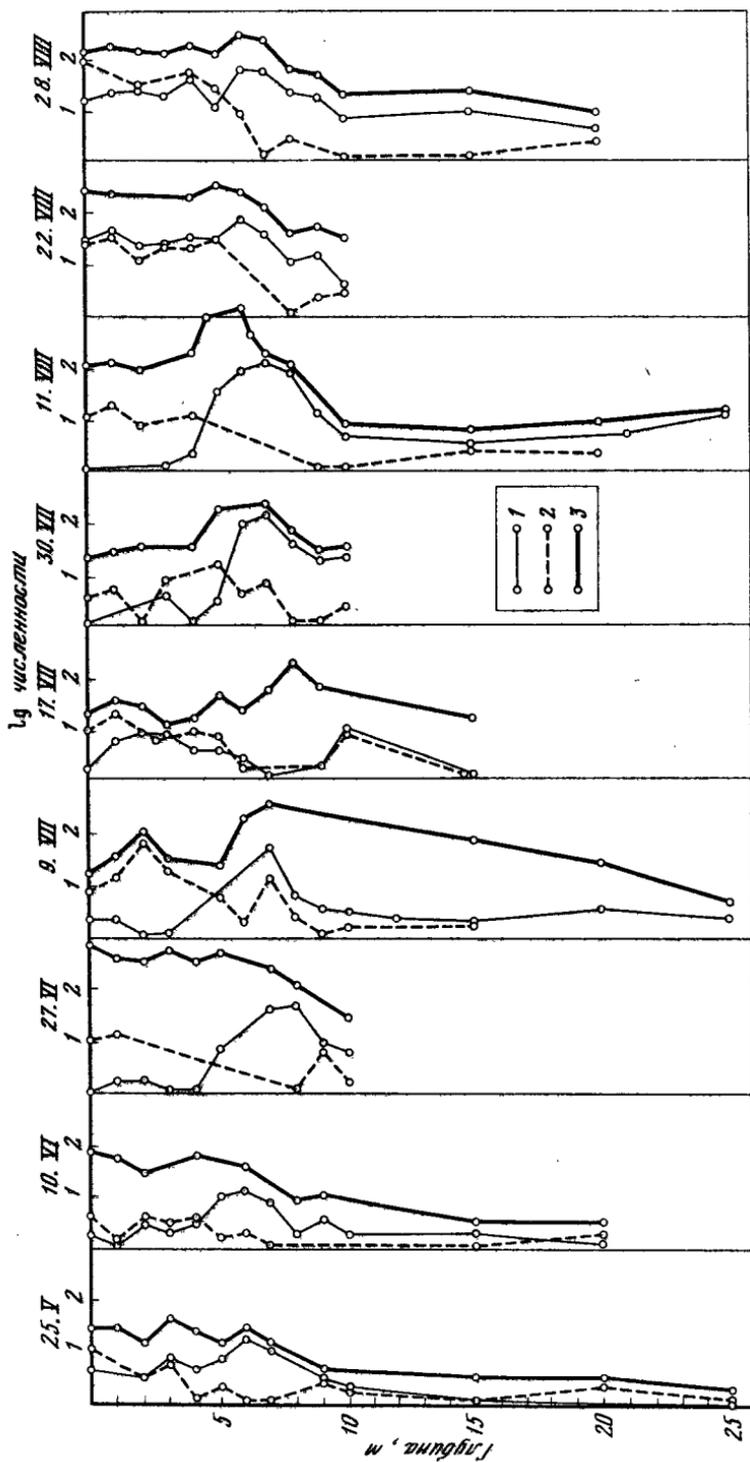


Рис. 7. Вертикальное распределение численности *O. agardhii* и *A. schegemejevi* в 1977 г.
1 — *O. agardhii*; 2 — *A. schegemejevi*; 3 — lg общей численности синезеленых водорослей

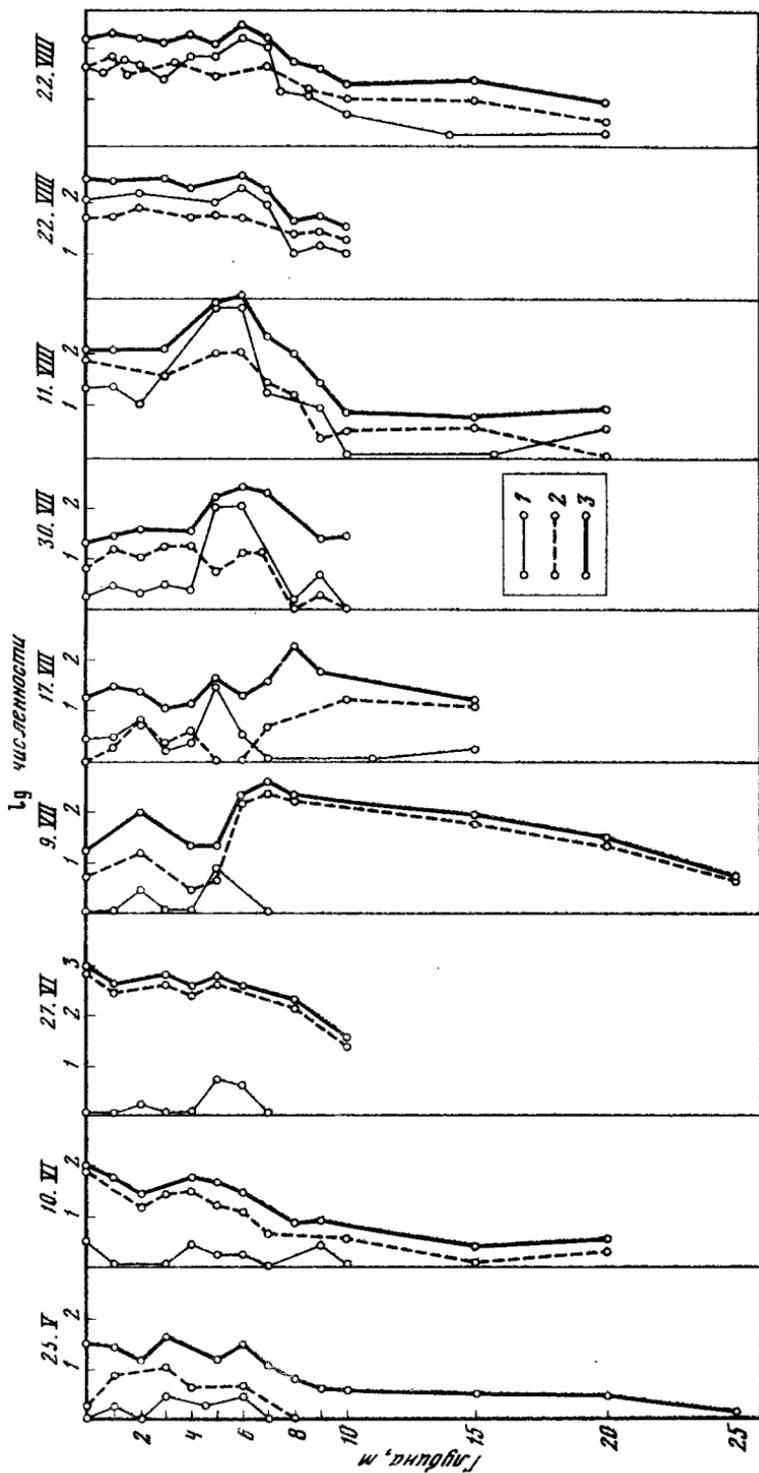


Рис. 8. Вертикальное распределение численности *A. flos-aquae* и *S. kuetzingianum* в 1977 г.
 1 — *A. flos-aquae*; 2 — *S. kuetzingianum*; 3 — lg общей численности синезеленых водорослей

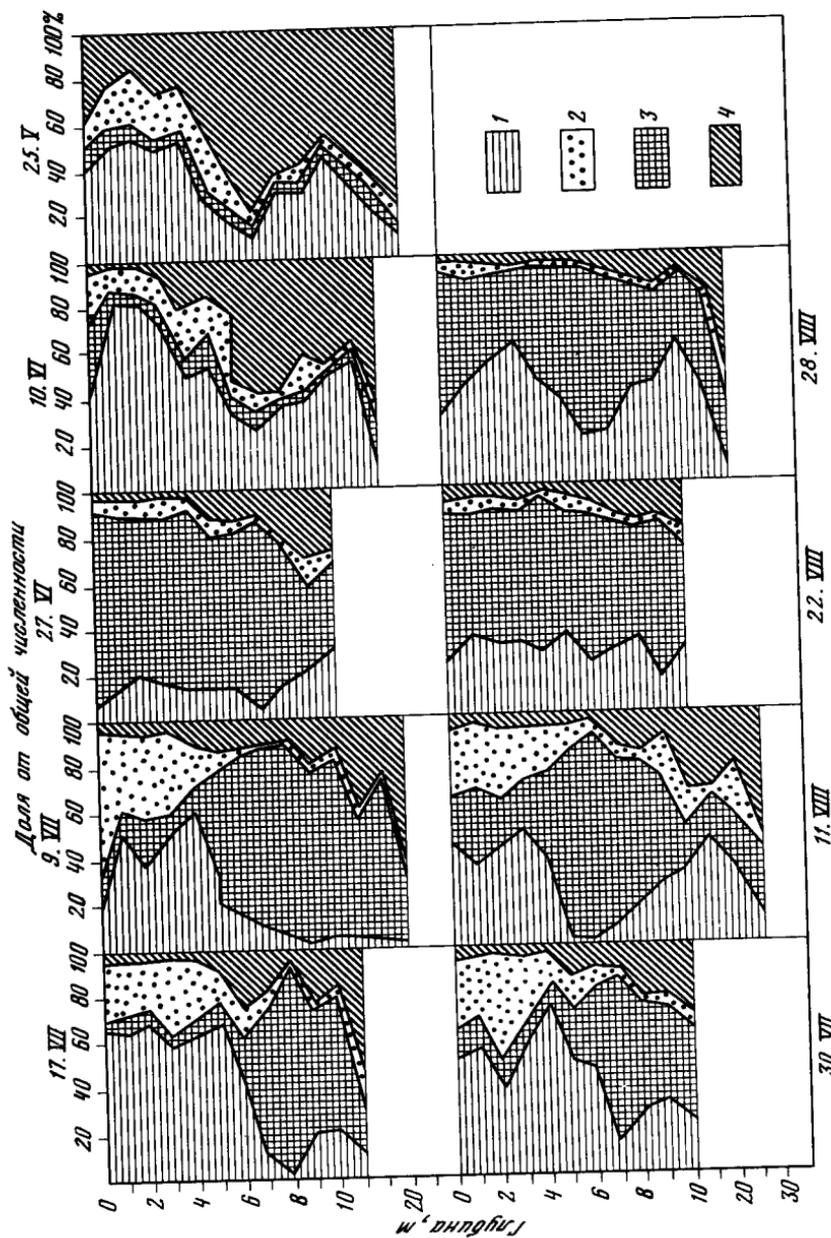


Рис. 9. Численное соотношение различных отделов водорослей на разных глубинах летом 1977 г.
 1 — пиррогитовые; 2 — зеленые; 3 — синезеленые; 4 — прочие отделы

ходила на слой 4–6 м, лишь в конце августа вертикальное распределение численности стало более монотонным (рис. 8).

Оказалось возможным сравнить характер вертикального распределения численности, по нашим данным, с ранними данными 1932 г. [Кастальская-Карзинкина, 1937] только двух видов водорослей *Ceratium hirundinella* и *A. flos-aquae*. Проведенное сравнение позволяет заключить, что основная масса названных видов водорослей в 1932 г. была сосредоточена в верхних слоях воды, в то время как в период исследований 1977 г. большая часть численности *Ceratium hirundinella* не всегда находилась в верхних слоях, а в отдельные даты наблюдений концентрировалась в зоне металимниона. Вертикальное распределение численности синезеленой водоросли *A. flos-aquae* также отличалось от ее распределения в 1932 г. Основная доля численности в этот год была сосредоточена в верхних слоях воды, даже в летнее время не глубже 3 м, в 1977 г. подавляющая часть численности находилась гораздо глубже, а с середины июля по середину августа максимум ее численности приходился на глубины 4–7 м. Такие различия в вертикальном распределении названных видов планктонных водорослей, вероятнее всего, можно объяснить различиями в температурном режиме водоема в эти годы.

Детальное изучение характера вертикального распределения численностей всех обнаруженных в количественных пробах видов водорослей в отдельности позволило перейти к рассмотрению закономерностей распределения по глубине численностей разных видов водорослей, суммированных по отделам. Постоянно, в течение всего периода исследований, в планктоне Глубокого озера присутствовали водоросли шести систематических отделов, выделенные в две большие группы. В первую входили три отдела, представители которых составляли от 85 до 95% от общей численности. Во вторую группу входили малочисленные отделы (см. табл. 2). Проведенный на уровне систематических отделов анализ вертикального распределения численностей показал, что имеет место четкая тенденция уменьшения суммарной доли численностей от общей численности всего фитопланктона с глубиной представителей отделов водорослей первой группы и соответственно увеличения второй.

Для установления количественной взаимосвязи между глубиной и суммарной долей численностей от общей водорослей, представляющих отделы второй группы, оценивались параметры уравнения регрессии:

$$P_{II,D}^i = 0,0538 + 2,2885D, \quad n = 14, \quad R^2 = 0,983,$$

где $P_{II,D} = \frac{\sum_{j=1}^8 P_{iD}}{8}$ – усредненная по восьми датам доля (в %) численности отделов второй группы на D (D – глубина (в м)):

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{14} (P_{II,D}^i - P_{II,D}^1)^2}{\sum_{i=1}^{14} (P_{II,D}^i - \bar{P}_{II,D})^2},$$

n – число наблюдений (число горизонтов), по которым оценивалось уравнение.

Таким образом, в среднем с увеличением глубины на 1 м суммарная доля численностей от общей представителей водорослей второй группы отделов возрастает на 2,3%; на такую же величину уменьшается суммарная доля численностей от общих видов, представляющих отделы первой группы.

Кроме того, анализ вертикального распределения численностей водорослей, суммированных по отделам, показал, что все найденные в водоеме отделы водорослей могут быть подразделены на приуроченных к верхним слоям воды и на тех, основная масса численности которых, как правило, приходится на более глубокие слои (рис. 9). К числу первых относятся пиррофитовые и зеленые водоросли (рис. 9). К числу вторых — диатомовые, золотистые, эвгленовые и синезеленые (рис. 9).

В результате проведенного нами в течение безледного периода 1977 г. исследования фитопланктонного сообщества Глубокого озера оказалось возможным отметить следующие особенности. Видовой состав водорослей озера довольно разнообразен, и весь комплекс водорослей характеризует его как мезотрофный водоем. Доминирующие формы планктонных водорослей на всем протяжении сезона относятся к двум-трем систематическим отделам. Суммарная доля их численностей от общей численности всего фитопланктона устойчиво находится в интервале 0,85—0,95. Для весны и осени характерно доминирование по численности наряду с пиррофитовыми диатомовых и золотистых водорослей, а для летнего сезона — пиррофитовых, зеленых и синезеленых. Между сезонной динамикой численности и вертикальным распределением численностей водорослей разных систематических отделов существует определенная взаимосвязь, выражающаяся в том, что комплекс факторов, связанных с температурным режимом, влияет на относительное обилие отдельных систематических отделов водорослей. Так, диатомовые и золотистые с началом летнего периода уменьшают свою численность и долю численности от общей численности всего фитопланктона, однако в летнее время их относительное обилие возрастает с глубиной, т.е. по мере уменьшения температуры.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронков Н.В.* Гидробиологические заметки. 1. Наблюдения над планктоном Глубокого озера за 1903—1904 гг. — Тр. студ. кружка для исслед. русской природы при Моск. ун-те, 1905, кн. 2, с. 50—55.
- Иванов Л.А.* О фитопланктоне Глубокого озера Московской губернии Рузского уезда. — Работы гидробиол. ст. на Глубоком озере, 1900, кн. 1, с. 23—28.
- Кастальская-Карзинкина М.А.* Опыт применения метода учета живых и отмерших компонентов в изучении планктона Глубокого озера. — Труды лимнол. ст. в Косине, 1937, вып. 21, с. 143—170.
- Кузьмин Г.В.* Фитопланктон. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975.
- Щербаков А.П.* Озеро Глубокое: Гидробиологический очерк. М.: Наука, 1967, с. 1—379.

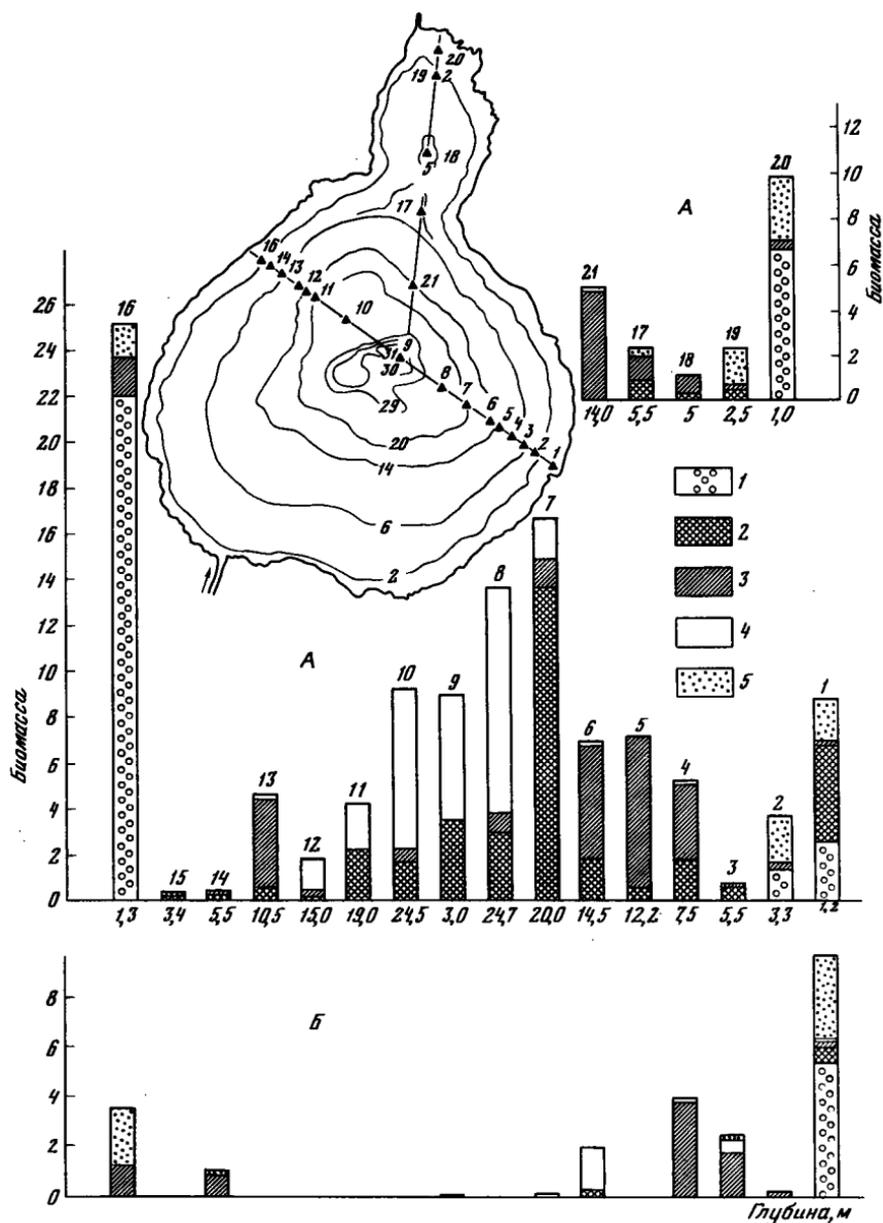
МАКРОБЕНТОС оз. ГЛУБОКОГО (по съемке 1980 г.)

Н.Ю. СОКОЛОВА, Э.И. ИЗВЕКОВА

Московский государственный университет

В настоящее время все водоемы, расположенные в густонаселенных районах, подвергаются антропогенному воздействию. По состоянию макробентоса можно судить о мере этого воздействия. Изменения, которые происходят в структуре донных биоценозов, являются наиболее надежными показателями трофического уровня водоема [Ноорег, 1969]. Особенно могут быть показательными материалы, полученные на одном и том же водоеме спустя длительный период. Нам предоставилась возможность провести исследования бентоса оз. Глубокого через 30 лет после его детального обследования в 1948—1950 гг. [Щербаков, 1967] (были определены состав, численность, биомасса, распределение и сезонная динамика). Это озеро окружено лесами и не имеет стока с сельскохозяйственных угодий, поэтому антропогенное воздействие на него невелико, — оно проявляется лишь в увеличении рекреационной нагрузки и частичном осушении близлежащих болот. Сборы бентоса были проведены нами 19—20 мая и 5 августа 1980 г. По данным А.П. Щербакова [1951], распределение бентоса в озере Глубоком довольно однотипно по всем направлениям от середины озера к берегам и определяется прежде всего глубиной. Поэтому весной мы делали не полную съемку, а брали пробы по поперечному профилю по максимальной ширине озера с востока на запад и по полуразрезу, идущему от центра с юга на север, захватывая и мелководный залив (рис. 1). Пробы были взяты в мае на 21 станции по два дночерпателя Экмана—Берджа (площадь захвата $1/40 \text{ м}^2$). В августе пробы брались только по поперечному профилю озера на 9 станциях. Поскольку более подробной была весенняя съемка, анализ многолетних изменений мы строили в основном на ее данных. Весна 1980 г. была затяжной и холодной, поэтому можно было предположить, что к началу наших исследований вылет насекомых из озера еще не начался. Озеро вскрылось 30 апреля. 19 мая во время нашей первой съемки пошел сильный снег, который покрыл всю землю (толщина снежного покрова достигла 12 см) и продержался весь следующий день. Если небольшой вылет наиболее холодолюбивых насекомых все же наблюдался, то для уточнения видового состава донного населения озера летняя съемка (9 станций) должна была внести коррективы.

Обработку материала проводили по общепринятой методике по аналогии с исследованиями 1948—1950 гг. Чтобы было легче сравнивать наши материалы с данными предыдущих лет, мы старались излагать материал в той же последовательности, которой придерживался А.П. Щербаков, и сопоставлять его в сходные сроки вегетационного сезона.



Биомасса бентоса (сырой вес, г/м²) оз. Глубокое.

А — 19–20 мая 1980 г.; Б — 5 августа 1980 г.; 1 — моллюски, 2 — олигохеты, 3 — хирономиды, 4 — хаборус, 5 — прочие животные
Цифры в кружках — номера станций

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОБЕНТОСА

Общий характер распределения бентоса в озере сохранился прежним. В открытой части (глубже 2-метровой изобаты) обитают олигохеты, личинки хирономид и *Chaoborus*. Лишь на одной станции (глубина 3,3 м) в пробе было найдено два моллюска *Valvata piscinalis* (O.F. Müll.). На глубине от 1,5 до 5,5 м изредка встречаются пиявки, олигохеты, личинки вислокрылок, поденок, стрекоз и хелеид (*Sphaeromias* Curtis и *Rezzia annulipes* (Meigen)), а также незначительно водяные клещи.

Наиболее богата по видовому составу макробентоса самая прибрежная зона (мы не учитывали населения зарослей, а только донную фауну на глубинах 1,0–1,3 м). Здесь довольно разнообразны хирономиды, встречаются и другие личинки насекомых: вислокрылки (*Sialis* Latr.), поденки (*Caenis horaria* (Linne)), стрекозы (*Coenagrion* Kirby, juv., *Epithesa bimaculata* (Charpentier), *Ischura pumilio* Charpentier, хелеиды (две выше названные и *Palpomyia* Meigen juv.), *Chaoborus* (только летом). Личинок ручейников в пробах не было совсем, и лишь однажды найден пустой песчаный конический домик ручейника. Нередки водяные клещи, пиявки (*Herpobdella*), олигохеты (видовой состав их пока не определен) и моллюски* (*Valvata piscinalis* (Müll.), *Bithynia tentaculata* (L.), *Gyraulus albus* (Müll.), *Anisus albus* (Müll.), *Pisidium subtruncatum* Malm. (*Euglesa subtruncata* (Malm.)), *Pisidium casertanum* (Poli) (*Euglesa casertana* (Poli))).

Личинки хирономид по-прежнему остались важнейшей группой животных макробентоса озера. Сравнивать их состав, обнаруженный в двух наших эпизодических сборах и в подробных съемках А.П. Щербакова [1955], проводившихся ежемесячно в течение 2,5 лет, довольно сложно в силу неравноценности материала. В табл. 1 приводится список хирономид, встреченных в период наших исследований. Отсутствие некоторых ранее редких видов обусловлено менее подробной съемкой бентоса в 1980 г., и часть из 12 нами незарегистрированных видов и форм, видимо, может быть обнаружена при более детальных исследованиях. С другой стороны, нахождение нами в 1980 г. 9 видов (в табл. 1 за 1949 г. отмечены значком минус), отсутствовавших в подробных сборах Щербакова, вряд ли следует считать случайным (особенно таких всеядных и хищных видов, как *Polypedium nubeculosum* и *Tanypus villipennis*. Из личинок рода *Chironomus*, широко распространенных в озерах и водохранилищах умеренной зоны, вместо четырех форм — *Ch. f. l. bathophilus*, *Ch. f. l. plumosus*, *Ch. f. l. semireductus*, *Ch. f. l. thummi* — были найдены лишь первые две. Для установления вида этих личинок необходимо вывести имаго. Видимо, случайна находка *Ch. f. l. salinarius*, что обусловлено заносом этих личинок рыболовами, бросающих покупных личинок мотылей в озеро для приманивания рыбы.

Распределение хирономид по глубинам сохранилось прежним. В бентосе прибрежной зоны мы встречали 22 вида, на глубине от 2,5 до 5,5 м — только 17 видов, от 7,0 до 7,5 м — 3 вида, от 10,5 до 14,5 м — 2 вида, от 15,0 до 20,0 м — 1 вид, от 22,0 до 25,0 м — 2 вида, глубже хирономиды не встречались.

*Названия моллюсков даны по В.И. Жадину, а в скобках — новые синонимы.

Т а б л и ц а 1. Состав личинок хирономид (данные 1949 и 1980 гг.)

	Личинки	1949	1980
	П/сем. Chironominae		
1	Zavrelia Kieff.	+	-
2	Tanytarsus ex gr. mancus (Walk)	+	+
3	T. ex gr. lauterborni Kieff.	+	+
4	T. ex gr. gregarius Kieff.	+	-
5	T. ex gr. lobatifrons Kieff.	+	-
6	Micropsectra ex gr. praecox Mg.	+	+
7	Cryptochironomus ex gr. defectus Kieff.	+	+
8	Cr. ex gr. conjugens Kieff.	+	-
9	Cr. ex gr. fuscimanus Kieff.	+	-
10	Cr. ex gr. nigridens Tshern.	+	-
11	Cr. ex gr. viridulus F.	+	+
12	Cr. ex gr. pararostratus Lenz	-	+
13	Cr. ex gr. vulneratus Zett.	+	-
14	Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff.	+	+
15	G. polytomus Kieff.	+	-
16	Endochironomus ex gr. tendens F.	+	+
17	Pentapedilum sordens (v. d. Wulp) (Chironomini gen. l. macropthalma Tshern.)	-	+
18	Allochironomus sp.	+	+
19	Limnochironomus ex gr. tritomus Kieff.	+	+
20	L. ex gr. nervosus Staeg.	-	+
21	Polypedilum ex gr. convictum Walk	+	+
22	P. ex gr. nubeculosum Mg.	-	+
23	P. ex gr. scalaenum Schr.	+	+
24	P. brevantennatum Tshern.	+	-
25	Sergentia ex gr. longiventris Kieff. (Sergentia coracina Zett.?)	+	+
26	Chironomus f. l. bathophilus Kieff.	+	+
27	Ch. f. l. plumosus L.	+	+
28	Ch. f. l. semireductus L.	+	-
29	Ch. f. l. thummi Kieff.	+	-
30	Ch. f. l. salinarius Kieff.	-	+
31	Einfeldia ex gr. carbonaria Mg.	+	+
32	Microtendipes ex gr. chloris Mg.	+	+
	П/сем. Tanypodinae		
33	Abladesmyia ex gr. monilis L.	+	+
34	Tanypus villipennis (Kieff.)	-	+
35	Procladius sp. (P. ferrugineus Kieff., P. nigri- ventris Kieff., P. choreus Mg.)	+	+
	П/сем. Orthocladiinae		
36	Cricotopus ex gr. silvestris F.	+	+
37	Psectrocladius ex gr. dilatatus v. d. Wulp.	+	+
38	Ps. ex gr. psilopterus Kieff.	+	+
39	Parakiefferiella bathophila Kieff.	-	+
40.	Paratrichocladius triquetra (Tshern.)	-	+
	П/сем. Diamesinae		
41	Diamesa campestris Edw.	+	-

Зона обитания олигохет по сравнению с 1948–1950 гг. расширилась, они распространились вплоть до максимальных глубин (не встречены лишь на глубинах свыше 30 м), но численность видов уменьшилась: совсем, например, не было обнаружено наидид. (Впрочем, для их сборов следует применять особую методику.)

Личинки хаоборуса, как и в прежние годы, встречались на илистых грунтах — отдельные личинки попадались с глубины 10 м, а с 10 до 15 м наблюдались скопления от 400 до 2680 экз/м². В монографии "Озеро Глубокое" [Щербаков, 1967] вид хаоборуса был указан неправильно в связи с несовершенством существовавших тогда определительных таблиц. В озере обитает *Chaoborus flavicans* (Meigen), а не *Chaoborus crystallinus* De Geer.

ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА

Сравнивая численность трех основных групп (хирономид, олигохет и хаоборуса) оз. Глубокое нашей съемки (табл. 2) с данными 1949 и 1950 гг., приведенными Щербаковым в графической форме, мы видим, что общая картина нашей майской съемки, благодаря затянувшейся весне, была значительно похожа на апрельские данные упомянутого автора. Но это только первое впечатление — в 1980 г. численность хирономид прибрежья была ниже, а на средних глубинах значительно выше, численность олигохет на всех глубинах чрезвычайно возросла (максимальная численность 2680 экз/м² на глубине 20 м в мае против 200 экз/м² 30 лет назад), лишь численность хаоборуса осталась прежней, но личинки были более равномерно распределены и встречались вплоть до максимальных глубин. Наиболее сильные изменения коснулись доминирующих видов. В 1949 г. в профундали озера, начиная с глубины 8 м, из хирономид встречались только холодолюбивые *Sergentia coracina*, характерные для глубоких озер с небольшим уровнем трофии [Wülker, 1961a, b] и достигали на глубинах 12–16 м большой численности (до 570 экз/м²). Их распространение было ограничено изобатами 5–20 м. В 1980 г. *Sergentia* была встречена единично в сублиторали на глубинах 5–5,5 м, из профундали она исчезла и полностью отсутствовала в весенних пробах. В прошлом мотыли обитали только на малых глубинах, и их не было в профундали, теперь же в последней они заняли господствующее положение (см.: Крупные хирономиды, табл. 2). Таким образом, сообщество *Sergentia* сменилось сообществом *Chironomus*. Очень показательное отношение биомассы крупных хирономид, к которым Щербаковым были отнесены личинки мотылей, ко всем прочим хирономидам. Это соотношение было в мае 1949 г. 2,28, а в 1980 г. увеличилось в 20-раз — до 40,75 (пропорция была составлена в том и другом случае из биомассе, средне-взвешенной по площадям, занятым разными глубинами). Мотыли в настоящее время встречаются (видимо, вид *Chironomus anthracinus* Zett.) вплоть до глубины 26 м. *Chironomus f. l. plumosus* обитает на меньших глубинах — до 8 м. Следовательно, ставшие неблагоприятными для обитания сергенции условия привели к ее исчезновению, а ранее малочисленный и ограниченный в своем распространении в основном сублиторалью *Chironomus* занял ее нишу и даже несколько расширил ее, пропннувшись на большие

Таблица 2

Биомасса макробентоса (в г/м²) открытой части Глубокого озера в 1949 г. [Щербаков., 1967] и в 1980 г. (данные авторов)

Макробентос	Глубина, м										
	2	3,5	6	8	10	12	17	21	25	27	31
Апрель (подо льдом), 1949 г.											
Крупные хи- рономиды	1,61	1,03	—	0,66	0,86	0,57	—	—	—	—	—
Мелкие хи- рономиды	0,81	0,16	0,10	0,05	0,19	0,18	1,22	0,58	0,45	—	—
Олигохеты	0,14	0,02	—	0,86	0,64	0,76	0,29	—	—	—	—
Хаоборус	—	—	0,10	0,03	—	0,05	0,69	7,56	15,77	3,22	0,40
Прочие жи- вотные	0,07	0,19	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—
Общая био- масса	2,63	1,40	0,23	1,60	1,69	1,56	2,20	8,14	16,22	3,22	0,40

Макробентос	Глубина, м										
	2	4	6	8	10	12	14	16	20	26	31
Май, 1949 г.											
Крупные хи- рономиды	0,84	2,21	1,25	—	—	—	—	—	—	—	—
Мелкие хи- рономиды	1,18	0,09	0,06	—	0,07	0,10	0,11	0,10	—	—	—
Олигохеты	0,12	0,02	0,34	0,37	0,05	0,86	0,47	0,20	—	0,03	—
Хаоборус	—	0,04	0,20	0,24	0,11	0,38	0,48	0,65	2,79	4,40	3,88
Прочие жи- вотные	0,07	0,02	0,01	—	—	—	—	—	—	—	—
Общая био- масса	2,21	2,38	1,86	0,62	0,23	1,34	1,06	0,95	2,79	4,43	3,88

Макробентос	Глубина, м								
	2	4	6	10	15	17	21	30	
Крупные хи- рономиды	0,11	0,45	0,65	—	—	—	—	—	
Мелкие хи- рономиды	0,18	0,06	0,11	0,19	1,73	1,01	—	—	
Олигохеты	—	0,07	0,09	0,05	1,22	0,60	0,06	—	
Хаоборус	0,02	—	0,29	0,30	0,11	0,36	0,22	—	
Прочие жи- вотные	—	0,02	—	—	—	—	—	—	
Общая био- масса	0,31	0,60	1,14	0,54	3,06	1,97	0,28	—	

Таблица 2 (окончание)

Макробентос	Глубина, м								
	2-4	4-6	6-8	10-12	12-14	14-16	18-20	24-26	28-30
Май, 1980 г.									
Крупные хи- рономиды	—	—	0,94	3,39	4,02	4,52	2,55	0,32	0,65
Мелкие хи- рономиды	0,09	0,09	—	—	—	—	—	—	—
Олигохеты	0,18	0,42	0,18	0,49	0,29	0,14	3,45	2,39	3,49
Хаоборус	—	—	—	0,08	0,02	0,82	1,14	8,36	5,55
Прочие жи- вотные	1,76	0,11	0,02	—	—	0,01	—	—	—
Общая био- масса	2,03	1,56	3,59	4,59	4,83	3,51	4,91	11,40	9,04
Макробентос	Глубина, м								
	2-4	4-6	6-8	16-18	22-24	28-30			
Август, 1980 г.									
Крупные хи- рономиды	—	1,10	4,13	—	—	—			
Мелкие хи- рономиды	—	0,40	0,08	—	—	—			
Олигохеты	0,21	0	—	0,21	0,09	—			
Хаоборус	—	0,30	0,08	0,92	—	—			
Прочие жи- вотные	—	0,07	—	—	—	—			
Общая био- масса	0,21	1,87	4,29	1,13	0,09	—			

глубины. Произошла смена доминирующих видов. Если влияние рекреационной нагрузки ранее распространялось лишь на прибрежную зону, в настоящее время оно захватило и профундаль. Несомненно, что гидрoхимический режим в придонных слоях воды в профундали изменился. Изменение это связано не только с увеличением рекреационной нагрузки (эта нагрузка выступает как бы в "чистом" виде, так как в Глубоком озере нет стока с сельскохозяйственных угодий), но и с проведением мелиоративных работ. В результате последних был отведен сток болотных вод в озеро с водосборной площади, благодаря чему увеличилась прозрачность и уменьшилась цветность воды [Матвеев, 1980]. Вполне вероятно, что развитие мотылей в прошлом тормозила и низкая величина рН, к которой мотыли весьма чувствительны. Во всяком случае, видимо, с увеличением рН среды из-за отвода кислых болотных вод возросло количество моллюсков на мелководье. На глубинах до 2 м биомасса моллюсков составляла весной 1980 г. $99,4 \text{ г/м}^2$, а в августе — $2,97 \text{ г/м}^2$. Прибрежная зона первой принимает стоки с берегов и первой реагирует на антропогенное воздействие, аккумулируя загрязнения с

Таблица 3

Биомасса (в г/м²) макробентоса оз. Глубокого на глубинах до 2 м и соотношение (в %) отдельных групп (1980 г.)

Группы макробентоса	Май		Август	
	г/м ²	%	г/м ²	%
Олигохеты	1,4	10,3	1,15	14,6
Пиявки	—	—	0,50	6,4
Моллюски	9,44	69,4	2,97	37,8
Поденки	0,004	0,1	0,07	0,9
Стрекозы	0,37	2,7	—	—
Вислокрылые	1,53	11,3	2,26	28,8
Хирономиды	0,75	5,5	0,77	9,8
Хаоборус	—	—	0,07	0,9
	0,09	0,7	0,06	0,8
Всего	13,58	100,0	7,85	100,0

водосборной площадки. Специальных исследований бентоса мелководий нами не проводилось, однако представляет интерес особо рассмотреть бентос самой прибрежной полосы, несмотря на незначительное число (в мае — 3 станции, в августе — 2) взятых нами проб (табл. 3).

Таблица 4

Средняя биомасса макробентоса Глубокого озера (от 2 м и глубже, сырой вес в г/м²)

Группы	1949 г.			1980 г.	
	апрель	май	август	май	август
	Биомасса				
Крупные хирономиды	0,89	0,77	0,20	1,63	1,24
Мелкие хирономиды	0,39	0,31	0,32	0,04	0,36
Олигохеты	0,20	0,18	0,19	0,86	0,09
Хаоборус	1,38	0,82	0,12	1,03	0,25
Прочие животные	0,06	0,04	0,01	0,41	0,01
Всего	2,92	2,12	0,83	3,97	1,95
	Процентное соотношение				
Крупные хирономиды	30,6	36,3	24,1	41,1	63,6
Мелкие хирономиды	13,3	14,6	38,6	1,0	18,5
Олигохеты	6,8	8,5	22,9	21,7	4,6
Хаоборус	47,3	38,7	14,4	25,9	12,8
Прочие животные	2,0	1,9	—	10,3	0,5
Всего	100,0	100,0	100	100,0	100,0

Как мы видим, на малых глубинах бентос не только разнообразнее, но и значительно богаче количественно, чем в сублиторали и профундали, в основном за счет моллюсков, составляющих 38–69% от общей биомассы. По численности преобладают личинки хирономид (33–66% от общей численности, составлявшей в среднем 2020 экз/м² в мае и 1240 экз/м² в августе). Обращает на себя внимание сравнительно большое количество вислоккрылок, присутствие которых указывает на значительное загрязнение.

Сравнительно с 50-ми годами, таким образом, состав бентоса прибрежной зоны претерпел существенные изменения. Как отмечал Щербаков, моллюски тогда имели ничтожную численность, попадались среди зарослей не всегда; крупные насекомые были редки, вислоккрылки встречались единично. В основном за счет названных групп биомасса бентоса мелководий сказалась в 1980 г. выше, чем в годы предыдущих исследований.

В последние годы значительно возросла общая биомасса бентоса открытого озера не только вследствие увеличения численности и биомассы мотылей, но и олигохет. В табл. 4 представлена средневзвешенная биомасса бентоса за оба сравниваемые срока весной. Мы видим, что общая биомасса увеличилась почти вдвое сравнительно с 1949 г. (2,12 и 3,97 г/м² в мае и 0,83 и 1,95 г/м² в августе). При этом примерно в той же пропорции изменилось отношение биомассы олигохет к биомассе хирономид (соответственно 0,17 и 0,51). По мнению Лундбека [Lundbeck, 1936], Сизера [Saether, 1980] и других авторов, такого рода изменения также являются показателем усилившейся эвтрофикации. Увеличились численность и биомасса хаборуса, однако отношение его биомассы к биомассе прочего бентоса осталось примерно на прежнем уровне (0,45 и 0,36).

Полученные результаты убеждают нас в том, что в Глубоком озере совершается процесс сравнительно интенсивного эвтрофирования с заменой более оксифильных менее оксифильными видами донных беспозвоночных. Об усилившемся эвтрофировании водоема свидетельствуют и бактериальные исследования [Садчиков, Куликов, 1981]. В 40–50-х годах озеро было менее трофным, чем сейчас, если судить по макробентосу. Это было связано не только с меньшей рекреационной ролью его в те времена, но и со значительным поступлением гуминовых веществ из окружающих болот. Как отмечает Щербаков [1967], высокая цветность воды и торфянистые заболоченные берега придавали озеру некоторые черты, характерные для дистрофных озер. Илы отличались низкими питательными свойствами. Отвод болотных вод и возросший приток аллохтонного органического вещества вследствие увеличения рекреационной нагрузки, видимо, сказались положительно на питательности донных осадков; по всей вероятности, увеличилось и бактериальное население дна. Все это создало благоприятные условия для развития пелофильных донных беспозвоночных, улучшив их кормовую базу. Процесс эвтрофирования, начавшись в прибрежной зоне, на мелководье, захватил впоследствии и профундаль, приведя к сукцессии донных сообществ — сергенциево озеро стало мотылево-тубицидным. Интеграцию профундальным бентосом изменения условий в лежащей выше зоне мы наблюдали в Учинском водохранилище, хотя и по другой причине — в связи с проникновением в водохранилище дрейссены. Массовое распростра-

нение моллюска, занявшего в этом водоеме все плотные субстраты прибрежья до глубины 7–8 м, вызвало не только смену донных сообществ в зоне его обитания, но отразилось и на сообществах профундали, состав и количество животных в которых сильно обеднели [Соколова и др., 1980]. Вследствие перехвата дрейссеной органического вещества с берегов и из зоны зарослей профундаль приняла в Учинском водохранилище более олиготрофный характер, т.е. изменения бентоса прибрежья коснулись со временем бентоса всего водоема.

Полученные результаты исследования многолетних изменений макробентоса оз. Глубокого убедительно показывают, что донные сообщества являются прекрасными индикаторами антропогенных воздействий на водоем, реагируя сменой доминирующих видов и групп беспозвоночных, характером распределения и изменением биомассы.

ЛИТЕРАТУРА

- Матвеев В.Ф. Регулирующее влияние *Mesocyclops leuckarti* (Claus) на видовое разнообразие кладоцер эпиплимниона озера Глубокого. – В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980, с. 51–58.
- Садчиков А.П., Куликов А.Ф. Бактериальная продукция озера Глубокого. – В кн.: Компоненты биоты и их роль в природе и народном хозяйстве. – Докл. МОИП. Зоология и ботаника. М., 1981, с. 75–76.
- Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И. Бентос Учинского водохранилища. – В кн.: Тр. Всес. гидробиол. о-ва АН СССР, 1980, т. 23, с. 1–209.
- Щербаков А.П. Продуктивность макробентоса Глубокого озера. – В кн.: Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 15–32.
- Щербаков А.П. Динамика численности и биомассы некоторых представителей макробентоса Глубокого озера. – В кн.: Тр.: Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1956, т. 6, с. 122–132.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967. 379 с.
- Hooper F.F. Eutrophication indices and their relation to other indices of ecosystems change. – In: Eutrophication: causes, consequence, correctives. Washington, 1969, p. 225–235.
- Lundbeck J. Untersuchungen über die Mengenverteilung der Bodentiere in den Lunzerseen. – Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrol., 1936, Bd. 33, S. 50–72.
- Saether Ole A. The influence of eutrophication on the deep lake benthic invertebrate communities. – Prog. Wat. Tech., 1980, vol. 12. Pergamon press, Ltd., p. 161–179.
- Wülker W. Studien zur Morphologie, Biologie, und Verbreitung der Gattung *Sergentia* Kieff. (Dipt., Chironomidae). – Arch. Hydrobiol/Suppl., 1961, Bd. 25, N 2/3. Stuttgart, S. 307–331.
- Wülker W. Lebenszyklus und Vertikalverbreitung der Chironomidae (Diptera) *Sergentia coracina* Zett. im Titisee. – Verh. Internat. Verein. Limnol., 1961b, Bd. 16. Stuttgart, S. 962–967.

О ФАУНЕ РАКОВИННЫХ АМЕБ (RHIZOPODA, TESTACIDA) оз. ГЛУБОКОГО

И.М. КУЛИКОВСКАЯ

Московский государственный университет

Раковинные амёбы (отряд Testacida, класс Sarcodina, тип Protozoa — широко распространенная группа животных, населяющих все пресноводные водоемы, почву, сфагновые и листовые мхи, лиманы и интерстициаль морских побережий.

Фауна раковинных амёб оз. Глубокого изучалась дважды. С.А. Зернов в 1897 г. отметил в озере 12 видов корненожек семейства Diffugiidae. Значительно более тщательное исследование фауны раковинных амёб озера было проведено С.А. Крашенинниковым в 1914–1915 гг. [Крашенинников, 1923]. Им было обнаружено 49 видов этих корненожек. По данным Крашенинникова [1923], широко распространены были *Diffugia oblonga oblonga*, *D. oblonga v. claviformis* (рис. 2, ж), *D. acuminata v. inflata* (рис. 2, б) и *Pontigulasia bigibbosa* (рис. 7, б). Крашенинников отмечал неравномерное горизонтальное распределение раковинных амёб по дну озера, видовое разнообразие и общая численность которых оказываются наибольшими в кольцевой зоне на глубинах от 5 до 20 м. На мелководье и на глубинах, больших 20 м, число видов и экземпляров уменьшается. После работы С.А. Крашенинникова фауну корненожек озера не изучали.

Для настоящей работы пробы поверхностного слоя грунта в 1980 г. со всех глубин отбирались с лодки с помощью стратометра. Пробы брались на 15 станциях, по разрезу от биостанции к противоположному берегу (от восточного берега к западному) и на двух станциях в заливе.

Характеристика мест взятия проб (типы грунтов указаны по Л.Л. Россолимо, 1961 г.) по станциям: 1 — глубина 1 м, грунт — крупный песок; 2 — глубина 3 м, переход от песка к илистому песку; 3 — глубина 5 м, илистый песок; 4 — глубина 7,5 м, илистый песок; 5 — глубина 11 м, песчаный ил; 6 — глубина 15 м, переход от песчаного ила к коричневому илу; 7 — глубина 20 м, коричневый ил; 8 — глубина 25 м, коричневый ил; 9 — глубина 31 м, коричневый ил; 10 — глубина 25 м, коричневый ил; 11 — глубина 20 м, коричневый ил; 12 — глубина 15 м, песчаный ил; 13 — глубина 10 м, песчаный ил; 14 — глубина 5 м, торфяной ил и заторфированный песок; 15 — глубина 1 м, песок и перемытый торф; по заливу: 16 — глубина 5 м, песчаный ил; 17 — глубина 1 м, заторфированный песок.

Для характеристики видового состава сообщества определялись 100 экз. раковинных амёб в каждой пробе.

Полученные в настоящей работе данные сведены в таблицу. В ней приводится список видов раковинных амёб озера по данным Крашенинникова [1923] и по нашим данным совместно.

На каждой станции пробы брались три раза: в мае, июле и сентябре. Поскольку нами не определялся процент живых и мертвых раковинных амёб в пробе, данные о видовом составе во всех трех пробах с одной глуби-

Таблица распределения раковинных амёб по глубинам в оз. Глубоком

Вид	Ст. 1 1 м	Ст. 2 3 м	Ст. 3 5 м	Ст. 4 7,5 м	Ст. 5 11 м	Ст. 6 15 м	Ст. 7 20 м	Ст. 8 25 м	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Сем. Diffugiidae									
1. <i>Diffugia acuminata</i> Ehrenberg, 1838	3,7	1,0	—	1,5	0,7	2,0	—	—	
2. <i>D. acuminata v. inflata</i> Penard, 1899	2,4	1,0	2,5	8,0	8,0	5,0	6,0	2,3	
3.** <i>D. acutissima</i> Deflandre, 1930	0,3	0,3	—	1,0	0,3	1,0	0,3	—	
4. <i>D. amphora</i> Leidy, 1867	—	1,0	0,5	0,5	1,0	0,3	0,3	0,7	
5.** <i>D. avelana</i> Penard, 1885	0,3	0,7	—	0,5	0,3	—	—	—	
6. <i>D. bidens</i> Penard, 1902	—	1,0	—	—	0,7	1,0	—	—	
7.** <i>D. brevicolla</i> Cash, 1909	—	2,0	3,5	2,5	3,0	3,0	5,3	2,7	
8. <i>D. corona</i> Wallich, 1867	9,2	6,3	3,5	—	0,3	1,0	—	—	
9. <i>D. curvicaulis</i> Penard, 1899	1,7	0,3	—	—	—	1,0	—	—	
10.** <i>D. curvicaulis v. inflata</i> Declotre, 1951	—	—	—	0,5	0,3	1,4	1,0	—	
11.** <i>D. difficilis</i> Thomas, 1954	—	—	3,0	2,0	3,0	3,0	—	0,7	
12. <i>D. elegans</i> Penard, 1890	6,5	5,3	8,0	2,5	4,0	4,0	6,3	1,3	
13.** <i>D. elegans v. bicornis</i> Jung, 1936	2,4	—	—	2,5	0,1	1,7	1,3	1,0	
14. <i>D. fallax</i> Penard, 1890	0,3	0,7	2,0	2,5	1,7	2,7	2,3	0,7	
15.** <i>D. finstertaliensis</i> Laminger, 1971	3,7	3,4	—	3,5	3,0	1,0	—	—	

Cr. 9 31 M	Cr. 10 25 M	Cr. 11 20 M	Cr. 12 15 M	Cr. 13 10 M	Cr. 14 5 M	Cr. 15 1 M	Cr. 16 5 M	Cr. 17 1 M
10	11	12	13	14	15	16	17	18
Сем. Diffugiidae								
—	—	—	0,3	1,7	2,0	3,7	2,0	1,0
4,0	3,7	3,5	6,0	6,3	3,0	1,7	2,7	3,0
—	—	—	0,3	0,7	1,7	0,3	—	1,0
1,7	1,3	1,5	1,7	1,3	0,7	—	2,3	—
—	—	—	—	0,3	—	0,3	—	—
—	—	—	1,7	0,3	—	—	0,7	—
1,3	3,0	—	2,7	2,3	1,7	—	2,0	2,0
—	—	—	0,3	0,3	—	6,7	2,0	2,0
1,0	—	2,5	0,7	2,7	1,7	1,3	2,0	—
—	0,3	—	0,7	0,3	0,3	—	0,3	—
0,3	—	—	—	0,3	1,3	—	0,3	—
3,3	3,7	3,5	4,0	5,0	5,7	5,3	8,0	7,0
1,7	1,0	1,0	0,7	0,7	—	—	0,7	0,5
3,0	2,0	3,0	0,3	2,0	0,7	0,7	1,7	0,5
—	—	—	2,7	0,3	5,7	0,3	2,0	0,5

Т а б л и ц а (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
16.** D. glans Penard, 1902	—	—	—	—	1,3	1,0	3,0	3,3
17. D. globulosa Dujardin, 1837	3,1	1,7	4,0	2,5	2,7	1,0	1,0	0,7
18. D. hydrostatica Penard, 1902	0,3	0,7	0,5	0,5	0,7	—	1,0	0,3
19. D. lanceolata Penard, 1902	—	0,3	—	1,0	1,0	0,3	1,3	0,3
20. D. limnetica (Levander) Penard, 1902	1	2	5	11	9	12	29	21
21.** D. lithophila (Penard) Gautier-Lievre et Thomas, 1958	1,0	1,0	—	—	—	0,7	0,7	—
22. D. lithoplites Penard, 1902	3,4	1,0	0,5	—	—	0,7	—	—
23. D. lobostoma Leidy, 1879	5,8	1,7	2,0	1,5	3,0	2,7	1,0	2,7
24.** D. lobostoma v. multilobata Gautier-Lievre et Thomas, 1958	2,7	0,3	0,5	—	—	—	0,3	—
25.** D. lucida Penard, 1890	—	—	—	—	—	0,7	0,3	1,3
26.** D. manicata Penard, 1902	0,7	2,3	2,5	0,5	0,7	2,7	4,0	4,7
27.** D. minuta Rampi, 1950	1,0	0,7	0,5	0,5	2,0	1,0	2,3	2,3
28. D. oblonga v. oblonga Ehrenberg, 1838	5,1	20	16	6,0	7,3	9,7	2,7	—
29.** D. oblonga v. acumi-	—	—	3,0	1,0	1,0	0,7	1,7	—

	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	5,3	4,5	6,5	1,7	2,3	2,3	1,3	1,0	–
	4,0	3,0	3,5	2,7	3,0	1,7	2,7	2,7	2,5
	0,3	0,3	–	0,3	0,3	–	–	–	0,5
	1,0	1,3	–	–	0,3	0,7	–	–	–
	32	37	31	11	7	5	5	12	8
	0,7	2,0	1,5	2,3	0,7	1,3	1,0	1,0	–
							1,0	1,7	1,0
	2,0	3,3	4,5	4,7	2,3	1,3	5,7	1,7	3,5
	–	–	–	–	1,0	0,3	4,7	–	–
	1,7	1,3	–	0,3	–	–	–	–	–
	1,7	2,3	2,5	4,3	2,7	2,5	1,0	2,7	1,5
	2,0	4,7	2,5	2,0	1,0	1,7	0,3	2,7	0,5
	–	–	3,5	4,0	6,7	7,3	–	5,7	10
	–	0,3	–	–	–	–	0,3	–	–

Т а б л и ц а (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
nata Ehrenberg, 1838								
30.** D. ob- longa v. angusti- caulis Stepanek, 1952	0,3	0,3	—	—	—	—	—	—
31.** D. ob- longa v. caudata Stepanek, 1952	—	—	—	—	0,3	—	—	—
32. D. oblon- ga v. claviformis Penard, 1899	1,4	1,0	2,5	1,5	2,0	4,3	—	—
33.** D. ob- longa v. cypho- dera Jung, 1942	—	0,3	0,5	1,0	—	0,7	—	—
34.** D. ob- longa v. incon- dita Gautier- Lievre et Tho- mas, 1958	0,3	—	—	—	0,3	0,7	—	—
35. D. ob- longa v. gigantea Leidy, 1879	2,4	0,3	—	—	1,3	—	—	—
36. D. ob- longa v. lacu- stris Penard, 1902	—	—	—	3,5	7,7	2,3	6,3	0,3
37.** D. ob- longa v. lata Jung, 1942	—	—	—	—	—	1,0	1,3	0,7
38.** D. ob- longa v. linearis (Penard) Gautier- Lievre et Tho- mas, 1958	—	—	—	—	—	—	—	0,7
39.** D. ob- longa v. longi- collis Gassov- skiy, 1936	1,0	0,3	1,0	5,0	5,3	4,3	4,0	1,7
40.** D. ob- longa v. micro- claviformis Kow- rova, 1925	—	2,6	1,0	0,5	1,3	—	—	—
41. D. oblon- ga v. nodosa Lei- dy, 1879	1,0	1,0	—	—	0,3	—	—	—

10	11	12	13	14	15	16	17	18
-	-	-	-	0,3	0,7	1,7	-	0,5
-	-	-	-	1,0	-	-	-	-
0,3	0,3	-	1,3	2,0	5,3	1,0	4,7	1,5
0,3	-	-	0,3	0,7	-	-	0,3	-
-	-	-	0,7	1,7	0,7	-	-	-
-	-	-	0,7	-	1,3	1,3	-	0,5
1,3	1,7	5,0	6,3	3,0	-	-	-	-
3,0	1,3	2,5	4,0	0,3	-	-	0,7	0,5
1,3	1,3	-	-	-	-	-	-	-
2,7	1,0	3,0	5,0	4,0	2,0	1,3	3,0	1,5
0,3	0,3	-	0,7	3,7	2,0	1,3	2,3	3,0
-	-	-	-	-	1,0	0,3	-	1,5

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	
42.** <i>D. oblonga</i> v. <i>parva</i> Thomas, 1954	—	1,3	2,0	4,5	3,0	2,0	2,3	0,7	
43. <i>D. oblonga</i> v. <i>umbilicata</i> Penard, 1902	—	0,3	—	0,5	1,3	2,3	—	—	
44.** <i>D.</i> (<i>Pseudocucurbitella</i>) <i>pseudogramen</i> Gautier-Lievre et Thomas, 1958	—	0,3	—	—	—	—	—	—	
45. <i>D. scalpellum</i> Penard, 1902	0,3	—	1,0	1,0	0,3	0,3	—	—	
46.* <i>D. tuberculata</i> Penard, 1912	—	—	—	—	—	—	—	—	
47.* <i>D. varians</i> Penard, 1902	—	—	—	—	—	—	—	—	
48. <i>D. urceolata</i> Carter, 1864	0,3	2,6	—	—	—	—	—	—	
49. <i>D. urceolata</i> v. <i>olla</i> Penard, 1902	0,7	5,0	2,5	1,5	1,0	0,7	—	—	
50.** <i>Diffugia</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	2,0	
51.** <i>Diffugia</i> sp. 2	—	—	—	—	2,3	1,3	—	—	
52. <i>Pontigulasia bigibbosa</i> Penard, 1902	4,8	5,6	6,0	4,0	3,7	6,3	—	1,3	
53. <i>P. incisa</i> Rhumbler, 1896	3,1	3,7	2,5	5,0	4,7	2,3	2,3	—	
54. <i>P. spectabilis</i> Penard, 1902	—	—	—	1,5	2,7	—	1,0	1,3	
55.** <i>Pontigulasia</i> sp.	1,7	2,3	0,5	1,0	—	—	—	—	
Сем. Centropyxidae									
56. <i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg) Stein, 1857	1,0	2,3	6,5	7,5	3,0	3,7	3,0	1,7	
57.** <i>C. aculeata</i>	—	—	—	—	—	2,7	1,7	1,7	

10	11	12	13	14	15	16	17	18
1,3	—	0,5	1,7	2,3	2,0	—	2,7	3,0
—	—	—	0,3	—	1,3	—	—	—
—	—	—	—	—	0,7	—	0,3	—
—	—	—	—	0,3	0,7	—	0,3	0,5
—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	0,3	0,7	—	—
—	—	—	1,0	2,7	1,5	—	2,3	—
3,7	2,7	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	1,0	0,7	0,3	—	0,7	—
—	1,0	—	1,0	4,0	4,3	2,7	2,3	0,5
—	—	1,0	4,7	5,3	4,7	2,3	3,7	2,0
—	1,7	—	1,7	1,7	—	—	1,5	—
—	—	—	—	2,3	4,3	5,0	4,0	—
Сем. Centropexidae								
3,3	2,3	3,5	4,3	1,7	1,7	5,7	3,7	7,5
3,0	1,7	—	1,0	0,7	0,7	2,1	0,7	5,0

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9		
leata v. minima van Oye										
58. <i>C. constri- cta</i> (Ehren- berg) Penard, 1902	3,1	2,6	1,5	—	—	—	—	—		
59.** <i>C. di- scoides</i> (Penard) Deflandre, 1929	14	1,7	3,0	—	—	0,3	1,0	0,3		
60. <i>C. ecor- nis</i> (Ehrenberg) Leidy, 1879	1,0	3,0	—	3,0	2,0	2,0	3,0	0,7		
61.** <i>C. ecor- nis</i> v. <i>minuta</i> Golemansky	—	—	—	—	—	—	0,3	—		
62.** <i>C. gib- ba</i> v. <i>gibbosa</i> (Rampi) Godeanu	0,7	—	—	2,0	—	0,7	—	2,0		
63.** <i>C. lap- ponica</i> Grosplet- tich, 1954	—	1,0	—	—	—	—	—	—		
64.** <i>C.</i> <i>marsupiformis</i> (Wallich) Deflan- dre, 1929	0,3	1,7	0,5	1,5	—	—	—	—		
65.** <i>C. pla- tystoma</i> (Pe- nard) Deflandre, 1929	—	—	—	—	—	1,3	0,7	2,0		
66.** <i>Cyclo- pyxis aplanata</i> Deflandre, 1929	1,0	—	—	—	0,3	—	0,3	1,0		
67.** <i>C. arcel- loides</i> Penard, 1902	—	—	—	—	0,3	0,3	0,3	—		
68.** <i>C. kahli</i> Deflandre, 1929	0,7	—	—	—	0,3	1,0	0,7	0,7		
			Сем. Plagiopyxidae							
69.** <i>Plagio- pyxis</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—		
			Сем. Phryganellidae							
70.** <i>Phry- ganella acropodia</i> Hopkinson, 1909	—	0,3	0,5	1,0	1,0	—	0,7	0,7		

10	11	12	13	14	15	16	17	18
-	-	-	-	-	1,7	1,3	-	2,5
2,3	1,0	3,0	1,0	-	2,3	5,3	3,3	3,0
-	0,7	1,5	-	2,0	0,7	5,3	3,0	7,0
-	-	-	-	1,7	-	-	0,7	-
-	1,7	-	1,0	0,3	1,0	-	-	1,0
-	-	-	-	0,3	1,0	-	1,0	-
-	0,3	-	1,0	-	1,0	-	-	-
1,7	2,3	4,5	0,3	-	-	1,0	0,7	0,5
-	0,7	1,5	-	-	0,3	1,7	-	1,5
-	0,7	-	-	-	-	-	1,0	-
2,3	1,7	2,0	1,7	0,3	-	-	-	-
-	1,0	-	-	0,3	-	-	-	-
-	1,0	1,5	0,3	1,0	0,3	0,7	1,7	-

Сем. Plagiopyxidae

Сем. Phryganellidae

Т а б л и ц а (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
71.** <i>Phryganella nidulus</i> Penard, 1902	0,3	-	-	-	-	-	-	-
			Сем. Arcellidae					
72.** <i>Arcella hemisphaerica</i> Perty, 1852	-	-	-	-	-	-	-	-
73. <i>Arcella vulgaris</i> Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	-	-	-	-
			Сем. Nebelidae					
74.* <i>Hyalosphaenia cuneata</i> Stein, 1857	-	-	-	-	-	-	-	-
75. <i>Hyalosphaenia papilio</i> Leidy, 1879	-	-	-	-	-	-	-	-
76. <i>Lesquereusia modesta</i> Rhumbler, 1895	5,4	5,0	8,0	4,5	2,0	2,7	2,3	-
77.* <i>Lesquereusia spiralis</i> (Ehrenberg), 1840	-	-	-	-	-	-	-	-
78.** <i>Nebela</i> sp.	-	-	-	-	-	-	0,3	-
79.* <i>Quadrulella symmetrica</i> Wallich, 1863	-	-	-	-	-	-	-	-
			Сем. Euglyphidae					
80.* <i>Euglypha alveolata</i> Dujardin, 1841	-	-	-	-	-	-	-	-
81.* <i>Euglypha brachiata</i> Leidy, 1879	-	-	-	-	-	-	-	-
82.* <i>Pareuglypha reticulata</i> Penard, 1902	-	-	-	-	-	-	-	-
83.* <i>Assulina seminulum</i> Ehrenberg, 1848	-	-	-	-	-	-	-	-
84.* <i>Sphenoderia lenta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-

10	11	12	13	14	15	16	17	18
-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Arcellidae								
-	-	-	0,7	-	1,0	0,7	-	-
1,3	-	0,5	1,0	-	-	-	0,3	-
Сем. Nebelidae								
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	0,3	0,7	0,3	-
-	-	1,0	2,3	2,0	2,0	3,7	3,7	4,0
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Euglyphidae								
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а (о к о н ч а н и е)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Schlumberger, 1845								
85.* Sphero- deria dentata (Veidorsky), 1882	-	-	-	-	-	-	-	-
86.* Trimena enchelis (Ehren- berg) Leidy, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-
87.* Trimena lineare Penard, 1890	-	-	-	-	-	-	-	-
	Сем. Cyphoderiidae							
88. Cypho- deria ampulla (Ehrenberg) Schlumberger, 1845	-	-	-	-	-	-	-	0,3
89.* Cypo- deria trochus Penard, 1899	-	-	-	-	-	-	-	-
90.* Cam- pascus bidens Krascheninni- kov, 1923	-	-	-	-	-	-	-	-
	Сем. Gromiidae							
91.* Pseudo- diffugia archeri Penard, 1899	-	-	-	-	-	-	-	-
92.* P. graci- lis Schlumberger, 1845	-	-	-	-	-	-	-	-
93.** P. fasci- cularis Penard, 1902	-	0,3	1,0	0,5	1,3	1,0	-	-
94.** P. ful- va Archer, 1872	-	-	-	-	-	-	-	-
95.* Pauli- nella chromato- phora Lauter- born, 1895	-	-	-	-	-	-	-	-
96.* Nadinel- la tenella Penard, 1899	-	-	-	-	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е. Звездочкой даны виды, найденные Крашенинниковым и не встреченные нами, двумя звездочками — обнаруженные нами и не указанные ранее.

Ст 1 — ст17 — станции, из которых ст 1 — ст15 находились в основном плесе озера и ст 16, ст17 — в заливе.

10	11	12	13	14	15	16	17	18
----	----	----	----	----	----	----	----	----

-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-

Сем. Cyphoderiidae

1,3	-	0,7	-	-	0,3	-	-	-
-----	---	-----	---	---	-----	---	---	---

-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-

Сем. Gromiidae

-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	0,3	0,7	0,3	-	0,7	-	-
-	-	-	0,7	1,0	0,3	1,3	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-

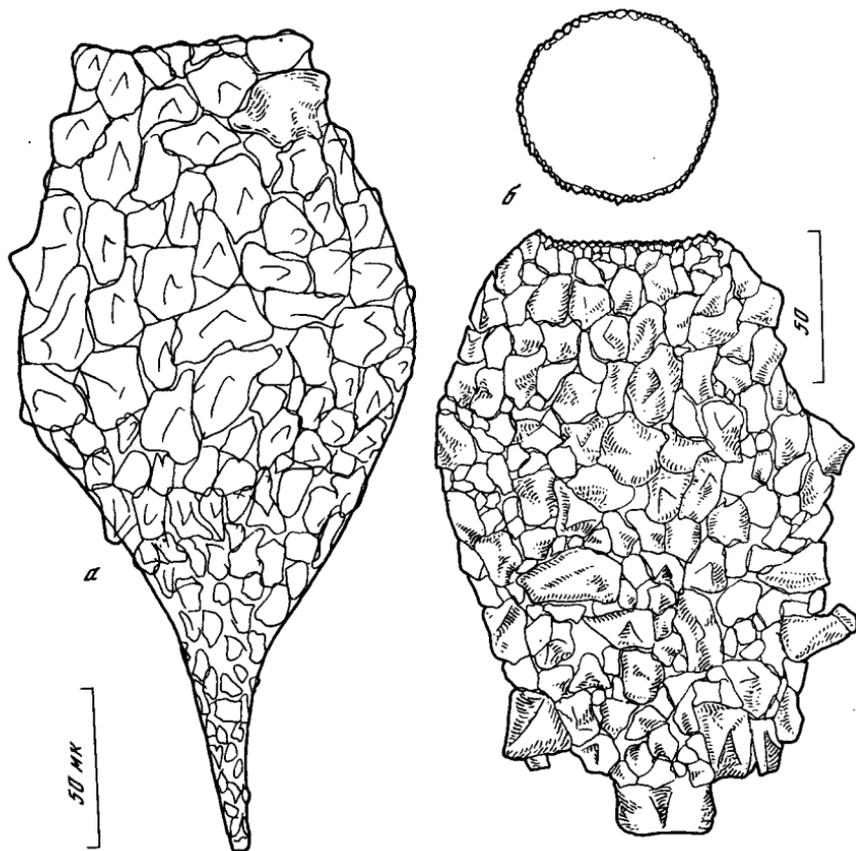


Рис. 1. Раковинные амёбы семейства Difflogiidae

a — *Difflogia acutissima*; *б* — *D. finstertaliensis*; *в* — *D. difficilis*; *г* — *D. lanceolata*, *д* — *D. scalpellum*; *е* — *D. elegans*; *ж* — *D. elegans* v. *bicornis*

ны были однородны и суммировались. Цифры в таблице указывают процент особей данного вида в пробах с одной станции.

Нами обнаружено 77 видов раковинных амёб, относящихся к 12 родам, принадлежащих к 8 семействам. Наиболее богат видами род *Difflogia* (49 видов) и род *Centropuxis* (10 видов). Меньше было видов, принадлежащих к родам *Pontigulasia* (4 вида), *Cyclopxis* (3 вида), *Phryganella* и *Pseudodifflogia* (по 2 вида). Роды *Plagiopuxis*, *Lesquereusia*, *Nebela*, *Hyalosphaenia* и *Cyphoderia* представлены каждый одним видом.

Из найденных в озере раковинных амёб особенно многочисленными были *Difflogia acuminata* v. *inflata* (рис. 2, *б*), *D. elegans* (рис. 1, *е*) и *D. limnetica* (рис. 4, *о*). Эти виды встречались во всех пробах 3–8%, а *D. limnetica* — до 36%.

Некоторые виды были найдены в различных местах обитания (несколько более 8%), они были определены как доминирующие для этих мест. Так, *Difflogia sorona* (рис. 5, *б*) встречалась в больших количествах на глубинах от 0 до 3 м; *Difflogia elegans* — на глубинах от 1 до 5 м, преимущественно у восточного берега и в заливе; *Difflogia oblonga oblonga* —

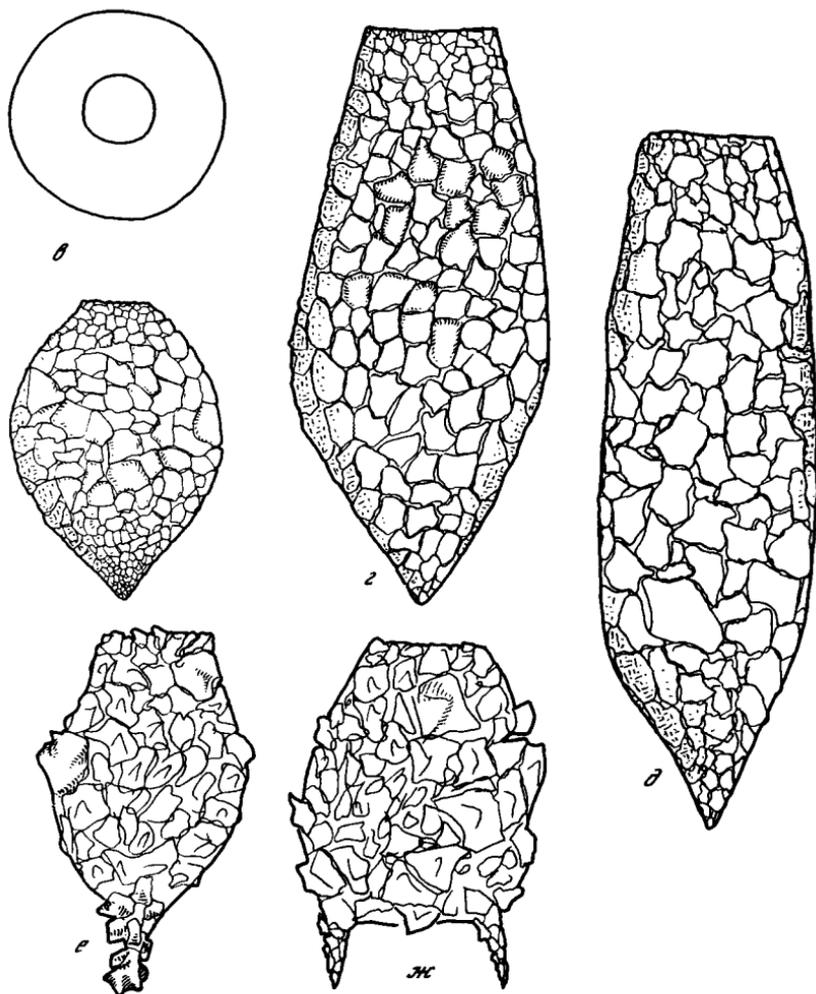


Рис. 1 (окончание)

на глубинах от 3 до 8 м у восточного берега и на глубинах от 0 до 2 м — у западного; *Centropyxis discoides* (рис. 9, г) — на глубинах от 0 до 2 м у восточного берега.

Равномерно распространенными по всем глубинам, составляющие примерно 1–3% всех раковинных амёб в пробе, были: *Diffugia fallax* (рис. 4, м), *D. manicata* (рис. 4, н), *D. oblonga* v. *longicollis* (рис. 3, е), *D. oblonga* v. *parva* (рис. 3, ж), *D. brevicolla* (рис. 4, л), *D. globulosa* (рис. 4, з), *D. lobostoma* (рис. 4, ж), *D. minuta* (рис. 4, д), *D. hydrostatica*, *Centropyxis aculeata* (рис. 8, з), *Lesquereusia modesta* (рис. 10, а).

Нами найдены 43 вида, не обнаруженных ранее в этом озере. В то же время 21 вид раковинных амёб из описанных предыдущими исследователями нам не встретился. Многие из этих видов были найдены ими в единичных экземплярах (см. таблицу).

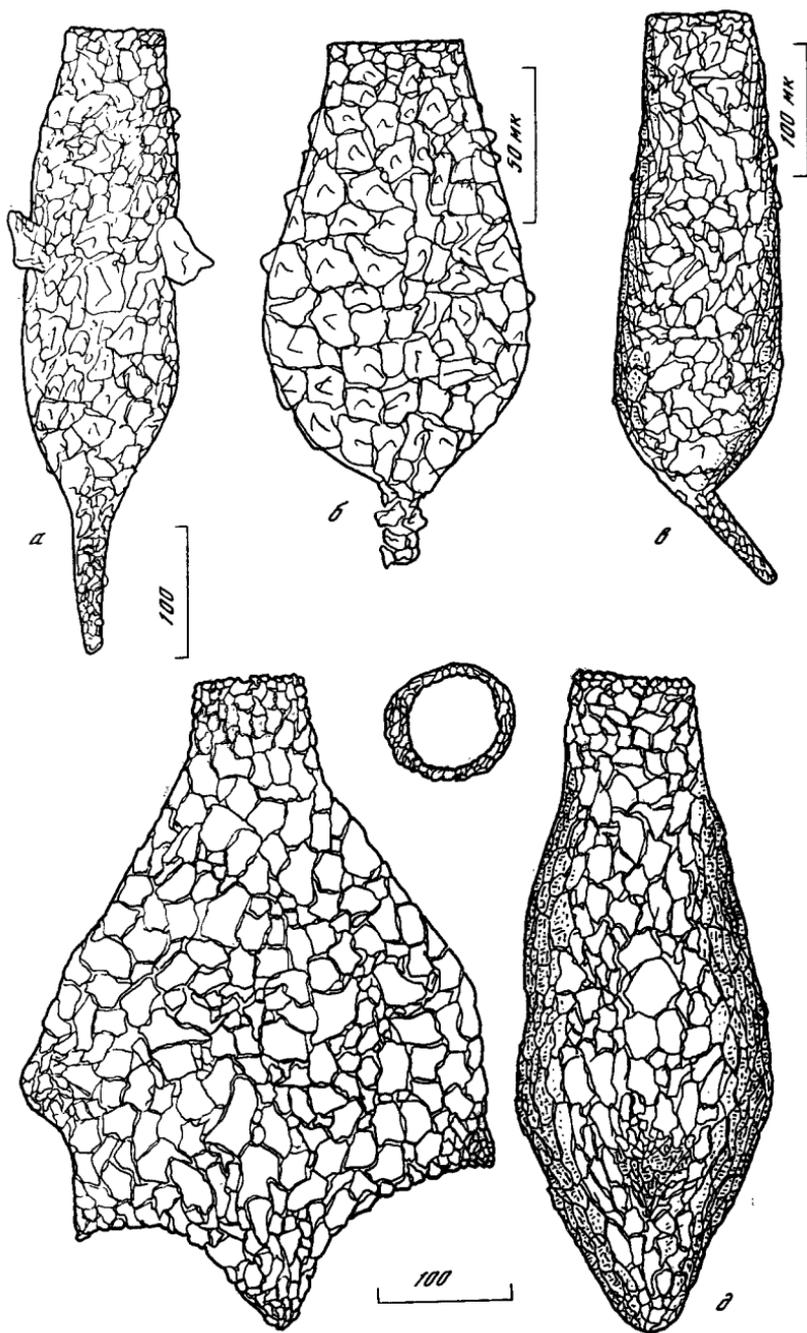


Рис. 2. Раковинные амёбы семейства Diffugiidae

a — *D. acuminata*; *б* — *D. acuminata* v. *inflata*; *в* — *D. curvicaulis*; *г* — *D. curvicaulis* v. *inflata*; *д* — *D. oblonga* v. *nodosa*; *е* — *D. oblonga* v. *umbilicata*; *ж* — *D. oblonga* v. *claviformis*; *з* — *D. oblonga* v. *angusticollis*

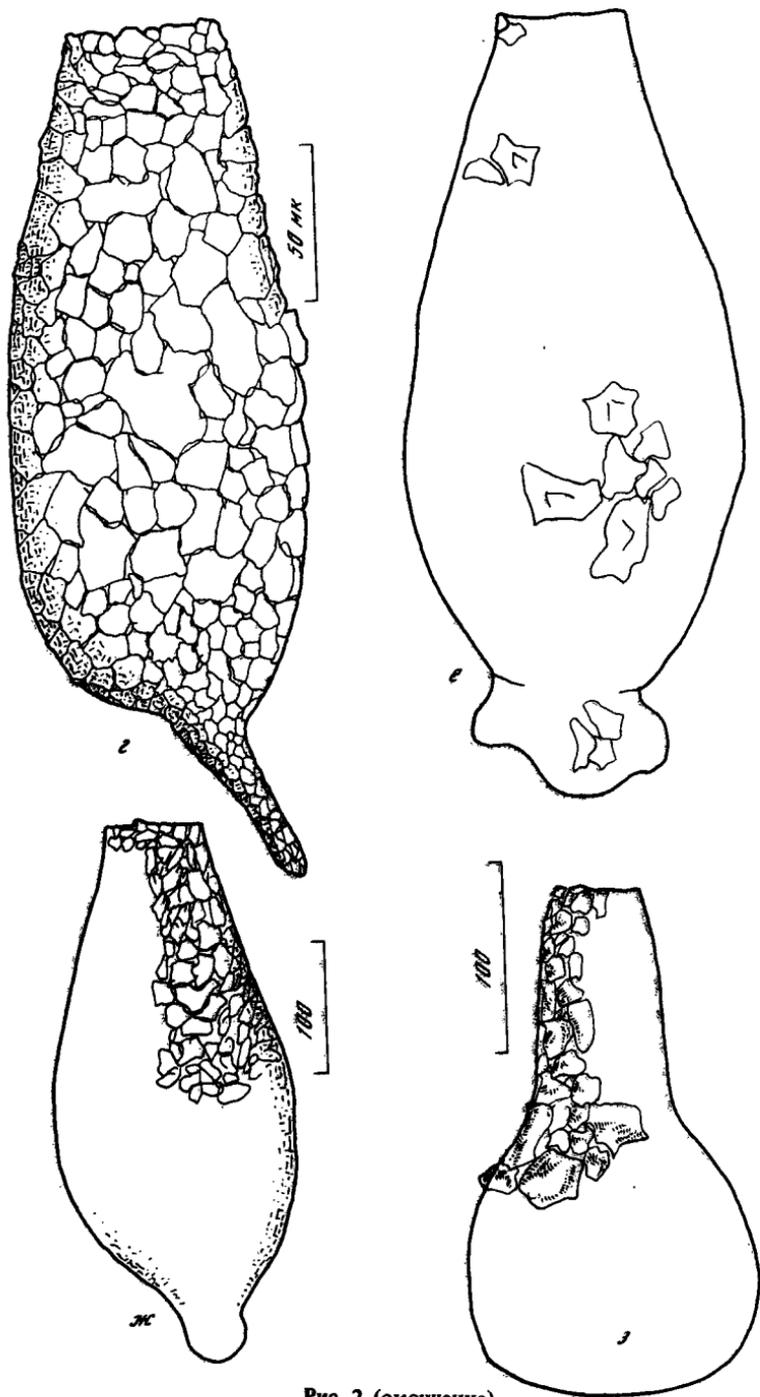


Рис. 2 (окончание)

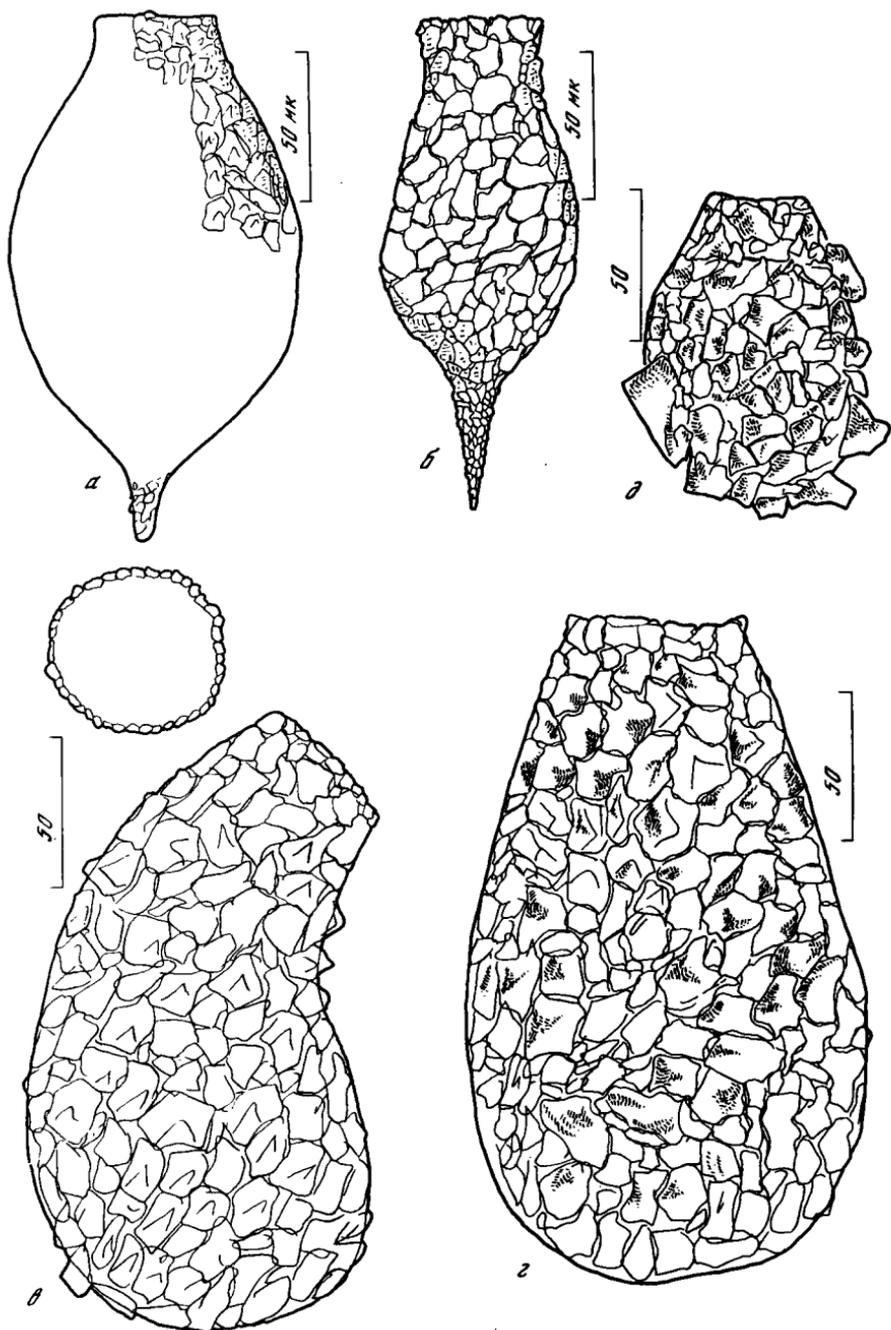


Рис. 3. Раковинные амёбы семейства Diffugiidae

a — *D. oblonga* v. *acuminata*; б — *D. oblonga* v. *caudata*; в — *D. oblonga* v. *cyphodera*;
 г — *D. oblonga* v. *incondita*; д — *D. oblonga* v. *lata*; е — *D. oblonga* v. *longicollis*; ж — *D. oblonga* v. *parva*; з — *D. oblonga* v. *microclaviformis*; и — *D. oblonga* v. *linearis*

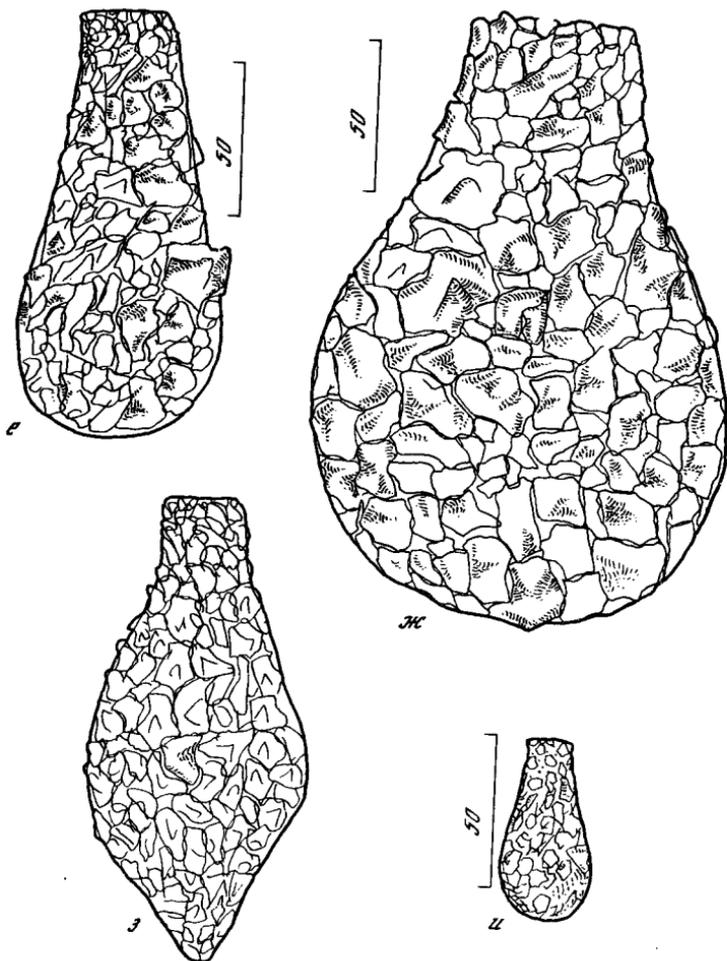


Рис. 3 (окончание)

Озеро Глубокое обладает хорошо выраженной зоной фитали. У представителей вида *Centropyxis discoides* (рис. 9, з), характерно для фитали, при переходе в профундаль наблюдается редукция шипов и приобретение более выпуклой формы, что подтверждает данные В. Шенборна [Schönborn, 1962].

Однако такие закономерности, как преобладание на глубине крупных видов с большими ксеносомами, а в зоне фитали — видов мелких с хитиной раковинкой, отмеченные многими авторами [Penard, 1902; Schönborn, 1962; Štěpánek, 1953; и др.], не подтверждаются на примере озера Глубокое. Количество таких видов, как *Diffugia acuminata* (рис. 2, а), *D. acutissima* (рис. 1, а), *D. corona* (рис. 5, б), *D. oblonga* v. *gigantea*, *D. avellana* (рис. 6, б), *D. bidens* (рис. 6, а), *D. finstertaliensis* (рис. 1, б), *D. urceolata* v. *olla* (рис. 5, з), *Pontigulasia* sp. (рис. 7, з), *P. bigibbosa* (рис. 7, б), *Centropyxis constricta* (рис. 9, в), *C. marsupiformis* (рис. 9, а)

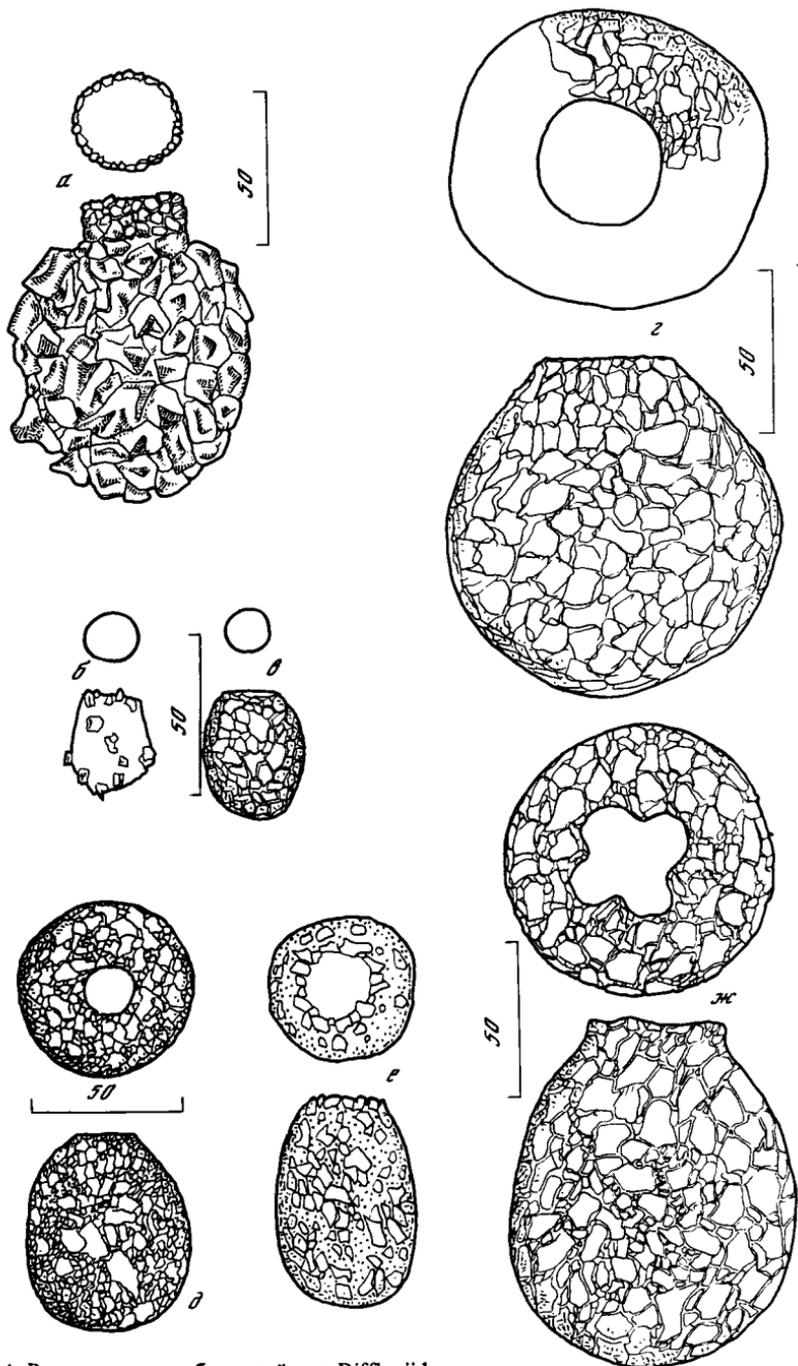


Рис. 4. Раковинные амебы семейства Difflugiidae

а — *D. lithophyla*; б, в — *Difflugia* species 1, 2; г — *D. globulosa*; д — *D. minuta*; е — *D. glans*; ж — *D. lobostoma*; з — *D. lobostoma* v. *multilobata*; и — *D. (Pseudocucurbitella) pseudogramen*; к — *D. amphora*; л — *D. brevicolla*; м — *D. fallax*; н — *D. manicata*; о — *D. limnetica*

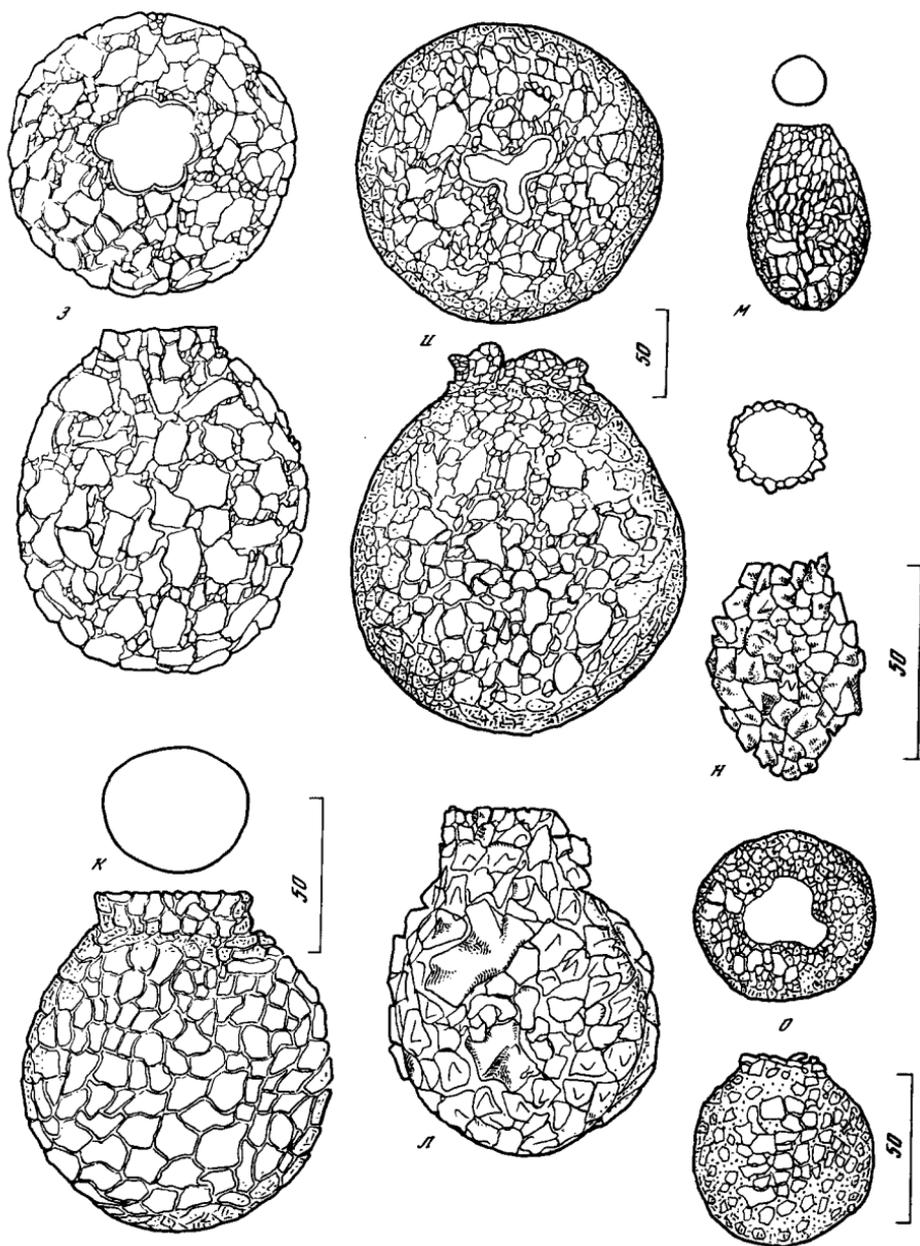


Рис. 4 (окончание)

уменьшается с увеличением глубины, а глубже 20 м эти виды почти полностью отсутствуют. И, наоборот, количество мелких форм с покровом раковин, состоящим из маленьких минеральных частиц, и часто хитиной раковинкой увеличивается с увеличением глубины. Такие виды, как *Difflugia difficilis* (рис. 1, в), *D. glans* (рис. 4, е), *D. oblonga* v. *linearis*

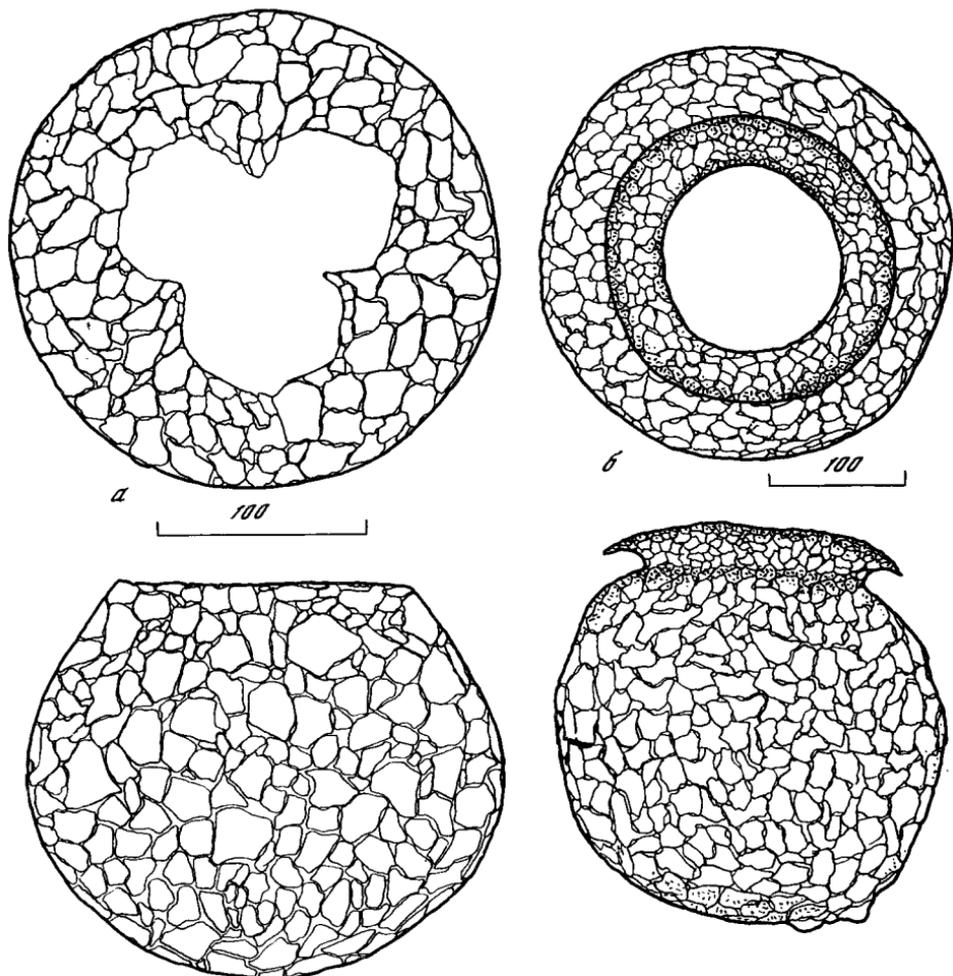


Рис. 5. Раковинные амебы семейства Diffugiidae

a – *D. lithoplithes*; *б* – *D. corona*; *в* – *D. urceolata*; *г* – *D. urceolata* v. *olla*

(рис. 3, *u*), *D. oblonga* v. *lata* (рис. 3, *д*), *Diffugia* sp. 1 (рис. 4, *б*), *D. minuta* (рис. 4, *д*), *D. lucida* (рис. 6, *в*) *Pontigulasia spectabilis* (рис. 7, *в*), *Centropyxis aculeata* v. *minima* (рис. 8, *д*), *C. ecornis* v. *minuta* (рис. 8, *в*), *C. platistoma* (рис. 8, *е*), *Arcella vulgaris* (рис. 10, *б*), *Nebela* sp. (рис. 11, *г*) и *Cyphoderia ampulla* (рис. 6, *д*) встречаются, если не исключительно, то преимущественно на глубине больше 15 метров. По-видимому, единственным объяснением этому является своеобразный характер грунтов на дне озера.

Поскольку оз. Глубокое прошло период размыва окружающих его торфяников, то в этот период на дне озера происходило отложение черного гумифицированного ила. Этот слой в центральной части котловины достигает 3 м толщины, там отсутствует материал для построения крупных

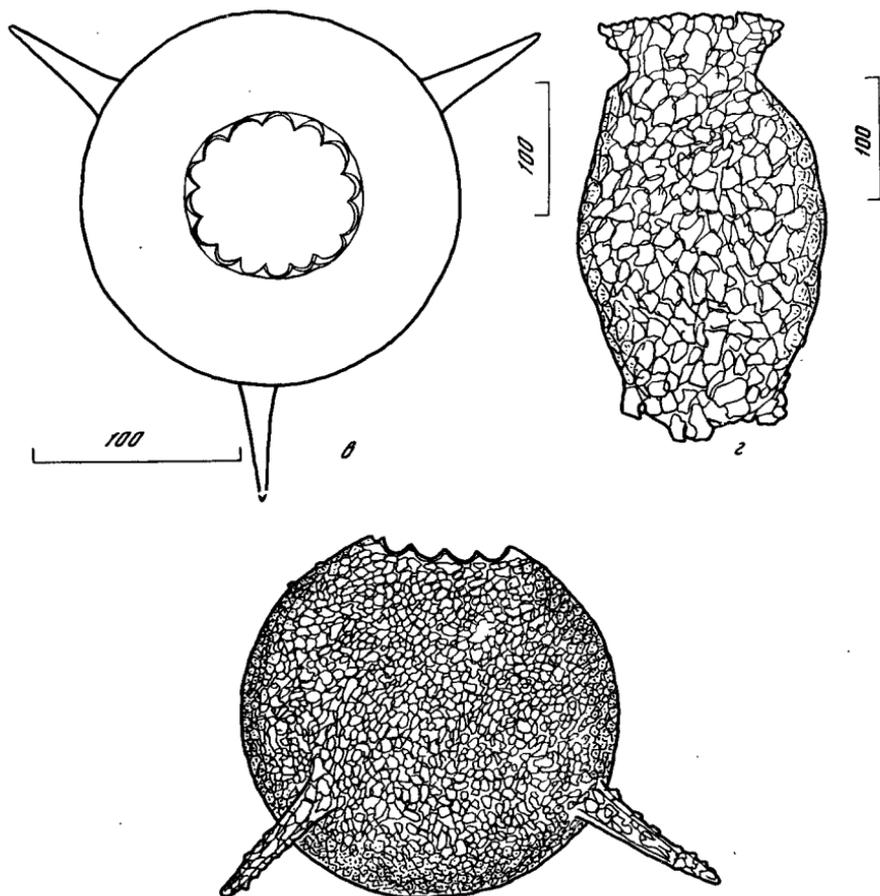


Рис. 5 (окончание)

агглютированных раковинок. Наличие в этом слое мелких песчаных гранул может объясняться смывом их из вышележащих грунтов. На глубинах от 4 до 15 м кольцом по дну озера и в заливе лежит слой песчанистого ила, который отложился после процесса дистрофикации озера. В этой зоне наблюдается как качественное (здесь встречаются все найденные нами виды), так и количественное богатство фауны раковинных амёб.

Предположение о зависимости фауны раковинных амёб от характера грунта подтверждает также тот факт, что видовой состав и процентное отношение видов у западного и восточного берегов различны. У восточного берега пробы с мелководья (на глубине от 1 до 5 м) бгались с участка, лишённого водной растительности, грунт которого состоял из крупного песка. Эти пробы были наиболее бедные в количественном и качественном отношении, так как крупные размеры гранул песка ограничивают возможность их использования для построения раковинок. Здесь обитают крупные виды с большими агглютированными частицами на поверх-

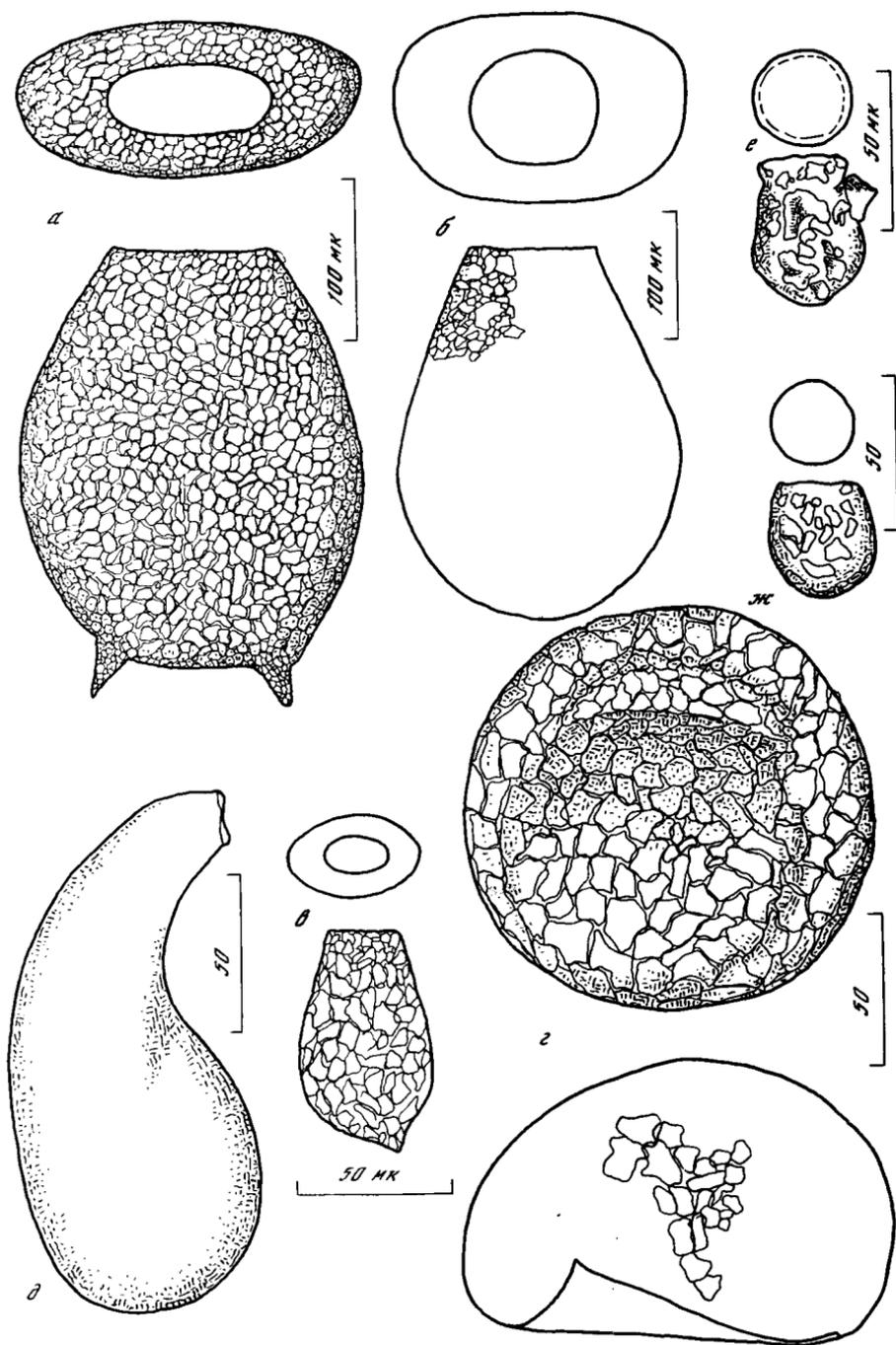


Рис. 6. Раковинные амебы семейств Diffugiidae, Plagiopyxidae, Cyphoderiidae и Gromiidae

а — *Diffugia bidens*; б — *D. avellana*; в — *D. lucida*; г — *Plagiopyxis* sp.; д — *Cyphoderia ampulla*; е — *Pseudodiffugia fascicularis*; ж — *P. fulva*

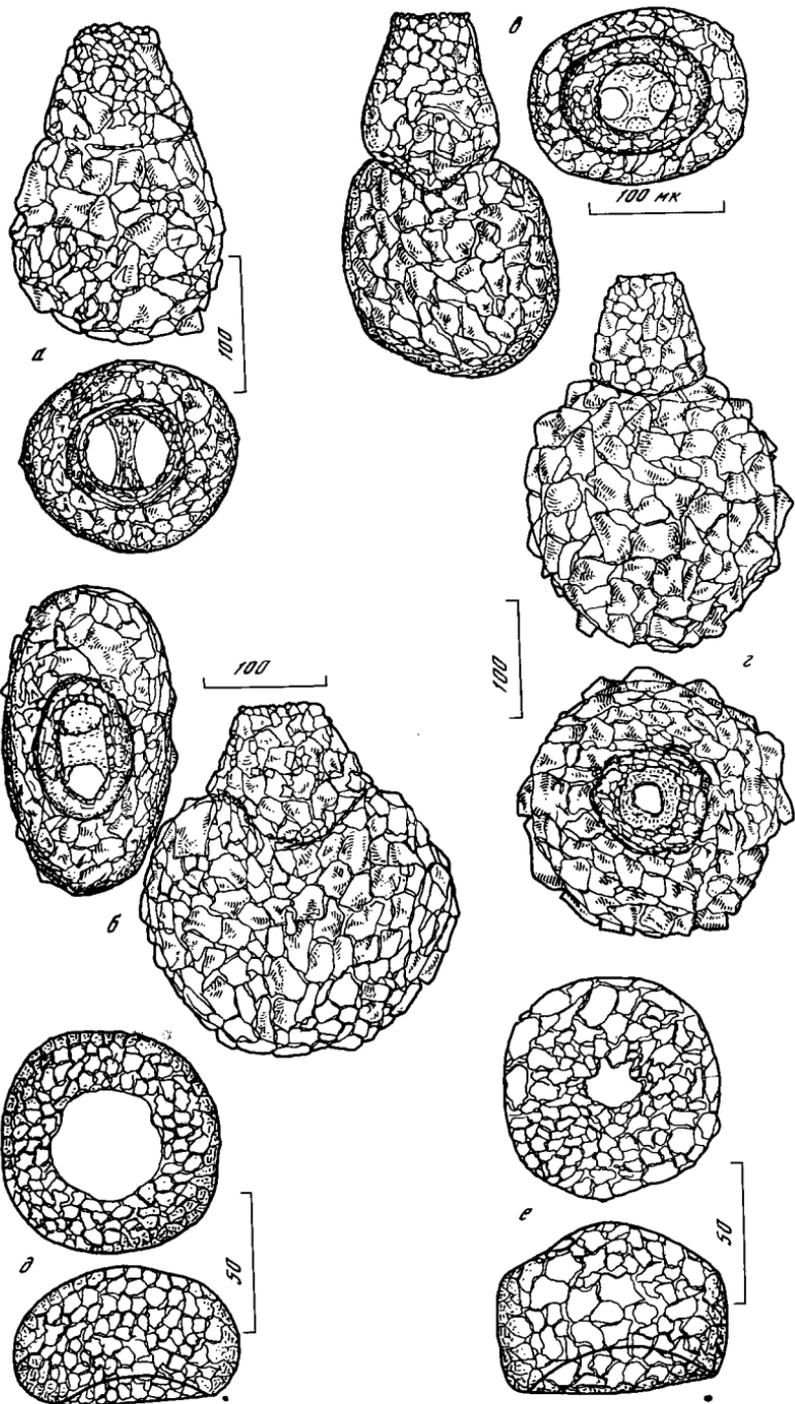


Рис. 7. Раковинные амебы семейств Difflugidae и Centrotruxidae
 а — *Pontigulasia incisa*; б — *P. bigibbosa*; в — *P. spectabilis*; г — *P. species*; д — *Cyclopyxis arcelloides*; е — *C. kahli*

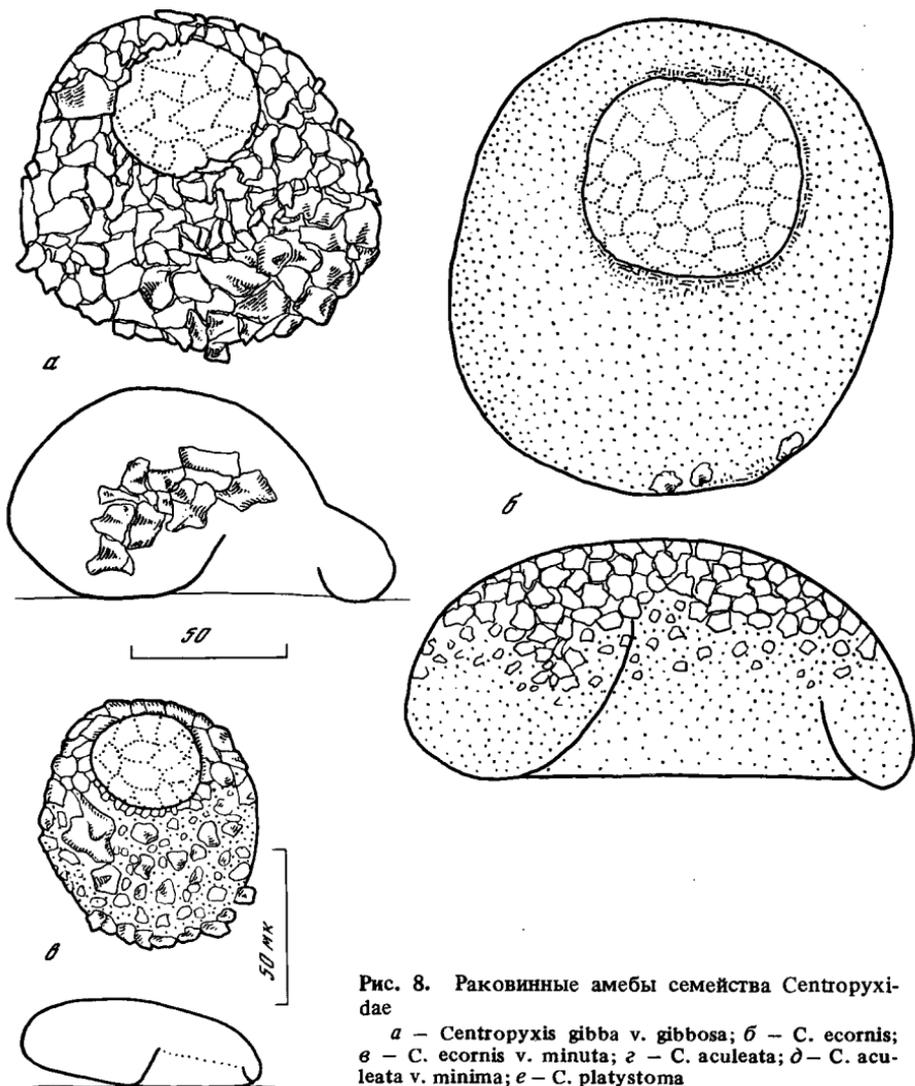


Рис. 8. Раковинные амёбы семейства Centropoxyidae

a — *Centropoxyxis gibba* v. *gibbosa*; б — *C. ecornis*;
 в — *C. ecornis* v. *minuta*; г — *C. aculeata*; д — *C. aculeata* v. *minima*; е — *C. platystoma*

ности: *Diffflugia acutissima* (рис. 1, а), *D. oblonga* v. *gigantea*, *D. finstertaliensis* (рис. 1, б), *D. lithoplites* (рис. 5, а), *Centropoxyxis discoides* (рис. 9, г), *C. constricta* (рис. 9, в), *Pontigulasia bigibbosa* (рис. 7, б), *Pontigulasia* sp. (рис. 7, г).

Западный берег озера низкий, грунт песчаный, но богат растительными остатками и торфом, чем напоминает грунт центральной части озера. Сходство наблюдается и в видовом составе сообщества раковинных амёб. Таким виды, как *Diffflugia brevicolla* (рис. 4, а), *D. oblonga* v. *lata* (рис. 3, д), *D. glans* (рис. 4, е), *D. lanceolata* (рис. 1, г), *Centropoxyxis ecornis* v. *minuta* (рис. 8, в), *C. platystoma* (рис. 8, е) и *Cyphoderia ampulla*

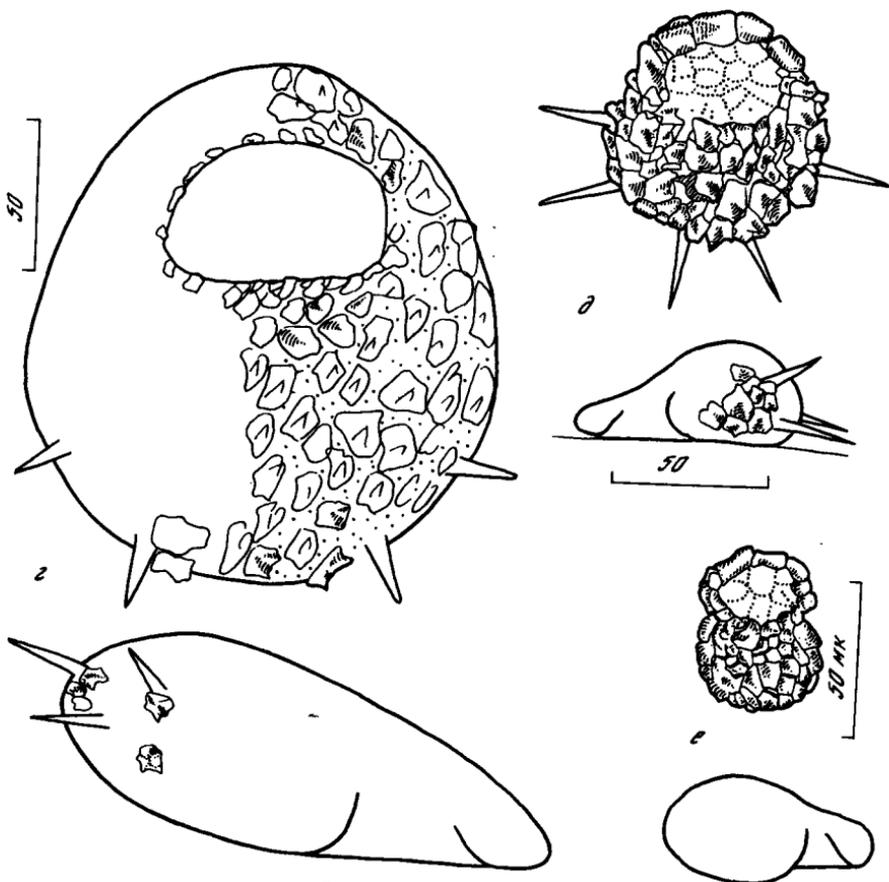


Рис. 8 (окончание)

(рис. 6, д) встречаются в центральной и западной частях озера и отсутствуют в восточной.

Есть данные о том, что раковинные амёбы могут полностью отсутствовать в водоемах при подходящих для жизни режиме и гидрохимических особенностях, если нет нужного им строительного материала, и давать большие всплески численности при появлении такого материала. Поэтому связь аномального распределения по глубинам раковинных амёб с механическим составом грунта представляется вполне вероятной.

Неоднократно делались попытки использовать раковинных амёб в качестве индикаторов степени сапробности водоемов. Одна из наиболее крупных работ в этом направлении выполнена М. Штепанеком [Štěpánek, 1953]. Несколько позже В. Шенборн с соавторами [Schönborn et al., 1965, 1966] было сформулировано положение о существовании трех основных сообществ раковинных амёб, на основании наличия которых можно судить о характере водоема и о типе его осадков: 1) сообщество *Arcella gibbosa*, типичное для небольших озер с низким значением pH воды и с отложениями на дне; 2) сообщество *Arcella haemisphaerica*, характерное для

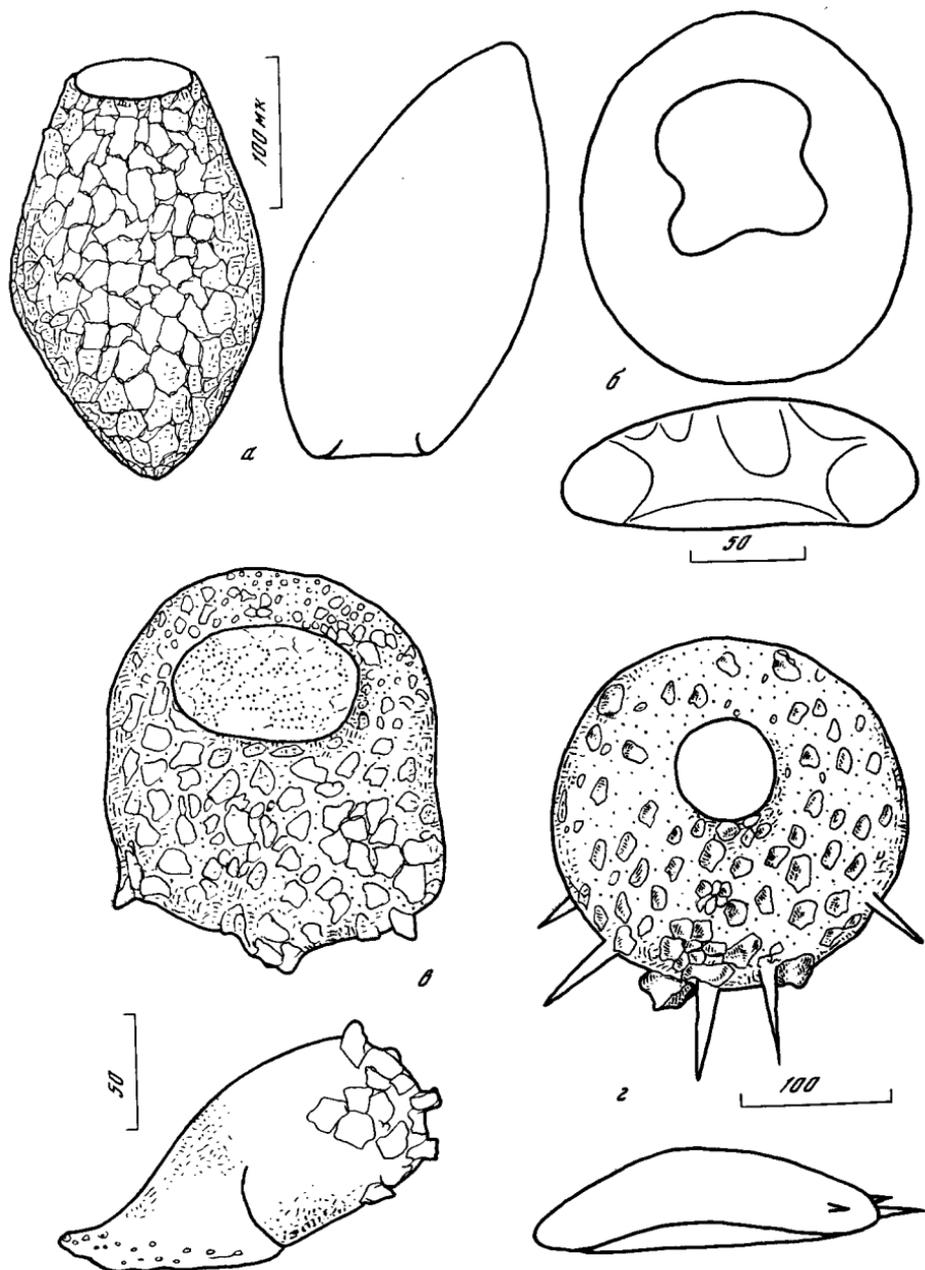


Рис. 9. Раковинные амёбы семейства Centropoxyidae
 а — *C. marsupiformis*; б — *C. lapponica*; в — *C. constricta*; з — *C. discoides*

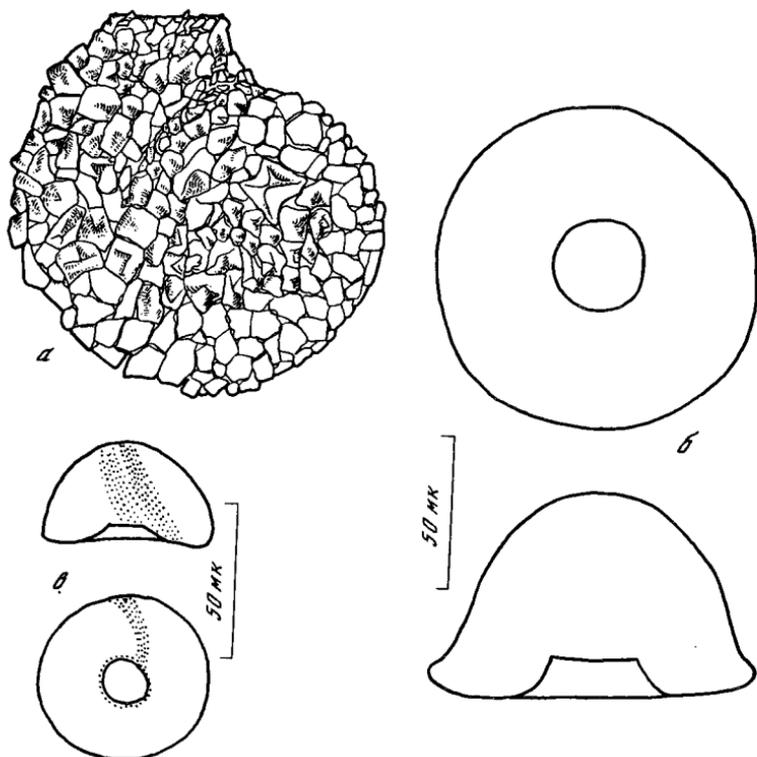


Рис. 10. Раковинные амёбы семейств Nebelidae и Arcellidae
 а — *Lesquereusia modesta*; б — *Arcella vulgaris*; в — *A. hemisphaerica*

типичных олиготрофных озер с богатыми кислородом придонными слоями воды; 3) сообщество *Diffugia urceolata*, характерное для эвтрофных озер с отложениями гиттии и недостаточным количеством кислорода в придонных слоях воды. Кроме этих трех типичных сообществ встречаются сообщества смешанные. Так, для мезотрофных озер, по данным В. Шенборна [Schönborn, 1966] характерно не появление смешанного сообщества *Diffugia urceolata* — *Arcella hemisphaerica*, а резкое обеднение сообщества *Arcella hemisphaerica* при одновременном увеличении количества эврибионтных видов. Однако в оз. Глубоком, которое считается мезотрофным, наблюдается другое. В составе фауны раковинных амёб озера нами встречены следующие виды, относящиеся к комплексу *Arcella hemisphaerica*: *Centropyxis platistoma* (рис. 8, е), *Cyclopyxis kahli* (рис. 7, е) и *Arcella hemisphaerica* (рис. 10, в) (все эти виды не были найдены предыдущими исследователями). Из комплекса *Diffugia urceolata* присутствовали оба входящих в него вида — *D. urceolata* и *D. amphoga*, количество которых несколько увеличилось по сравнению с данными С.А. Крашенинникова [1923].

Полученные данные позволяют предположить, что для мезотрофного водоема возможно присутствие обоих сообществ.

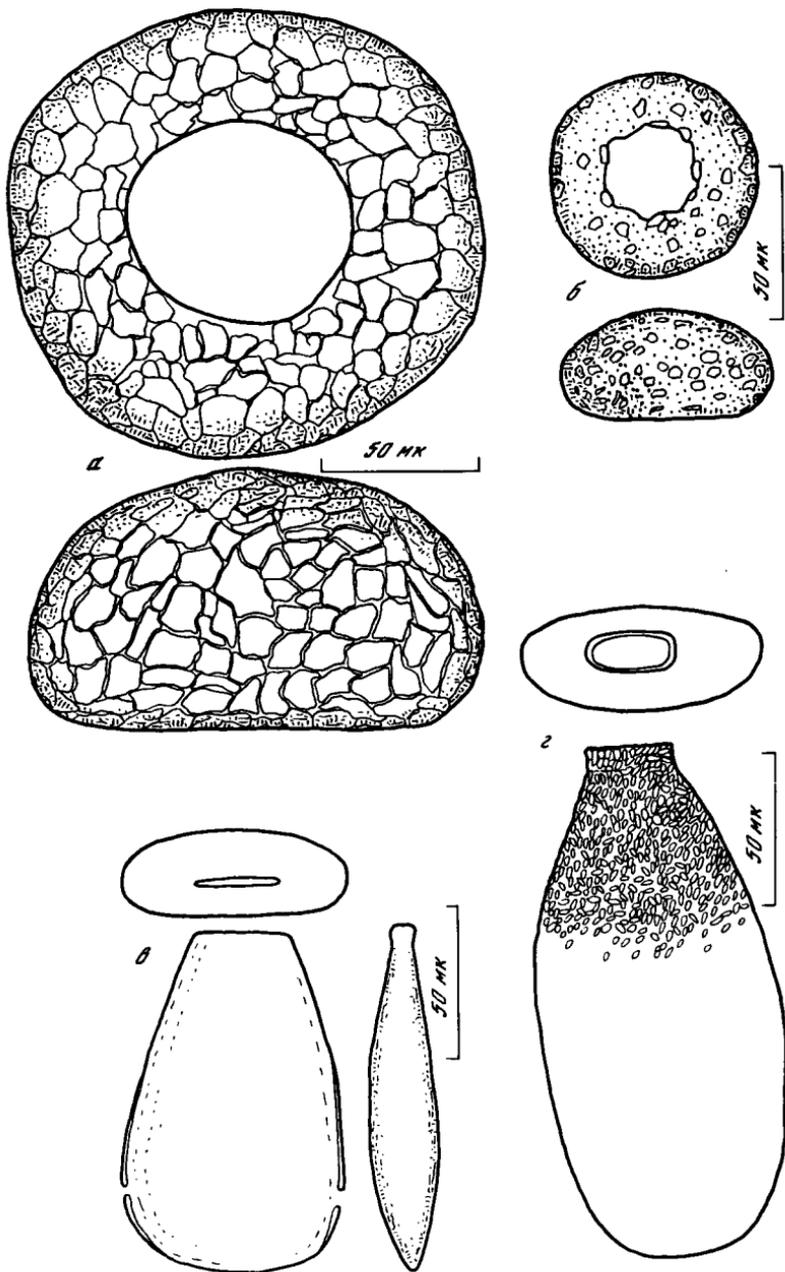


Рис. 11. Раковинные амёбы семейств Phryganellidae и Nebelidae

a — *Phryganella nidulus*; б — *Ph. acropodia*; в — *Hyalosphaenia papilio*; z — *Nebela* species

ЛИТЕРАТУРА

- Зернов С.А. Диффлюгии озера Глубокого и других подмосковных озер. — Тр. Отд-ния ихтиологии рус. о-ва акклиматизации животных и растений, 1897, т. 2, с. 179—182.
- Крашенинников С.А. Наблюдения над распределением корненожек в Глубоком озере. — Рус. гидробиол. журн., 1922, т. 1, № 4, с. 113—120.
- Крашенинников С.А. О распределении корненожек Глубокого озера. — Арх. Рус. протистол. о-ва, 1923, т. 2, с. 39—53.
- Чибисова О.И. Исследование раковинных амёб в отложениях озер. — В кн.: Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 79—99.
- Шербатов А.В. Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967.
- Bartoš E. Koreňonožce radu Testacea. Bratislava, 1954.
- Chardez D. Histoire naturelle des Protozoaires Thecamoebiens. — Naturalistes belg., vol. 48, N 10, p. 484—576.
- Ogden C.G., Hedley R.H. An Atlas of freshwater testate amoebae. Oxford Univ. press, 1980.
- Penard E. Faune Rhizopodique du bassin du Léman. Geneve, 1902.
- Schönborn W. Die Ökologie der Testaceen im oligotrophen See, dargestellt am Beispiel des Grossen Stechlinsee. — Limnologica, 1962, Bd 1, S. 111—182.
- Schönborn W. Testaceen als Bioindikatoren im System der Seetypen. Untersuchungen in masurischen Seen und im Suwalki-Gebiet (Polen). — Limnologica, 1966, Bd 4, S. 1—11.
- Schönborn W., Flossner D., Proft G. Die limnologische Charakterisierung des Profundals einiger norddeutschen Seen. — Limnologica, 1965, Bd 3, S. 371—380.
- Schönborn W., Flossner D., Proft G. Die limnologische Charakterisierung des Profundals einiger norddeutschen Seen mit Hilfe von Testaceen-Gemeinschaften. — Verh. Intern. Verein. Limnol., 1966, Bd 16, S. 251—257.
- Štěpánek M. Rhizopoda jako biologicke indikatory znečištění, vod. 1, Rhizopoda a Heliozoa řecy Moravice (Slezsk, ČSR). — Přírod. Šborn. Ostr. Kraje, 1953, t. 14, s. 470—505.

УДК 551.481.18

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ, ПРОЗРАЧНОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КИСЛОРОДА

А. П. САДЧИКОВ

Московский государственный университет

После того как в 60-х годах на болотах, окружающих озеро, были проведены мелиоративные работы и отведена большая часть стоков, вода потеряла желтоватый оттенок, а прозрачность увеличилась до 2,0—5,5 м [Матвеев, 1975]. Произошли изменения и в видовом составе фауны и флоры озера. Увеличилась в летнее время и общая численность бактериопланктона с 1,0—1,5 до 3,5—4,5 млн кл/л [Садчиков, Куликов, 1978]. В связи с изменениями, произошедшими в озере, представляет интерес дальнейшее изучение его гидробиологических и гидрологических характеристик. В данной работе представлены результаты наблюдений термического и кислородного режимов озера, а также прозрачности воды в летне-осенний период 1976—1978 гг.

Температуру воды измеряли в центре озера ртутным термометром, установленным в батометре Молчанова, от поверхности до глубины 10 м через 1 м, а глубже через каждые 5 м.

На рис. 1 представлены графики температуры воды озера в течение исследованного периода 1976 г. В летнее время очень хорошо выражена рез-

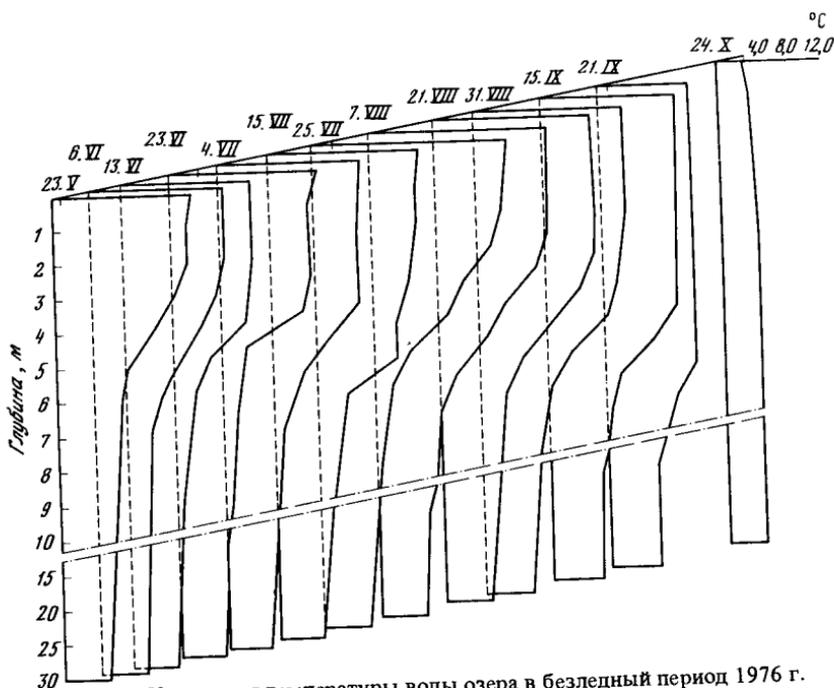


Рис. 1. Изменения температуры воды озера в безледный период 1976 г.

кая температурная стратификация, которая сохраняется в течение всего теплого периода вплоть до осеннего перемешивания. Образованию термоклина способствуют слабая проточность и защищенность озера лесами от ветрового перемешивания. Мощность эпилимниона, в начале лета составляющая 3–4 м, к концу сентября достигла 7–8 м. Слой металимниона в течение лета колебался от 2 до 3 м и более. Гиполимнион отличался низкой температурой, которая в течение летней стагнации изменялась незначительно. На глубине 10 м она колебалась в интервале $6,0\text{--}6,8^\circ$, на глубинах 15–20 м – $5,3\text{--}5,8^\circ$, а глубже – $5,0\text{--}5,4^\circ$. Полное перемешивание в 1976 г., видимо, произошло в первой декаде октября, так как уже в 20-х числах этого же месяца большая часть озера была покрыта тонкой коркой льда. В другие годы самый ранний срок замерзания озера был зафиксирован 24 октября 1912 г. [Воронков, 1913], а наиболее поздний – в середине декабря 1909 и 1974 гг. [Грезе, Румянцев, 1910; Матвеев, 19786]. Чаше всего озеро замерзает во второй половине ноября [Щербаков, 1967]. Вскрытие озера происходит в конце апреля–начале мая [Щербаков, 1967; Матвеев, 19786].

В 1976 г. начало лета было холодным, часто шли дожди, и температура поверхностного слоя воды только к концу июня достигла 20° , а к середине июля – 22° . Уже с конца июля наблюдалось понижение температуры поверхностного слоя воды (рис. 2). В 1977 г. весна была ранняя, а лето более теплое, однако температура поверхностного слоя подвергалась более резким колебаниям, чем в 1976 г. Можно отметить три пика прогрева воды – в середине июня до $24,1^\circ$, в начале июля – до $22,5^\circ$ и в начале августа – до $23,9^\circ$ (рис. 2). В 1978 г. максимальный прогрев воды наблюдался в

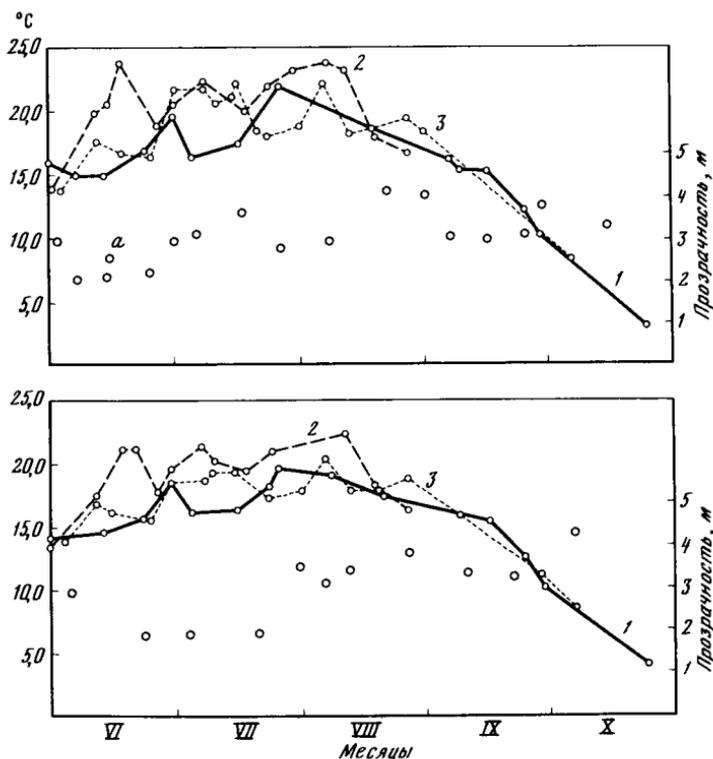


Рис. 2. Температура поверхностного слоя и средняя температура эпилимниона озера в 1976–1978 гг. и прозрачность воды (а) в 1976 г. (вверху) и в 1978 г. (внизу) 1 – 1976 г.; 2 – 1977 г.; 3 – 1978 г.

первой половине июля и в начале августа ($22,3^{\circ}$). Понижение температуры, так же как и в 1977 г., началось с конца августа (рис. 2).

Графики средней температуры эпилимниона сходны с таковыми поверхностного слоя, но характеризуются более сглаженными пиками. Разница между температурой поверхностного слоя и средней температурой эпилимниона составляет $1-2^{\circ}$. В 1977 г. средняя температура эпилимниона была значительно выше, чем в 1976 и 1978 гг. (рис. 2). В 1977 и 1978 гг. термический режим в принципе сохранялся таким же, как и в 1976 г. (рис. 2), а общая его картина в Глубоком озере не отличалась от предыдущих лет [Щербаков, 1967; Матвеев, 1978а,б].

Прозрачность воды, измеренная по диску Секки, колебалась до 60-х годов от 0,7 до 2,9 м, а цветность по стандартной платинокобальтовой шкале менялась в пределах $80-170^{\circ}$ [Щербаков; 1967]. В начале лета 1969–1970 гг. Э.С. Бикбулатов с соавторами [1972] отмечали низкую цветность – 10° . Прозрачность в это время равнялась 3,5 м. В.Ф. Матвеев в 1973–1975 гг. наблюдал увеличение прозрачности до 5,5 м (см. таблицу). Наблюдения, проведенные нами в 1976–1978 гг., показали, что прозрачность в эти годы колебалась в пределах 2,0–4,4 м.

Предельные значения прозрачности в разные годы наблюдений в оз. Глубоком

Год	Колебания прозрачности, м	Автор	Год	Колебания прозрачности, м	Автор
1908	1,0–2,9	Воронков	1973	2,1–5,5	Матвеев
1947	0,7–2,5	Щербаков [1967]	1974	2,8–5,2	Матвеев [1977]
1948	1,6–2,9	Тот же	1975	1,2–4,2	Тот же
1949	0,8–2,1	"	1976	2,1–4,2	Наши данные
1952	0,7–2,5	"	1977	2,0–4,1	"
1969	3,5	Бикбулатов и др. [1972]	1978	2,0–4,4	"

В июне 1976 г. прозрачность была 2,1–2,9 м, в первой половине июля увеличилась до 3,6 м, а при интенсивном развитии синезеленых в конце июля понизилась до 2,7 м (рис. 2). Биомасса фитопланктона в это время составляла 195,5 г/м². Максимальная прозрачность 4,2 м наблюдалась в третьей декаде августа, когда биомасса фитопланктона была довольно низкой — около 60 г/м². В сентябре и октябре прозрачность держалась на уровне 3,3–3,8 м (рис. 2). В 1977 г. прозрачность воды озера в течение сезона колебалась от 2,0 до 4,1 м. В 1978 г. минимальная величина прозрачности 2,0 м наблюдалась в июле при биомассе фитопланктона 130 г/м². В начале августа прозрачность воды озера повысилась до 3,2–3,6 м, несмотря на увеличение биомассы водорослей до 171 г/м². В июле фитопланктон в основном состоял из синезеленых, тогда как в августе — из крупных пиррофитовых, численность которых была значительно ниже, чем синезеленых в июле. По-видимому, на величину прозрачности влияет не столько суммарная биомасса водорослей, сколько характер ее распределения в водной толще. В 1978 г. прозрачность воды озера в течение сезона колебалась от 2,0 до 4,4 м (рис. 2).

Измерения проникновения солнечной радиации в толщу воды пиранометром Янишевского показали, что в водную массу озера проникает 82% солнечного света, причем основная часть его задерживается в 3-метровом слое. Глубже проникает не более 5% солнечной радиации (рис. 3). В других мезотрофных водоемах средней полосы СССР (Рыбинское, Горьковское, Угличское, Цимлянское водохранилища, озера Ленинградской области) 67–92% солнечной радиации "гасится" в полуметровом слое, а глубже 1 м проникает только 3–12% [Рутковская, 1961]. Относительно высокая прозрачность оз. Глубокого по сравнению с перечисленными водоемами, видимо, связана с низкой биомассой фитопланктона (28 г/м²) в период оценки проникновения радиации.

Кислородный режим озера изучали в летно-осенний период 1976 и 1978 гг. В 1977 г. в течение лета было проведено несколько измерений. Пробы воды для определения кислорода отбирали от поверхности до глубины 10 м через каждый метр, а глубже через каждые 5 м. Кислород определяли методом Винклера.

Нашими работами было показано, что в 1976 г. насыщение кислородом воды озера в верхнем 3-метровом слое, как и в предыдущие годы, состав-

Рис. 3. Проникновение солнечного света в воду озера (за 100% принято количество света, падающего на поверхность)
1 — 23.VI; 2 — 25.VI 1978 г.

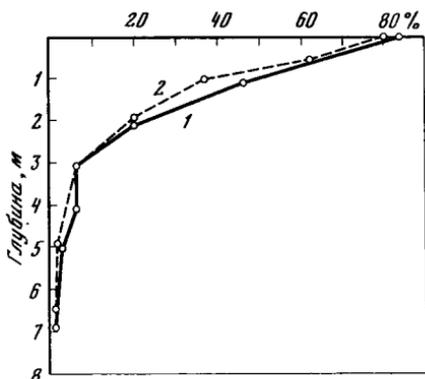
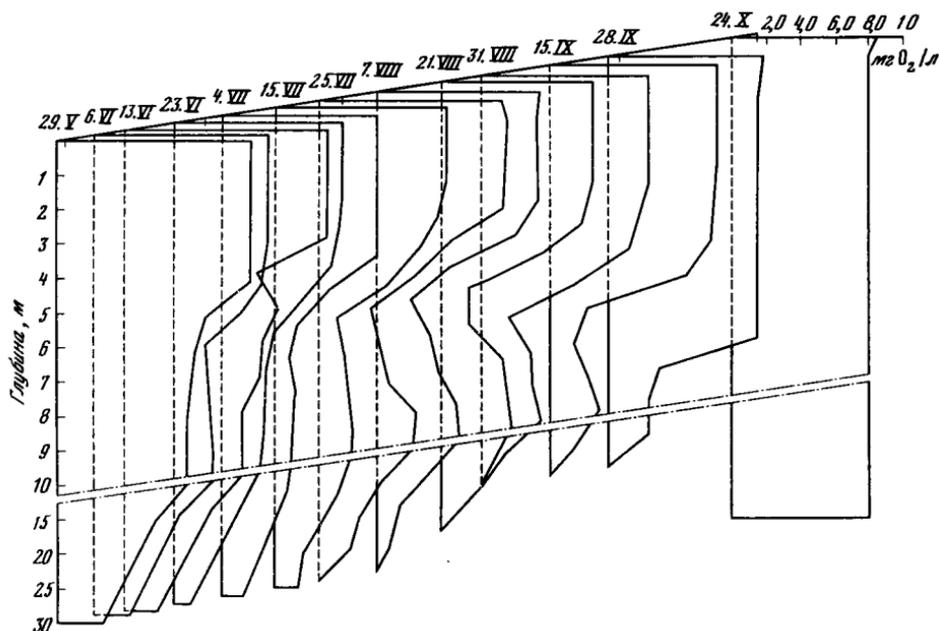


Рис. 4. Кислородный режим озера в 1976 г.



ляло в среднем 87–97% (рис. 4). Полное насыщение (100–120%) наблюдалось 29.V, 13 и 15.VII, 25.VII, 7.VIII, когда в озере наиболее интенсивно шли продукционные процессы фитопланктона. В эпилимнионе глубже 3-метрового слоя в течение всего исследованного периода наблюдалось недонасыщение воды кислородом (42–87%). Осенью даже в поверхностном слое эпилимниона насыщение воды кислородом составляло 59–95%. В 1978 г., так же как и в 1976 г., в верхнем 3-метровом слое полное насыщение воды кислородом на 100–119% наблюдали только в отдельные периоды при наиболее интенсивном фотосинтезе фитопланктона (11.VI, 17.VI, 30.VI, 9.VII, 6 и 26.VIII). В другое время сезона и осенью количество кислорода в евфотической зоне значительно ниже полного насыщения и составляло 66–95%. В нижней части эпилимниона, так же как и в 1976 г., содержание кислорода не превышало 61–86% насыщения (рис. 5). Отмеченные особенности распределения кислорода в эпилимнионе в течение сезона объясняются глав-

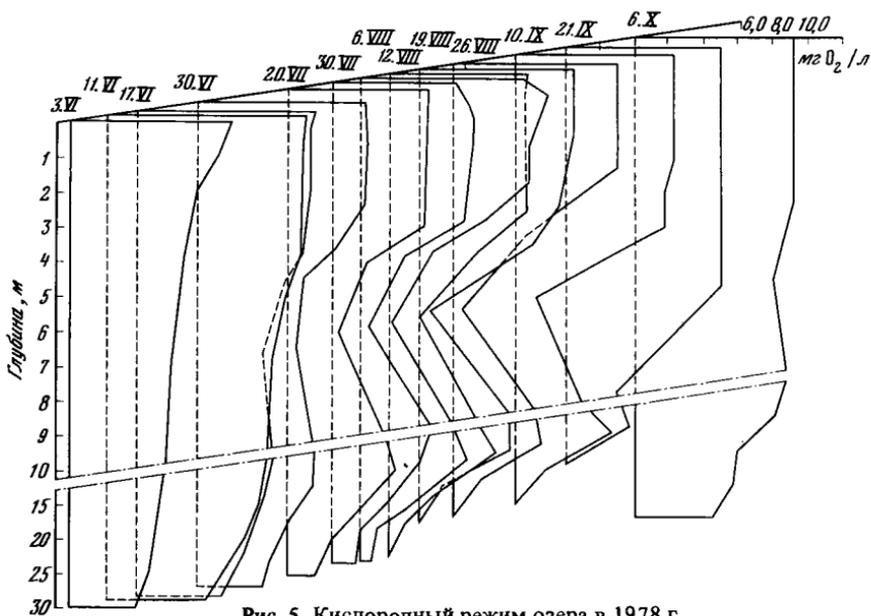


Рис. 5. Кислородный режим озера в 1978 г.

ным образом различной скоростью фотосинтеза фитопланктона. При низких величинах первичной продукции, что мы наблюдали осенью и довольно часто летом; количество кислорода в воде значительно ниже, чем при интенсивном фотосинтезе (рис. 4,5).

Наблюдения, проведенные в 1976–1978 гг., показали, что кислородный режим гипolimниона несколько улучшился по сравнению с предыдущими годами. Если в 1947–1957 гг. кислород в конце лета отсутствовал глубже 12–17 м, то в 1976 г. бескислородная зона, впервые наблюдаемая у дна с конца июля, постепенно увеличилась и к концу сентября охватывала лишь глубины ниже 20 м (рис. 4). В 1978 г. кислород в нижней части гипolimниона начал исчезать лишь с середины августа, в результате чего анаэробная зона не поднялась выше 25 м (рис. 5). В 1977 г. было проведено всего 5 измерений кислорода (2 в июне, 2 в июле и 1 в августе), которые показали, что бескислородная зона в середине августа охватила слой ниже 25 м.

Улучшение кислородного режима озера, видимо, является одной из причин изменения вертикального распределения в нем зоопланктона. Если раньше рачковый планктон в основном концентрировался в верхнем 10-метровом слое, то в последние годы многие виды (*Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops strenuus*, *Daphnia longispina* и др.) значительно расширили в глубину зону обитания. Ю.Э. Романовский (личное сообщение), изучая вертикальное распределение *D. longispina* в 1976 г. в Глубоком озере, показал, что в начале лета при отсутствии анаэробной зоны рачки концентрировались на глубине 25 м. В конце лета при появлении и увеличении анаэробного слоя от дна до 20 м рачки переместились в 15-метровый слой.

В 1976 г. минимум кислорода в слое термоклина начал появляться в начале июля, когда количество кислорода здесь снизилось до 4,27–3,81 мг/л

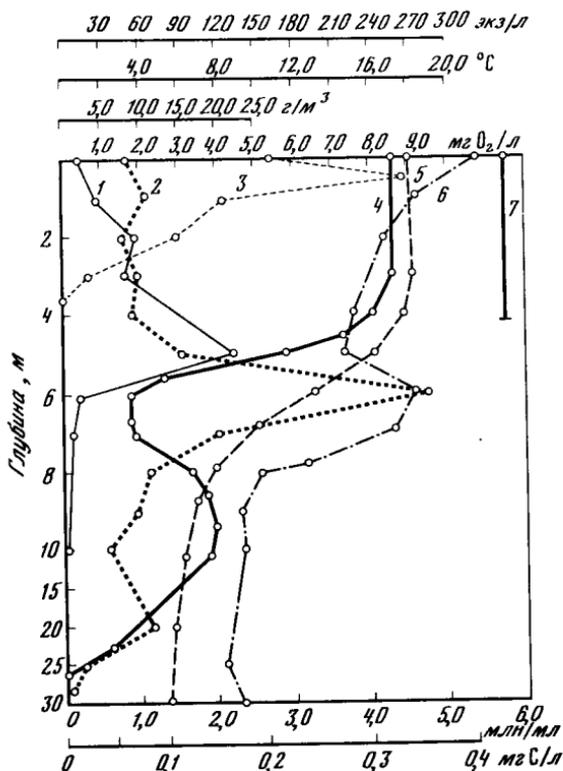


Рис. 6. Гидрологические и гидробиологические показатели в толще воды 21.VIII 1976 г.

1 — биомасса фитопланктона (в $г/м^3$); 2 — суммарная численность коловраток (в экз/л); 3 — валовая продукция фитопланктона (в $мг С/л$); 4 — концентрация кислорода (в $мг O_2/л$); 5 — температура ($°C$); 6 — общая численность бактериопланктона (в млн/мл); 7 — прозрачность (в м)

(рис. 4). К концу лета наблюдалась более четкая стратификация в распределении кислорода, количество которого в слое металимниона составило 21.VIII — 1,70 м, 31.VIII — 1,43 м и 15.IX — 1,37 $мг/л$. В это же время в нижележащих слоях наблюдалась значительно большая концентрация кислорода. Так например, 25.VII и 7.VIII различие между содержанием кислорода на 6 и 9 м составило соответственно 2,57 и 2,51 $мг/л$ (рис. 4). В 1976 г. металимниальный минимум кислорода был наиболее ярко выражен 21 августа (рис. 6). На глубине 6–7 м количество кислорода понизилось до 1,70 $мг/л$, тогда как на поверхности эта величина составила 8,60 $мг/л$. На глубине 9–10 м наблюдалось повышенное содержание кислорода (4,0 $мг/л$) по сравнению с его содержанием в металимнионе. Перепад температуры в металимнионе составил 10–12° на 4–7 м, а прозрачность воды по диску Секки была 4,2 м. В озере в это время наблюдалось интересное явление разделения слоев — максимальной продукции и максимальной биомассы фитопланктона: фотосинтез шел преимущественно в верхних двух метрах, а основная масса фитопланктона находилась на глубине 5 м, над слоем

температурного скачка. В этом слое по биомассе доминировали синезеленые водоросли — *Coelosphaerium küetzingianum*, *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria agardhii*, зеленая — *Sphaerocystis polyosса* и пиропитовая *Peridinium cinctum*. В металимнионе наблюдалось увеличение общей численности бактерий до 4,6 млн кл/мл, а бактериальная продукция составляла 3,0 млн/мл. По данным Л.К. Матвеевой, 22 августа на глубине 6 м отмечен пик общей численности коловраток — 282,0 экз/л, из которых 74,5% приходилось на 3 вида: *Conochilus unicornis* и *C. hippocrepis*, *Kellicottia longispina*. Этого же числа основная масса *E. graciloides* (IV, V копепоидные стадии, самки, самцы) концентрировалась на глубине 5 м. Наушлюсы и копепоиды I—III стадий в это время находились в эпилимнионе (Фенева, личное сообщение).

В 1977 г., несмотря на малое число измерений, также можно было отметить наличие металимниального минимума кислорода. В 1978 г. кислородная стратификация была выражена более четко, чем в 1976 г. (рис. 6). Металимниальный минимум кислорода начал появляться во второй половине июня, достигнув максимума своего выражения к концу августа, когда в слое термоклина толщиной всего 1—2 м количество кислорода снизилось почти до нуля (19.VIII — 0,61 и 26.VIII — 0,35 мг/л). Разница между содержанием кислорода на глубинах 7 и 10 м составила 12. VIII — 3,01, 19.VIII — 4,63, 26.VIII — 4,35 мг/л. В 1978 г., так же как и в 1976 г., в слое температурного скачка в отдельные периоды наблюдали повышенное содержание водорослей бактерий, коловраток, рачкового планктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Бикбулатов Э.С., Скопинцев Б.А., Бикбулатова Е.М. Валовый органический углерод в водах некоторых водоемов Московской и Ярославской областей. — "Биология внутренних вод". Информ. бюл., 1972, № 14, с. 55—58.
- Воронков Н.В. Вертикальное распределение кислорода в Глубоком озере и некоторые другие сведения по химизму последнего. — Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком оз., 1913, т. 5, вып. 1, с. 36—85.
- Грезе Б., Румянцев А. О зимней микрофауне и микрофлоре Глубокого озера и других водоемов окрестностей г. Москвы. — Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком оз., 1910, т. 3, с. 148—174.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона Глубокого озера за 1972—1973 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 4, с. 40—46.
- Матвеев В.Ф. Структура зоопланктонного сообщества Глубокого озера: Автореф. дис.канд. М.: Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, 1978а, с. 1—25.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973—1974 годах. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978б, с. 9—28.
- Рутковская В.А. Предварительные итоги исследования проникновения солнечной радиации в водную толщу водохранилищ и озер. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск: Минвуз БССР, 1961, с. 289—297.
- Садчиков А.П., Куликов А.С. Численность, продукция и время генерации бактериопланктона озера Глубокого. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1978, № 11, с. 109—112.
- Шербаков А.П. Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967.

ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ В РАЙОНЕ оз. ГЛУБОКОГО В 1976—1979 гг.

М.Г. ПРИХОДЬКО, А.Д. ЧИСТЯКОВ, С.Ф. ЧУПРИН, Т.А. КОРОЛЕВА
Гидрометцентр СССР

Период 1976—1979 гг. в Подмосковье и в районе оз. Глубокого характеризовался частой сменой барических образований, что привело к резким колебаниям условий погоды от сезона к сезону и от месяца к месяцу. Частые выходы циклонов с юга и запада обусловили большое количество осадков, особенно в 1976 и 1977 гг. В 1976 г. сумма осадков составила 741, а в 1977 г. — 765 мм, что на 11—14% выше нормы соответственно. Этот период был в общем холодным, особенно летний сезон, когда средние сезонные температуры опускались на 1,2—1,7° ниже нормы. Дней с сильной жарой (+30° и выше) в 1976 и 1978 гг. не наблюдалось, а в 1977 г. их оказалось лишь на один день меньше нормы. В течение всего периода преобладала значительная облачность, и продолжительность солнечного сияния была на 5—10% ниже средней многолетней.

1976 г. был холодным с большим количеством осадков и резкими колебаниями температуры (рис. 1). Средняя годовая температура воздуха составила +2,1°, что на 0,8° ниже нормы. Особенно холодными оказались январь и февраль, когда среднемесячные значения температуры были ниже нормы на 2,7 и 3,3° соответственно. Однако в четырех месяцах (март, апрель, ноябрь и декабрь) средние температуры превышали многолетние средние. Средние месячные температуры мая, июня, июля и августа оказались ниже многолетних на 1,0—1,9°. Значительно меньше в этом году было дней со средней суточной температурой выше 20°. Последний заморозок в воздухе наблюдался на 10 дней позже обычного — 2 мая, а первый почти на две недели раньше — 21 сентября; таким образом, продолжительность безморозного периода в этом году оказалась на 22 дня меньше многолетней — 141 день. Температурный режим 1976 г. характеризуется табл. 1 и рис. 1.

Характер температурного режима отражают и такие цифры. Дней с сильными морозами (−25° и ниже) было 6, что соответствует норме, а дней с сильной жарой (+30° и выше) не было (при норме 5 дней). Максимальные температуры не превышали 26° и наблюдались только в течение 7 дней в конце июля.

Режим осадков в течение года был неоднороден (табл. 2), и их количество превысило норму на 11%. Особенно дождливыми были апрель, май, июнь, июль, декабрь. В эти месяцы количество осадков составляло полторы — две с лишним нормы (148—233% нормы). Большой дефицит осадков наблюдался в феврале — только 37% и в сентябре — 33% нормы. Для этого года характерно выпадение ливневых осадков, особенно во вторых декадах мая и июля. Число дней с суточным количеством осадков 10 мм составило 22 дня и было наибольшим за период с 1954 г. Январь был весьма контрастным как в температурном режиме, так и в режиме осадков. В начале месяца наблюдались две волны тепла и температура была выше нормы на 9—10°, а к середине первой декады похолодало до −28°, что ниже нормы на 8—9°. Вторая декада была самой холодной (на западе Подмос-

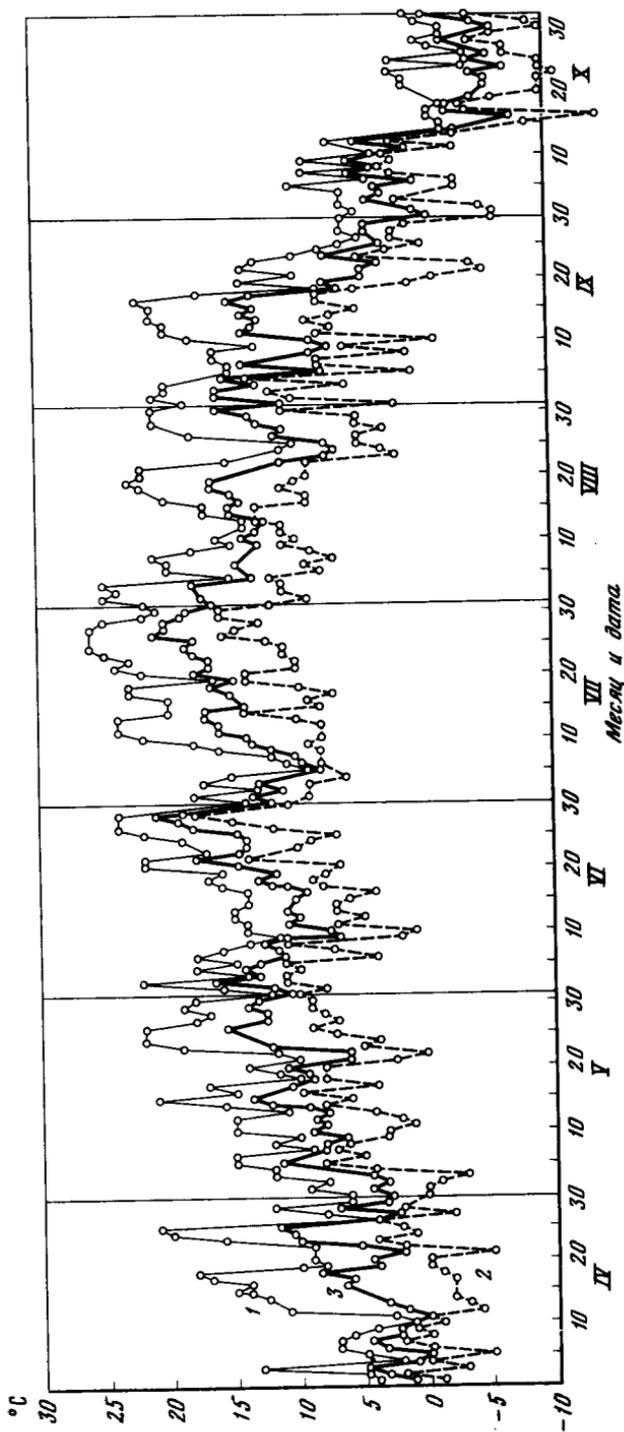


Рис. 1. График хода максимальной (1), минимальной (2) и среднесуточной (3) температуры с апреля по октябрь в 1976 г.

ковья температуры достигали -28°), а последняя — теплой. Наиболее интенсивные осадки выпадали в дни потеплений — в первой и третьей декадах. Хлодным и сухим с неустойчивой погодой был февраль. Средняя месячная температура составила $-13,4^{\circ}$, что на $3,3^{\circ}$ ниже нормы, а осадков выпало всего лишь 37% нормы.

Первый месяц весны характеризовался теплой неустойчивой погодой — влиянием атмосферных фронтов в первой и третьей декаде и антициклона — во второй. Осадков выпало около нормы 38 мм (106% нормы), а температура оказалась выше нормы на $2,0^{\circ}$. Самые высокие температуры наблюдались в конце месяца. Теплым был и апрель (аномалия $+1,4^{\circ}$), а май был прохладным.

Лето этого года в Подмоскowie можно считать экстремально холодным и достаточно влажным (табл. 2, рис. 1). Во все летние месяцы температура воздуха на $1,5-2,0^{\circ}$ была ниже нормы. Периоды повышения температуры были кратковременными, максимальная температура не достигала среднего многолетнего максимума. Холодные периоды продолжались до двух недель, а минимумы температур приближались к абсолютным минимумам. За весь сезон наблюдалось всего 4 дня со среднесуточной температурой 20° и выше и ни одного дня со среднесуточной температурой более 25° , дней же со среднесуточной температурой 19° и ниже отмечено 10.

Июнь и июль можно отнести к экстремально влажным. В каждом из этих месяцев выпало полторы нормы осадков, причем в июне около четверти их приходится всего на два дня — 3 и 16 июня. В августе осадков выпало несколько меньше нормы (74% от нормы), но он был таким же холодным — аномалия температуры составила $1,5^{\circ}$. Количество дней с интенсивными осадками (10 мм и больше) за лето почти вдвое превысило многолетние средние.

Осень 1976 г. в Подмоскowie выдалась холодной и пасмурной. Характерной особенностью этого сезона явилось необычное распределение температур. Начало сезона (сентябрь) было холодным — средняя месячная температура сентября оказалась на $1,0^{\circ}$ ниже нормы и уже 19.IX был отмечен первый заморозок на почве, а через 2 дня и в воздухе. Октябрь был экстремально холодным. Средняя месячная температура опустилась ниже нормы на $5,3^{\circ}$. Такие низкие температуры воздуха были обусловлены выхолаживанием земной поверхности в области мощного устойчивого антициклона и не отмечались в октябре за весь многолетний период наблюдений. Последний месяц осени — ноябрь был, наоборот, теплым. Средняя месячная температура повысилась на $1,5^{\circ}$ выше нормы.

Сумма осадков за осень была несколько ниже нормы и распределялись осадки в течение сезона неравномерно. Декабрь этого года был необычайно теплым, с большим количеством осадков. Средняя месячная температура превысила норму на $3,9^{\circ}$, а осадков выпало полторы нормы (148% нормы).

Характер циркуляции атмосферы всегда вносит большие неперiodические изменения в суточный ход давления. Они отмечались и в 1976 г., но они были исключительно большими. Наибольшие колебания атмосферного давления были отмечены в феврале, когда в течение 4 дней его изменения достигли $52,5$ мбар, а в октябре за десять суток — $50,7$ мбар. В остальные месяцы колебания атмосферного давления составляли от $42,6$ мбар в ноябре до $3,5$ мбар — в сентябре. Изменения же средних месячных значений атмос-

Т а б л и ц а 1
Декадные (I-III), среднемесячные температуры воздуха и их отклонения (ΔT) от нормы в районе оз. Глубокого за период 1976-1979 гг.

Год	Январь									Февраль									Март											
	I			II			III			T _{ср}			ΔT			I			II			III			T _{ср}			ΔT		
1976	-10,9	-19,8	-8,8	-13,2	-2,7	-20,1	-12,9	-6,9	-13,4	-3,3	-4,2	-5,5	-0,4	-3,2	2,0															
1977	-11,6	-13,6	11,2	-12,5	-2,0	-8,7	-10,0	-1,9	-6,8	3,2	-6,6	0,5	0,5	-1,8	3,4															
1978	-6,0	-11,3	-9,4	-8,9	1,6	-11,9	-9,9	-11,1	-10,9	-0,9	-1,8	-0,4	-0,4	-0,6	4,6															
1979	-16,5	-9,7	-8,1	-11,0	-0,5	-7,4	-15,1	-9,4	-10,7	-0,7	-1,7	-4,0	-0,2	-1,9	3,3															

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

I	Апрель									Май									Июнь								
	II			III			T _{ср}			ΔT			I			II			III			T _{ср}			ΔT		
2,3	5,6	5,9	4,6	1,4	7,0	10,5	12,7	10,1	-10,0	11,5	11,0	16,4	13,0	-1,9													
3,9	5,7	8,2	5,9	2,7	15,0	16,1	9,0	13,4	2,4	14,2	18,8	14,1	15,7	0,8													
-0,2	7,8	4,0	3,9	0,7	6,2	10,0	12,3	9,5	-1,5	13,8	11,0	15,8	13,5	-1,4													
0,7	-0,1	7,6	2,7	-0,5																							

Таблица 1 (продолжение)

Год	Июль						Август						Сентябрь						
	I		II		III		I		II		III		I		II		III		
	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ															
1976	11,9	16,3	18,4	15,5	-1,6	15,0	14,6	11,6	13,7	-1,5	12,0	11,6	13,7	-1,5	12,0	11,6	3,3	8,8	-1,0
1977	17,9	15,8	18,9	17,5	0,4	20,7	11,9	11,7	14,8	-0,5	16,1	11,7	14,8	-0,5	16,1	7,0	3,3	8,8	-1,0
1978	16,9	13,8	15,1	15,2	-1,9	17,9	13,0	13,8	14,9	-0,4	11,4	13,0	14,9	-0,4	11,4	10,1	5,2	8,9	-1,0
1979																			

Таблица 1 (окончание)

I	Октябрь						Ноябрь						Декабрь						За год								
	II		III		I		II		III		I		II		III		I		II		III		I		II		
	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	Т _{ср}	ΔТ	
3,2	-3,3	-4,2	3,9	-5,3	-0,8	-2,1	-1,0	1,5	7,0	-5,8	-11,6	-3,9	3,9	-3,9	3,9	-5,8	-11,6	-3,9	3,9	-3,9	3,9	-5,8	-11,6	-3,9	3,9	-3,9	3,9
4,4	1,2	2,9	2,8	1,1	1,0	-1,6	-2,4	0,0	-8,6	3,4	-1,6	-2,4	0,0	-8,6	-9,3	1,5	-8,6	-9,3	1,5	-8,6	-9,3	1,5	-8,6	-9,3	1,5	-8,6	-9,3
3,5	4,2	1,2	3,0	-0,9	1,7	3,3	1,8	4,2	-9,3	3,3	0,3	1,8	4,2	-9,3	-15,2	7,4	-15,2	-15,2	7,4	-15,2	7,4	-15,2	-15,2	7,4	-15,2	7,4	-15,2

Таблица 2 (продолжение)

Год	Июль						Август						Сентябрь					
	I		II		III		I		II		III		I		II		III	
	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%
1976	21	41	52	140	21	18	21	21	18	18	60	79	5	—	16	21	33	
1977	16	22	27	94	72	3	11	11	3	86	115	7	36	6	49	76		
1978	18	46	25	110	40	17	18	18	17	75	100	21	39	30	90	140		
1979																		

Таблица 2 (окончание)

I	Октябрь						Ноябрь						Декабрь						Сумма осадков	
	I		II		III		I		II		III		I		II		III		за год	%
	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	Всего	%	за год	%
38	11	12	61	112	19	16	36	71	21	25	12	58	148	741	111					
7	20	12	39	74	13	58	131	280	14	1	33	48	124	765	114					
33	2	30	65	120	14	13	56	120	6	11	6	23	58	665	100					

ферного давления были не существенными — от 980,4 мбар в январе до 1006,4 мбар — в феврале. В остальные месяцы оно было близким к 995,0 мбар.

Особенности изменения атмосферного давления непосредственно характеризуют синоптические процессы. Большие колебания давления, например в зимние и осенние месяцы, указывают на тот факт, что через район озера проходили глубокие циклоны, сменявшиеся гребнями высокого давления. В летние месяцы для этого района характерна стабильность барических образований и небольшие колебания давления. Однако 1976 г. в этом смысле является исключением. Летом также сохранялись существенные изменения давления до 40,0 мбар в пределах месяца. Это говорит о том, что и в летние месяцы в районе Глубокого происходила частая смена барических образований, и области низкого давления сменялись областями повышенного давления. Эти процессы и обусловили необычность погодных условий (отрицательные аномалии температуры и большое количество осадков) в 1976 г.

Наоборот, сентябрь оказался почти "нормальным" для этого района. Колебания атмосферного давления в пределах месяца составили всего лишь 3,5 мбар и преобладала антициклоническая циркуляция. Наблюдалась малооблачная, сухая погода. Для этого месяца зарегистрирована достаточно большая продолжительность солнечного сияния (200,9 ч — 52% от возможной), в летние же месяцы она не превышала 47% (табл. 3).

Достаточно хорошо особенности циркуляции 1976 г. отражает повторяемость различных направлений ветра (табл. 4). Весной преобладали ветры южных и западных румбов, что хорошо согласуется с синоптическими процессами и условиями погоды весны этого года. Весна была теплой. С западными потоками в Подмосковье поступали влажные и теплые воздушные массы. Ветры северных румбов составили всего лишь 17% случаев.

Летом же, наоборот, в 39% случаев отмечался ветер северных румбов, что приводило к вторжению в Подмосковье холодных арктических воздушных масс. Лето было холодным и дождливым. Продолжительность солнечного сияния составила 36—46% от возможной. Характерной особенностью ветрового режима района оз. Глубокого в 1976 г. является наличие большого количества штилей.

В 1977 г. наблюдалась неустойчивая теплая погода с большим количеством осадков. Частая смена барических образований приводила к резким колебаниям температуры воздуха (рис. 2). Средняя годовая температура составила $+3,8^{\circ}$, что на $0,8^{\circ}$ выше нормы. За год выпало 765 мм осадков — 114% нормы (табл. 2). В течение года выделяется очень теплый период с февраля по май, когда положительные аномалии температуры составили $+2,7^{\circ}$ — $+3,4^{\circ}$, и сравнительно холодный с августа по октябрь. Безморозный период в этом году был короче обычного, всего 152 дня, последний заморозок отмечен 21 апреля (на 10 дней позже многолетней средней даты), а первый осенью очень рано — 21 сентября.

Зима 1976—1977 гг. была умеренно теплая. Средняя температура сезона на 2° превышала норму. В январе оттепелей не было, хотя в среднем за 20 лет они наблюдались в течение 6 дней, аномалия температуры составила $-2,0^{\circ}$. Продолжительное повышение температуры произошло в конце февраля и средняя температура третьей декады достигла $-1,9^{\circ}$. Наиболь-

Т а б л и ц а 3

Продолжительность солнечного сияния (в ч) по месяцам за 1976–1979 гг. (в скобках – процент от возможного)

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль
1976	231,2 (55)	180,8 (36)	223,4 (43)	242,1 (46)
1977	162,2 (38)	248,7 (49)	281,4 (54)	256,9 (49)
1978	186,9 (44)	241,6 (48)	247,0 (47)	248,8 (47)

Год	Август	Сентябрь	Октябрь	Общая сумма за период
1976	218,3 (47)	200,9 (52)	78,8 (22)	1375,4 (42,5)
1977	245,1 (52)	129,1 (34)	58,5 (18)	1381,9 (43)
1978	224,7 (48)	90,5 (24)	96,1 (30)	1335,5 (41)

шее количество осадков выпало в феврале – почти 2 нормы (184% нормы). Устойчивый снежный покров установился 27 ноября. Сильных морозов ($-25,0^{\circ}$ и ниже) не наблюдалось.

Весна 1977 г. оказалась экстремально теплой. Средняя сезонная температура составила $5,8^{\circ}$, что на $2,7^{\circ}$ выше нормы. Лишь дважды за сезон в первой декаде марта и в последней декаде мая средняя суточная температура воздуха опускалась ниже многолетней средней. Устойчивый переход средней суточной температуры через 0° наблюдался 2 марта; последний заморозок в воздухе – 5 мая, а на почве – 24 мая.

В марте осадков выпало меньше нормы (85%), а в апреле и мае – больше нормы (122 и 149% соответственно). Начало марта характеризовалось неустойчивой погодой с осадками в виде снега и мокрого снега. Уже к середине первой декады потеплело, а вторая декада была наиболее теплой; положительные аномалии в Подмоскowie составили $1-2^{\circ}$. Это было связано с влиянием обширного антициклона, обусловившего теплую, солнечную, без осадков погоду. Во второй пятидневке третьей декады через Подмоскowie прошло два циклона, которые вызвали интенсивные осадки. В апреле погода обуславливалась чередованием ложбин и гребней, дождливой и солнечной погоды, но все же пасмурная погода преобладала.

В конце первой и начале третьей декады наблюдался антициклональный режим погоды; было солнечно и сухо. В остальное время проходили циклоны и погодные фронты, обусловившие пасмурную дождливую погоду. Несмотря на небольшое количество осадков в первой и второй декадах, общее количество осадков оказалось выше нормы. В целом месяц был теплым со средней температурой $5,9^{\circ}$ и аномалией $+2,7$. Дождливым и достаточно теплым был май.

Если оценивать лето 1977 г., по средним сезонным величинам, то его можно было бы охарактеризовать как умеренно теплым, влажным, а по продолжительности солнечного сияния – близким к норме. Однако в действительности в ходе температуры наблюдались значительные отложения от многолетних средних и резкие ее колебания (рис. 2). 17.VI отмечалась

Т а б л и ц а 4

Повторяемость (в %) направлений ветра различных румбов в районе оз. Глубокое

Месяц	Скорость, м/с		Штиль, в % от общего числа	С	ССВ	СВ	ВСВ	В
	средняя	максимальная						
1976 г.								
Апрель	3,4	15	18	3	1	4	1	10
Июль	1,9	8	31	11	3	9	0	4
Октябрь	1,8	6	31	3	2	9	0	6
1977 г.								
Апрель	2,5	10	26	2	1	1	1	7
Июль	1,1	7	36	8	—	6	1	10
Октябрь	3,1	10	9	15	2	0	0	1
1978 г.								
Апрель	2,1	5	31	26	2	5	2	8
Июль	1,9	12	31	11	—	9	—	2
Октябрь	3,0	7	21	7	—	—	—	—
1979 г.								
Апрель	2,9	12	22	6	—	9	—	13

максимальная температура 28° , средняя суточная равнялась 19° , а в последующем она упала до 8° , при этом минимальная температура опустилась до $3,0^{\circ}$. Июль характеризовался сравнительно ровным ходом температуры. Средние суточные температуры колебались от $+13,5$ до $20,5^{\circ}$. Наибольший интерес представляет август этого года, как месяц контрастов. Максимальная температура воздуха в начале августа составила 30° , а минимальная в конце месяца $+1,0^{\circ}$. Такие различия температуры в августе наблюдаются в Подмоскowie исключительно редко.

Осадки в течение лета выпадали неравномерно. В первой декаде июня часто выпадали ливневые дожди, связанные с циклонической деятельностью, и их количество составило 38 мм. В последующем Подмоскowie находилось все чаще под влиянием областей повышенного давления. Во второй декаде выпало 31 мм, а в третьей — 17 мм осадков. В итоге все же за июнь выпало 86 мм осадков, что на 27% выше нормы. Июль по осадкам оказался близким к норме — 65 мм (94% нормы), а август дождливым. Выпало за месяц 86 мм осадков, что на 15% превышает норму, при этом 72 мм в первой декаде, которая оказалась аномально дождливой. В третьей же декаде количество осадков составило только 3 мм, т.е. она была аномально сухой.

Осень 1977 г. — сезон контрастов; для нее были характерны резкие смены погод: переход от экстремально теплых периодов к холодным, от сухих к влажным. В течение всей осени характер циркуляции обуславливал частую смену барических образований. Например, в сентябре в первой декаде господствовал антициклональный режим, сменившийся во второй декаде прохождением циклонов с северо-запада, а в третьей декаде наблюдалось

ВЮВ	ЮВ	ЮЮВ	Ю	ЮЮЗ	ЮЗ	ЗЮЗ	З	ЗСЗ	СЗ	ССЗ
1976 г.										
2	10	3	8	8	9	3	12	1	6	1
1	6	1	2	3	1	3	9	3	12	1
4	5	2	3	1	9	0	10	2	12	1
1977 г.										
3	12	2	16	2	8	6	12	—	—	1
1	16	1	8	—	1	—	9	—	0	3
1	1	0	3	3	20	2	14	6	16	7
1978 г.										
—	—	—	1	4	4	—	3	4	4	6
—	3	—	5	4	7	—	17	—	10	1
—	5	1	6	8	15	—	11	5	20	1
1979 г.										
2	7	—	10	2	8	—	3	1	16	1

вторжение холодных воздушных масс с севера и северо-востока. В результате первая декада сентября была теплой (средняя декадная температура $16,1^{\circ}$), а вторая и третья декады близкими к самым холодным ($7,0^{\circ}$ и $3,3^{\circ}$ соответственно). Самая высокая за месяц температура наблюдалась 5.IX ($27,0^{\circ}$) и за три последующих дня она понизилась на $14,0^{\circ}$. В дальнейшем продолжалось понижение температуры, максимальные значения опустились до $+4,0^{\circ}$, а минимально — до $-4,0^{\circ}$.

21.IX в Подмоскowie наблюдались заморозки, что на 7–8 дней раньше средних сроков. В среднем же за месяц температура воздуха оказалась близкой к норме ($8,8^{\circ}$), т.е. всего на $1,0$ ниже нормы. В октябре средняя суточная температура лишь в отдельные дни поднималась выше средней многолетней, но в целом месяц оказался сравнительно теплым, положительная аномалия температуры составила $1,1^{\circ}$. Резкое понижение температуры во второй декаде привело 23.IX к выпадению снега. Сложный покров наблюдался 15.X, но продолжался недолго. Устойчивый снежный покров образовался 24.X, его высота к концу этого месяца достигла 19 см.

Контрастным было и выпадение осадков в течение этого сезона. В сентябре–октябре выпало всего по $3/4$ среднего месячного количества осадков (76 и 74% нормы), зато в ноябре их выпало почти три нормы (131 мм — 280%).

В 1977 г. значительные колебания атмосферного давления отмечались в осенние месяцы, когда после устойчивых антициклонов в Подмоскowie проходили глубокие циклоны. В этом отношении выделяется декабрь, в пределах которого колебания давления достигали $66,3$ мбар. В сентябре и ноябре они были также существенными — $52,2$ м и $50,0$ мбар соответствен-

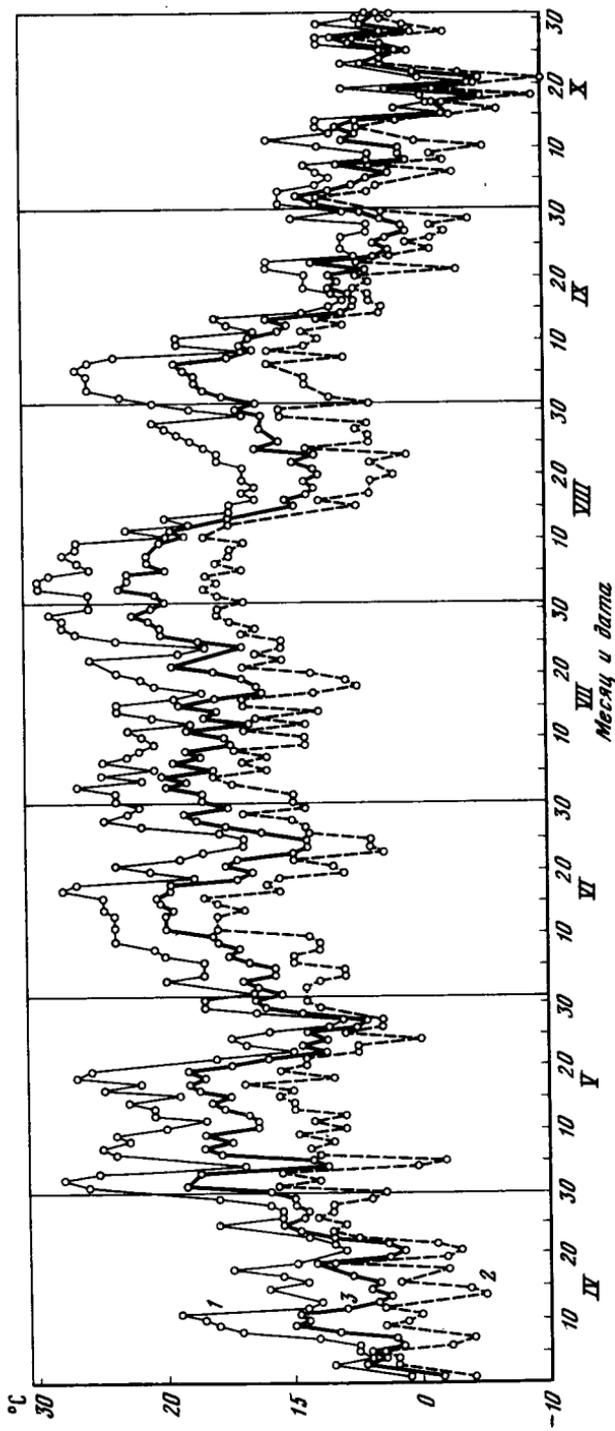


Рис. 2. График хода максимальной (1), минимальной (2) и среднесуточной (3) температуры с апреля по октябрь в 1977 г.

но. В летние месяцы колебания давления были небольшими: в июне 18,2 м, июле 17,3 м и в августе 22,4 мбар.

Анализ повторяемости различных направлений ветра за 1977 г. в районе оз. Глубоком дает следующие особенности циркуляции. Весной наблюдалось абсолютное преобладание румбов от южных до западных (58% всех случаев). Если учесть, что в 26% случаев наблюдались штилевые ветры, то станет ясна причина столь теплой весны этого года. Как и весной 1976 г., весной 1977 г. с западными потоками осуществлялся перенос теплых влажных воздушных масс с Атлантики на европейскую территорию Союза.

В июле — в центральном месяце лета — влияние устойчивого гребня обусловило большое количество случаев направления ветра южных и восточных румбов (36% случаев). Ветровой режим характеризовался слабыми ветрами (средняя скорость 1 м/с) и большим количеством штилей (36% случаев). В летний сезон продолжительность солнечного сияния составила от 281 до 245 ч, т.е. 49–54% от возможной (табл. 3).

Характерной особенностью циркуляции атмосферы в 1978 г. была частая смена барических образований при преобладании циклонического режима. Циклоны, которые приходили в Подмоскovie летом, приносили достаточно влажный воздух, поэтому в эти месяцы выпало наибольшее количество осадков, за сезон — 274 мм, т.е. почти половина годовой суммы (665 мм). В связи с этим и распределение осадков в течение года оказалось неравномерным. Особенно "сухими" были январь, март, апрель.

Средняя годовая температура составила +2,9°, что только на 0,4° ниже нормы. Однако в течение года она колебалась как от сезона к сезону, так и от месяца к месяцу. Так, после теплой весны наступило холодное лето. Максимальная температура воздуха не превышала +28,0°, а минимальная достигала +2,0°. И только три месяца — январь, март и ноябрь — были теплыми. Особенно теплыми были март и ноябрь, аномалия температуры которых составила +4,6 и 4,2° соответственно. Продолжительность солнечного сияния с апреля по октябрь оказалась равной 1335,5 ч, что соответствует 41% от возможной.

Зима 1977–1978 гг. отличалась нестабильностью температурного режима. Месяцы с отрицательными аномалиями температуры (декабрь — 1,5°) сменялись положительными (январь +1,6°). В целом сезон был несколько холоднее обычных. Оттепели наблюдались очень редко.

Декабрь начался с обильных снегопадов, 5.XII выпало свыше 10 мм осадков, а сумма осадков за месяц составила 48 мм. В результате высота снежного покрова к 10.XII достигла 20 см, а к концу месяца — 41 см. За два же последующих месяца высота снежного покрова увеличилась только на 7 см. Таким образом, первые два месяца 1978 г. характеризовались небольшим количеством осадков. В январе их выпало всего 21 мм (61% нормы), а в феврале — 30 мм (около нормы). Интересно отметить, что январь отличался необычным сочетанием температурного режима и выпадения осадков. При положительной аномалии температуры (+1,6°) осадков выпало чуть больше половины нормы, которые были не интенсивными и носили морозящий характер.

Весна этого года была умеренно теплой. Средняя температура воздуха превысила норму на 1,2°. Наиболее теплым был март, когда положительная аномалия температуры составила 4,6°. В марте температура воздуха

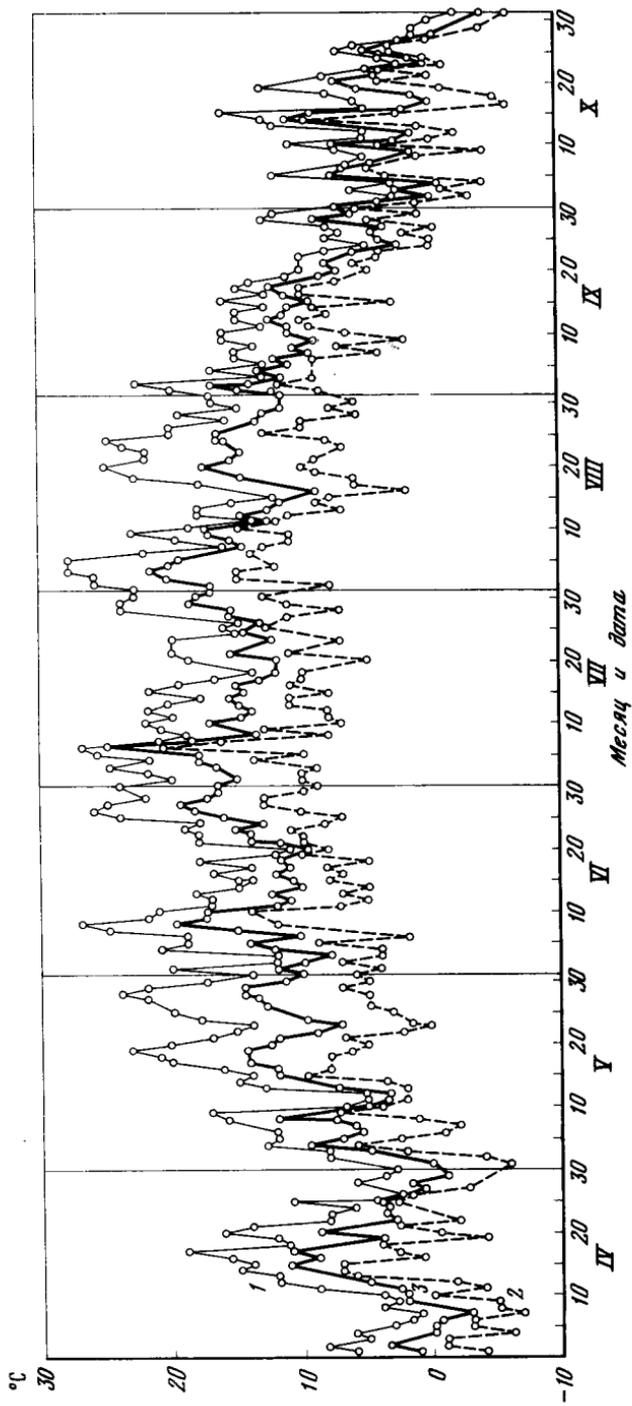


Рис. 3. График хода максимальной (1), минимальной (2) и среднесуточной (3) температуры с апреля по октябрь в 1978 г.

ни разу не опускалась ниже нормы. 31.III сошел снежный покров. Теплой была вторая декада апреля ($+7,8^{\circ}$) и третья декада мая ($12,3^{\circ}$), но средняя месячная температура апреля оказалась близкой к норме ($+3,9^{\circ}$), т.е. только на $0,7^{\circ}$ превысила норму, а мая ($+9,5^{\circ}$) — на $1,5^{\circ}$ ниже нормы (рис. 3). Осадки в течение весны выпадали неравномерно. Мало их было в марте (24 мм) и апреле (17 мм), что составляет соответственно 70 и 44% нормы, и много в мае (65 мм) — 116% нормы.

Лето 1978 г. было дождливым и холодным. Средняя сезонная температура оказалась на $1,2^{\circ}$ ниже нормы. Около 60 дней за сезон средняя суточная температура оставалась ниже многолетней средней суточной. Такие годы, когда в течение всего лета в Подмоскowie удерживается прохладная погода, встречаются нечасто. Максимальные температуры не превышали $28,0^{\circ}$ (их было 2 дня за все лето), а с температурой $25,0^{\circ}$ и выше отмечено всего 12 дней. Самые низкие температуры за сезон ($+2,0^{\circ}$) наблюдались 6.VI и 16.VIII.

Этим летом выпало большое количество осадков и превысило норму на 23%, но распределялись они в течение сезона неравномерно. Наиболее дождливым был июнь, когда сумма осадков за месяц составила 110 мм (15% нормы). При этом основная масса осадков выпала за три дня: 17, 19 и 20 VI. В июле месячная сумма осадков составила 89 мм (110% нормы) и в августе 75 мм — норму.

Разнообразие погодных условий осени 1978 г. определялось чередованием атлантических и средиземноморских циклонов с подвижными антициклонами. В результате первые два месяца оказались сравнительно холодными (отрицательные аномалии $-1,0^{\circ}$), а последний — исключительно теплым (положительная аномалия $+4,2^{\circ}$). В сентябре самая жаркая погода с дневной температурой $20,0-23,0^{\circ}$ наблюдалась 1—2.IX при адвекции теплого воздуха из Казахстана по периферии антициклона, а самая низкая ($-0,2^{\circ}$) — 23, 24 и 26.IX. В октябре отмечались частые вторжения Арктического воздуха. Только 15.X температура достигла $+16,0^{\circ}$; 16 дней было с морозами и 8 со снегом. В ноябре преобладали синоптические процессы, обусловившие интенсивный вынос тепловых масс воздуха с Атлантики, что привело к высоким температурам в течение всего месяца.

Сезон характеризовался большим количеством осадков. Их выпало на 27% больше нормы и распределялись они в течение сезона сравнительно равномерно (120—140% нормы). Зима 1978—1979 гг. была холодной с неравномерным выпадением осадков. Исключительно холодным и "сухим" был декабрь. Средняя месячная температура воздуха оказалась на $7,4^{\circ}$ ниже нормы, а осадков выпало только чуть больше половины нормы (58%). Таким же "сухим" был и февраль. Зато в январе выпало много осадков, их месячная сумма превысила полторы нормы (163%).

Как и в предыдущие годы, наибольшие колебания атмосферного давления отмечались в зимние и осенние месяцы. При этом в феврале они составили 58,4, в декабре 46,8, в ноябре 43,8 в октябре 45,1 мбар. Летом колебания давления были несколько меньшими и составили: в июне 27,4, июле 26, августе 38,4 мбар.

В апреле 1978 г. наблюдалось некоторое преобладание ветров северных румбов (43% случаев), как и в любой другой сезон количество штилей составило 31%, а средняя скорость 2 м/с. Несмотря на большое число вет-

ра северных направлений, температура этого месяца была близка к норме, т.к. частые вторжения холодного воздуха несколько компенсировались ветрами южных (9%) и восточных (8%) направлений. В июле же направление ветра распределялось по румбам более равномерно с некоторым преобладанием северных (31%) и западных (24%) направлений. Аналогичным было распределение направлений ветра и в октябре. В 1978 г., как и в предыдущие годы, в районе оз. Глубоком отмечалось большое число случаев штилевых ветров. В апреле 31, в июле 31 и в октябре 21 случай. Очевидно, это является характерной особенностью режима ветра в данном районе. Продолжительность солнечного сияния была примерно одинаковой с апреля по август (44–48% от возможной) и лишь в сентябре–октябре несколько меньшей (24–30% от возможной).

Весна 1979 г. была затяжной, но сравнительно теплой. Наиболее теплым оказался март, когда положительная аномалия температуры составила $3,3^{\circ}$. Во второй декаде марта (17 и 18.II) выпало наибольшее количество осадков — 32 мм, что составляет почти месячную норму. В первой и третьей декадах в общей сложности выпало 16 мм (3 мм в первой и 13 мм в третьей). В целом за месяц количество осадков составило 48 мм, что на 37% выше нормы.

Прохладным был апрель, особенно его вторая декада, когда Подмосковье находилось под влиянием тыловой части циклона, обусловившего вторжение с северными ветрами холодных воздушных масс. Средняя месячная температура была близка к норме ($+2,7^{\circ}$). Осадков в апреле выпало очень мало — всего 7 мм, это только 20% нормы. Ветровой режим весны 1979 г. характеризовался преобладанием северных (32%) и восточных (32% случаев) направлений, что хорошо согласуется с синоптическими процессами и погодными условиями этого сезона.

Погодные условия в 1972–1975 гг. и общая характеристика данного участка приведены в статье А.Д. Чистякова и соавторов.

ЛИТЕРАТУРА

Чистяков А.Д., Чуприн С.Ф., Белинский О.Н. Погодные условия в районе озера Глубокого в апреле — октябре 1972–1975 гг. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978, с. 85–104.

ОБСЛЕДОВАНИЕ ВОДОЕМОВ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

УДК 581.526.3

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОЕМОВ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Р.Н. ГОРЛОВА

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

В Приокско-Террасном биосферном заповеднике нами начато изучение водной флоры и растительности озер (прудов) Протокского и Сионского и их донных отложений. Сделаны в пятикратной повторности геоботанические описания сообществ макрофитов всех основных ассоциаций, проведено их картирование на оз. Протокском (рис. 1), выявлены пределы глубин произрастания отдельных видов. При этом был применен метод профилей и пробных площадок по общепринятой методике. Продукция органического вещества — один из важнейших процессов жизнедеятельности растений. Фитомасса является интегральным показателем биогеоценоза. Поэтому, несмотря на большую трудоемкость, нами было предпринято в 1979 г. изучение фитомассы основных эдификаторов в стадии цветения на площадках в 1 м^2 . Высшие водные растения в умеренном поясе за год проходят один цикл развития и вследствие этого их наибольшая фитомасса накапливается к моменту цветения. Она близка к первичной продуктивности, которая, как известно, представляет одну из важных основ трофической классификации водоемов. В дальнейшем предполагается систематическое наблюдение за изменением видового состава и структуры фитоценозов под влиянием антропогенных нагрузок.

Основные биологические и химические процессы в водоемах обусловлены, с одной стороны, факторами, зависящими от общих физико-географических условий, в которых находится водоем, и с другой — факторами, непосредственно связанными с жизнью водоема и его историей.

Чтобы проследить связь и преемственность былых и современных биогеоценозов озер, нами начато комплексное изучение их донных отложений. В этих работах принимают участие ботаники и зоологи Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. В дальнейшем намечено изучение химизма и содержания микроэлементов в макрофитах и донных отложениях.

Приокско-Террасный биосферный заповедник находится, по геоботаническому районированию Е.М. Лавренко [1974], на территории Восточно-Европейской провинции Евразийской хвойно-лесной области, в южно-таежной полосе дубравно-темнохвойных лесов. По схеме ботанико-географических районов Московской области, составленной по В.А. Смирно-

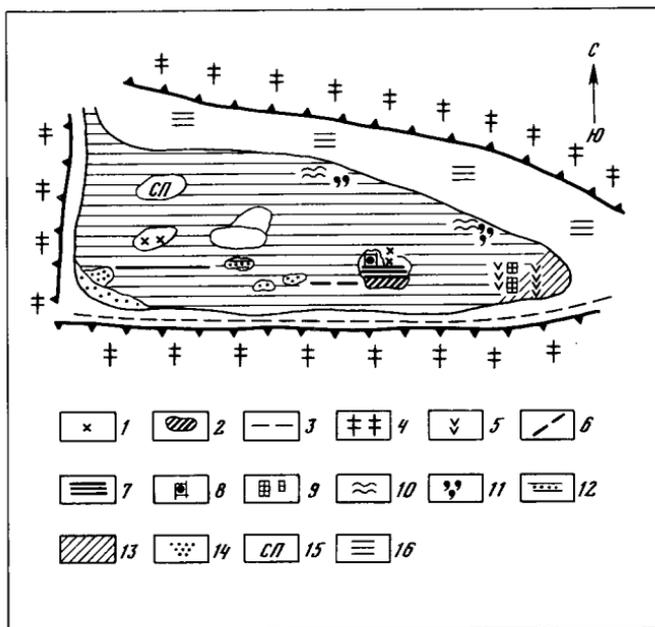


Рис. 1. Оз. Протоцкое. Распределение растительных группировок, 20.VI. 1979 г.
 1 — коренной берег котловины озера; 2 — урез береговой линии; 3 — дорога;
 4 — сосновый лес.

Основные растительные ассоциации: 5 — *Equisetum fluviatile purum*; 6 — *Stratiotes aloides* — *Potamogeton natans*; 7 — *Potamogeton natans purum*; 8 — *Scirpus lacustris* — *Nymphaea candida*; 9 — *Scirpus lacustris purum*; 10 — *Sparganium friesii purum*; 11 — *Potamogeton gramineae purum*; 12 — *Stratiotes aloides* — *Sagittaria sagittifolia* (разреженные заросли); 13 — *Stratiotes aloides purum*; 14 — *Stratiotes aloides* — *Sagittaria sagittifolia* (очень густые заросли); 15 — свободная водная поверхность (СП); 16 — осоковое болото, генетически связанное с озером

ву с некоторыми изменениями [Ворошилов и др., 1966], это Приокский район боров песчаных террас левобережья р. Оки, со значительным участием во флоре южных элементов. Климат района исследований умеренно-континентальный.

Приокско-Террасный заповедник расположен в пределах Московско-Окской равнины. Северная часть заповедника представляет собой пологоувалистую эрозионную равнину с плоскими водоразделами, а южная часть серию древних террас р. Оки. Озеро Протоцкое находится в понижении первой аккумулятивно-эрозионной надпойменной террасы р. Оки, имеющей абсолютные отметки 122–124 м. Как показали геологические и геоморфологические исследования В.П. Лидова [1949] прежних лет, терраса сложена аллювиальным песком. В цоколе ее — известняки и глины карбона. Несколько юго-восточнее озера они близко подступают к самой дневной поверхности. Вблизи озера имеется останец второй надпойменной террасы р. Оки (абс. отметка 130 м). Оз. Сионское окружено комплексом террасовидных ступеней второй надпойменной аккумулятивной террасы р. Оки, сложенной погребенным древним аллювием, который местами перекрыт перемытой мореной и флювиогляциальными песками. Гео-

химические процессы водоемов тесно связаны с поступлением в водоем минеральных и органических веществ с водосборной площади, что в известной степени обусловлено геологическими и геоморфологическими особенностями территории. Озера Протокское и Сионское, хотя территориально находятся довольно близко друг от друга, однако геоморфологические условия их бассейнов различны, что накладывает известный отпечаток на их гидрологический режим. Общими чертами водоемов Протокского и Сионского являются их мелководность, прозрачность, гидрокарбонатно-кальциевый тип вод. Все это создает благоприятные условия для произрастания в них макрофитов.

Оба озера подвергаются заболачиванию и окружены болотом, связанным с озерами генетически. По характеру торфяной залежи и современному растительному покрову болота не однородны. Водный режим торфяных массивов избыточный, дренаж очень слабый. Незначительный уклон в пределах котловин обоих озер способствует затоплению их талыми веснами, а также дождевыми летними и осенними водами. Существенную роль в водном балансе этих болот и озер имеют также почвенные и грунтовые воды, чему благоприятствует песчаное сложение коренных берегов котловин. Химизм почвенных вод определяется в основном продуктами выщелачивания почв под влиянием господствующего в районе исследования подзолообразовательного процесса. Выявление флоры озер Протокского и Сионского еще нельзя считать законченным. Оба они, как это типично для небольших озер умеренного пояса, не отличаются обилием видов высших водных растений (см. таблицу).

В состав водной флоры нами включены, как это принято большинством советских и зарубежных ученых: 1) виды, которые могут постоянно жить и развиваться только в воде; 2) виды, обитающие в прибрежной и длительное время затопляемой зоне; 3) некоторые болотные виды, которые появляются в водоеме на первых стадиях его заболачивания. Исходя из указанного понимания термина можно констатировать, что водная флора этих озер (без мхов и харовых водорослей) насчитывает в своем составе 70 видов, принадлежащих 48 родам и 29 семействам. Из них относятся к классу Monocotyledonae — 34 вида, Dicotyledonae — 35 видов, Equisetinae — 1 вид. Наибольшее число видов представлено 9 семействами Cyperaceae, Gramineae, Polygonaceae, Labiatae, Lemnaceae, Scrophulariaceae, Ranunculaceae, Primulaceae, Sparganiaceae. Остальные 20 семейств, т.е. 69%, представлены 1—2 видами. Из общей численности видов 43 относятся к гидрофитам, причем на долю погруженных приходится 2 вида, свободноплавающих 5, прикрепленных с плавающими листьями — 7 видов, воздушно-водных 29. Остальные виды располагаются по экологическим группам следующим образом: водно-болотные 12, гидрофиты 13, мезофиты 2.

Распределяя растения по группам, мы исходили из анализа конкретных экологических условий обитания того или иного вида, принимая во внимание широкую экологическую амплитуду некоторых обнаруженных видов. Роль представителей флоры в растительном покрове озер различна. Основными доминантами являются 18 видов, из них гидрофитов 12, гидрофитов 1 и водно-болотных 5 видов.

Растительность водоемов — один из важнейших компонентов водных биогеоценозов. При классификации растительности нами использованы

Т а б л и ц а
Флора озер Приокско-Террасного биосферного заповедника

Растение	Проток-ское	Сион-ское	Растение	Проток-ское	Сион-ское
Equisetaceae			<i>Iris pseudocorus</i> L.	×	—
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	×	×	<i>I. sibirica</i> L.	—	×
Тyphaeae			Liliaceae		
<i>Typha latifolia</i> L.	—	×	<i>Veratrum lobelium</i> Bernh.	—	×
Sparganiaceae			Polygonaceae		
<i>Sparganium friesii</i> Beurl.	×	—	<i>Rumex maritimus</i> L.	—	×
<i>S. minimum</i> Waller	×	×	<i>R. aquatilis</i> L.	×	×
<i>S. neglectum</i> Beeby	×	×	<i>Polygonum bistorta</i> L.	×	×
<i>S. simplex</i> Huds.	—	×	<i>P. amphibium</i> L.	×	—
Potamogetonaceae			<i>P. hydropiper</i> L.	×	×
<i>Potamogeton natans</i> L.	×	×	Nymphaeaceae		
<i>P. gramineus</i> L.	×	—	<i>Nuphar luteum</i> Sibth.	—	×
Alismataceae			<i>Nymphaea candida</i> Presl.	×	—
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	×	×	Ranunculaceae		
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	×	×	<i>Caltha palustris</i> L.	×	—
Butomaceae			<i>Thalictrum flavum</i> L.	×	—
<i>Butomus umbellatus</i> L.	—	×	<i>Th. aquilegifolium</i> L.	×	—
Hydrocharitaceae			<i>Ranunculus flamula</i> L.	—	×
<i>Stratiotes aloides</i> L.	×	×	<i>R. lingua</i> L.	—	×
<i>Hydrocharis morsus ranae</i> L.	—	×	<i>R. sceleratus</i> L.	×	×
Gramineae			Cruciferae		
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	×	—	<i>Roripa amphibia</i> (L.)		
<i>Typhoides arundinaceae</i>			Bess.	×	—
(L.) Moench.	—	×	Rosaceae		
<i>Beckmannia eruciformis</i>			<i>Filipendula ulmaria</i>		
(L.) Host.	—	×	(L.) Maxim.	×	×
<i>Phragmites communis</i> Trin.	—	×	<i>Comarum palustre</i> L.	×	—
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	×	×	Callitrichaceae		
<i>Scolochloa festucacea</i>			<i>Callitriche palustris</i> L.	—	×
(Willd.) Link.	×	—	Lythraceae		
Cyperaceae			<i>Lythrum salicaria</i> L.	×	×
<i>Eleocharis palustris</i> (L.)			Umbelliferae		
R. Br.	×	—	<i>Oenanthe aquatica</i>		
<i>Scirpus lacustris</i> L.	×	×	(L.) Poir.	×	—
<i>S. sylvaticus</i> L.	×	×	Primulaceae		
<i>Carex hirta</i> L.	—	×	<i>Naumburgia thyrsiflora</i>		
<i>C. nigra</i> Reichard.	×	×	(L.) Rechb.	×	×
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	×	×	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	×	×
<i>C. vesicaria</i> L.	×	×	<i>Hottonia palustris</i> L.	×	—
<i>C. acuta</i> L.	×	×	Menyanthaceae		
<i>C. riparia</i> Curt.	—	×	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	×	—
<i>C. rostrata</i> Stokes.	—	×	Boraginaceae		
Lemnaceae			<i>Myosotis palustris</i> Lam.	×	×
<i>Lemna trisulca</i> L.	×	—	Solanaceae		
<i>L. minor</i> L.	×	—	<i>Solanum dulcamara</i> L.	—	×
<i>Spirodela polyrrhiza</i>			Labiatae		
(L.) Schleid.	×	—	<i>Mentha arvensis</i> L.	—	×
Iridaceae			<i>Lycopus europaeus</i> L.	×	×

Т а б л и ц а (окончание)

Растение	Проток-ское	Сион-ское	Растение	Проток-ское	Сион-ское
<i>L. exaltatus</i> L.	—	×	<i>V. longifolia</i> L.	×	—
<i>Stachys sulvatica</i> L.	×	—	Valerianaceae		
<i>S. palustris</i> L.	×	×	<i>Valeriana exaltata</i> Mikan.	×	—
Scrophulariaceae			Compositae		
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	—	×	<i>Bidens tripartita</i> L.	—	×
<i>Veronica beccabunga</i> L.	—	×			

П р и м е ч а н и е. — вид отсутствует в составе флоры озера.

принципы А.П. Шенникова [1935], примененные в классификациях В.М.Катанской [1956], В.А. Экзерцева [1960], А.П. Белавской [1969].

Рассматривая растительный покров озер как определенный тип растительности, подразделяем его на основании преобладания различных экологических групп на два подтипа: 1) водная растительность 18 формаций, 2) прибрежно-водная растительность 5 формаций. Водная растительность представлена 4 группами формаций: 1) свободноплавающих растений, 2) укореняющихся, погруженных, 3) укореняющихся с плавающими на поверхности воды листьями, 4) воздушно-водных растений.

Переход прибрежно-водных фитоценозов в растительные сообщества повышенного увлажнения очень постепенен. Поэтому одни и те же растительные ассоциации одни исследователи относят к прибрежно-водной растительности, другие — к влажным лугам. Распределение растительных сообществ в обоих озерах фрагментарно-поясное. Мозаичность обусловлена сезонной и многолетней динамикой фитоценозов. Прибрежные заросли макрофитов хорошо развиты в обоих озерах. Оз. Протокское к июлю, августу в 1979 г. полностью покрылось прибрежно-водной растительностью, постепенно оттесняя фитоценозы группы формаций свободноплавающих растений к центральной, наиболее углубленной части котловины. Оз. Сионское, хотя и подвергалось постепенному зарастанию, однако в его центральной части до конца вегетационного сезона сохранились участки зеркала водной поверхности.

Полученный нами фактический материал позволяет сделать некоторые выводы о закономерностях накопления фитомассы у разных экологических групп в озерах Протокском и Сионском.

В условиях современного антропогенного евтрофирования водоемов макрофиты выполняют барьерную роль и важную функцию в саморегуляторных процессах и самоочищении водоемов. Установлено, что присутствие макрофитов в водоеме способствует снижению концентрации фенольных соединений в воде. Как показали наши исследования на оз. Неро, наибольшими константами разрушения фенола характеризуются харовые водоросли. В них обнаружен фермент пероксидаза, разрушающий фенольные соединения.

Наименьшая фитомасса в момент цветения была зафиксирована нами в формации свободноплавающих растений на оз. Протокском.

Общим для ассоциаций этой группы формаций является небольшой

набор видов, монодоминантность, одноярусное или двуярусное строение, пятнистость в сложении. Основным экологическим фактором, влияющим на распределение растительных группировок погруженных растений в оз. Протокском, служат не только глубины воды, но также движения воды и ветровые волнения, способствующие лучшему снабжению погруженных растений воздухом и минеральными солями. Влияют также на распределение фитоценозов фитоценологические взаимоотношения. Группа формаций растений укореняющихся с плавающими на поверхности воды листьями создает несколько большую фитомассу. Формация, например *Potamogeton natans*, включает единственную монодоминантную ассоциацию *Potamogeton natans purum* (проективное покрытие, например, достигает 80%, обилие Soc, жизненность 3). Длина побегов в августе 1979 г. 150 см. Средняя фитомасса 30 июля 1979 г. 831 г/м² — свежий вес; 82 г/м² — абс. сухой вес, в том числе листья 46 г/м², стебли 35,4 г/м², цветы 0,5 г/м². Формация *Sparganium friesii* представлена в оз. Протокском единственной ассоциацией *Sparganium friesii purum*.

Группа формаций воздушно-водных растений образует прибрежный пояс растительности на мелководьях и особенно хорошо представлена в оз. Сионском. В качестве примера приведу некоторые сведения, касающиеся ассоциации *Phragmites communis purum*. Фитоценозы этой ассоциации широко распространены в оз. Сионском, образуя почти сплошные, нередко едино составные заросли, почти сплошным кольцом вдоль берега и вдающиеся в глубь озера в виде клиньев. Количество побегов на 1 м² в среднем 135 шт. 2 августа 1979 г. был проведен учет фитомассы. Средний свежий вес 5588 г/м², абс. сухой 3455 г/м². Флористический состав зарослей беден. Строение фитоценозов 3-ярусное. Уже из кратких примеров видно, что макрофиты являются мощными поставщиками в водную толщу озер Приокско-Террасного заповедника органики. В период отмирания растений в водоемах могут накапливаться легкоокисляющиеся продукты распада, что может вызывать дефицит кислорода в воде.

ЛИТЕРАТУРА

- Белаевская Е.Н. Растительность Пеновско-Лоховского участка верхневолжского водохранилища. — Ботан. журн., 1969, т. 54, № 3, с. 437–447.
- Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966.
- Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности. — В кн.: Жизнь пресных вод. М.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 4, гл. 1.
- Лавренко Е.М. (Ред.) Геоботаническое районирование СССР. — Тр. Комис. по ест.-ист. районированию СССР, 1947, т. 2, вып. 2, с. 5–149.
- Лидов В.П. Геоморфологические особенности среднего течения долины р. Оки на примере Приокско-Террасного государственного заповедника и прилегающих территорий. (Тр. НИИ географии МГУ). М., 1949.
- Распопов В.М., Белаевская А.П. Основные понятия продукционной биологии и методы определения продукции макрофитов пресноводных озер. — В кн.: Вопросы современной лимнологии. Л.: Наука, 1973, № 5, с. 183–194.
- Растительность Европейской части СССР./Ред.: Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Л.: Наука, 1980. 426 с.
- Шенников А.П. Принципы классификации лугов. — Сов. ботаника., 1935, № 5, с. 35–48.
- Экзерцев В.А. Классификация растительности зоны временного затопления Угличского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр., 1960, № 6, с. 10–13.

ОБСЛЕДОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОЕМОВ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.Н. СМЕРНОВ, Н.М. КОРОВЧИНСКИЙ, В.Ф. МАТВЕЕВ

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Озера Приокско-Террасного заповедника обследованы в 1979 г. Оз. Сионское представляет собой небольшой водоем, пересыхающий в сухие годы. Наибольшие глубины в период максимального уровня воды около 1,5 м. Цвет воды коричневатый.

В этом озере 11 мая и 17 июля 1979 г. В.Ф. Матвеевым были отобраны пробы зоопланктона с помощью планктоносорбителя Вовка в модификации А.П. Щербакова [1956], затянутого ситом № 73 (ячей 95 мкм) объемом 3 л. Шесть станций охватывали всю акваторию над глубинами 0,5–1 м. Чтобы уменьшить потери крупных организмов, способных избегать орудия лова, замыкание планктоночерпателя производили после быстрого его перемещения в сторону от места погружения. Сгущенный зоопланктон трех ближайших друг к другу станций сливали в одну пробу и фиксировали формалином.

Ракообразные учитывались тотально в пробе под биноклем. Планктонных копепоид определяли по руководству Е.В. Боруцкого [1960]. *Notodromas monacha* определен Л.А. Смирновой.

Температура воды в озере 11 мая 1979 г. составляла 16°. В это время в планктоне обнаружены 1 вид каляноид, 2 вида ветвистоусых и 1 вид остракод (табл. 1). Сообщество было обеднено видами при явном доминировании каляноид, которые составляли 80% от общей численности макрозоопланктона. Взрослые особи были представлены в основном экземплярами более 3 мм длиной. В популяции доминировали копеподиты (59% от общей численности сообщества). Второй по численности вид *Daphnia longispina* 11 мая был представлен в основном только взрослыми размножающимися самками, несущими в выводковых сумках от 7 до 19 яиц. Молодь отсутствовала. Этот факт можно объяснить сильным прессом беспозвоночных хищников, включая не обнаруженных в пробах, но присутствовавших в озере личинок *Chaoborus*. На долю остальных видов макрозоопланктона (*Polyphemus pediculus*, *Notodromas monacha*) приходилось менее 1% общей численности сообщества.

17 июля температура воды в озере составляла 22°. Сообщество состояло из 6 видов ракообразных (табл. 1). К этому времени произошла смена доминантов, а именно вместо *Hemidiaptomus* появился *Eudiaptomus cf graciloides*, кроме того, добавились новые виды кладоцер и копепоид, а также личинки *Chaoborus* sp. На долю *E. cf graciloides* приходилось 86% общей численности сообщества. Таксономическую принадлежность *Eudiaptomus* оз. Сионского в будущем необходимо уточнить.

Плотность *Daphnia longispina* летом снизилась, доля молодежи возросла, а размер кладки остался по-прежнему высоким, 4–13 яиц у одной самки, что служит признаком отсутствия лимитирования популяции пищей. По

Таблица 1

Плотность, длина тела и относительное обилие макрозоопланктона оз. Сионского в 1979 г.

Вид	Плотность в пробе		Плотность на 1 л (по 2 пробам)	Пределы длины тела, мм	Относительное обилие, % (по 2 пробам)
	проба 1	проба 2			
11 мая					
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i> (Mar.) ♂	1	2	0,3	3,2–3,5	Менее 1
<i>H. amblyodon</i> ♀	5	2	0,6	2,5–3,7	2
<i>H. amblyodon</i> копеподит	169	68	20	0,6–0,9	59
<i>H. amblyodon</i> науплии	27	45	6	0,2–0,4	18
<i>Daphnia longispina</i> Müll. ad.	39	38	6	1,8–2,2	19
<i>Daphnia longispina</i> juv.	4	1	0,4	1–1,5	1
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	0	2	0,2	–	Менее 1
17 июля					
<i>Eudiaptomus</i> cf. <i>graciloides</i> ♂	37	50	4,8	1,2–1,5	3
<i>E. graciloides</i> ♀	42	93	7,5	1,4–1,6	5
<i>E. graciloides</i> копеподит	405	–	45	0,4–0,7	31
<i>E. graciloides</i> науплии	612	–	68	0,2–0,3	47
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liev.)	25	233	14,3	0,4–1,15	10
<i>Daphnia longispina</i> ad.	7	6	0,7	1,7–2,1	Менее 1
<i>D. longispina</i> juv.	11	7	1	0,6–1,4	" 1
<i>Heterosope saliens</i> ♀	3	3	0,3	2,5–2,7	" 1
<i>Chaoborus</i> sp.	4	1	0,3	10–12	" 1
<i>Notodromas monacha</i>	1	19	1,1	–	" 1
<i>Ceriodaphnia rotunda</i> Sars	1	2	0,2	0,33	" 1

относительному обилию этот вид летом занимал в сообществе менее 1%. Из кладоцер сравнительно высокой плотности достигала только популяция *Diaphanosoma brachyurum*, при крайне неравномерном горизонтальном распределении – плотность в двух пробах различалась на порядок (табл. 1). Размер кладки *D. brachyurum* варьировал от 2 до 8 яиц на 1 самку, величины максимальной кладки близки к предельным для данного вида. Важно отметить присутствие хищных личинок *Chaoborus* sp., которые способны контролировать развитие популяций ветвистоусых.

Планктонных коловраток в оз. Сионском было мало как 11 мая, так и 17 июля. Кроме перечисленных в табл. 1 видов, в прибрежных пробах

Таблица 2

Беспозвоночные, найденные в зарослях стрелолиста и телореза в июне 1979 г.

Беспозвоночные	Стре- лолист	Тело- рез	Беспозвоночные	Стре- лолист	Тело- рез
<i>Acroperus harpae</i>	+	+	<i>P. truncatus</i>	+	-
<i>Alonella exigua</i>	+	+	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	+	+
<i>A. nana</i>	+	-	<i>Daphnia longispina</i>	+	-
<i>Biapertura affinis</i>	+	+	<i>Scapholeberis mucronata</i>	+	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	<i>Eudiaptomus cf. graciloides</i>	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	+	+	<i>Heterocope saliens</i>	+	-
<i>Graptoliberis testudinaria</i>	+	+	<i>Mesocyclops leukarti</i>	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i>	+	+	<i>Ostracoda gen. sp.</i> (1 species)	+	+
<i>Simocephalus vetula</i>	+	+	<i>Chaoborus obscuripes</i>	+	+
<i>Pleuroxus laevis</i>	+	+	Chironomidae	+	+

найлены *Acroperus harpae* (Baird), *Alonella excisa* (Fischer), *Chydorus sphaericus* (Müller), *Pleuroxus laevis* Sars, *P. trigonellus* (Müller), *P. truncatus* (Müller), *Dolerocypris* sp., *Hydracarina*, *Cyclopoida* и много *Scapholeberis mucronata* (Müller). В отличие от оз. Протоцкого в планктоне оз. Сионского было много мелких цилиат.

Структура зоопланктона оз. Сионского, по-видимому, формировалась под воздействием следующих причин: 1) сообщество претерпевало ярко выраженную сезонную сукцессию при постоянном доминировании каляноид; 2) малая численность рыб связана с присутствием ракообразных значительно крупнее 1 мм (*Hemidiaptomus amblyodon*, *Eudiaptomus cf. graciloides*, *Heterocope saliens*, *Daphnia longispina*), причем некоторые из них ярко окрашены, а также присутствием в дневных пробах пигментированных личинок *Chaoborus*; 3) низкое относительное обилие ветвистоусых, в особенности их молоди, при сравнительно крупных средних размерах особей вместе с высокой плодовитостью составляет признак сильного пресса беспозвоночных хищников. К числу этих хищников, выборочно уничтожающих мелкие жертвы (менее 1 мм длиной), принадлежат *H. saliens*, *Chaoborus* sp., *Polyphemus*. Биология питания взрослых *Hemidiaptomus amblyodon* в оз. Сионском не ясна, но можно предположить, что и они хищники; 4) можно предположить, что структура планктонного сообщества оз. Сионского ежегодно формируется под сильным влиянием двух факторов: климата (вероятности пересыхания озера и времени пересыхания) и пищевой активности беспозвоночных хищников.

В сильно зарастающем оз. Протоцком пробы были взяты и обработаны Н.М. Коровчинским. 11 мая общая численность планктонных и фитофильных животных была невысокой. Преобладали науплиусы и копеподиты *Eudiaptomus cf. graciloides*. В незначительном количестве попадались *Eucyclops serrulatus*, *Microcyclops gracilis*, *Mesocyclops leukarti*. Из клadoцер в заметном числе присутствовала *Daphnia longispina* (большой частью молодь), остальные клadoцеры (*Diaphanosoma brachyurum*, *Polyp-*

hemus pediculus, Acroperus harpae, Graptoleberis testudinaria, Pleuroxus trigonellus) встречались единично. Также в очень малом числе встречены Hydracarina и Ostracoda.

В июне сбор проб проводился раздельно в зарослях стрелолиста и телореза (табл. 2). В зарослях телореза в значительно большем числе попадались личинки поденок и стрекоз, но меньше было Eudiaptomus cf graciloides и личинки Chaobogus. Отсутствовали здесь Scapholeberis mucronata, Daphnia longispina, Heteroscope saliens, больше было некоторых хидорид — Biapertura affinis. Наиболее многочисленными в обоих типах зарослей были Polyphemus pediculus, Simocephalus vetula, Alonella exigua. Отмеченные различия в составе фауны двух типов зарослей связаны, вероятно, с различной их структурой, в зарослях стрелолиста гораздо больше свободного объема воды, что позволяет в большей степени развиться планктонным формам.

В оз. Протоцком найдено много личинок тритона. В прибрежных прудах, кроме того, найдены Alona quadrangularis, Lathonura rectirostris и много Disparalona rostrata. В конце сентября оз. Протоцкое крайне обмелело. Фауна бедна видами. Сравнительно многочисленны были Acanthocyclops viridis, Ostracoda, Ephemeroptera, Chironomidae. В небольшом числе встречены Mesocyclops leukarti, Eudiaptomus cf graciloides, Simocephalus vetula, Ceriodaphnia reticulata. В целом планктонная фауна обследованных двух озер, расположенных неподалеку друг от друга и близких по размеру, глубок различается.

УДК 577.472

БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГРУНТА ВОДОЕМОВ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.Н. СМЕРНОВ

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Колонки грунта взяты в двух естественных прудах, расположенных в Приокско-Террасном заповеднике — Сионском и Протоцком. К осени оба пруда в значительной мере обсыхают и зарастают. Протоцкий пруд сплошь покрыт зарослями. Подсчитаны процентные соотношения групп всех организмов.

В пруду Сионском взята колонка №1 длиной 86 см и на периферической восточной части пруда среди кочек осоки колонка №2 протяженностью 35 см (глубже располагается плотный песчаный грунт). В нижней части более длинной колонки также было очень много песка. Подсчет водорослей в колонке № 1 обнаружил доминирование диатомей и Trachelomonas, прочих организмов было мало (рис. 1). На горизонте грунта 76 см диатомей было особенно много. Рассмотрение диатомей по группам выяснило очень большое относительное количество Eunotia sp. sp., которые несколько уступали место другим диатомеям на горизонтах 76 и 0 см.

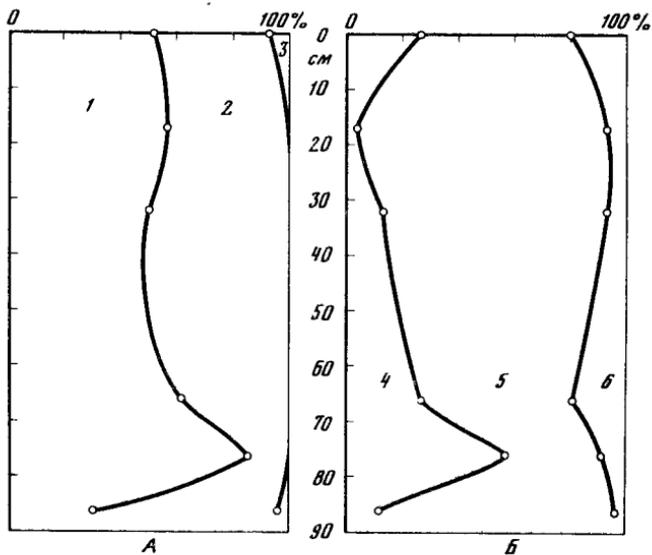


Рис. 1. Соотношения групп организмов в грунте пруда Сионского (в %)

А — все организмы; Б — животные. По вертикали — глубина грунта (в см) считая за 0 современную поверхность грунта: 1 — диатомеи, 2 — *Trachelomonas*, 3 — прочие организмы, 4 — Cladocera, 5 — губки, 6 — прочие животные

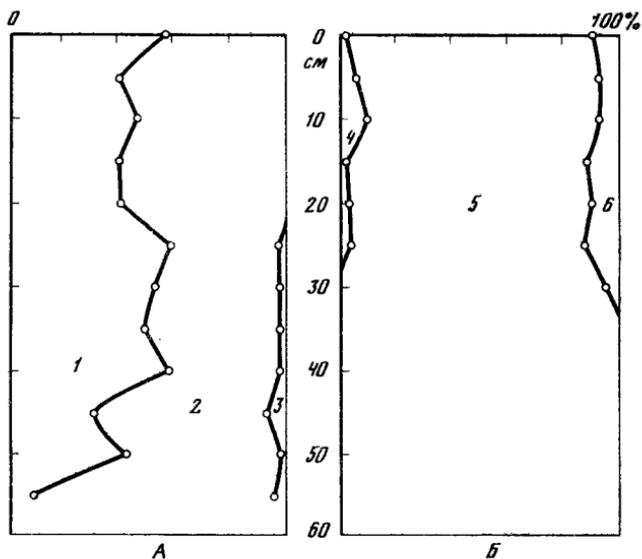


Рис. 2. Соотношения групп организмов в грунте пруда Протоцкого (в %)

Обозначения — см. рис. 1

В верхних слоях грунта несколько повышено количество "прочих" диатомей.

Среди остатков животных первое место занимают спикулы губок, кладоцера превосходили их лишь на горизонте 76 см. Затем относительное количество кладоцер последовательно падает и увеличивается лишь к поверхности грунта до 27% (большинство *Chydorus*). Остатков других животных всегда немного (насекомые, турбеллярии, простейшие). Таким образом, обнаружен единственный горизонт 76 см с большим развитием кладоцер, среди которых большинство было *Chydorus*, также присутствовали *Eurycercus*, *Acroperus*, *Alonella*, *Daphnia*, *Polyphemus pediculus*.

В периферической колонке №2 в пруду Сионском обнаружены несколько иные результаты наряду с меньшей протяженностью отложений. Прежде всего это последовательное увеличение относительного количества диатомей, среди которых на протяжении колонки снижается относительное обилие *Eunotia*. Среди остатков животных в колонке № 2 много спикул губок, но с горизонта 20 см появляются остатки кладоцер, затем их становится все больше и на поверхности грунта 40%. Кривая для обилия кладоцер в колонке № 2 аналогична верхней части кривой колонки № 1. Среди остатков кладоцер у поверхности грунта большинство приходится на *Chydorus*.

Такая ситуация позволяет предполагать, что в прошлом пруд Сионский был меньше, постепенно его водное зеркало в общем увеличивалось, что и привело к распространению и развитию кладоцер. В его современной фауне небольшими численностями представлены шесть видов хидорид, много *Polyphemus pediculus* и чрезвычайно много *Daphnia longispina*, остатков которой в грунте, однако, почти не найдено. Протокский пруд также мелкий, сильно зарастающий и подсыхающий к осени. Колонку отложений удалось в нем взять до плотного песчаного грунта протяжением 55 см. Среди водорослей на всем протяжении колонки грунта доминировали *Trachelomonas*, начиная с горизонта 40 см, они присутствуют в равных количествах с диатомеями, других остатков мало (рис. 2). Среди диатомей много *Eunotia*, относительное количество которых особенно велико на горизонте 25 см, относительное количество "прочих" диатомей заметно увеличено в верхних слоях отложений, начиная с 15 см.

Среди остатков животных господствуют спикулы губок. Ветвистосые появляются с горизонта 25 см, но их всегда мало. На глубине грунта 10 см кладоцера достигают 10% (*Chydorus sphaericus*, *Alonella excisa*). Остатков других животных также всегда мало (насекомые, турбеллярии, простейшие). В современной фауне Протокского пруда ряд видов кладоцер представлен большим количеством особей, но в грунте абсолютная численность их остатков мала.

Итак, население двух прудов Приокско-Террасного заповедника заметно различается на протяжении изученного времени развития. В пруду Сионском кладоцера представлены сравнительно больше, с пиками их относительного обилия на горизонтах грунта 76 см и его поверхности.

СОДЕРЖАНИЕ

ИЗУЧЕНИЕ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО в 1976–1982 гг.

(Н.Н. Смирнов)

Два способа оценки взаимодействий между <i>Diaphanosoma</i> , <i>Bosmina</i> и <i>Daphnia</i> (В.Ф. Матвеев)	7
Вертикальное распределение и пространственное перекрытие в макрозоопланктоне (Е.И. Катунина)	20
Сезонная динамика численности и вертикальное распределение планктонных коловраток (Л.К. Матвеева)	37
Морфология конечностей некоторых видов рода <i>Daphnia</i> и ее значение для систематики рода (С.М. Глаголев)	61
Динамика численности <i>Chaoborus</i> и <i>Leptodora</i> (А.И. Карташов)	94
О биоэкологических взаимоотношениях в зарослях кубышки (<i>Nuphar luteum</i>) и цикле популяции <i>Sida crystallina</i> (Н.М. Коровчинский)	104
Население уреза воды (Н.Н. Смирнов)	117
Фитопланктон оз. Глубокого (Т.А. Чекрыжева)	121
Макробентос оз. Глубокого (по съемке 1980 г.) (Н.Ю. Соколова, Э.И. Извекова)	139
О фауне раковинных амёб (<i>Rhizopoda</i> , <i>Testacida</i>) оз. Глубокого (И.М. Куликовская)	149
Температурный режим, прозрачность и распределение кислорода (А.П. Садчиков)	181
Погодные условия в районе оз. Глубокого в 1976–1979 гг. (М.Г. Прихотько, А.Д. Чистяков, С.Ф. Чуприн, Т.А. Королева)	189
ОБСЛЕДОВАНИЕ ВОДОЕМОВ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА	
Флора и растительность водоемов Приокско-Террасного биосферного заповедника (Р.Н. Горлова)	205
Обследование зоопланктона водоемов Приокско-Террасного заповедника (Н.Н. Смирнов, Н.М. Коровчинский, В.Ф. Матвеев)	211
Биологический анализ грунта водоемов Приокско-Террасного заповедника (Н.Н. Смирнов)	214

УДК 577.472 (28)

Изучение сообществ озера Глубокого в 1976–1982 гг. Смирнов Н.Н. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 3.

Краткий очерк исследований и современных задач биостанции. Выполняемая программа объединяется биоценологическим подходом и изучением морфофизиологических предпосылок биологических процессов. Характеризуется состояние природной среды в зоне озера. Перечислены современные исследования.

Библ. 26.

УДК 591.524.12

Два способа оценки взаимодействия между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia*. Матвеев В.Ф. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 7.

Рассмотрено экологическое разделение в отношении пространства и пищи с учетом времени. Обсуждаются экспериментальные данные по динамике численности популяций при различном снабжении пищей. Для ситуаций разных лет применен корреляционный анализ.

Табл. 7. Ил. 5. Библ. 23.

УДК 591.542.12

Вертикальное распределение и пространственное перекрытие в макрозоопланктоне. Катуйина Е.И. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 20.

Произведено подробное изучение вертикального распределения ракообразных и крупных коловраток, количественная оценка перекрытия попарно для всех видов и в среднем для целого сообщества. Рассмотрены связи показателя среднего перекрытия с температурой, численностью, видовым разнообразием.

Табл. 2. Ил. 3. Библ. 12.

УДК 591.524.12

Сезонная динамика численности и вертикальное распределение планктонных коловраток. Матвеева Л.К. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 37.

Изучен видовой состав и распределение коловраток, причем выяснены и описаны отличия в отдельные годы. Обнаружено в планктоне 23 вида. Полученные данные сопоставлены с материалами за прошлые годы.

Табл. 1. Ил. 13. Библ. 17.

УДК 595.324.2

Морфология конечностей некоторых видов рода *Daphnia* и ее значение для систематики рода. Глаголев С.М. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 61.

Исследована морфология торакальных конечностей видов разных групп рода *Daphnia*. Описаны половой диморфизм в строении торакальных конечностей второй пары *Daphnia* и *Simoscephalus*, изменчивость числа фильтрующих щетинок конечностей II–IV пар. Виды рода *Daphniopsis* должны быть включены в род *Daphnia*.

Табл. 11. Ил. 14. Библ. 25.

УДК 591.524.12

Динамика численности *Chaoborus* и *Leptodora*. Карташов А.И. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 94.

Изучено вертикальное распределение на ряде станций, динамика численности, вертикальные миграции, горизонтальные миграции. Сезонная динамика рассматривается с учетом особенностей жизненного цикла. Обсуждается возможное влияние изученных хищников на планктонных кладоцер.
Табл. 3. Ил. 2. Библ. 26.

УДК 591.524.16+595.31

О биоценологических взаимоотношениях в зарослях кубышки (*Nuphar luteum*) и цикле популяции *Sida crystallina*. Коровчинский Н.М. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 104.

Сделана попытка изучения сообщества нижней стороны плавающих листьев кубышки. Исследована динамика численности наиболее массовых видов (кладоцеры) и групп (хируномиды), описаны их взаимоотношения друг с другом, с рыбами и обитателями надводной части листьев. Опытным путем установлено, что листья кубышки — укрытие для сид.

Табл. 2. Ил. 7. Библ. 20.

УДК 591.524.16+595.31

Население уреза воды. Смирнов Н.Н. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 117.

В зарослях формируется специфический планктон, мало изученный до настоящего времени. В фауне уреза воды найдено около 40 форм. В течение периода наблюдений с июня по сентябрь доминировали *Ceriodaphnia* (6 видов) и *Cyclopoidea*.

Табл. 1. Библ. 4.

УДК 581.526.325.2

Фитопланктон оз. Глубокого Черыжева Т.А. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 121.

Обнаружено 88 таксонов. Установлено количественное соотношение и смена основных групп водорослей в разные сезоны. Количественно изучено вертикальное распределение. Указаны доминирующие и редкие формы.

Табл. 2. Ил. 9. Библ. 5.

УДК 591.524.11

Макробентос оз. Глубокого. (по съемке 1980 г.) Соколова Н.Ю., Извекова Э.И. — В кн.: Биоценозы мезотрофного оз. Глубокого. М.: Наука, с. 139.

Проведена съемка бентоса оз. Глубокого. Обнаружены изменения, указывающие на эвтрофирование озера — возросла биомасса бентоса, увеличилось количество моллюсков и олигохет, изменилось соотношение численности ведущих видов личинок хируномид.

Ил. 1. Библ. 11 назв. Табл. 4.

УДК 593.11

О фауне раковинных амеб (*Rhizopoda*, *Testacida*) оз. Глубокого. Кулик о в-с к а я И.М. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого М.: Наука, с. 149.

Обследовано население различных грунтов на разных глубинах. Найдено 96 форм (77 видов), обнаружено 43 вида, ранее не указанных для озера. Не встречен 21 вид из отмечавшихся прежними исследователями. Указаны массовые и редкие виды. Характеризуются комплексы тестацид.

Табл. 1. Ил. 11. Библ. 12.

УДК 551.481.18

Температурный режим, прозрачность и распределение кислорода. С а д ч и к о в А.П. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 181.

Характеризуются условия озера после проведения мелиоративных работ на окружающих его болотах. В сопоставлении с другими годами приведены измерения температуры и прозрачности в 1976 г., кислорода в 1976 и 1978 гг.

Табл. 1. Ил. 7. Библ. 35.

УДК 577.46

Погодные условия в районе оз. Глубокого в 1976–1979 гг. П р и х о д ь к о М.Г., Ч и с т ь я к о в А.Д., Ч у п р и н С.Ф., К о р о л е в а Т.А. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 189.

Погодные условия в отдельные годы значительно различались. Приведены данные о температурах, атмосферном давлении, циркуляции атмосферы, ветре, осадках, продолжительности солнечного сияния. Характеризуются зимние условия и осадки.

Табл. 4. Ил. 3. Библ. 1.

УДК 581.526.3

Флора и растительность водоемов Приокско-Террасного биосферного заповедника. Г о р л о в а Р.Н. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 205.

Излагаются некоторые результаты исследований водных фитоценозов озер Протокского и Сионского в Приокско-Террасном заповеднике. Фитомасса была изучена в 1979 г. фракционно, в соответствии со спецификой участия в продукционных процессах.

Табл. 1. Ил. 1. Библ. 11.

УДК 591.524.12

Обследование зоопланктона водоемов Приокско-Террасного заповедника. С м и р н о в Н.Н., К о р о в ч и с к и й Н.М., М а т в е е в В.Ф. — В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, с. 211.

Характеризуется планктонная и литоральная фауна двух водоемов Приокско-Террасного заповедника. Население двух озер сильно различается, причем в оз. Сионском доминируют крупные калянонда. Специфичность фауны в оз. Протокском связана с его сильным зарастанием.

Табл. 2.

УДК 577.472

Биологический анализ грунта водоемов Приокско-Террасного заповедника.
С м и р н о в Н.Н. – В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.:
Наука, с. 214.

Исследованы остатки растений и животных в донных отложениях двух прудов Приокско-Террасного заповедника. Доминируют из растений диатомовые и трахеломонас, из животных – губки. В пруду Сионском найдено также значительное количество кладоцер. Население обоих прудов заметно различается на всем протяжении изученного времени развития.

Ил. 2.

**БИОЦЕНОЗЫ
МЕЗОТРОФНОГО ОЗЕРА
ГЛУБОКОГО**

*Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР*

Редактор *Т.Н. Маркова*
Художник *Н.Н. Якубовская*
Художественный редактор *Н.Н. Власик*
Технические редакторы *А.Л. Шелудченко,*
О.В. Аредова
Корректор *В.Н. Пчелкина*

ИБ № 27302

Подписано к печати 17.05.83. Т — 10416
Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл.печ.л. 14,0
Усл.кр.-отт. 14,1. Уч.-изд.л. 15,7
Тираж 600 экз. Тип.зак. 328
Цена 2 р. 40 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12