

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А. Н. Северцова

Труды
Гидробиологической станции
на
Глубоком Озере
имени Н. Ю. Зографа

Под редакцией д.б.н. Н. М. Коровчинского
и д.б.н. Н. Н. Смирнова

Том 9

2005

Гидробиологическая станция на Глубоком озере: Труды / под ред. д.б.н.

Н. М. Коровчинского и д.б.н. Н. Н. Смирнова. – 2005. – Т. 9 (Надзаг.: Российская Академия наук. Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова)

Том 9 трудов Гидробиологической станции на Глубоком озере содержит в основном результаты исследований по гидрохимии, фауне и флоре озера Глубокого. Во флоре водорослей найдено около 300 видов, не указанных ранее для озера Глубокого. Представлены также статьи по влиянию сильного ветрового волнения на пространственное распределение дафний в Можайском водохранилище, обзору орнитофауны заказника «Озеро Глубокое» и его окрестностей и питанию ротана – наиболее заметного вида-вселенца в ихтиофауне озера.

Особое место занимает публикация, посвященная памяти натуралиста и таксидермиста В. Г. Дурова.

Материалы публикаций могут быть интересны для лимнологов, гидробиологов, альгологов, зоологов и лиц, интересующихся историей отечественной биологии.

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Смирнов Н. Н. Почему я стал биологом (Памяти Владимира Геннадиевича Дурова)	7
Коровчинский Н. М. Состав зоопланктона озер и некоторые общие проблемы гидробиологии (тезисы к теме)	17
Шапоренко С. И., Шилькромт Г. С. Многолетняя изменчивость гидрохимических параметров озера Глубокого.....	24
Мартынова М. В. Метан в воде озера Глубокого.....	49
Васильева-Кралина И. И., Тирская И. Б. Фитопланктон, эпифиты эпизооты озера Глубокого .	61
Усачёва И. С. Предварительные данные о некоторых водорослях-индикаторах олигосапробности из озера Глубокого.....	118
Смирнов Н. Н. Фауна беспозвоночных уреза воды озера Глубокого в 2004 г.....	123
Бойкова О. С. Возрастная морфологическая изменчивость <i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) (Crustacea: Cladocera: Haplopoda) озера Глубокого	126
Котов А. А., Гололобова М. А. Возрастные изменения мандибул <i>DAPHNIA MAGNA STRAUS</i> и <i>D. GALEATA SARS</i> (CLADOCERA: ANOMOPODA)	140
Котов А. А. Динамика распределения плотности и агрегированности <i>DAPHNIA GALEATA SARS</i> (CLADOCERA: ANOMOPODA) при сильном ветровом волнении.....	148
Котов А. А. Первая находка <i>Daphnia magna</i> Straus, 1820 (Cladocera: Anomopoda) в озере Глубоком.....	158
Воронецкий В. И., Решетников А. Н. Список птиц заказника «Озеро Глубокое» и его ближайших окрестностей.....	161
Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. Некоторые данные по образу жизни ротана <i>PERCCOTTUS GLENII</i> DYB. (ODONTOBUTIDAE, PISCES) озерной и прудовой популяций.....	176

CONTENTS

Preface.....	5
<i>Smirnov N. N.</i> Why I selected profession of a biologist (Vladimir Gennadievich Durov. In memoriam)	7
<i>Korovchinsky N. M.</i> Composition of lacustrine zooplankton and some general problems of hydrobiology.....	17
<i>Shaporenko S. I., Shilkrot G. S.</i> Long-term variability of the hydrochemical parameters of Lake Glubokoe.....	24
<i>Martynova M. V.</i> Methane in the water of Lake Glubokoe.....	49
<i>Vasiljeva-Kralina I. I., Nirskaja I. B.</i> Phytoplankton, epiphytes and epizoites of Lake Glubokoe.....	61
<i>Usacheva I. S.</i> The preliminary data on some algae-indicators of oligosaprobity from Lake Glubokoe.....	118
<i>Smirnov N. N.</i> Invertebrates of the water's edge of Lake Glubokoe	123
<i>Boikova O. S.</i> The age morphological variability of <i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) (Crustacea: Cladocera: Haplopoda) of Lake Glubokoe.....	126
<i>Kotov A. A., Gololobova M. A.</i> Instar changes in mandibles of <i>Daphnia magna</i> Straus and <i>D. galeata</i> Sars (Cladocera: Anomopoda).....	140
<i>Kotov A. A.</i> Dynamics of density distribution and dispersion of <i>Daphnia galeata</i> Sars (Cladocera: Anomoda) during a storm.....	148
<i>Kotov A. A.</i> The first record of <i>Daphnia magna</i> Straus, 1820 (Cladocera: Anomopoda) in Lake Glubokoe.....	158
<i>Voronetsky V. I., Reshetnikov A. N.</i> Bird list for “Lake Glubokoe” natural reserve and nearest vicinity.....	161
<i>Dgebuadze Y.Y., Skomorokhov M.O.</i> Some data on habit of life of <i>Perccottus glenii</i> Dyb. (Odontobutidae, Pisces) of lake and pond populations.....	176

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биологическая станция на Глубоком озере вступила в новое столетие, отметив свой 110-летний юбилей. В ознаменование этого события в апреле 2001 г. в Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова состоялось научное заседание с программой докладов и воспоминаний участников работы биостанции прошлых лет. В продолжение этого, в июле того же года было организовано празднование юбилея непосредственно на биостанции. Оно прошло с участием директора Института академика Д. С. Павлова, главы администрации Барынинского сельского округа А. И. Хохлова и ряда других почетных гостей, среди которых были лица, работавшие на озере Глубоком в 1940 – 50-х годах: Г. Д. Лебедева, М. Е. Аспиз, В. Д. Спановская, Т. А. Коренёва.

В прошедший период на биостанции продолжали работу в основном сотрудники двух подразделения Института – Группы экологии пресноводных сообществ (руководитель профессор Н. Н. Смирнов, Н. М. Коровчинский, О. С. Бойкова, А. А. Котов) и Лаборатории сравнительной нейробиологии позвоночных (руководитель профессор Ю. Б. Мантейфель, А. Н. Решетников, Е. И. Киселёва, Н. К. Зверева). Ведущими темами работ были мониторинговые наблюдения за пелагическим и литоральным зоопланктоном озера, амфибиями и ихтиофауной окрестных прудов, морфолого-экологические исследования отдельных представителей зоопланктона и исследования поведения амфибий. Помимо основных работ на биостанции, сотрудники группы экологии проводили сбор и обработку материала по зоопланктону из других естественных озёр Московской области.

Группа экологии инвазий и межпопуляционных взаимодействий (руководитель Ю. Ю. Дгебуадзе) как отдельно, так и совместно с сотрудниками Биологического факультета МГУ, проводила летом 2002 – 2004 годов работы по конкурентным отношениям зоопланктеров и сравнительно-популяционному изучению бычков-ротанов. Посетивший биостанцию в июле-августе 2001 г. аспирант Зоологического музея университета Копенгагена Е. Стендеруп (J. Stenderup) собирал материал для молекулярно-генетических исследований ветвистоусых ракообразных (Cladocera).

В 2003 – 2004 гг. интенсивно изучался фитопланктон озера Глубокого (И. И. Васильева-Кралина, Якутский государственный университет и И. С. Усачёва, Институт водных проблем РАН). Найдено много новых форм, материал тщательно проанализирован в отношении видовых-индикаторов трофности и сапробности, результаты публикуются в настоящем сборнике.

С мая 2004 г. возобновлены фаунистические и структурно-популяционные исследования планктонных коловраток (Е. А. Мнацаканова, кафедра гидробиологии Биологического факультета МГУ), в сентябре того же года проведена съёмка бентоса (Э. И. Извекова, кафедра зоологии беспозвоночных того же факультета).

С 2001 г. начались ежегодные исследования гидрологических и гидрохимических параметров озера Глубокого, выполняемые сотрудниками Института географии РАН (С. И. Шапоренко и другие). Летом 2002 г. на биостанции по соглашению о сотрудничестве с организацией «Геоцентр» (Е. П. Матафонов, Региональная водная станция «Малая Истра») начала также работать метеостанция, собирающая регулярные данные по температуре воздуха, осадкам, колебаниям уровня воды в озере и пр.

Хозяйственно-бытовая обеспеченность биостанции за последние годы существенно улучшилась. Была построена новая летняя кухня, проведён частичный ремонт лаборатории, бани, ограды биостанции и двух жилых домов, в том числе переложены печи, и у одного из них пристроена терраса. Построен новый лодочный причал, поставлены новые бетонные столбы внутренней электросети. Немалый вклад в это внесён постоянными рабочими биостанции Б. Г. Гавриковым и С. В. Цадровским.

Благодаря инициативе нового заведующего станцией А. И. Бородача и средствам, предоставленным Министерством экологии и природопользования Московской области, в заказнике «Глубокое озеро» в 2003 – 2004 гг. удалось провести ряд полезных природоохранных мероприятий. На проезжей дороге поставлен шлагбаум, предотвращающий проезд посторонних машин к озеру, проведена массовая уборка мусора и изготовлены аншлаги, информирующие посетителей об охранном режиме заказника. Благодаря сотрудничеству с Озернинской инспекцией рыбоохраны пресечен целый ряд попыток браконьерского лова рыбы.

Конец 2003 года ознаменовался для биостанции трагическими событиями – 18 ноября погиб в автокатастрофе хозяйственный куратор Григорий Селиверстович Давыдов, а 9 декабря скоропостижно скончалась заведующая Нина Игнатьевна Зимникова. Г. С. Давыдов, ревностно относился к своим обязанностям и, несмотря на свои преклонные годы, был очень активен и полон разнообразных инициатив. Прежде всего, благодаря его деятельности хозяйственная обеспеченность и обустроенностъ биостанции поднялись на новый уровень, что хорошо видно по выше перечисленным хозяйственным мероприятиям. Если же вспомнить, что ещё раньше именно он построил проезжую дорогу и оформил земельный отвод, то можно смело утверждать, что в последние нелёгкие годы биостанции удалось выжить во многом благодаря его неустанным трудам. Григорий Селиверстович весьма заботился также об охране заказника «Глубокое озеро» и организации здесь заповедника, что, к сожалению, ещё до сих пор не удалось осуществить. Н. И. Зимникова была его хорошим помощником и также проявляла в своей работе немало умения и энтузиазма, многое в хозяйстве было сделано её руками. Сотрудники биостанции навсегда сохранят о них светлую память.

Почему я стал биологом (Памяти Владимира Геннадиевича Дурова)

Н. Н. Смирнов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

В начале XX-го века волею судьбы семья Смирновых по линии моего деда Николая Васильевича Смирнова породнилась с известным в России родом Дуровых. С тех пор в нашей семье хранятся фотографии, документы, книги и дневниковые записи, которые в основном сделала Софья Николаевна, дочь Николая Васильевича.

Как следует из них, из пяти детей Леонида Дмитриевича Дурова Владимир и Анатолий были основателями династии клоунов-дрессировщиков. Владимир Леонидович Дуров (26.6(7.7).1863 - 3.8.1934) и Анатолий Леонидович Дуров (26.11(8.12).1864 - 8(21).1.1916) занимали видное место в общественной и культурной жизни своего времени. Оба брата интересовались биологическими основами дресировки, а В. Л. Дуров предпринимал попытки её научной разработки. Он приобрёл в 1912 году дом на улице Божедомка (ныне улица Дурова) в Москве и основал «Уголок Дурова». Официальным его названием затем стало «Культурно-просветительный уголок им. В. Л. Дурова». При доме был устроен небольшой парк с вольерами для животных.

Конец XIX – начало XX веков, когда развёртывалась деятельность А. и В. Дуровых и была учреждена Гидробиологическая станция «Глубокое озеро» (1891 г.), характеризовался в России подъёмом просветительской деятельности, интересом к естественным наукам и самообразованию, в том числе к многочисленным научным и популярным изданиям по вопросам «зоопсихологии». Основатель станции на озере Глубоком профессор Николай Юрьевич Зограф активно участвовал в работе Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии и основанного в 1877 году этим обществом Политехнического музея, в частности, в организации и проведении там воскресных общеобразовательных чтений.

На базе Уголка В. Л. Дурова в 1919 г. постановлением наркомата просвещения была учреждена Зоопсихологическая лаборатория. В опубликованной книге В. Л. Дуров (1924) изложил свои представления о биологических основах дресировки, в ней приведены протоколы исследований Зоопсихологической лаборатории. Научный уровень исследований в Зоопсихологической лаборатории был значителен, в них участвовали академик В. М. Бехтерев, профессора Г. А. Кожевников, Г. И. Россолимо, Н. К. Кольцов, А. В. Леонтович и ряд других специалистов. В. Л. Дуров придавал большое значение эффекту внушения. В связи с этими интересами В. Л. Дуров стал в 1923 г. членом Гипнологического общества, организованного при Политехническом музее.

Менее известен двоюродный брат вышеупомянутых знаменитых дрессировщиков – Владимир Геннадиевич Дуров (дата рождения точно не известна). Судьба определила, что именно он оказал решающее влияние на автора данных записок при выборе ведущего интереса в жизни, а затем и профессии биолога.



В. Г. Дуров

Рис. 1. Владимир Геннадиевич Дуров

В. Г. Дуров, о котором пойдёт речь дальше, окончил четыре курса естественно-математического отделения Московского университета, где тогда читал зоологию Н. Ю. Зограф, но в связи с возникшими в 1880-х годах студенческими беспорядками был исключён из университета. В дальнейшем он жил в Петербурге, где имел семью и троих детей - Алексея, Константина и Зинаиду. Будучи разведённым и оставив детей в Петербурге, Владимир Геннадиевич поселился в Москве на Верхней Красносельской улице, где жили его родные. Дядя его, Л. Д. Дуров, служил в полиции в должности пристава Тверской части и был впоследствии похоронен на кладбище (ныне не сохранившемся) при Алексеевском монастыре, на той же Верхней Красносельской.

Здесь В. Г. Дуров оказался в добрососедских отношениях с вдовой шведского посланника Наталией Петровной Гейер. Вдова пожелала передать принадлежавший ей участок земли городу для постройки на её средства богадельни (воспитательного дома), предназначенный для обучения девочек из малоимущих семей. Об истории этой части Москвы более подробные сведения приводит в своей статье С. Романюк (1998). В дальнейшем Владимир Геннадиевич,

хорошо известный Н. П. Гейер, получил от городской управы г. Москвы место управляющего богадельней, только что построенной и открытой в 1901 году. Капитальное здание богадельни Гейер существует до сих пор.

На Верхней Красносельской улице жила также многодетная семья Ильиных. Одна из дочерей, Анна, только что окончила училище. В дальнейшем её мама Ульяна пошла с ней в поисках места к управляющему недавно открытой богадельней. Предварительно она разузнала, что за человек управляющий. Оказалось, что он живёт в том же здании, с семьёй расстался, «ни в чём предосудительном не замечен». Поначалу строгий барин принял их и после пробы почерка назначил Анну на должность конторщицы. В скором времени Анна Семёновна стала женой Владимира Геннадиевича.

Службу в качестве управляющего В. Г. Дуров сочетал с предметом своего увлечения – биологией. В период до 1917 года он принимал деятельное участие в работе «Комиссии для исследования фауны Московской губернии» (Антушевич, 1894), учреждённой в 1893 году Императорским обществом любителей естествознания, антропологии и этнографии. Свои коллекции Комиссия передавала в Зоологический музей Университета, снабжая каждый экземпляр специально разработанными этикетками.

Первоначальный состав Комиссии включал 33 члена, среди них находим имена К. А. Грeve, Б. М. Житкова, С. А. Зернова, Н. Ю. Зографа, Н. Ф. Золотницкого, Г. А. Кожевникова, В. Д. Лепешкина, П. П. Мельгунова, П. Р. Фрейберга и В. Г. Дурова. Впоследствии членом Комиссии стала и А. С. Дурова, участвовавшая в заседаниях в 1905-1909 гг (Отчёт, 1911).

П. Р. Фрейберг известен также под псевдонимом Павел Вольногорский, под которым он опубликовал ряд содержательных популярных книг о природе. К 1902 - 1904 годам состав и круг деятельности этой комиссии значительно расширился. К ней присоединились Э. А. Беккер, Н. В. Воронков, Л. Л. Сабанеев, Б. А. Федченко, Н. С. Четвериков, С. С. Четвериков и многие другие. Это были хорошо знакомые между собой увлечённые биологи единомышленники.

Работа в комиссии распределялась соответственно специализации и интересам её участников. Материал собирали в многочисленных экскурсиях. Сохранились сведения об экскурсиях с участием В. Г. Дурова в Лосиный остров, Малаховку, до Орехова по Нижегородской железной дороге с возвращением по Рязанской железной дороге (Дневник, 1902), на Сходню, в окрестности Каширы, на Икшу, р. Лопасню (Кожевников, 1905а, б), в Клин, Раменское лесничество, окрестности Николо-Пешношского монастыря Дмитровского уезда, сборы делались также и в саду богадельни Гейер, Измайлово, Химках и Тарасовке (Отчёт, 1911).

Спутниками В.Г. Дурова бывали О.Н. Варламова, Н.В. Воронков, Б.К. Гиндце, К.А. Грeve, А.П. Золотарев, Г.А. Кожевников, С.Г. Кузин, В.А. Линдхольм, Р.С. Магницкий, П.А. Миляев,

В.С. Попов, Ф.М. Прокурик, В.И. Скороспелов, Д.И. Скороспелов, Н.А. Ценевитинов, С.С. Четвериков, П.Р. Фрейберг.

Нельзя без волнения читать запись в дневнике Комиссии (Кожевников, 1905а): «4, 5 и 6 июня 1901 года. По Брестской ж. д. до станции Мухино, на лошадях до Глубокого озера, там ночевка на Гидробиологической станции Отдела Ихтиологии, экскурсия по озеру и окрестностям, вторая ночевка, на лошадях до Мухино, обратно по Брестской ж. д. Участвовали: В. Г. Дуров, К. А. Греке, Г. А. Кожевников, П. А. Миляев и П. Р. Фрейберг.» (Мухино ныне переименовано в Тучково). Заведовал станцией на озере Глубоком тогда С.А. Зернов.

В этот период В. Г. Дуров собирал коллекции жуков и бабочек. От экскурсии на Глубокое остался след в виде собранных им там жуков, упоминаемых в «Дополнениях к спискам животных Московской губернии», публиковавшихся Комиссией. Позже он предоставил Комиссии по изучению фауны Московской губернии несколько чучел птиц своей работы.

Эта комиссия опубликовала в виде книги «Руководство к зоологическим экскурсиям и собиранию зоологических коллекций», в которой В. Г. Дуровым (1902) написана глава о препаровке гусениц.

В. Г. Дуров принимал самое живое участие в работе Зоологического отделения общества, его присутствие отмечалось в протоколах заседаний по 1914 год (Протоколы 178 – 179-го заседаний, 1915). Несколько ранее он был избран вместе с Г.А. Кожевниковым и П. С. Гальцовыми в состав депутатии для выражения благодарности от лица Комиссии семье покойного Н. В. Калужского за пожертвование капитала на научные исследования.

Обширный круг знакомств В. Г. Дурова включал как сотрудников Университета, так и работников театров, печати, любителей охоты. Сохранились и живые связи с двоюродными братьями – Анатолием и Владимиром.

В углу территории богадельни со стороны Алексеевского монастыря было небольшое строение (впоследствии снесённое), в котором В. Г. Дуров организовал таксидермическую мастерскую, и где жили два его помощника. Увлечение Владимира Геннадиевича биологией было всепоглощающим. Охотничьи трофеи были постоянным предметом работы его мастерской. Он добывал материал для изготовления коллекций также путём обмена (в особенности обменивались бабочки), к нему же поступали погибшие цирковые животные.

Мастерская пользовалась известностью и успехом. Сам хозяин жил в здании богадельни и в самой большой комнате его квартиры была устроена постоянная выставка чучел, в том числе и рыб (Фотография). Там же стояли и образцы скульптурного творчества Владимира Геннадиевича. Однажды состоялась выставка его работ в Манеже. Среди экспонатов особое внимание привлекало большое чучело орла-ягнятника на куске малахита. Одно время в хозяйстве жил северный олень.

Помимо биологических интересов, Владимир Геннадиевич был наделён многогранными способностями, он был музыкален, был стихотворцем, хорошим художником, скульптором, а также владел несколькими европейскими языками, поскольку образование того времени предусматривало их непременное знание.

Будучи намного старше Анны Семёновны и стремясь обеспечить её жизнь, Владимир Геннадиевич перевёл наследственные права на таксiderмическую мастерскую на имя супруги, с которой прожил до конца своих дней. Детей у них не было.

В 1914 году началась война, на следующий год в богадельне был развернут госпиталь, сотрудники, включая Анну Семёновну, ухаживали за ранеными. Заседания Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии продолжались. На заседании Зоологического отделения общества 29 ноября 1914 года член отделения В. Г. Дуров участвовал вместе с другими 23 членами отделения, среди которых были Н. В. Богоявленский, А. Н. Северцов, В. Д. Лепешкин, Б. С. Матвеев, И. И. Пузанов, Н. В. Воронков, П. Н. Каптерев, Н. А. Ливанов, И. И. Шмальгаузен (Протоколы..., 1915). В. Г. Дуров принял участие в прениях по докладу Б. Н. Михина «Орнитофауна дельты Дуная», вместе с С. А. Зерновым, В. В. Станчинским и Г. Г. Щеголевым.

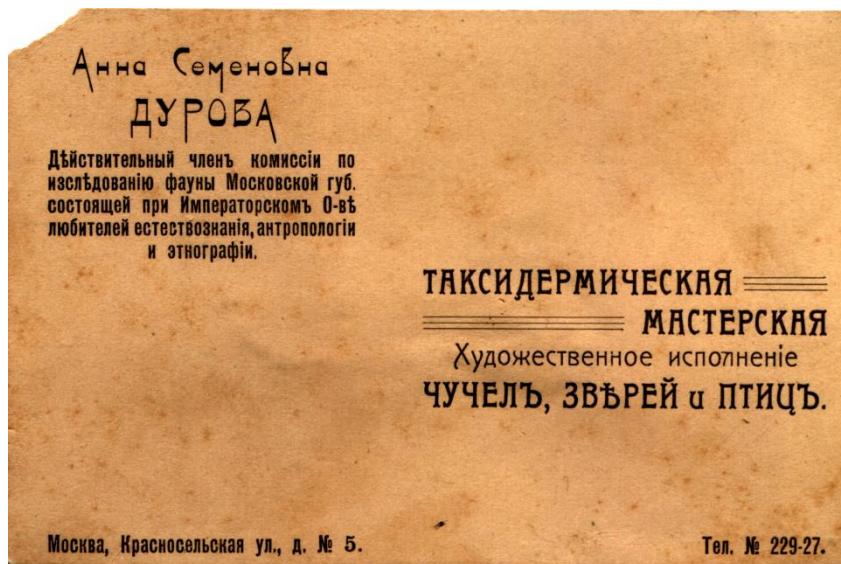


Рис. 2. Визитная карточка Анны Семёновны Дуровой

В 1917 году анархисты заняли богадельню под свой штаб, затем в этом здании обосновались большевики, и до 1991 года здесь был райком партии.

Потеряв жильё и место службы, семья Дуровых переместилась сначала на короткое время к одной из сестёр Анны Семёновны, жившей также на Верхней Красносельской, а затем в 1918 г. переехала в г. Буй (по Северной железной дороге) к другой сестре Софье Семёновне (моей родной бабушке), которая была замужем за моим дедом Николаем Васильевичем Смирновым (3.2.1877 - 17.4.1954). Здесь предполагали переждать смутное время. На железнодорожной станции Буй Н. В. Смирнов работал в должности ревизора движения. По должности Николаю

Васильевичу полагалась квартира. В Буе эта квартира представляла собой отдельный дом с восемью комнатами. Здесь Дуровы и Смирновы жили дружно, одной семьёй.

Затем произошел общий переезд в Ярославль, куда Николай Васильевич был переведён для восстановления железнодорожного узла, пострадавшего в ходе ярославского восстания 1918 г. Н. В. Смирнов с женой и тремя детьми и Владимир Геннадиевич с женой жили здесь в здании вокзала, часть которого отводилась под квартиру.

Пребывание В. Г. Дурова в Ярославле оставило свой след в оформлении местного краеведческого музея. Кроме того, он читал лекции по зоологии в открывшемся Университете (ныне Педагогический университет). Читать лекции приезжали сюда также преподаватели из Московского университета. Многие из них были лично знакомы Владимиру Геннадиевичу. В ожидании поезда в Москву они собирались в теплой квартире Смирновых. По воспоминаниям Софьи Николаевны (дочери Николая Васильевича), обычным угождением при этом были чай и пироги с картошкой, а то и печёная картошка. А разговоры шли обо всём, иногда с переходом на какой-либо иностранный язык. Звучала музыка и пение под пианино. Присутствующие поражали детей тем, насколько много интересного они знали и помнили. В семье хранился документ - благодарность Николаю Васильевичу за внимание к сотрудникам Московского университета.

Вполне вероятно, что Владимир Геннадиевич мог знать Софью Григорьевну Лепнёву, преподававшую тогда биологию в Ярославском университете. Её книга «Очерки из жизни пресных вод. Руководство для экскурсий по водоёмам окрестностей г. Ярославля» вышла в 1916 году под редакцией приват-доцента Императорского Московского Университета Н. В. Воронкова, начавшего работать на озере Глубоком в 1901 году, а в период 1905 - 1913 гг. бывшего заведующим биостанцией «Глубокое озеро».

Дядя Володя, как он был известен в нашей семье, обучал детей музыке. А когда старший из детей, мой отец Николай (Н. Н. Смирнов, 25.4 (8.5). 1905 – 5.9.1985), ученик реального училища, «ставил спектакли», в которых все принимали участие, они часто заканчивались тем, что дядя Володя читал на память стихи А. Толстого, Н. Некрасова и целые монологи из Шекспира. И повседневно, как истинный натуралист, он привлекал внимание всех близких к животным и растениям, обращал внимание на их общекультурное значение, объяснял где и как они живут.

Затем опять последовал общий переезд на станцию Кавказская, а затем в Минеральные Воды, поскольку Николай Васильевич Смирнов просил о переводе его на юг в связи с обострением заболевания туберкулёзом моей бабушки Софии Семёновны. Как вспоминает Софья Николаевна, после нескольких дней прощания с родственниками в Москве, все заняли предоставленный деду Николаю Васильевичу «пульмановский» вагон, погрузили в него имущество и отправились к югу, в направлении отступавшей армии А. И. Деникина. Вагон

прицепляли к разным поездам, через 18 дней прибыли в Ростов-на-Дону. Затем попали на станцию Кавказская. В разгар гражданской войны семья оказалась на разноплеменной территории, забитой бесприютными беженцами. Уже тогда Владимир Геннадиевич стал жаловался на сердце.

В Минеральных Водах 20 марта 1921 г. последовала кончина моей бабушки Софии Семёновны. Едва успев похоронить Софью Семёновну, Николай Васильевич поехал на похороны Владимира Геннадиевича, который умер на следующий день - 21 марта 1921 года и был похоронен близь той же станции.

Впоследствии Николай Васильевич арендовал дом в окрестностях Москвы рядом со станцией Тарасовка Ярославской железной дороги, куда и были перевезены все и вся. Анна Семёновна (1883 – 4.10. 1954) стала женой Николая Васильевича и воспитала троих его детей, то есть своих двух племянниц и племянника (моего отца).

Я родился в 1928 году и до переезда в Москву в 1937 году рос в Тарасовке, в доме, стоявшем среди хорошо ещё сохранившегося леса. Когда я стал что-либо понимать, то постоянно слышал рассказы о подробностях жизни В. Г. Дурова, о его увлечении биологией. От него сохранились книги, в сарае лежали остатки инструментария, в том числе пинцеты, ланцеты, морилка, связки стеклянных птичьих глаз, разных размеров и цветов, клетка для попугая. Ящиков с бабочками было сначала около 60, но при каком-то переезде и спешной погрузке в вагон часть их выпала и разбилась. В конечном счёте их осталось лишь два. В сарае была также палитра и кисти, остатки коллекции монет и многое другое, что вызывало мой живейший интерес.

В доме среди книг были остатки биологической библиотеки: «Птицы Европы» Холодковского и Силантьева, атлас бабочек Гофмана, атлас жуков Якобсона, руководство по собиранию бабочек Штандфусса, немецкий определитель бабочек, путеводитель по зоопарку Гагенбека. В семье хранились также многотомные «Жизнь животных» Брема, «Охотничьи и промысловые птицы», атлас растений, содержательные популярные книги Павла Вольногорского (Фрейберга) и Мольденгауера «В хвойном лесу», «В лиственном лесу». Многокрасочные таблицы этих книг, а затем и термины, связанные со строением и жизнью растений и животных, навсегда запечатились в моей памяти.

Под впечатлением всего вышеписанного мой интерес к биологии определился рано. Немало этому способствовали принятые в семье «прогулки в природу», заведённые ещё со времён «дяди Володи». Сказались и живые наблюдения сезонной смены явлений природы, особенностей насекомых, фауны окрестных прудов и ручьёв. По окончании школы в 1945 году я выбрал специальность биолога. О дальнейшем я написал отдельно (Смирнов, 2001). Со временем определилась моя специализация как гидробиолога и карцинолога. За полвека работы по выбранной специальности мне пришлось принимать участие во многих событиях научной и общественной жизни.



Рис. 3. Выставка изделий мастерской В. Г. Дурова

Вспоминая былое, приходится с удивлением осознавать, насколько далеко и глубоко может воздействовать энергия увлечённого человека. Несмотря на то, что между кончиной Владимира Геннадиевича Дурова и моим сознательным возрастом был промежуток не менее десяти лет, его определяющее воздействие на мои интересы было несомненным.

Автор признателен И. М. Воронковой, внучке Н. В. Смирнова, за предоставление фотографий и записок С. Н. Говорёнковой-Смирновой (26.9.1909 – 3.9.1995), а также Л. А. Смирновой и Н. М. Коровчинскому за обсуждение вариантов данной публикации.

Литература

Антушевич И. Краткий отчёт о деятельности Комиссии за 1893 год. // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, - 1894. - т. 86 (Комиссия для исследования фауны Московской губернии).

Дуров А. Л. Анатолий Леонидович Дуров. – (без указания места и года издания, нумерация страниц по главам).

Дуров В. Г. Препаровка гусениц. В: Руководство к зоологическим экскурсиям и собиранию зоологических коллекций. Ред. Кожевников Г.А. при ближайшем участии: Л. С. Берга, Э. Е. Беккера, Е. А. Богданова, В. Г. Дурова, В. С. Елпатьевского, С. А. Зернова, В. П. Зыкова, Г. А. Кожевникова, Н. И. Коротнева, Ф. К. Лоренца, О. В. Розена, П. И. Рышкова, М. Д. Рузского, К. А. Сатунина, Б. А. Федченко, П. Р. Фрейберга, С. С. Четверикова и Я. П. Щелкановцева. Изд. К. И. Тихомирова, Москва. – 1902. - С. 133 - 137.

Дуров В. Л. Дрессировка животных. – М.: Универсальное издательство, 1924. - 505 с.

Кожевников Г. Комиссия для исследования фауны Московской губернии. Отчет о деятельности Комиссии с 23 апреля 1901 года по 23 апреля 1902 года. // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, - 1905а. - т. 98 (Труды Зоологического отделения Общества. Т. 13. Дневник Зоологического отделения Общества и Зоологического музея, т. 3, 4). – С. 1 - 5.

Кожевников Г. Комиссия для исследования фауны Московской губернии. Отчет о деятельности Комиссии с 23 апреля 1902 года по 1 декабря 1904 года. // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, - 1905б. - т. 98; Дневник Зоологического отделения Общества и Зоологического музея, т. 3, 6. – С. 1 - 5.

Лепнёва С. Г. Очерки из жизни пресных вод. Руководство для экскурсий по водоёмам окрестностей г. Ярославля. – Ярославль, 1916. – 173 с.

Романюк С. Каланчёвка, Красное село, Сокольники / Наука и жизнь. – 1998. - №10. – С. 140 - 146.

Отчёт о деятельности Комиссии с 1 декабря 1904 по 22 мая 1909 года // Известия Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. - 1911. - т. 98 (Труды Зоологического отделения Общества. Т. 13; Дневник Зоологического отделения Общества и Зоологического музея, т. 3, 10). – С. 1 - 6.

Протоколы заседаний Зоологического отделения Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, 178-го заседания (29 ноября 1914 г.) и 179-го

заседания (8 декабря 1914 г.) // Дневник Зоологического отделения Императорского Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – 1915. – Новая серия. Т. 2. 5 – С. 249-251.

Смирнов Н. Н. Жизнь и работа на ихтиологическом факультете / / Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий. Калининград, Калининградский гос. технический университет – 2001. – С. 5 - 26.

Why I selected profession of a biologist

(Vladimir Gennadievich Durov. In memoriam)

N. N. Smirnov

S u m m a r y

Vladimir G. Durov, a cousin to more known V. L. Durov and A. L. Durov, was born in Moscow and was a student of biology at Moscow University. After four years of learning he had troubles with authorities and did not obtain his formal diploma. Still he had a life-long profound interest in animals and plants. V.G. Durov participated in activities of the Committee for Investigation of the Fauna of Moscow Province established at La Société Impériale des Amis des Sciences Naturelles, d'Anthropologie et d'Ethnographie. He was an active member of the Zoological section of this society. V.L. Durov collected Coleoptera and Lepidoptera on numerous excursions, including Lake Glubokoe. In 1901 he took position of director of the Institution for education of young ladies from poor families which enabled him to dedicate all his free time to taxidermy. In this period he married Miss Anna Ilyina (my grandmother's sister). Collections made by him ranged from insects to stuffed birds, mammals, and fish. In 1917, the building of the Institution was seized by anarchists and almost immediately after by communists and all inhabitants were thrown out. Vladimir G. Durov and his wife Anna S. Durova went to the city of Buy (a station of the Northern Railway) where they stayed with Anna sister's family – N. V. Smirnov (grandfather to the author of these notes) and S. S. Smirnova. Both families then went to Yaroslavl and later to the south - Mineralnye Vody and Kavkazskaya Station. At Kavkazskaya Station Vladimir Durov died on March 21, 1921.

Tales of the personality and activities of Vladimir Durov made a strong motivation for the author to become a biologist.

Состав зоопланктона озер и некоторые общие проблемы гидробиологии (тезисы к теме)

Н. М. Коровчинский

Институт проблем экологии и эволюции им. А. С. Северцова РАН

Планктонные сообщества пелагиали континентальных водоемов издавна пользуются повышенной популярностью у исследователей, что в немалой степени связано с относительной простотой их состава, хорошей, как считается, изученностью многих представителей и сравнительным удобством сбора проб (см., например, Киселев, 1969; Пидгайко, 1984; Гиляров, 1987; Dodson, 1991).

В число основных составляющих зоопланктона озер входят четыре группы беспозвоночных: простейшие (*Protozoa*), коловратки (*Rotatoria*), веслоногие (*Copepoda*) и ветвистоусые (*Cladocera*) ракообразные, причем последние отличаются обычно большим разнообразием. Наряду с веслоногими, они служат постоянными объектами исследования в гидробиологических работах самого разного профиля. Между тем гидробиологу, знакомому с проблемами морфологии и систематики, очень заметна диспропорция между большой степенью использования этих ракообразных в различных, большей частью экологических, исследованиях и недостаточным знанием их подлинного разнообразия, прежде всего на видовом уровне (Korovchinsky, 2000a). Сложившуюся ситуацию можно проиллюстрировать конкретными примерами.

Зоопланктон озера Глубокого, находящегося в Московской области, изучается с конца 60-х годов XIX столетия (Щербаков, 1967), т.е. уже более 130 лет. При этом основное внимание всегда обращалось на представителей родов *Daphnia* O.F. Müller, 1785 и *Bosmina* Baird, 1850, составляющих основу сообщества и определение видовой принадлежности которых вызывало наибольшие затруднения. В целом за все время изучения, для озера было указано соответственно 11 и 7 видов этих ракообразных, причем у разных авторов фигурировало от 2 до 5 видов дафний и от 1 до 4 видов босмин (Коровчинский, 1991). Только в самое последнее время, когда в изучение состава раккового зоопланктона включились специалисты – систематики, удалось ближе подойти к правильной оценке его качественного состава. Ни в один же из предыдущих периодов этого сделано не было, в том числе в сравнительно недавние 1970 – 1980-е годы, когда популяционно-экологические исследования на озере Глубоком проводились особенно интенсивно. При переисследовании качественного состава зоопланктона наибольшее внимание уделялось идентификации ветвистоусых ракообразных, вопрос же с ревизией пелагических веслоногих пока остается открытым.

Отсутствие своевременного детального морфолого-систематического анализа зоопланктеров привело к тому, что было пропущено очень важное событие, сильно меняющее представление о развитии зоопланктонного сообщества в последние десятилетия. Речь идет о

вселении в озеро Глубокое в конце 1960-начале 1970-х годов, после значительных изменений в его экосистеме, вызванных гидромелиорацией на водосборе, вида *Daphnia galeata* Sars, 1864, занявшего впоследствии доминирующее положение среди ракообразных пелагиали (Коровчинский, 1997). Его гибридизация с массовым аборигенным видом *Daphnia cucullata* Sars, 1862 вызвала вскоре почти полное исчезновение последнего, который на длительное время был замещен гибридной популяцией *D. galeata x D. cucullata*, представители которой отличаются особыми биологическими свойствами (Spaak, 1995; Schwenk & Spaak, 1997). Помимо этой массовой гибридной популяции, в озере возможно присутствие также других более редких гибридных форм (Flössner, 1993; личное сообщение), что требует дальнейшей проверки. Данный пример показывает насколько важен морфолого-систематический анализ в длительных мониторинговых исследованиях. Очевидно также, что детализация этого анализа, дополненного данными популяционно-генетических исследований, может еще больше способствовать совершенствованию проводимых работ.

Следующий пример касается крупных озер восточного полушария. На основании собственных данных и данных литературы автором была предпринята попытка анализа степени изученности состава пелагического кладоцерного зоопланктона 27 озер Европы, Азии и Африки (Korovchinsky, 2000 б). Оказалось, что в среднем не менее половины указываемых в них таксонов видового ранга, а в европейских озерах еще больше (около 70%), можно расценивать с современной точки зрения как ненадежные, требующие внимательного переисследования. Только представителей родов *Diaphanosoma* Fischer, 1850 и *Daphnia* можно считать относительно лучше исследованными. Для многих из этих озер состав данных родов был ревизован лишь в совсем недавнее время, для целого ряда их указаны новые ранее не известные массовые виды). Представление же о прочих, причем нередко численно доминирующих ветвистоусых (*Ceriodaphnia*, *Moina*, *Bosmina*, *Bosminopsis*), в большинстве случаев остается гораздо менее определённым.

Знания о виде и генетической структуре популяций ветвистоусых и веслоногих ракообразных в последнее время значительно изменились и усложнились, стали гораздо более адекватными, хотя конкретных результатов в связи со сложностью работы и малым числом специалистов получено еще сравнительно немного (Korovchinsky, 1996, 1997, 2000а). Приведенные примеры, а их можно многократно умножить, ясно демонстрируют неблагополучие в области необходимого базового знания, причем, как еще раз надо подчеркнуть, это касается представителей пелагического зоопланктона крупных озер, издавна пользовавшегося в гидробиологии наибольшим вниманием. Следует также помнить, что речь действительно идет об относительно простых по составу сообществах, тогда как, например, литоральные представляют гораздо большую сложность в данном отношении.

Таким образом, приходиться констатировать, что гидробиологии по-прежнему не хватает данных по качественному составу объектов исследования, их правильной идентификации и конкретным биологическим особенностям.

Исходя из этого уместно утверждать, что изучение качественного, прежде всего видового, состава населения континентальных вод должно пока оставаться одной из базовых проблем гидробиологии.

В возражении на это может быть сказано, что гидробиология ныне в основном трактуется как сугубо экологическая дисциплина, где описательный период вполне закончился (Зернов, 1949; Константинов, 1967; Винберг, 1988). Действительно, в течение большей части своего развития гидробиология формировалась именно в таком русле, хотя первоначально в ее объем включалось изучение состава водной биоты, без чего, конечно, нельзя было обойтись на первоначальном этапе исследований. То, что последняя составляющая не получила достаточного и равномерного развития, а была оттеснена на далекую периферию или даже предана полному забвению, можно объяснить прежде всего причинами историческими.

Не раз отмечалось, что гидробиология как наука сравнительно молода (Гаевская, 1948; Зернов, 1949; Винберг, 1967, 1975). Особенno это касается водоемов суши и их микрофауны. Сколько-нибудь массовое и последовательное их изучение началось только со второй половины XIX – начала XX века. Так, например, пресноводные Cladocera и Copepoda Европы, Северной Америки, Центральной России стали достаточно подробно исследоваться с 60 - 80-х годов XIX века, первые пробы планктона в дельте Волги были взяты в 1904 г., первый массовый вид микроракообразных Байкала *Epishura baikalensis* Sars, 1900 был описан лишь на пороге XX века (Кожов, 1962; Косова, Горбунов, 1985; Коровчинский, 1997). По сравнению с большинством водных беспозвоночных, наземные организмы, позвоночные и насекомые, а из водных – рыбы, были в то время уже сравнительно хорошо изучены.

С другой стороны, определенно тормозящее действие на гидрофаунистику оказало возникшее во второй половине XIX века массовое увлечение сравнительной морфологией и сравнительной эмбриологией, основным материалом для которых служила морская фауна. На первое место вышли идеи эволюционизма, тогда как «значение описательной морфологии снизилось до роли одной из подсобных дисциплин» (Радль, 1909, цит. по Кузину (1999)). Историк зоологии Н. Н. Плавильщиков (1941) образно писал об этом времени: «Началось поголовное увлечение филогенией: в сравнительной анатомии и эмбриологии зоологи видели теперь цель и смысл жизни, лес родословных древ... сменил частоколы энтомологических булавок и бастионы птичьих шкурок. Систематика попала в число даже не гонимых, - большинство ее откровенно презирало».

Когда же запоздалые исследования фауны и флоры континентальных водоемов начали набирать темпы, умами биологов стали завладевать новые и быстро ставшие весьма

популярными идеи экологического и биоценотического порядка, а с другой стороны - прикладные рыбохозяйственные. При таких обстоятельствах систематико-фаунистические исследования пресноводных беспозвоночных, так и не завоевав прочного положения, вновь неизбежно оказались на заднем плане, занимая лишь сопутствующее положение. Такая четкая односторонняя направленность исследований водных сообществ безусловно способствовала одностороннему успеху. Именно благодаря ему гидробиологии стали считать впоследствии, и вполне справедливо, наиболее развитой областью экологии, опередившей, в том числе, экологию наземных сообществ в разработке теории биологической продуктивности (Винберг, 1967, 1988).

Очень большую роль в ходе формирования пресноводной гидробиологии как науки сыграло очень рано развившееся отношение к водоемам как целостным объектам (Forbes, 1887; Forel, 1892 – 1904; Thienemann, 1925), при котором они рассматривались как природные тела или «географические индивидумы», требующие всестороннего комплексного изучения. При этом бытоваля тенденция воспринимать их как организмы высшего порядка, а гидробиологию как науку, исследующую их физиологию. Все это определило концентрацию основных интересов гидробиологов в области проблем региональной лимнологии, биолимнологической классификации, балансового подхода, потоков энергии, продуктивности. В конечном итоге было декларировано, что главными и конечными целями гидробиологии являются проблемы чистой воды и биологической продуктивности (Винберг, 1975, 1988), что уже стало придавать ей сильный оттенок прикладной дисциплины.

При такой ситуации систематика и фаунистика беспозвоночных континентальных вод не успели накопить «критическую массу» знаний, достаточных для того, чтобы быть востребованными при разработке теории вида, которая развернулась в первой половине XX столетия и привела к появлению концепции «новой систематики» (Завадский, 1968). Соответственно, и в гидробиологии, очень рано предавшей забвению свою фундаментальную зоологическую основу, утратилась восприимчивость к новым идеям в области изучения биоразнообразия водных сообществ. При этом не удивительно, что новые подходы и методы в систематике гидробионтов, в частности кладоцер, установилась сравнительно недавно и мало известна (и интересна) большинству гидробиологов, а представления о их видовом составе находятся во многом на уровне вековой давности.

В последние десятилетия в гидробиологии явственно обозначился сдвиг интересов в сторону популяционной экологии, когда на передний план стали выходить исследования межпопуляционных взаимодействий (популяционно-центрристский подход, синэкологический редукционизм) (Гиляров, 1981, 1988). Заметное внимание стало уделяться также проблемам биоразнообразия, созданию банков данных по качественному составу водных ценозов. Такое развитие ситуации, при которой значение разработки систематики гидробионтов и биологии

конкретных видов должно возрастать, не может не приветствоваться. К сожалению, по сравнению с усиленными темпами развития экологических исследований реализация этой задачи происходит медленно, по-прежнему сохраняется диспропорция в общей картине изучения жизни континентальных вод. Число специалистов, реально занимающихся систематикой и фаунистикой гидробионтов, особенно на высоком современном уровне, неоправданно мало и продолжает сокращаться. По-прежнему, как это показали вышеописанные примеры, во многих случаях не хватает надежных данных по составу объектов и их биологическим особенностям. Получаемые в результате выводы нередко оказываются неполноценными и противоречивыми.

В заключении кажется уместным привести одно справедливое высказывание известного зоолога и гидробиолога Е. В. Боруцкого (1951), сделанное в ходе дискуссии о содержании науки гидробиологии. Он, в частности, говорил, что проблемы биологии суши успешно решаются различными специалистами: зоологами, ботаниками, экологами и пр., «а не всеведущими специалистами – аэробиологами» (в то время Л.А. Зенкевич противопоставлял гидробиологию аэробиологии, т. е. всем наукам, связанным с биомом суши), также применительно к водной среде то же самое успешно делают те же специалисты, «а не всеведующие гидробиологи». Таким образом, если идти в русле этих здравых суждений, и говорить о гидробиологии как особой науке, то не следует подразумевать ее тождественной водной экологии, а считать сложной комплексной дисциплиной, в рамках которой тщательное исследование состава биоты должно занять, по крайней мере, равноправное положение. Можно с уверенностью полагать, что это будет способствовать поднятию гидробиологии на заметно более высокий качественный уровень.

Автор благодарен академику А. Ф. Алимову за дискуссию и профессору Н. Н. Смирнову за помощь в предоставление некоторых необходимых источников и редактирование рукописи статьи.

Л и т е р а т у р а

Боруцкий Е. В. О гидробиологии и биологической продуктивности водоемов // Зоол. ж. - 1951. - Т. 30, вып. 6. - С. 481 - 487.

Винберг Г. Г. Особенности водных экологических систем // Ж. общ. биол. - 1967. - Т. 28, № 5. - С. 538 - 545.

Винберг Г. Г. Гидробиология // История биологии с начала XX века до наших дней. - М., 1975. - С. 231 - 248.

Винберг Г. Г. Концептуальные основы, перспективные задачи и вопросы кадрового обеспечения гидробиологических исследований // Гидробиол. ж. - 1988. - Т. 24, № 3. - С. 3 - 30.

Гаевская Н. С. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи // Сборник памяти академика А. С. Зернова. - М.-Л., 1948. - С. 27 - 47.

Гиляров А. М. Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций // Природа. - 1981. - № 9. - С. 96 - 103.

Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных // М.: Наука, 1987. - 189 с.

Гиляров А. М. Соотношение организма и редукционизма как основных методологических подходов в экологии // Ж. общ. биол. - 1988. - Т. 49, № 2. - С. 202 - 217.

Завадский К. М. Вид и видообразование // Л.: Наука, 1968. - 400 с.

Зернов С. А. Общая гидробиология // М.-Л., 1949. - 587 с.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1 // Л.: Наука, 1969. - 657 с.

Кожсов М. М. Биология озера Байкал // М.: Наука, 1962. - 315 с.

Константинов А. С. Общая гидробиология // М.: Высшая школа, 1967. - 431 с.

Коровчинский Н. М. Насколько нам известен видовой состав зоопланктона "хорошо изученного" озера? // Бюлл. МОИП, сер. биол. - 1991. - Т. 96, № 2. - С. 17 - 29.

Коровчинский Н. М. Наблюдения за пелагическим раковым зоопланктоном озера Глубокого в 1991 - 1993 годах // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. - 1997. - Т. 7. - С. 9 - 22.

Косова А. А., Горбунов К. В. Очерк истории гидробиологических исследований в дельтовой области Волги // Тр. ВГБО. - 1985. - Т. 28. - С. 69 - 85.

Кузин С. С. Воспоминания, произведения, переписка // С.-Пет.: Инапресс, 1999 – 778 с.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР // М.: Наука, 1984 - 207 с.

Плавильщиков Н. Н. Очерки по истории зоологии // М.: Учпедгиз, 1941 - 296 с.

Щербаков А. П. Озеро Глубокое // М.: Наука, 1967 - 379 с.

Dodson S. I. Species richness of crustacean zooplankton in European lakes of different sizes // Verh. Int. Ver. Limnol. - 1991. - V. 24. - P. 1223 - 1229.

Flössner D. Zur Kenntnis einiger *Daphnia* - Hybriden (Crustacea: Cladocera) // Limnologica. - 1993. - V. 23, N 1. - P. 71 - 79.

Forbes S. A. The lake as microcosm // Bull. Peoria (Illinois) Sci. Assoc. – 1887. – P. 77 – 87.

Forel F. A. Le Leman. Monographie limnologie. V. 1 - 3 // Lausanne, 1892 - 1904. - 540 p., 408 p., 305 p.

Korovchinsky N. M. How many species of Cladocera are there? // Hydrobiologia. - 1996. - V. 321. - P. 191 - 204.

Korovchinsky N. M. On the history of studies on cladoceran taxonomy and morphology, with emphasis on early work and causes of insufficient knowledge of the diversity of the group // Hydrobiologia. - 1997. - V. 360. - P. 1 - 11.

Korovchinsky N. M. Trends in Cladocera and Copepoda taxonomy // Arthropoda Selecta. - 2000a. - V. 9, N 3. - P. 153 - 158.

Korovchinsky N. M. Species richness of pelagic Cladocera of large lakes in the eastern hemisphere // Hydrobiologia. - 2000 б. - V. 434. - P. 41 - 54.

Schwenk K., Spaak P. Ecology and genetics of interspecific hybridization in *Daphnia* // Evolutionary ecology of freshwater animals. - Birkhäuser Verlag: Basel, 1997. - P. 199 - 229.

Spaak P. Cyclomorphosis as a factor explaining success of a *Daphnia* hybrid in Tjeukemeer // Hydrobiologia. - 1995. - V. 307. - P. 283 - 289.

Thienemann A. Die Binnengewässer Mitteleuropas // Binnegewässer. – 1925. – Bd. 1. – S. 1 – 255.

Composition of lacustrine zooplankton and some general problems of hydrobiology

N. M. Korovchinsky

S u m m a r y

The pelagic planktonic communities of continental waters, comprising four main groups, Protozoa, Rotatoria, Cladocera, and Copepoda, attract researches for a long time. Among crustaceans, the cladoceran species richness seems to be the highest. In spite of great importance of these microcrustaceans for hydrobiological studies, the knowledge of their biodiversity is far from the reality. This situation is exemplified by studies on zooplankton of the long studied Lake Glubokoe (Moscow area) and some large lakes of Europe, Asia , and Africa. Data on different groups of invertebrates of continental waters testify that problem of their qualitative investigation, first of all on species level, should be so far considered as one of the basic in modern hydrobiology, which is viewed as a compound scientific discipline. The causes of incomplete knowledge of biodiversity of invertebrates of continental waters are briefly analysed.

Многолетняя изменчивость гидрохимических параметров озера Глубокого

С.И. Шапоренко, Г.С. Шилькrot
Институт географии РАН

Озеро Глубокое расположено на территории заказника. Если не считать некоторого воздействия на акваторию и побережье водоема находящейся на берегу озера Биологической станции, а также относительно небольшого числа туристов и рыбаков-любителей, то можно полагать, что озеро находится в условиях исключительно малого для центрального региона России прямого антропогенного пресса. Кроме того, по данному водоему имеются длинные ряды научных наблюдений, и это придает ему дополнительную уникальность. В связи с этим можно полагать, что многолетняя изменчивость гидрохимических параметров главным образом должна быть обусловлена многолетними естественными колебаниями природных процессов на водосборе и, в свою очередь, определять протекание гидрохимических и гидробиологических процессов в самом водоеме. Несмотря на столь благоприятные обстоятельства, научный анализ многолетней изменчивости гидрохимических параметров водоема за последние годы не проводился ввиду их весьма ограниченного количества.

Формирование гидрохимического режима Глубокого озера определяют следующие физико-географические условия. Это высокая (80%) и не меняющаяся со временем степень лесистости водосборной территории. Повсеместная заболоченность водосбора обуславливает вынос в озеро повышенного количества трудно разлагающихся органических веществ. Водное питание, в структуре которого в настоящее время отсутствуют поверхностные водотоки. Его озеро получает сейчас исключительно за счет грунтового стока, склонового стока талых вод и атмосферных осадков. До середины 1960-х гг. с юго-запада в озеро впадало русло старой дренажной канавы. После осуществленной в эти годы мелиорации территории, поверхностный сток в озеро был отведен через прорытую к западу от озера новую систему канав непосредственно к истокам М. Истры. Благодаря этому водосборная площадь значительно уменьшилась. Данное мероприятие сократило питание озера аллохтонным органическим веществом, что сказалось на качестве его вод в 1970-е гг. (Матвеев, 1978; Садчиков, 1983; Yanin and all, 1987). Поверхностный водный сток из озера также, вероятно, практически отсутствует, кроме, по-видимому, некоторого оттока грунтовых вод в реку Малая Истра во время высокого стояния уровня озера. В июле 2002 г. доцент Тверского государственного технического университета В.В. Панов провел обследование части водосбора Глубокого озера между западным берегом и дренажной канавой. Сопоставление его данных с данными первой половины XX в. (Щербаков, 1967) существенных изменений в составе растительности и торфяного покрова не показало.

На формирование гидрохимического режима помимо характеристик водосбора сказываются воронкообразная форма котловины озера и слабое развитие мелководий. Геоморфология дна с довольно большой максимальной глубиной (32 м), по сравнению с его относительно небольшой площадью (593 тыс. м²), способствуют развитию явлений застойности вод гиполимниона. Существует мнение, что низкая минерализация (80-100 мг/л) и довольно небольшой объем воды в озере (5.489 млн. м³) служат причиной невысокой буферной емкости водоема и способности быстрого закисления его вод благодаря выпадению кислых дождей (Yanin and all, 1987). В этом проявляется косвенное антропогенное воздействие на озеро через воздушный перенос загрязнителей.

За время существования озера (после отступления Днепровского ледника) на дне его котловины накопился многометровый слой илистых донных отложений, богатых органическим веществом, содержание которого несколько беднее, чем в обычных сапропелях. В предыдущих исследованиях взаимодействие придонных вод с донными осадками как фактор круговорота биогенных веществ, по-видимому, недостаточно учитывался.

Во второй половине XX века в Московском регионе климат изменился в сторону уменьшения континентальности. За счет резкого повышения температуры января повысилась среднегодовая и на 4 °С уменьшилась годовая амплитуда температуры воздуха (Клименко, 1995). Количество общей облачности увеличилось на 9,6%, нижней на 21,2%. Уменьшились годовые значения прямой (на 11%) и суммарной (на 5%) солнечной радиации (Абакумова, 2000). Количество осадков возросло с 585 до 675 мм/год. Все эти изменения отразились в трансформации гидрологического режима и экосистемы Можайского водохранилища (Эдельштейн и др., 2002) и, вероятно, не могли не сказаться на гидрохимическом режиме расположенного недалеко от него Глубокого озера.

Таким образом, из всех перечисленных факторов климатический фактор имеет явную многолетнюю изменчивость. Колебания увлажненности и температуры воздуха сказываются на водном притоке в озеро и испарении с его поверхности, определяя тем самым водный баланс озера. Влияние данного природного фактора было в значительной степени искажено в результате проведенной мелиорации. Разграничение действий этих двух факторов – наиболее сложная задача при проведении гидрологических исследований.

Наши исследования базируются на материалах собственных наблюдений, проведенных на Глубоком озере в 2001-2003 гг. Они охватили все сезоны с периодами летней и зимней стагнации и весеннего и осеннего перемешивания. Отборы проб воды с горизонтов, характеризующих вертикальное распределение гидролого-гидрохимических параметров, осуществляли по возможности в самой глубокой точке озера глубоководными опрокидывающимися морскими батометрами, а также путем откачки электрическим насосом со шлангом. Вертикальные профили температуры воды и концентрации растворенного кислорода

получены с помощью термооксиметра марки «Марвет Юниор 97». Показания термооксиметра корректировали глубоководными термометрами и анализом по методу Винклера.

В пробах воды сразу после отбора определяли pH и содержание свободной углекислоты, гидросульфидов и железа. Анализы на содержание биогенных веществ и основных ионов, а также цветности и электропроводности проводили в лабораториях ИГ РАН в Москве. Для химических определений использовались в основном стандартные объемные и колориметрические методы анализа природных вод. Последние выполнялись с применением фотометра КФК-3. Содержание в воде общего фосфора и азота получено после 30-ти минутного кипячения проб в щелочной среде с персульфатом. При определении фосфатного фосфора использовалась аскорбиновая кислота, аммонийного и нитратного азота - реактив Несслера и салициловая кислота соответственно.

Материалы собственных наблюдений были сопоставлены с опубликованными данными, а также с первичными материалами наблюдений А.П. Щербакова и Л.Л. Россолимо (в период 1947 - 1957 гг.), хранящимися в архиве биостанции.

Общие закономерности режима растворенного кислорода и его многолетняя изменчивость.

Весенняя конвекция и летняя стагнация. Наиболее подробно режим растворенного кислорода в озере на период до мелиоративных мероприятий изучался А. П. Щербаковым (1962, 1967). Сделанные им выводы подтверждаются и последующими исследованиями. В первую очередь это вывод о непродолжительности периода весенней циркуляции, который начинается в конце зимнего периода еще при ледоставе и обычно не превышает двух недель после очистки озера ото льда. Наши определения содержания кислорода по профилю, выполненные 28 апреля и 6 мая 2002 г. (озеро вскрылось 21 апреля) показали, что в этом году повышение содержания кислорода в глубинных слоях продолжалось не более одной недели. А. П. Щербаков (1967) отметил, что скорость исчерпания кислорода в гиполимнионе, сроки появления анаэробной зоны летом, длительность ее существования и толщина варьируют в разные годы от того, насколько были насыщены воды озера кислородом во время весенней циркуляции, что подтверждилось выполненными нами расчетами. Осеннее перемешивание вод обозначает окончание периода летней стагнации.

Помимо вод гиполимниона, развитие гипоксии, а в отдельные годы даже аноксии, было зафиксировано и в металимнионе озера. Образование промежуточного минимума кислорода, как отмечал А. П. Щербаков, могут объяснить две гипотезы. Это внутри водоемная циркуляция подповерхностных вод, осуществляющая перенос придонных, обедненных кислородом, вод с мелководий к центру озера. Промежуточный минимум может образовываться также за счет оседания отмершей автохтонной органики и накопления ее в зоне термоклина, где она разлагается с потреблением растворенного кислорода (Щербаков, 1967). Кроме этого,

благоприятствовать развитию промежуточного минимума, вероятно, могут и подводные выходы на склонах чаши водоема обедненных кислородом подземных вод, чья плотность (по температуре) соответствует промежуточным озерным водам. В пользу данного фактора говорит отсутствие промежуточного минимума кислорода в жаркое сухое лето 2002 г.

Общие закономерности режима растворенного в воде кислорода, не отмеченные ранее, обусловлены, по нашему мнению, плотностной структурой толщи воды озера. Например, такие показатели, как граница глубинного анаэробного слоя и глубина залегания ядра промежуточного минимума кислорода существенно связаны с изменениями положения горизонта максимального градиента плотности ($\Delta\rho$ макс.), испытывающего значительные сезонные колебания. В периоды весенних конвекций он опускается до 10 - 12 м, а во время осенних перемешиваний до 14 - 28 м. В периоды стагнаций он приурочен, как правило, к верхней границе основного термоклина и может подниматься до 2 - 4 и даже до 1 м, что зимой происходит чаще (рис. 1).



Рисунок 1. Многолетнее изменение вертикального положения максимального градиента плотности, ядра промежуточного минимума кислорода и границы анаэробного слоя в гиполимнионе.

Промежуточный минимум кислорода начинает развиваться обычно в июне. Содержание кислорода в нем постепенно убывает. Во время летней стагнации ядро промежуточного минимума располагается глубже горизонта $\Delta\rho$ макс. на 2 - 2,5 м. С началом осеннего

перемешивания он заглубляется вместе с ним и размывается в октябре, когда конвекция достигает горизонтов 8 - 10 м (рис. 2).

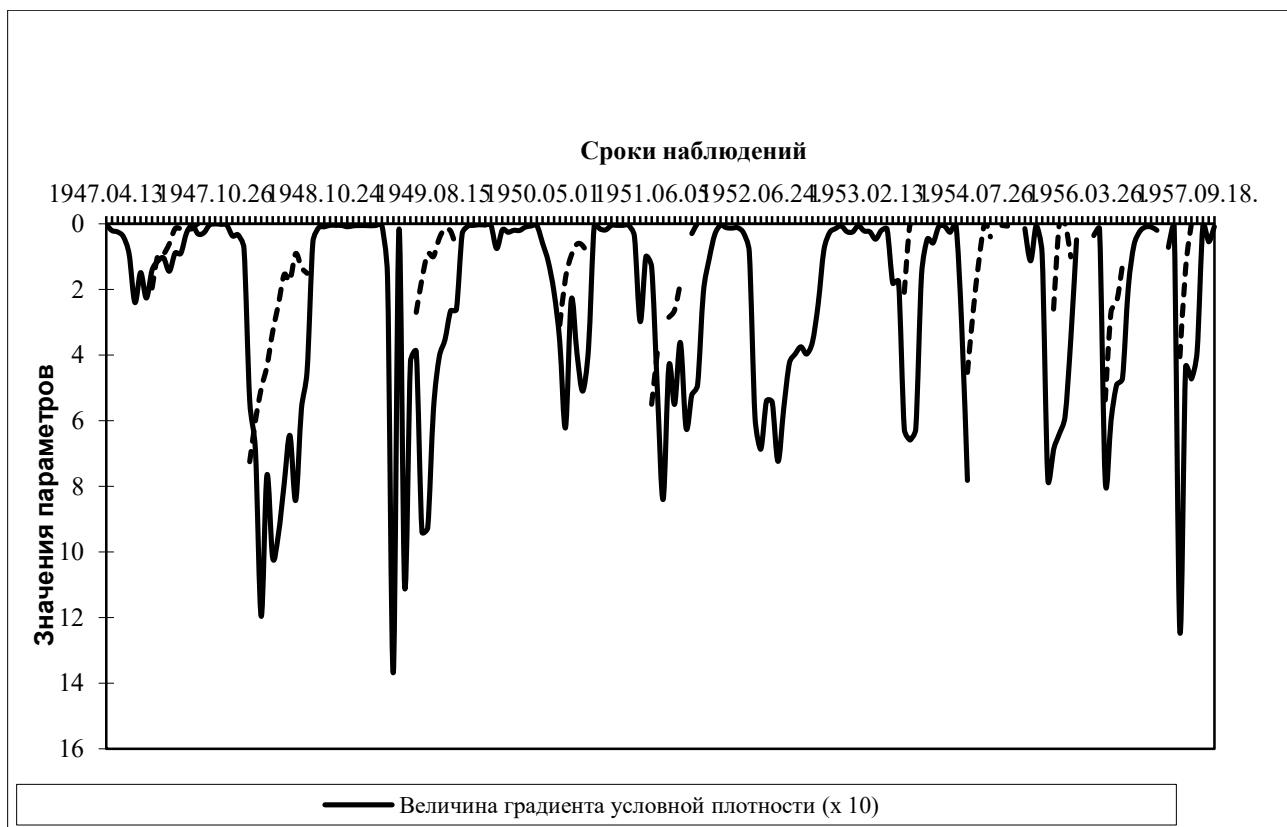


Рисунок 2. Многолетнее изменение градиента условной плотности и минимального содержания кислорода (мг/л) в промежуточном минимуме.

В 1957 г. было отмечено слияние промежуточного минимума, в котором кислород к тому времени отсутствовал, с глубинным анаэробным слоем, поднявшимся до горизонта 8 м.

Показателем полноты весенней аэрации водоема может служить максимальное содержание растворенного кислорода на горизонте 30 м, наблюдавшееся после вскрытия озера. Максимальное его значение в 8,14 мг/л зафиксировано в 1948 г. Среднее для 1940 - 50-х гг. составило 3,65 мг/л.

Процесс развития придонного анаэробного слоя может быть описан следующими количественными (в днях) параметрами: периодом от вскрытия озера до появления аноксии на горизонте 30 м (L1), периодом существования анаэробного слоя (L2), продолжительностью подъема верхней границы (L3), периодом от вскрытия до максимального подъема границы (L4). В работе Шапоренко и Киосе (2004) показана зависимость указанных параметров от погодных условий, наблюдающихся непосредственно после вскрытия озера. Наибольшее влияние оказывают средняя температура воздуха в третий день (T_3 ср.) и за 4 дня (T ср.(4)) после вскрытия озера, средние минимальная и максимальная температуры за 5 дней (T мин.ср.(5) и T макс.ср.(5) соответственно), средняя разница между максимальной и минимальной температурами за 7 дней (T макс.ср.- T мин.ср.(7)), средняя скорость ветра на 8-ой день (V_8 ср.),

за 2 дня (V ср.(2)) и за 8 дней (V ср.(8)) после очистки озера ото льда. Количественные значения метеорологических характеристик приведены в таблице 1.

Таблица 1. Даты вскрытия озера (t) ото льда, максимальная концентрация кислорода (O_2 мг/л) на горизонте 30 м после весенней аэрации и определяющие ее метеорологические факторы (температура воздуха T в °C, скорость ветра V в м/сек). Пояснения в тексте.

Год	Дата вскрытия	O_2 мг/л	T_3 ср.	Т ср.(4)	Т мин.ср.(5)	Т макс.ср.(5)	Т макс.ср. – Т мин.ср.(7)	V_8 ср.	V ср.(2)	V ср.(8)
1947	24.04	5.5	6.8	9.7	3.9	14.6	9.8	1.75	4.7	3.7
1948	20.04	8.14	3.0	5.2	0.0	9.7	9	5.5	6.0	4.9
1949	30.04	5.08	7.5	10.9	4.4	16.2	12.7	6.75	3.1	4.8
1950	20.04	4.36	12.6	12.8	8.2	21.3	11.4	2.0	0.9	2.8
1951	16.04	7.03	4.2	4.8	1.5	9.6	9.1	4.25	5.4	3.4
1952	29.04	0	13.8	14.2	6.6	20.3	14.0	2.25	2.3	3.3
1953	19.04	4.6	10.2	11.0	4.9	15.8	11.9	4.5	5.0	3.0
1954	4.05	0	14.8	13.7	7.3	20.5	14.1	2.75	2.5	2.3
1955	8.05	3.22	11.3	10.4	6.6	14.1	9.1	4.75	6.4	4.8
1956	3.05	2.24	10.4	9.6	2.8	15.3	10.8	2.5	1.1	2.7
1957	26.04	0	12.7	13.3	7.2	21.2	16.8	2.0	2.6	3.4
Cр. 1947-57	26.04	3.65	9.8	10.5	4.8	16.2	11.7	3.5	3.6	3.6
1974	5.05	-	15.7	12.8	8.6	18.0	8.7	6.1	1.9	3.0
1976	23.04	3.0	13.0	10.1	3.2	13.8	9.2	2.5	3.0	4.3
1978	21.04	5.6	4.9	7.3	1.6	11.5	8.5	1.9	1.8	2.7
2001	16.04	-	8.9	7.2	2.18	12.88	10.3	4.43	1.38	2.12
2002	21.04	6.3	10.3	10.44	3.84	16.78	12.5	2.6	1.4	1.2

В упомянутой работе сделана также попытка выявить влияние количества осадков за различные промежутки времени на развитие анаэробных условий в гиполимнионе. Показано, что изменчивость осадков не имеет значительного влияния на данные процессы.

Анализ погодных условий (табл. 1) и изменчивости температуры воды на разных горизонтах при весеннем прогреве озера (рис. 3) в год с наиболее хорошей аэрацией (1948) и в год, когда аэрация придонных вод не происходила (1954), позволяет указать на следующие общие закономерности процесса весеннего перемешивания озера.

Скорость ветра имеет существенное значение для аэрации вод в день вскрытия озера и в следующий за ним день. Более сильный ветер ускоряет таяние льда и насыщение воды кислородом, растворимость которого в этот момент максимальна. В последующие 5 дней ветровые условия существенного значения не имеют. Со второго – третьего дня существенное влияние начинают оказывать температурные условия. Чем теплее погода, тем быстрее прогревается эпилимнион, развивается термоклин, а вода в гиполимнионе при этом консервируется и не насыщается кислородом, как это происходило в 1952, 1954 и 1957 гг.

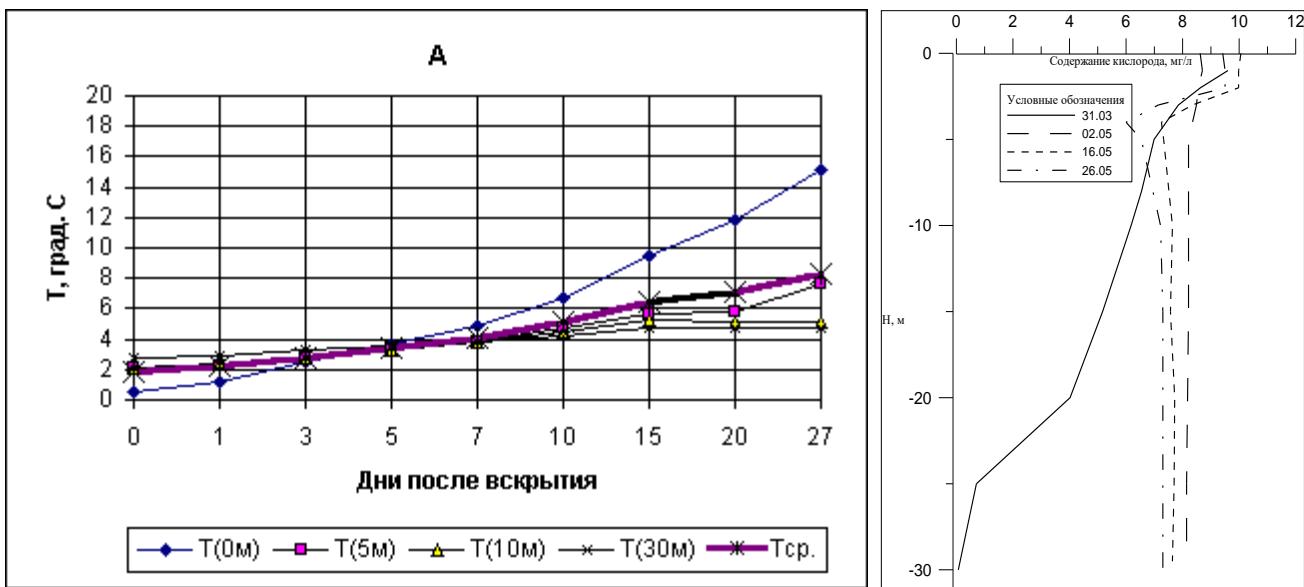


Рисунок 3. Изменение средней температуры ($T_{ср.}$) и температуры воды на разных горизонтах ($T(0м) – T(30м)$) после вскрытия озера ото льда и вертикальные профили содержания растворенного кислорода перед вскрытием (31.03), на 13-й (02.05), 27-й (16.05) и 37-ой (26.05) день после вскрытия в 1948 г. (А), а также перед вскрытием (19.04), и после вскрытия на 18-й (22.05), 21-й (25.05) и 26-й (30.05) день в 1954 г. (Б).

Связано это с тем, что скорость массопереноса линейно убывает с усилением стратификации в теплом секторе (Бреховских, 1988). Чем погода прохладнее, тем равномернее идет прогрев воды по всей толще и тем лучше аэрация гиполимниона. При этом по температурным условиям решающим оказывается третий день после вскрытия озера. К пятому - седьмому дню после вскрытия температура воды по всему профилю наиболее близка к значению наибольшей плотности. В этот момент существенное значение опять начинает играть скорость ветра над акваторией озера. Его влияние сказывается лишь на 8-е сутки, так как дальнейший прогрев поверхностного слоя приводит к формированию устойчивого термоклина, препятствующего аэрации. Чем теплее погода, тем быстрее происходит прогрев поверхностного слоя и медленнее придонного. При прохладной погоде и хорошем перемешивании температура воды придонного слоя гиполимниона переходит через порог в $4^{\circ}С$ уже на 9 - 10 сутки, а при высокой температуре воздуха этой величины она достигает не ранее, чем на 20 – 30 сутки (рис. 3). При этом увеличение теплозапаса озера происходит примерно с одинаковой скоростью. Таким образом, приоритетное значение в развитии стратификации температуры и растворенного кислорода в воде имеют температурные условия воздуха, а не ветровые условия, то есть аэрация озера происходит в основном за счет

конвекции. Относительно небольшие размеры озера не позволяют развиваться волнам высотой более 0,5 м. В малых же озерах, хорошо защищенных от ветрового воздействия, роль молекулярного переноса возрастает и становится равной турбулентному (Бреховских, 1988).

После весеннего вскрытия озера максимальные концентрации кислорода на глубине 30 м в 1976 и 1978 гг. были близки к среднемноголетней величине 1940 - 1950-х гг. и составляли 3,0 и 5,6 мг/л, а в 2002 и 2003 гг. - 6,3 и 6,67 мг/л соответственно.

Глубинный анаэробный слой в летний период появляется в разное время после окончания весенней циркуляции, а его верхняя граница поднимается с разной скоростью. В 1952, 1954 и 1957 гг., когда весенняя конвекция была слабая и не достигала дна, придонный анаэробный слой сохранялся с зимы.

В целом динамику анаэробного слоя можно описать следующим образом. Чем ниже весеннее насыщение кислородом придонных вод, тем быстрее возникает и дольше длится аноксия, а ее граница поднимается быстрее и выше. Чем больше проходит времени от вскрытия озера до максимального подъема границы анаэробного слоя, тем глубже она оказывается. Придонный анаэробный слой максимальное развитие (до горизонта 6 м в 1952 г.) получает во вторую половину летней стагнации. Иначе говоря, если граница анаэробного слоя в середине-конце августа залегает относительно глубоко, то очень мало вероятности, что к концу стагнационного периода (сентябрь-октябрь) она существенно поднимется. Отмеченная закономерность важна для интерпретации данных летнего обследования водоемов на весь стагнационный период.

Таким образом, при среднемноголетних погодных условиях 1940 - 50-х гг. озеро в среднем вскрывалось ото льда 26 апреля, после весеннего перемешивания содержание кислорода на горизонте 30 м повышалось до 3,65 мг/л (неполное перемешивание, или перемешивание с элементами меромиксии), через 62 дня оно падало до 0. Граница анаэробного слоя начинала подниматься и к 15 - 25 сентября достигала средней наивысшей отметки – горизонта 14 м. Средняя продолжительность анаэробного периода была 108 дней.

В 1974 г. 11 октября граница анаэробного слоя поднималась, по-видимому, до 16 -17 м. В 1976 г. исчезновение кислорода в придонном слое произошло к 25 июля. Граница анаэробной зоны к 31 августа поднялась до 20 м. В 1978 г. аналогичные события приходятся на 12 и 19 августа, а подъем границы зоны произошел до 25,5 м (Садчиков, 1983). По погодным условиям, наблюдавшимся после вскрытия озера, а также по степени аэрации придонного слоя, 1978 г. близок к 1947, а 1976 г. – к 1955 г. (табл. 1). По метеорологическим параметрам 1978 г. ближе к 2002, чем к 2001 и 2003 гг. Сопоставляя эти годы между собой по характеру изменчивости вертикальных профилей содержания кислорода (рис. 4 и 5), можно отметить следующие произошедшие многолетние изменения в аэрации водоема.

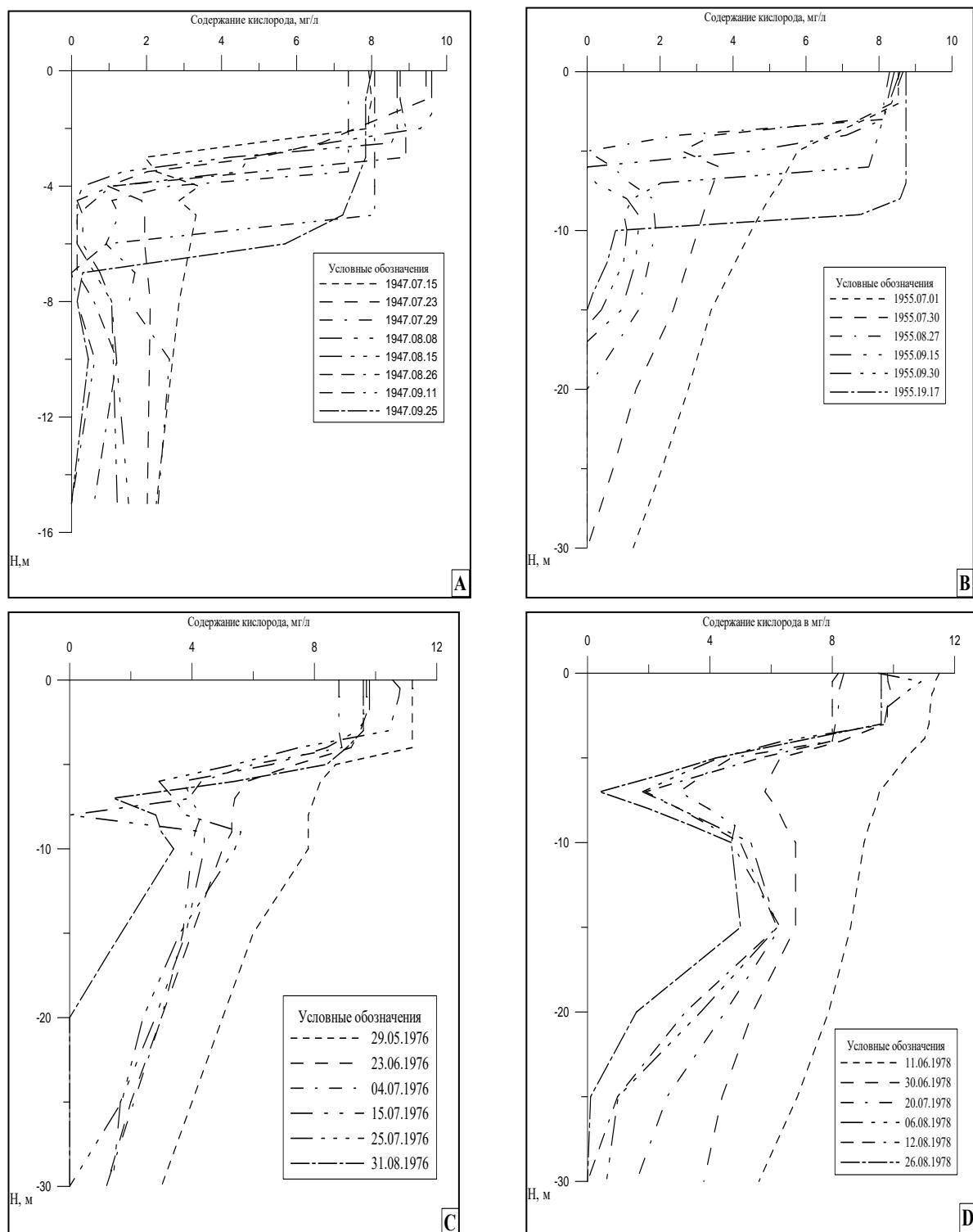
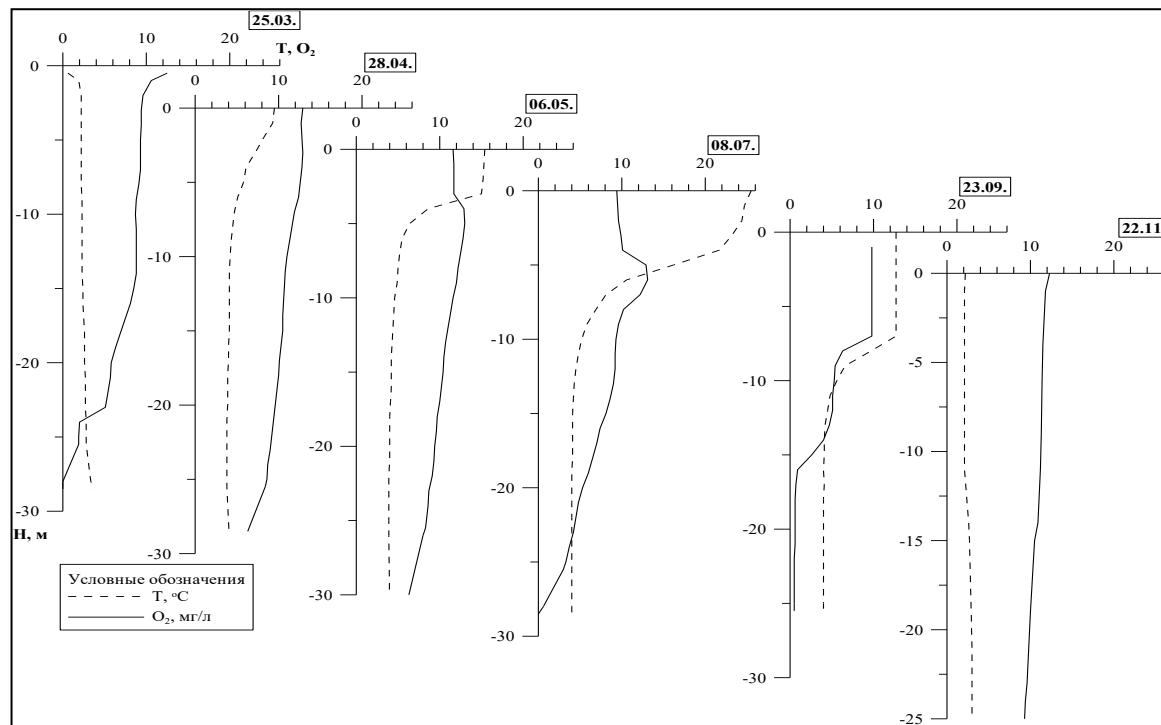


Рисунок 4. Вертикальное распределение кислорода в периоды развития стагнационных процессов летом 1947 (А), 1955 (Б), 1976 (С) и 1978 (Д) годов.

A



B

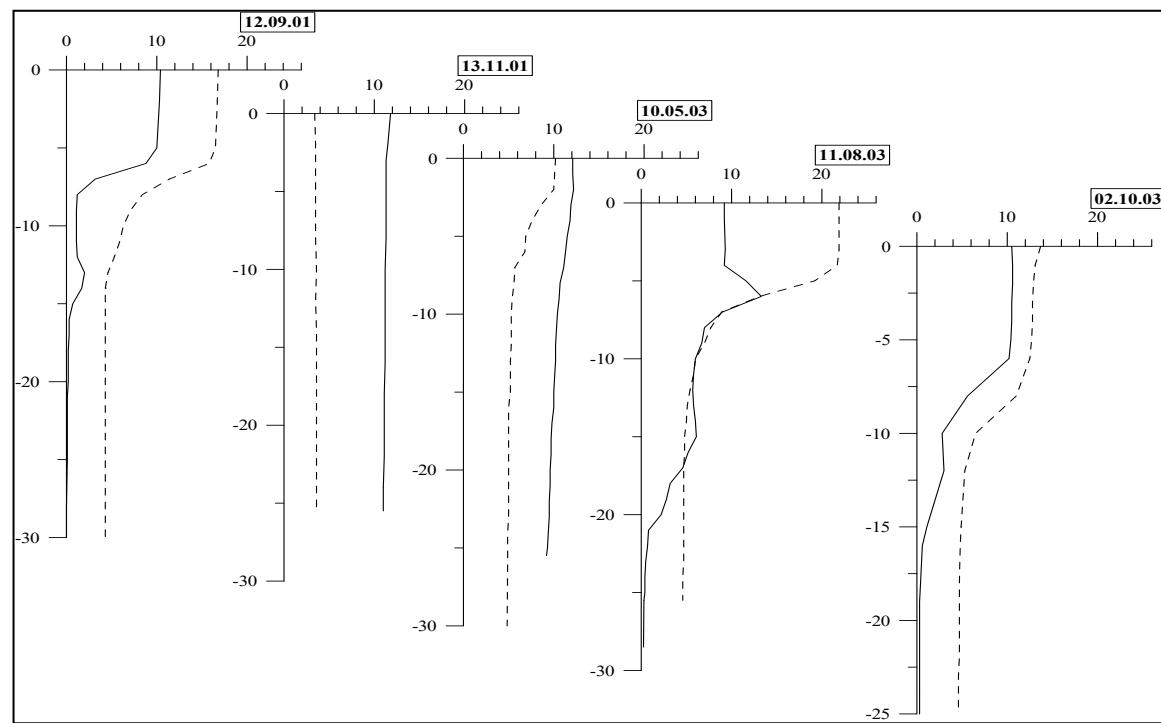


Рисунок 5. Вертикальное распределение температуры воды и растворенного кислорода в 2002 (А), 2001 и 2003 (В) годах.

По-видимому, способность весенней конвекции к перемешиванию и насыщению воды кислородом не изменилась, а если и изменилась, то незначительно. Сокращение притока аллохтонного органического вещества с водосбора, благодаря мелиоративным мероприятиям

середины 1960-х гг., привело к тому, что верхняя граница анаэробного слоя гиполимниона через первые 10 лет после мелиорации стала располагаться глубже на 5 м. За последующие 2 года она понизилась еще примерно на 5 м. Наши наблюдения в сентябре 2001, июле и сентябре 2002 гг. показали положение границы анаэробного слоя на глубинах 28 - 28,5 м. В 2003 г. концентрация кислорода на 30 м к 10 октября упала до 0,3 мг/л, но до конца стагнационного периода, по-видимому, его запас не исчерпался. Таким образом, можно считать, что граница анаэробного слоя за последние 25 лет заглубилась еще на 2 - 3 м. Вероятно, неравномерное изменение глубины границы анаэробного слоя гиполимниона обусловлено влиянием донных отложений впадины, богатых трудно разлагающейся органикой. Первые 10 лет после мелиорации ее запасы как бы поддерживали высоту подъема анаэробного слоя. По прошествии этого срока они исчерпались, и положение границы быстро понизилось, что наблюдалось в 1976 -78 гг. Мелиоративные мероприятия не оказались на продолжительности периода от вскрытия озера до появления аноксии (L1) и на длительности существования анаэробного слоя (L2). В 4 - 5 раз сократилась продолжительность подъема границы анаэробного слоя (L3) и, таким образом, ее средняя величина стала составлять примерно 17 - 20 дней. Соответственно произошло также небольшое сокращение периода от вскрытия озера до максимального подъема границы (L4), продолжительность которого достигла примерно 130 дней. Таким образом, подводя итог сказанному, можно отметить, что запасы кислорода в озере в летний сезон за вторую половину XX века увеличились. Это стало возможным за счет сокращения стока с водосбора в озеро органического вещества и уменьшения потребления кислорода при его разложении. В первую очередь это произошло благодаря проведенной мелиорации. В 1980 - 2000-е гг. некоторое улучшение кислородного режима, выразившееся в небольшом заглублении (2 - 3 м) верхней границы анаэробного слоя, а также в размывании промежуточного минимума кислорода, произошло, вероятно, также за счет климатических изменений в Московском регионе.

Осенняя конвекция и зимняя стагнация

Зимний стагнационный период начинается сразу после начала ледостава. В отличие от летнего сезона, промежуточный минимум кислорода зимой не образуется, а анаэробные условия в гиполимнионе формируются ежегодно. В результате предыдущих исследований сложилось мнение, что зимний режим растворенного кислорода (до вскрытия озера ото льда) определяется главным образом общим запасом кислорода, накопленным озером перед ледоставом (Щербаков, 1967). Запас кислорода формируется в период осенней конвекции, которая, в отличие от весеннего перемешивания, гораздо продолжительнее и всегда проникает до дна. Чем дольше продолжается осеннеое перемешивание, тем выше содержание кислорода в воде озера. При средней продолжительности осенней конвекции в 20 - 30 дней насыщение воды этим газом достигает 85 - 90% (8 - 9 мг/л), и лишь в крайне редких случаях (например, в 1957 г.,

когда осеннее перемешивание продолжалось 40 дней) может доходить до 98 - 100% (12 - 13 мг/л) (Щербаков, 1967). 13 ноября 2001 г. наблюдалось уменьшение содержания кислорода с глубиной от 11,8 до 11,0 мг/л (с 98 до 83%). Полная однородность в содержании кислорода по вертикали за все время наблюдалась только один раз 8 ноября 1953 г., когда концентрация

Год	t	O ₂	Тмин.ср.(5)	Тср.(5)	Тмакс.ср.(5)	Тср.(6)	Тмин.ср.(59)	Тср.(66)	Тмакс.ср.(64)	Тмакс.ср-Тмин.ср(30)	Тмакс.ср-Тмин.ср(37)	P(5)	P(6)
1947-1948	21.11	-	-6.2	-3.7	-1.6	-3.4	-0.8	2.8	6.0	4.3	4.7	19.1	22.9
1948-1949	24.11	10.0	-2.7	-1.0	1.1	-0.6	-0.2	3.0	5.8	4.6	4.7	4.8	6.4
1949-1950	2.12	10.75	-5.4	-2.1	1.7	-2.0	-1.6	2.3	5.7	4.6	5.0	7.3	12.6
1950-1951	27.11	7.8	-6.5	-3.5	-1.1	-4.0	-0.4	3.2	6.2	5.4	4.8	4.9	4.9
1951-1952	12.11	7.95	-13.2	-8.9	-4.7	-9.1	0.3	3.8	6.9	5.4	5.3	4.9	4.9
1952-1953	16.11	9.6	-4.9	-2.2	1.4	-1.0	1.6	4.6	7.5	5.3	5.3	0.2	10.4
1953-1954	24.11	7.55	-8.8	-6.1	-3.9	-5.5	0.2	3.6	5.9	4.9	4.8	2.5	2.5
1954-1955	23.11	9.05	-8.5	-6.1	-3.6	-6.0	1.5	4.6	7.5	4.7	5.1	11.3	11.3
1955-1956	22.11	8.7	-10.5	-5.7	-2.0	-5.6	1	4.7	7.7	5.3	5.7	5.9	5.9
1956-1957	8.11	9.05	-7.4	-4.6	-2.3	-5.1	1.1	4.6	8.2	6.1	6.2	4.0	4.0
Ср.1947-57	20.11	8.9	-7.4	-4.4	-1.5	-4.2	0.3	3.7	6.7	5.1	5.2	6.5	8.6
2001-2002	26.11	11.0	-6.7	-4.5	-3.0	-5.4	0.4	3.2	5.7	4.4	4.5	14.2	17.7

кислорода составила 7,55 мг/л. Как будет показано ниже, запас кислорода перед замерзанием озера не единственный и не главный фактор, определяющий зимний кислородный режим.

Таблица 2. Даты замерзания озера (t), максимальная концентрация кислорода (O₂ мг/л) на горизонте 30 м после осеннего перемешивания и метеорологические факторы (пояснения в тексте). Т – в °C, Р – в мм.

В качестве показателя осенней аэрации озера удобно принять максимальное содержание кислорода на горизонте 30 м, наблюдавшееся в месячный период перед замерзанием озера (табл. 2). Эта характеристика аналогична показателю весеннего перемешивания. Их сопоставление выявляет гораздо меньшую межгодовую изменчивость у показателя осеннего перемешивания (колебание между 7,5 и 12,5 мг/л) по сравнению с таковым для весеннего перемешивания (от 0 до 8,2 мг/л).

Аналогично летнему периоду были рассчитаны параметры (L1 - L4 и H) развития анаэробного слоя в зимний период. Точной отсчета при этом служила дата замерзания озера. Момент замерзания озера и прекращения газообмена с атмосферой считается определяющим в зимней динамике кислорода в водоеме (Щербаков, 1967). Анализ таблицы показывает, что в отличие от летней стагнации, зимой анаэробный слой в гиполимнионе более «стабилен» в сроках появления и высоте подъема, которая не превышала 21,5 м.

Максимальная высота подъема достигается, как правило, в конце зимнего периода к моменту вскрытия озера ото льда. В некоторые годы, когда весеннее перемешивание затрагивало только верхние слои, зимний анаэробный слой не исчезал (1952, 1954 и 1957 гг.). В этих случаях датой окончания зимней стагнации принимался день, следующий за моментом вскрытия озера. Как было показано А. П. Щербаковым (1967) на основе данных Л. Л. Россолимо (1959), в отдельные годы весенняя конвекция и перемешивание могут развиваться заблаговременно за несколько недель до вскрытия озера. Необходимым условием для этого

является подледный прогрев, который начинается после освобождения льда озера от снежного покрова. Конвекция не достигает придонных вод гиполимниона и на положение границы анаэробного слоя, вероятно, не влияет.

Корреляционная матрица показателей развития анаэробного слоя и максимальной концентрации кислорода (в период осенней конвекции на горизонте 30 м) для зимнего стагнационного периода показывает, что их связь между собой в это время года по сравнению с летом имеет несколько иной характер и определяется другим физическим смыслом. От первоначального содержания кислорода слабо зависят время появления аноксии и продолжительность существования анаэробного слоя, а также практически не зависит высота подъема его верхней границы. Это позволяет предположить, что данные параметры слабо связаны с температурными метеорологическими факторами, определяющими интенсивность охлаждения и теплозапас озера перед замерзанием, а также насыщение кислородом воды озера. Подтверждением этому служит выполненный авторами расчет коэффициента корреляции между теплозапасом озера по Бердже перед ледоставом (рассчитанным Россолимо (1959)), и содержанием кислорода в этот момент.

Таким образом, насыщение воды кислородом в придонном слое гиполимниона не может служить надежным параметром прямой оценки начала и продолжительности существования анаэробного слоя в зимний период. Тем не менее, они могут быть оценены по параметрам L3 и L4, с которыми имеют довольно тесную связь и которые в то же время хорошо коррелируют с содержанием кислорода перед замерзанием озера.

В целом динамику анаэробного слоя в зимний период можно описать следующим образом. Чем ниже осеннее насыщение кислородом придонных вод, тем быстрее возникает аноксия, дольше период ее существования, ее граница поднимается дольше и выше. Чем больше проходит времени от замерзания озера до максимального подъема границы анаэробного слоя, тем выше она оказывается. В отличие от летнего периода, когда подъем границы анаэробного слоя после середины-конца августа маловероятен, для зимней стагнации маловероятна стабильность ее высоты во второй половине анаэробного периода.

Для поиска связей параметров анаэробного слоя в зимнюю стагнацию с метеорологическими показателями в предледоставный период была составлена корреляционная матрица, аналогичная матрице для летнего сезона. Метеорологические показатели усреднялись за периоды от 1 до 100 дней. Подробный анализ методики расчетов и полученных результатов рассмотрен в работе Шапоренко (2004). Наиболее значимы для осенней аэрации водоема и развития зимой придонного анаэробного слоя средняя, средние минимальная и максимальная температуры воздуха за 5 дней перед замерзанием озера (соответственно $T_{ср.(5)}$, $T_{мин.ср.(5)}$, $T_{макс.ср.(5)}$), средняя температура за 6 дней ($T_{ср.(6)}$), средняя минимальная за 59 дней ($T_{мин.ср.(59)}$), средняя за 66 дней ($T_{ср.(66)}$), средняя максимальная температура воздуха за 64

дня (Тмакс.ср.(64) перед ледоставом. Также существенна разница между средней максимальной и минимальной температурой за 30 и 37 дней до замерзания озера (Тмакс.ср. - Тмин.ср.(30) и Тмакс.ср. - Тмин.ср.(37)). Кроме этого, по сравнению с летним, для зимнего периода гораздо большее значение имеют суммы осадков за 5 и 6 дней перед замерзанием озера (Р(5) и Р(6)). Количественные значения метеорологических параметров приведены в таблице 2. Можно отметить, что амплитуды колебаний температурных факторов периода осенней конвекции близки к таковым весенней. Исключение составляет Тмакс.ср.(5), амплитуда колебания которой осенью в два раза больше, чем весной. От нее же в максимальной степени, по сравнению с другими факторами, зависит максимальное содержание кислорода в придонных водах озера (коэффициент корреляции между двумя этими показателями 0,79). В год, когда осеннее охлаждение озера происходит при значениях метеорологических факторов, близких к своим средним многолетним величинам, ледостав устанавливается 20 ноября. При этом содержание кислорода на горизонте 30 м составляет 8,9 мг/л. Через 56 дней запас кислорода в придонных водах исчерпывается, граница анаэробного слоя постепенно поднимается и через 90 дней (17 апреля) достигает своего максимального уровня в 25,9 м. Общая продолжительность анаэробного периода составляет 105 дней, при условии, что озеро вскрывается ото льда 26 апреля.

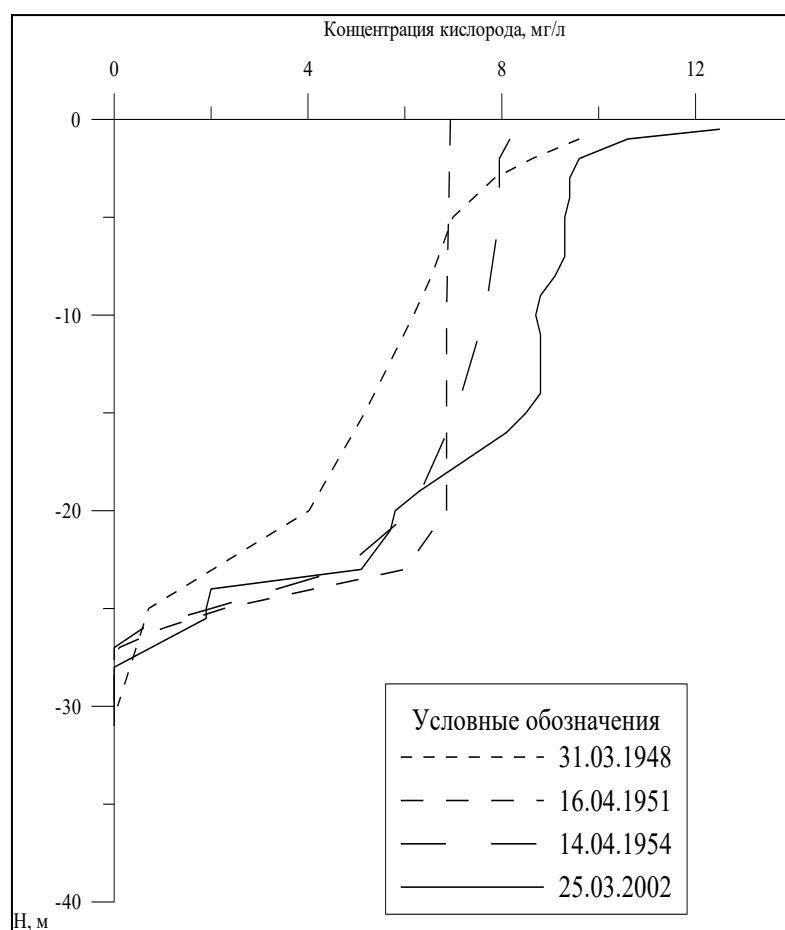


Рисунок 6. Вертикальное распределение кислорода в конце зимних стагнационных периодов.

Для выявления тенденции многолетней изменчивости параметров анаэробного слоя в озере, сопоставим между собой зимы, в которые метеорологические характеристики осеннего охлаждения и перемешивания были наиболее близки количественно. К зиме 2001 - 02 гг. наиболее близка зима 1950 - 51 гг., после нее зимы 1953 - 54 гг., 1947 - 48 гг., а также, с некоторой натяжкой, среднемноголетние показатели за 1947 - 57 гг. При сопоставлении по этим годам высоты подъема границы анаэробного слоя (рис. 6), можно сделать вывод, что он в настоящее время стал располагаться на 0,5 - 2 м глубже, чем в 1940 - 50-е гг. Таким образом, видно, что аэрация водоема в зимний период, также как и в летний, улучшилась. Причиной, вероятнее всего, служит проведенная мелиорация. Небольшое значение могут иметь и климатические изменения в регионе.

Гидрохимические характеристики продукционных процессов.

Известно, что лесные заболоченные участки, которые преобладают на водосборе Глубокого озера, служат геохимическим барьером для притока в озеро минеральных веществ, включая питательные соединения азота и фосфора. Мелиоративные мероприятия на водосборе, проведенные в 1960-х гг., могли внести определенные изменения в приток этих веществ.

Проводившиеся в течение 2001 - 03 гг. сезонные наблюдения за изменением гидрохимических показателей озера позволяют охарактеризовать их связь с притоком веществ с водосбора. Кроме этого, они дают возможность проследить изменчивость этих показателей, обусловленную биологическими продукционно-деструкционными процессами в условиях летней и зимней стагнаций.

В настоящее время воды оз. Глубокое, несмотря на его лесной и заболоченный водосбор, окрашены растворенным гумусом незначительно. Цветность поверхностных озерных вод - в градусах платиново-кобальтовой шкалы - изменялась на протяжении разных сезонов 2001-2003 гг. от 7 до 35°, а в основном колебалась около 20°. До середины 1960-х гг. цветность колебалась в пределах 80 - 170° (Щербаков, 1967), а уже в 1969 - 70-е гг., то есть почти сразу после отведения дренажных вод, была отмечена цветность 10° (Бикбулатов и др., 1972).

На протяжении года озерная вода остается устойчиво маломинерализованной гидрокарбонатно-кальциевой. Во время весеннего перемешивания водной массы сумма ионов составила в поверхностном слое 84 мг/л, а в придонном, на глубине 31 м – 88 мг /л (май 2002 г.). Соответственно, величина электропроводности воды изменилась в это время от 93 до 103 мкС/см, содержание гидрокарбонатов - от 54,9 мг/л (поверхностный слой) до 52,5 мг/л (у дна) и кальция - от 12,9 до 11,7 мг/л соответственно.

Концентрации других ионов были незначительны и составляли: SO_4^{2-} - 5,0 мг/л, Cl^- - 2 - 4, Mg^{2+} - 2,2 - 2,9 и Na^+ - 2,4 мг/л. В периоды стратификации водной массы - летом и зимой - наблюдалась более выраженная послойная неоднородность в содержании HCO_3^- , или

щелочности воды, а также величин электропроводности. Но что оказалось характерным для рассматриваемого озера - это заметное увеличение ряда показателей в придонном слое. Особенно ярко это проявляется в конце зимы, например 25 марта 2002 г. (табл.3).

Таблица 3. Гидрохимические показатели водной массы Глубокого озера в конце зимнего периода (при ледоставе) 25.03.2002г. в мг/л.

Гори- зонт, м	pH	CO ₂ свободная	HCO ₃ ⁻	N(NO ₃ ⁻)	N(NH ₄ ⁺)	Fe общ.	Электропровод- ность, мкС/см
1	6,0	39,6	48,8	1,1	0,16	0,09	80
10	5,65	55,0	48,8	1,0	0,19	0,07	87
25	6,0	46,2	52,5	1,2	0,19	0,20	90
28	6,1	38,5	51,2	-	0,88	-	107
32	6,2	70,4	45,8	4,0	2,30	10,1	130

В придонном слое вследствие интенсивных обменных процессов между водой и донными отложениями в анаэробных условиях отмечались высокие концентрации железа двухвалентного (до 10 мг/л), азота аммонийного (более 2 мг/л) и нитратного (4 мг/л). Здесь же наблюдался максимум содержания свободной углекислоты (до 70 мг/л). Заметим, что и в конце осеннего перемешивания (в ноябре 2001 г.) в придонном слое сохранялись следы от летней застойности вод. Содержание железа в этом слое составляло 1 мг/л, в то время как в слое 0 - 14 м – 0,13 - 0,18 мг/л. В придонном слое возрастало также содержание фосфатов (с 0,015 – 0,023 до 0,055 мгР/л) и общего фосфора (с 0,047 – 0,064 до 0,137 мгР/л). Это свидетельствует о существовании признаков меромиксии, т.е. неполного перемешивания глубинных вод озера в период осенней циркуляции. Данное явление ранее не отмечалось.

Сравнение химического состава воды из озера и дренажной канавы показывает их значительное различие. Дренажная вода отличается высокой (почти в 10 раз выше озерной) цветностью. Ее минерализация в 6 раз выше минерализации озерной воды. Относительно озерной воды в ней повышены концентрации общего фосфора и общего азота (табл. 4). Следовательно, после мелиорации озеро стало меньше получать не только органических веществ, но и минеральных соединений, включая гидрокарбонаты, которые противостоят процессу закисления природных вод.

Таблица 4. Многолетние гидрохимические показатели водной массы оз. Глубокого (2001 - 2003гг.) и сравнение их с показателями дренажной воды в мг/л.

Показатели	Озерная вода ср. (поверхность - дно)	Дренажная вода
Цветность, градус	20 (7 – 35)	217
Электропроводность в мкС/см	80 (73-130)	-
pH	(8,6-5,65)	7,3
CO ₂ свободная	(0,0 – 103,0)	-
HCO ₃ ⁻	(45,8 – 61,0)	311
P общ, мкг/л	45 (15 – 331)	230
N общ, мкг/л	1600 (900 – 3720)	3900

В настоящее время признано, что механизм закисления природных вод заключается в вытеснении слабых кислот (главным образом угольной кислоты) сильными (например, серной кислотой), а также в обогащении вод органическим веществом растительного происхождения. Так исследование небольших озер на территории Дарвинского заповедника (Вологодская обл.), расположенных среди болотного массива, показало определяющую роль в питании грунтовыми водами тех из них, у которых закисление воды отсутствовало (Лазарева, Комов, 1998). С другой стороны, оказалось, что озера, питающиеся поверхностным стоком с верховых болот, имеют очень низкую минерализацию воды. В ионном составе этих озер преобладают сульфаты и почти отсутствуют гидрокарбонаты, pH снижен до 4,0 - 5,0. А в озере Хотавец, получающем сток из болота переходного типа, минерализация воды заметно выше, чем в соседних озерах. Гидрокарбонаты в нем являются преобладающим ионом (до 20 мг/л) и pH воды изменяется в пределах 5,6 - 9,9.

Необходимо отметить, что в придонном слое Глубокого озера по сравнению с верхними слоями заметно снижено содержание иона HCO_3^- , что может быть обусловлено затратами этого иона на образование метана в результате деятельности метановых бактерий (Горленко и др., 1977).

Наблюдения позволили выявить значительные сезонные и послойные (от поверхности ко дну) колебания в содержании в озерной воде свободной углекислоты (табл. 5).

Таблица 5. Содержание свободной углекислоты в Глубоком озере в 2002 г. в мг/л.

Горизонт наблюдений, м	29 апреля	6 мая	8 июля	23 сентября
1	19.1	11.4	19.8	3.3
4	-	5.3	-	-
10	-	54.3	33	10.0
29-30	14.3	56.5	15.4	14.3

В какой-то степени эти колебания обусловлены накоплением CO_2 в периоды стратификации в застойных анаэробных слоях как следствие разложения оседающего на дно детрита, в верхних слоях – как следствие микробиологического окисления метана. Кроме того, углекислота в значительном количестве выделяется донными отложениями при восстановлении в них железа и при денитрификации азотных соединений (Lopez et al., 2002). Однако, предположительно большую роль в обогащении вод Глубокого озера углекислотой может играть приток ее с водосбора. Об этом косвенным образом свидетельствуют данные наблюдений, выполненных в 2002 г. (табл. 5). С 29 апреля по 6 мая в слое, начиная с 10 м и ниже, произошло значительное увеличение концентрации углекислоты. Возможно, это связано с осадками 30 апреля – 1 мая, когда их выпало 18 мм (при средней многолетней норме III декады апреля и I декады мая в 13 и 16 мм соответственно). В этот год весь июль, август и в

первую половину сентября продержалась жаркая сухая погода. За этот промежуток времени выпало всего 38% нормы осадков. Водный сток в озеро резко сократился. Уровень озера упал примерно на 1 – 1,5 м. и накопления углекислоты в глубинных озерных водах не наблюдалось. 17 и 19 сентября за несколько часов выпала двойная декадная норма осадков (40 мм). Всего же за II декаду сентября выпало 72 мм осадков, что превышает декадную норму этого месяца почти в 3,5 раза. Тем не менее, на водном притоке в озеро и его уровне к моменту наблюдений 23 сентября эти осадки еще не успели отразиться, так как пошли на насыщение влагой грунтов.

С сезонными колебаниями содержания углекислоты связана значительная изменчивость величины pH озерной воды. Как известно, равновесие карбонатной системы в природных водах:



зависит от значений pH. Равновесие в этой системе сдвигается влево при pH < 7,0 и, наоборот, вправо при щелочных значениях pH (> 7,0). Разработаны nomограммы для расчета содержания в природных водах CO₂ по величине pH и концентрации HCO₃²⁻, связь между которыми имеет логарифмический характер (Алекин, 1954).

Для озера Глубокого содержание углекислоты и pH воды в интервале значений от нейтральной до сильно кислой реакции (pH 5,6) имеют между собой четкую прямолинейную связь (рис. 7).

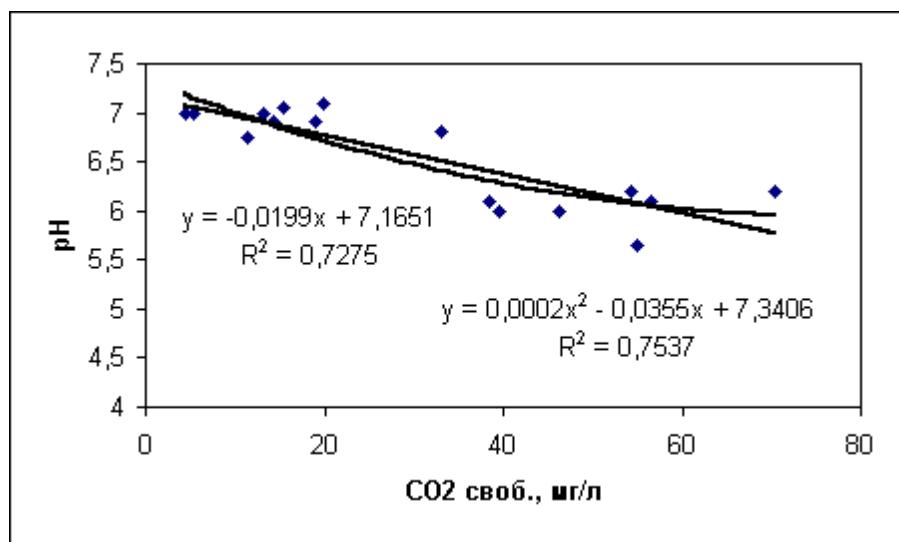


Рисунок 7. Взаимосвязь содержания свободной углекислоты и pH в воде Глубокого озера в 2002 г.

В области щелочных значений pH линия связи резко перегибается, приближаясь к оси ординат, т.е. к нулевой концентрации свободной углекислоты, чтобы затем пересечь эту ось и выйти к концентрациям карбонатов (CO₃²⁻) при pH = 8,0 и более. Заметим, что в 1920 – 1930-е гг. концентрации свободной углекислоты в озерной воде не превышали 10 см³/л, то есть 20 мг/л

(Щербаков, 1967; Skadowsky, 1926). В эти годы значения рН озерной воды изменялись в эпилимнионе в пределах 6,9 - 9,3, а в глубинных слоях - от 6,3 до 7,2.

В настоящее время в весенне-летний вегетационный период рН поверхностных вод озера также может иногда превышать нейтральное значение (7,0). Так 12 сентября 2001 г. в поверхностном слое 0 – 3 м при температуре воды 16,5 – 16,8 °C, рН воды составил величину 8,6. Соответственно, в это время здесь отсутствовала СО₂, содержание кислорода составляло 103 - 107% насыщения, а концентрация хлорофилла «а» достигала 12,8 мкг/л.

Наши наблюдения позволили выявить закономерности сезонного распределения соединений фосфора и азота - важнейших для питания растений биогенных элементов. Содержание общего фосфора и азота в поверхностном слое озерных вод оказалось очень стабильным и соответствующим уровню слабой эвтрофии. В течение года в слое воды от поверхности до горизонта 10 м содержание Р общ. колеблется в пределах от 0,04 до 0,06 мг/л, а содержание N общ. – от 1,2 до 1,7 мг/л. В глубинных слоях котловины озера и, главным образом, в придонном слое концентрации этих элементов всегда выше указанных величин независимо от сезона года. Но максимум их характерен для анаэробного придонного слоя в конце летней и зимней стагнаций. В это время концентрации Р общ. и N общ. в придонном слое достигают значений 0,20 – 0,33 и 3,6 – 6,5 мг/л соответственно.

Заметим, что донные отложения озера Глубокого содержат большой запас фосфора (Мартынова, 2000). А этот запас фосфора может стать источником обогащения им озерных вод в анаэробных условиях, повышая трофность водоема. Способствовать выходу фосфора из донных отложений будут восстановленные соединения железа, концентрации которого в анаэробных условиях достигают в придонном слое 10 мг/л (табл. 3). В прежние годы в периоды стагнации также отмечались высокие концентрации железа в озерной воде: летом 1,5 – 3,5 мг/л, зимой обычно в пределах от 4 до 8 мг/л, а 11 апреля 1953 г. эта величина достигала абсолютного максимума в 14 мг/л (Щербаков, 1967).

Фосфор и азот в воде Глубокого озера представлены как минеральными, так и органическими формами. В настоящее время содержание Р мин. часто меньше Р орг. в 2 - 6 раз, а концентрации N мин. и N орг. имеют в основном соотношение 1 : 1. Из минеральных соединений азота почти всегда преобладает азот нитратный. Нитритного азота всегда очень мало и только в придонном анаэробном слое его концентрация заметно возрастает, как правило, не превышая 0,01 мг/л. Азот аммонийный содержится в количестве 0,13 – 0,30 мг/л в верхних слоях воды, но в глубинном анаэробном слое его концентрация возрастает. Заметим, что в 30-е гг. содержание общего азота было 0,6 – 0,86 мг/л, а фосфора минерального - не более 0,07 мг/л (Кузнецов, 1934).

Современные данные о содержании в озерных водах соединений фосфора и азота свидетельствуют об эвтрофировании водоема. Гидрохимические данные подтверждают

результаты исследований альгологов (Смирнов и др., 1997), сделавших на основании своих наблюдений 1993 года и обобщения материалов других исследователей похожий вывод. Ими был обнаружен в обрастаниях ряд новых для озера синезеленых и протококковых водорослей (см. также статью И. И. Васильевой-Кралиной в настоящем сборнике). В последние десятилетия в массовом количестве в летний период отмечались синезеленая водоросль *Gomphosphaeria lacustris* Chod., криптофитовые – *Cryptomonas* sp., *Chroomonas acuta*, а также эвгленовая *Trachelomonas hispida* (Perty) Stey emend. Delf. и др.

Состояние эвтрофирования озера Глубокого подтверждают и данные о видовом составе и распространении высшей водной растительности (Решетникова, Купцов, 2002). Наблюдениями последних лет отмечена смена одних видов погруженных макрофитов на другие. Так в 1988 г. исчезла элодея и стала все более распространяться уруть. Затем уруть была потеснена роголистником.

Гидрохимические критерии экологического состояния озера.

Результаты проведенного исследования, с одной стороны, говорят о большой устойчивости гидрохимического режима озера в условиях слабого (относительно других водоемов) антропогенного воздействия. С другой стороны, они показывают высокую уязвимость экосистемы данного озера к внешним воздействиям, обусловленную его природными характеристиками и историей развития.

Современное состояние экосистемы озера Глубокого, несмотря на слабое освоение территории его водосбора и чистоту его вод в отношении антропогенных органических загрязнителей и тяжелых металлов (Клюев, 2002), по некоторым критериям близко к критическому. Незначительна и близка к критическому уровню буферная емкость озерных вод, что обуславливает их предрасположенность к закислению (снижению величины pH). С другой стороны, стабильность на протяжении многих десятилетий солевого состава вод, доминирующими ионами в котором являются гидрокарбонаты и кальций, предполагает и некоторую устойчивость озерных вод к закислению. В то же время, низкая, до 80 мг/л, минерализация вод озера (вследствие питания озера водами с лесного и заболоченного водосбора) делает эту устойчивость невысокой. К закислению озерных вод может привести увеличение притока в озеро сульфатов, возможное при мелиорации водосбора и усилении разложения торфа (Указания..., 1980). Случай закисления (уникальный и требующий дальнейшего подтверждения) зафиксирован в 1983 г., когда с 27 июля по 18 августа pH в эпилимнионе озера колебался в диапазоне примерно от 4,5 до 5,5 (Yanin et all., 1987).

Для озера характерно в отдельные сезоны года повышенное содержание свободной углекислоты (до 100 мг/л и более). При этом нередко значения pH воды снижаются до 6 и менее, что позволяет отнести воды озера к разряду кисловатых. При концентрации CO₂ более

20 мг/л и повышенном содержании железа такие воды становятся опасными для рыбного населения водоема (Показатели..., 2000).

Как близкое к критическому можно оценить состояние озера и в отношении его эвтрофирования при сохранении анаэробности придонного слоя. Анаэробные условия в гиполимнионе могут только ускорять процесс эвтрофирования вследствие увеличения выхода минеральных соединений азота и фосфора из донных отложений в воду. Для озера Глубокого это обстоятельство особенно актуально, так как его донные иловые отложения представляют собой резерв биогенных элементов. Кроме того, в этом водоеме нередко отмечается явление меромиксии, т.е. недостаточного перемешивания глубинных вод и их аэрации в периоды весенней и осенней циркуляции. Явление меромиксии, видимо, типично для небольших по площади, но глубоких озер средней полосы Европейской части России, о чем можно судить, например, по гидрохимическим показателям для двух озер Мещеры - Белого и Глухого в бассейне реки Пры (Россолимо, 1928). В тоже время, мелиорация произвела положительный эффект на аэрацию озерных вод. Аналогичный эффект, вероятно, оказывают и современные климатические изменения в центральном регионе.

Современное экологическое состояние Глубокого озера может рассматриваться как «предкритическое», когда признаки необратимых процессов деградации выражены еще неявно. Однако, как показал эмпирический опыт развития гиперевтрофии и деградации экосистемы озера Белого в Косине (Россолимо, Шилькорт, 1971; Шилькорт, 1968, 1979) и моделирование этих процессов на озере Имандре (Мазухина, Моисеенко, 2000), деградацию экосистемы озера Глубокого могут вызвать очень незначительные, главным образом внешние, воздействия. К таким воздействиям следует отнести приток легко окисляемого органического вещества, минерального фосфора, а также сульфатов с заболоченного водосбора. Например, приток сульфатов с водосбора озера Белого в Косине и его эвтрофирование обусловили развитие в водоеме в 1960-х годах анаэробной сероводородной зоны в периоды летней и зимней стагнаций, а затем смещение окислительно-восстановительного потенциала его вод. Упомянутые процессы повлекли за собой ускорение оборота в озере фосфора и, соответственно, повышение уровня трофии и переход экосистемы в другое состояние. Быстрая деградация экосистемы озера Белого и заражение почти всей его водной массы сероводородом привело к необходимости искусственной аэрации вод в зимний период.

По содержанию в водах соединений азота и фосфора современный трофический статус Глубокого озера может быть оценен как слабоэвтрофный, что вполне согласуется с биологическими характеристиками экосистемы водоема.

Заключение

Результаты проведенных гидрохимических исследований и анализ многолетней изменчивости гидрохимических параметров экосистемы озера Глубокого показали, что по ряду

критериев современное состояние этого слабонарушенного антропогенными воздействиями водоема может быть оценено как приближающееся к критическому. Обусловливается это состояние главным образом наличием естественных природных факторов - лесным заболоченным водосбором озера и морфологией его котловины, а также длительной историей развития озера и накоплением многометровой толщи донных отложений, обогащенных органическим веществом, соединениями азота и фосфора.

Негативные предпосылки проявляются в низкой буферной емкости озерных вод к закислению, в развитии дефицита кислорода в глубинных слоях воды, меромиксии и в эвтрофировании. В то же время отмечается положительная тенденция в увеличении запасов кислорода в озере, обусловленное в первую очередь проведенной мелиорацией и, вероятно, в меньшей степени климатическими факторами.

На фоне заметной межгодовой изменчивости гидрохимических параметров озерной экосистемы и направленном ее развитии в сторону эвтрофирования и подкисления вод, отмечается длительная стабильность важнейших показателей системы, главным образом за счет неизменности солевого состава. Эта стабильность поддерживается охранным режимом существующего заказника, который следует, очевидно, сделать более строгим.

Авторы благодарны коллективу Гидробиологической станции «Глубокое озеро», а также Е. П. Матафонову («Геоцентр», Москва) за помощь в организации и проведении экспериментальных работ. Выражаем благодарность сотруднице Института географии РАН Т. А. Востоковой за помощь в выполнении аналитических работ.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 01-05-64778).

Литература

Абакумова Г. М. Тенденции многолетних изменений прозрачности атмосферы, облачности, солнечной радиации и альбедо подстилающей поверхности в Москве // Метеорология и Гидрология. - 2000. - № 9. - С. 51 - 62.

Алекин О. А. Химический анализ вод суши (при стационарном их изучении). - Л.: Гидрометеорол. изд-во, 1954. - 199 с.

Бикбулатов Э. С., Скопинцев Б. А., Бикбулатова Е. М. Валовый органический углерод в водах некоторых водоемов Московской и Ярославской областей // Биология внутренних вод. Информ. бюлл. - 1972. - № 14. - С. 55 - 58.

Бреховских В. Ф. Гидрофизические факторы формирования кислородного режима водоемов. - М.: Наука, 1988 - 168 с.

Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. - М.: Наука, 1977. - 288 с.

Клименко Л. В. Об изменении климата в центре Русской равнины // Вестник Моск. Ун-та. Сер. 5. География. - 1995. - № 6. - С. 75 - 78.

Клюев Н. А. Химический анализ воды озера Глубокого // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. - М.-Тула: ИПП «Гриф и К», 2002. - Т. 8. - С. 33 - 35.

- Кузнецов В. С., Каплин В. Т.* Опыт прогнозирования содержания растворенного в воде кислорода устьевых участков северных рек // Гидрохимические материалы. - 1982. - Т. 81. - С.101 - 106.
- Кузнецов С. И.* Определение интенсивности поглощения кислорода из водной массы озер за счет бактериологических процессов // Тр. Лимнол. станции в Косине. - 1939. - Вып. 22. - С. 55 - 65.
- Кузнецов С .И.* Сравнительное изучение азотного, фосфорного и кислородного режима Глубокого и Белого озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. - 1934. - Вып. 17. - С. 49 - 67.
- Лазарева В. И., Комов В. Т.* Геосистемы водосборов и формирование химического состава вод малых болотных озер, подверженных влиянию закисления // Водные ресурсы. - 1998. - Т.25. - № 6. - С. 683 - 693.
- Мазухина С. И., Моисеенко Т. И.* Моделирование поведения элементов химического состава вод в условиях комплексного загрязнения (на примере оз. Имандра) // Водн. ресурсы. - 2000. - Т. 27. - № 5. - С.589 - 593.
- Мартынова М. В.* Об экстремально высоком содержании фосфора в донных отложениях озера Глубокое // Экологич. химия. - 2000. - Т.9. - Вып.1. - С.30 - 37.
- Матвеев В. Ф.* Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973 - 1974 гг. // Экология сообществ озера Глубокого. - М.: Наука, 1978. - С. 9 - 28.
- Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных водных объектов. ГОСТ 17.1.2.04 – 77. // Охрана природы. Гидросфера. - М. ИПК. Изд-во стандартов, 2000. - 115 с.
- Решетникова Н. М., Купцов С. В.* Динамика флоры сосудистых растений озера Глубокое (Московская область) за последние 100 лет // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. биол. - 2002. - Т.107. - Вып. 5. - С. 45 - 56.
- Россолимо Л. Л.* Материалы по гидрологии и планктону некоторых водоемов Мещерской низменности (Рязанская губ.) // Тр. Косинской биол. ст. - М.: Главнаука, 1928. - Вып. 7 - 8. - С. 51 - 86, с приложением.
- Россолимо Л. Л.* Некоторые особенности температурного режима малых озер // Тр. Московского технического института рыбной промышленности и хозяйства имени А.И. Микояна. - 1959. - Вып. X. - С. 3 - 20.
- Россолимо Л. Л., Шилькрот Г. С.* Эффект принудительной аэрации гиперевтрофного озера // Изв. АН СССР. Сер. географ. - 1971. - № 4. - С. 48 - 58.
- Садчиков А. П.* Температурный режим, прозрачность и распределение кислорода // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. - М.: Наука, 1983. - С. 181 - 188.
- Самойленко В. Н.* Роль атмосферных осадков в формировании кислородного режима Днепровско-Бугского лимана // Гидробиологический журнал. - 1991. - Т.27. - № 3. - С.91 -96.

- Смирнов А. Н., Гололобова М. А., Белякова Г. А.* Водоросли Глубокого озера // Тр. Гидробиол. ст. на оз. Глубокое. - 1997. - Т.7. - С. 91 - 127.
- Указания по изучению и определению выноса минеральных, органических веществ и ядохимикатов дренажными и грунтовыми водами с мелиорируемых земель. - Минск, 1980. - 76 с.
- Шапоренко С. И.* Влияние метеорологических факторов на развитие анаэробных процессов в димиктических водоемах в зимний период (на примере Глубокого озера Рузского района Московской области) // Метеорология и Гидрология. 2005 (в печати).
- Шапоренко С. И., Киосе С. И.* Влияние метеорологических факторов на развитие анаэробных процессов в димиктических водоемах в летний период (на примере Глубокого озера Рузского района Московской области) // Метеорология и Гидрология. - 2004. - №8. - С. 89 - 104.
- Шилькrot Г. С.* Гидрохимический режим озера в позднюю стадию антропогенного эвтрофирования (на примере оз. Белого) // Гидробиол. ж. - 1968. - Т. 1V. - № 6. - С. 20 - 27.
- Шилькrot Г. С.* Типологические изменения режима озер в условиях культурных ландшафтов. - М.: Наука, 1979. - 168 с.
- Щербаков А. П.* Гидрохимическая характеристика Глубокого озера // Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ-ва. - 1962. - Т. XII. - С. 5 - 41.
- Щербаков А. П.* Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. - М.: Наука, 1967. - 380 с.
- Эдельштейн К. К., Ерикова М. Г., Гречушникова М. Г., Пуклакова Н. Г.* Климатическая трансформация гидрологического режима и планктона в Можайском водохранилище // Метеорология и Гидрология. - 2002. - № 7. - С. 71 - 82.
- Lopez P., Morgui J. A., Vidal M., Lluch X.* Pore-water composition and alkalinity balance in sediments of a meromictic coastal lagoon (Cibollar, Majorca, Spain) // Verhandl. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart. - 2002. - V. 27, part 6. - P. 3389 – 3393.
- Skadowsky S. N.* Über die aktuelle Reaktion der Süßwasserbecken und ihre biologische Bedeutung // Verhandl. Intern. Verein. Limnol. Stuttgart. - 1926. - B. 111. - T. 1. - P. 109 - 144.
- Yanin E.P., Kashina L.I., Sayet Yu. E.* Hydrochemistry of Lake Glubokoe // Lake Glubokoe. Developments in Hydrobiology; 36. Ed. by N. N. Smirnov. Dordrecht / Boston / Lancaster: Dr W. Junk Publ., 1987. - P. 11 - 23.

Long-term variability of the hydrochemical parameters of Lake Glubokoe

Shaporenko S. I., Shilkrot G. S.

S u m m a r y

The lake Glubokoe is situated within the borders of reservation. In this connection it is possible to consider, that the variability (various temporary scales) of hydrochemical parameters should be caused mainly by fluctuations of natural processes on the watershed. After 1960s land-reclamation measures it

does not have any constant inflow and outflow. The lake is a dimictic one with attributes of meromictic.

In summer the appearance of anaerobic conditions in the near-bottom layer of water, height of rise of its top border, duration of existence depend on weather conditions ensuring completeness of aeration of lake during spring convection. The most important relations (according to 1940-2002 observation data) are established with temperature parameters observed within a week after the lake opening. For winter stagnation period similar parameters of anaerobe layer are influenced by the temperature conditions of all period of autumn lake cooling and autumn aeration 5 days prior to freezing-over. The essential importance has the amount of precipitation, which has dropped out before the lake freezing-over.

The long-term variability of oxygen regime and improvement of aeration of the lake water was influenced by land-reclamation measures and, probably, climatic changes in Moscow region for the last decades. After land-reclamation measures the inflow of dissolved humus substances reduced as demonstrated by reduction of a coloration parameter from 80-170⁰ (1940-50s) up to 7-35⁰ (2001-03s).

During the year the lake water remains stably low mineralised (80-90 mg/l) bicarbonate-calcium. After the land-reclamation the inflow of mineral compounds including hydrocarbonates became low. Thus the buffer capacity of lake water approached the critical level, determining its predisposition to acidification. The lake acidification can be caused by inflow increase of sulphates. On the other hand, the stability for many decades of the water ionic structure, where hydrocarbonates and calcium dominate, assumes also some stability of lake water to acidification. At the same time low water mineralization makes this stability small.

During separate seasons of the year the lake water is characterised by increased free carbonic acid content (up to 100 mg/l and more). In a combination with the raised iron content such water become dangerous to the fish population.

The lake condition can be assessed as close to critical as well as concerning its eutrophication at maintainance of anaerobe near-bottom layer. Anaerobe conditions promote the output of mineral compounds of nitrogen and phosphorus from bottom sediment to the water. The bottom sapropel deposit accumulated in the lake is their significant reserve.

Метан в воде озера Глубокого

M.B. Мартынова

Институт водных проблем РАН

Углеводородные газы поверхностных вод, как правило, представлены почти исключительно метаном (CH_4) биогенного происхождения. Он образуется в анаэробных условиях и продуцируется метаногенными микроорганизмами, использующими ацетат, метanol, метилированные амины (ацетатный путь метаногенеза) или CO_2 и H_2 (метанообразование путем восстановления углекислого газа) (Кузнецов, Саралов, Назина, 1985).

Метаногенез – один из важных механизмов трансформации вещества и энергии в пресноводных экосистемах. Некоторые представления об особенностях образования и перераспределения CH_4 в водной среде дает изучение пространственно-временной изменчивости его содержания в воде и донных отложениях. Результаты исследования газов (в том числе - CH_4) в донных отложениях озера Глубокого были опубликованы ранее (Мартынова, Мурогова, Попов, 1996). В настоящей работе рассмотрены данные, полученные при определении метана в воде озера. Представлялось интересным выяснить характер изменений содержания CH_4 в придонной воде в зависимости от глубины водоема и особенности стратификации CH_4 в столбе воды в течение лета.

Материал и методы исследования

В августе 1992 г. пробы воды из придонного слоя (~0.5 м от дна) были отобраны по линии, проходящей поперек озера, на станциях с глубинами от 4.5 до 26.0 м (расположение станций см. Мартынова, 2002). В 1993 г. пробы воды отбирались в конце июня, июля и сентября на 9 вертикальных горизонтах на станции, расположенной в районе максимальных глубин. Отбор проб осуществляли с помощью батометра-бутылки. Бутылка вставлялась в раму с утяжелителем, на пробке крепился ограничитель, не позволявший пробке вдавливаться внутрь на больших глубинах. Параллельно на тех же горизонтах батометром Молчанова измерялась температура воды и отбирались пробы для определения O_2 методом Винклера. Содержание в воде CH_4 определялось (после дегазации на полевом дегазационном приборе ПДП с применением вакуума) методом газовой хроматографии в газоаналитической лаборатории ВНИИЯГГ. Минимально определяемая объемная доля составляет (для $\text{C}_1 - \text{C}_4$) $5 \cdot 10^{-6}\%$.

Результаты и обсуждение

Содержание метана в воде озера не выходит за пределы значений, приводимых в литературе для других водоемов (табл 1). Максимальные концентрации CH_4 в придонной воде

в августе 1992 г. отмечены на станциях с небольшими глубинами, где содержание O_2 было высоким (107 % и 134 % насыщения на глубинах 7.0 и 4.5 м соответственно). Соотношение скоростей продуцирования CH_4 и его окисления и эвазии в атмосферу на больших глубинах убывало. Поскольку уменьшение содержания O_2 и интенсивности турбулентного перемешивания вод по мере роста глубины водоема должно сопровождаться снижением скоростей окисления и эвазии CH_4 , логично заключить, что продуцирование метана на относительно мелководных станциях выше. Содержание CH_4 в придонной воде должно в значительной мере определяться потоком метана из донных отложений. Конвективного (в виде пузырьков) потока газа со дна в период наблюдений не отмечалось.

Таблица 1. Содержание метана в воде разных озер.

Водоем	Глубина отбора проб, м	CH_4 , мкл / л	Автор	CH_4 , мкг / л
Оз. Кузнечиха (Марийская ССР)	20.0	136600	Беляев, Лебедев, Лауринаовичус, 1979	96300
Оз. Боденское (Германия)	Приповерхностный слой	до 4.0	Schuler et al., 1990	2.6
Buchsee (Германия)	Приповерхностный слой Придонный слой	до 200.0 до 20000		132.0 14000
Оз. 227 (Канада)	3.5	14.7*	Rudd, Hamilton, 1978	235
Вдхр. Petit Saut, (Фр. Гвиана, Южн. Америка)	Приповерхностный слой	-	Gosse et al, 2002	до 1500
Можайское вдхр.	6.1	до 223.2	Мартынова и др., 1999	150.0
Оз. Белое (Косино)	12.0 10.0	10200 до 14600	Кузнецов, 1970 Мартынова и др., 1997	7200 10000
Оз. Черное (Косино)	3.0	9.0	Мартынова и др., 1997	6.0
Оз. Глубокое	27.5	до 638	Настоящая статья	до 448

* в мкмолях

Ориентировочная оценка диффузионного потока CH_4 из отложений (Мартынова, 1995) показывает его увеличение от станций с глубинами 4.5 и 7.0 м к станциям с глубинами 13.5 и 19.0 м (табл. 2), в направлении уменьшения содержания метана в воде.

Таблица 2. Содержание метана в придонной воде в августе 1992 г. и поток его выделения в толщу воды

Глубина станции, м	Температура воды, $^{\circ}\text{C}$	O_2 , мг \ л	CH_4 , мкг / л	Диффузия со дна, мг CH_4 \ (m^2 сут)
4.5	17.1	12.6	11.1	0.9
7.0	13.0	9.5	11.2	1.3
13.5	7.3	5.2	0.16	1.9
19.0	5.0	6.3	0.22	1.5
26.0	5.0	4.9	0.86	0.8

По-видимому, увеличение концентрации CH_4 в воде более мелководных станций обусловлено какими-то дополнительными источниками CH_4 .

Анализ вертикального распределения содержания CH_4 в воде глубоководной станции (28 м) в июне-сентябре 1993 г. свидетельствует о существовании двух областей повышенных концентраций метана – в приповерхностном и придонном слоях воды. От июня к сентябрю среднее (в столбе воды) содержание CH_4 увеличивается, возрастает размах его колебаний по вертикали (рис. а - в). В июне четко выделяются зоны повышенных концентраций метана на горизонтах 3 и 25 м, а весь столб воды можно разделить на три зоны со средними концентрациями 3.1 мкг/л (3 - 5 м), 0.5 мкг/л (7 - 20 м) и 2.0 мкг/л. Кроме того, выделяется самый верхний слой воды (0.25 м от поверхности) с пониженной концентрацией CH_4 (0.25 мкг/л).

В

конце

июля

толщина

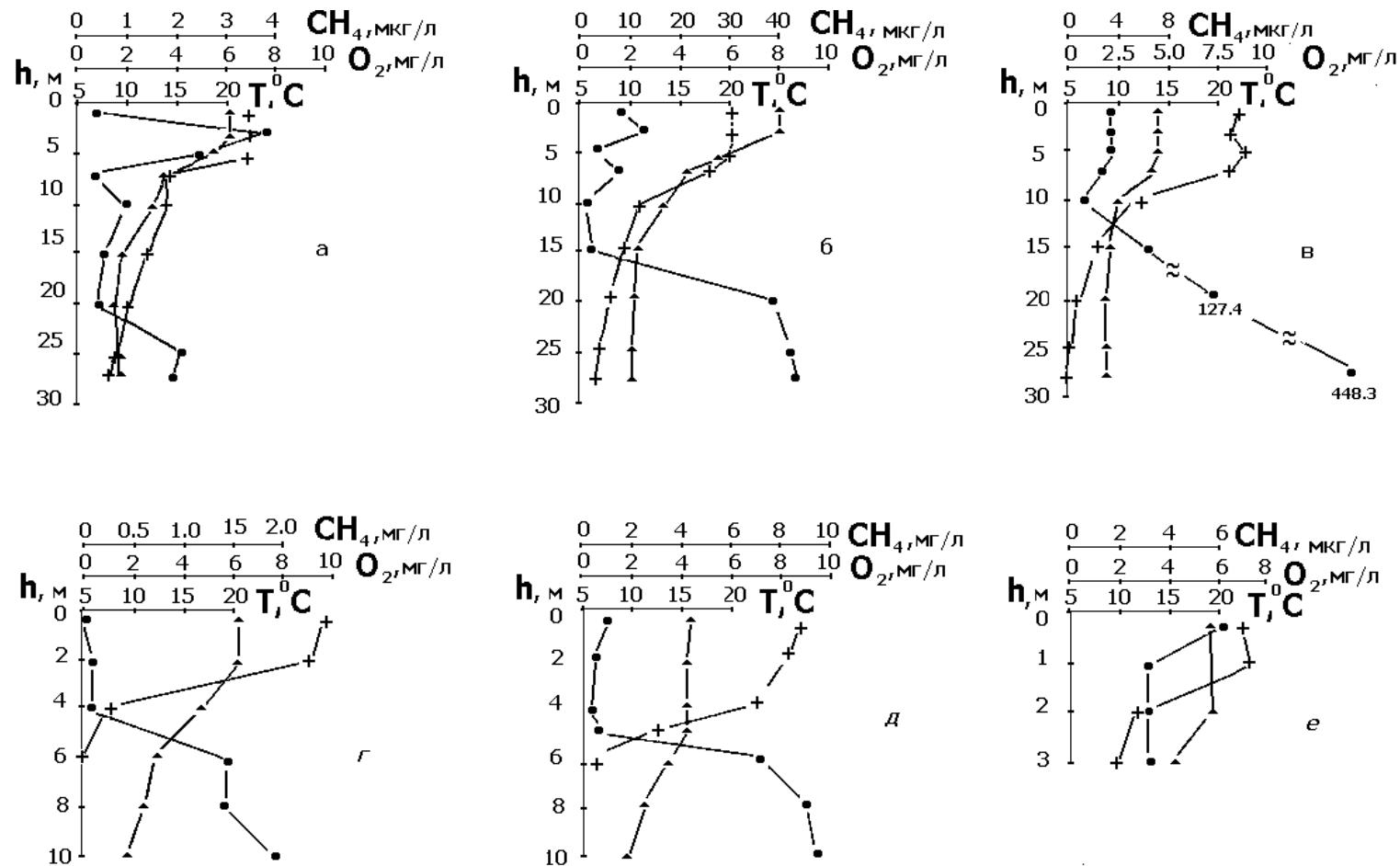


Рис. Вертикальное распределение температуры (\blacktriangle), концентрации растворенного кислорода (+) и метана (●) в столбе воды озера Глубокого в июне (а), июле (б) и сентябре (в) 1993 г., озера Белого в июле (г) и сентябре (д) 1994 г. и озера Черного (е) в июле 1994 г..

слоя пониженных концентраций CH₄ сокращается, на горизонте 7 м появляется еще один пик: столб воды можно разбить на слои со средними концентрациями метана 9.4 (верхние 3 м), 4.2 (5 - 7м), 7.2 (7 - 10 м), 1.0 (10 - 15 м) и 40.8 мкг/л (20 - 27.5 м). При этом в верхнем 0.25-м слое воды концентрация метана увеличивается до 6. 44 мкг/л. Наконец, в сентябре приповерхностные и придонные зоны повышенных концентраций метана отделяются горизонтом с пониженной концентрацией (1.1 мкг CH₄ / л) на глубине 10 м. В это время концентрации CH₄ на разных горизонтах в верхнем 5-метровом слое воды очень близки между собой (рис. в) и в среднем составляют 4.6 мкг / л, что заметно меньше средней концентрации CH₄ в верхних 7 м в июле, когда она составляла 7.0 мкг/л. Причиной некоторого уменьшения среднего (для 7 - метрового слоя) содержания CH₄ с июня по сентябрь является усиление эвазии метана в воздух в связи с началом осеннего перемешивания вод. О последнем свидетельствует выравнивание температуры воды на фоне ее значительного понижения (с 20 до 9 ⁰ C) и увеличение средней для слоя концентрации O₂ (с 7. 5 до 8. 5 мг/л). Глубже 10 м содержание в воде метана непрерывно растет, достигая с приближением ко дну 448.3 мкг / л. Таким образом, с июня по сентябрь распределение содержания метана в столбе воды изменяется в направлении роста концентраций в приповерхностном и придонном слоях и уменьшения толщины промежуточной зоны с пониженными концентрациями CH₄. Средняя (для столба воды) концентрация CH₄ также возрастает в течение периода наблюдений, составляя в июне 1.4 мкг / л, июле – 10.0 мкг / л, в сентябре - 66.9 мкг / л.

Содержание CH₄ в воде озера характеризуется перенасыщением по отношению к атмосфере. Насыщение метаном верхнего 20-см слоя воды в июне и сентябре, соответственно было в 4 и 42 раза больше равновесного с атмосферой. Максимальное насыщение по отношению к атмосфере (для минимальных в столбе воды концентраций CH₄) в июне (на горизонте 7 м,) составляло 305 % , в сентябре (на горизонте 10 м) – 2534 %. Существование промежуточной зоны с пониженными концентрациями метана

свидетельствует о том, что источники приповерхностного и гиполимниального максимумов различны.

На перенасыщение метаном поверхностных океанических, эстuarных и озерных вод указывали еще в 70-х годах прошлого века. Причину этого феномена объясняли фотохимическими реакциями на растворенном органическом веществе (Wilson et al., 1970) или антропогенным загрязнением вод (Brooks, Srekett, 1973). Позже был обнаружен подповерхностный максимум концентрации CH_4 в морских и пресных водах (Семилетов, 1987; Ward et al., 1989; Schuler et al., 1990 и др.). Опытным путем было показано, что источником подповерхностного максимума метана являются восстановительные процессы, имеющие место в кишечнике зоопланктеров и высших водных организмов, а также в фекальных пеллетах и детритном материале, внутри которых создаются аноксидные микрозоны (de Angelis et al., 1994). Озеро Глубокое по-видимому не является исключением. И здесь максимум концентраций метана в верхних 7 м столба воды обусловлен, скорее всего, жизнедеятельностью зоопланктона, поскольку озеро считается мезотрофным, обладает довольно высокой прозрачностью (в момент наблюдений – более 3 м), и значительное образование метана внутри комочеков детрита мало вероятно.

Главным источником гиполимниального максимума CH_4 являются донные отложения. На это указывает непрерывное увеличение концентрации метана ко дну в течение всего периода наблюдений. Усредненный (за период наблюдений) диффузионный поток метана со дна дает величину $\sim 4 \text{ мг} / (\text{м}^2\text{сут})$, поток, рассчитанный по изменению запаса в придонном слое воды, заметно меньше – $\sim 0.8 \text{ мг} / (\text{м}^2\text{сут})$ (Мартынова, 1995). Большая часть метана в воде окисляется, следствием чего является резкое уменьшение содержания O_2 в слоях воды, глубже 7 - 10 м – до долей $\text{мг} / \text{л}$ в июле и нулевых значений в сентябре (рис. а - в). В течение всего периода наблюдений запах сероводорода не ощущался ни разу.

Представляет интерес сопоставление вертикального распределения метана в столбе воды озера Глубокого с таковым в двух Косинских озерах (Белом и Черном), со дна которых интенсивно выделяются пузырьки газа (скорость выделения их летом 1994 г. составила 410 мг СН₄ / (м²сут) для озера Белого и 855 мг СН₄ / (м²сут) – для озера Черного (Мартынова и др., 1997). Среднее содержание метана в столбе воды озера Белого с июля по сентябрь выросло в 4.6 раза: с 0.82 мг / л до 3.8 мг / л (рис. г - д). В сентябре содержание метана в озере Белом на глубинах > 6 м было на порядок выше максимальных значений в озера Глубоком. Таков эффект конвективного потока газа со дна, на 80 % состоящего из метана, на фоне устойчивой температурной стратификации. В воде озера Черного, несмотря на более интенсивное газоотделение со дна, чем в оз. Белом, концентрация СН₄ была близка к наблюдавшейся в оз. Глубоком в сентябре на глубинах менее 10 м. Во всем столбе воды озера Черного были отмечены аэробные условия. Низкие концентрации СН₄ в воде этого озера - следствие активной эвазии метана в атмосферу в условиях отсутствия температурной стратификации при небольшой глубине озера. И в озере Белом, и в озере Черном обнаружено некоторое увеличение содержания метана в верхнем слое воды (рис. г - е), что говорит о том, что и здесь действует тот же механизм, который создает подповерхностный максимум метана в озере Глубоком.

Таким образом, особенности распределения СН₄ в воде озера Глубокого и его изменений в течение лета характеризуются существованием двух максимумов (подповерхностного и придонного), а также расширением зон повышенной концентрации метана в столбе воды в течение лета. Основными причинами такого распределения являются: значимое продуцирование СН₄ в приповерхностном слое воды и поток его из донных отложений на фоне устойчивой температурной стратификации.

Автор признателен сотрудникам Гидробиологической станции «Глубокое озеро» за содействие при организации полевых работ.

Л и т е р а т у р а

Беляев С.С., Лебедев В.С., Лауринаовичус К.С. Современное микробиологическое образование метана в пресных озерах Марийской АССР.

// Геохимия. – 1979, № 6. – С. 933 - 940.

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность – Л.: Наука, 1970 – 440 с.

Кузнецов С.И., Саралов А.И., Назина Т.Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. – М.: Наука, 1985 – 212 с.

Мартынова М.В. О газовом составе воды и отложений небольшого озера. // Геохимия. – 1995, № 6. – С. 905 - 910.

Мартынова М.В., Мурогова Р.Н., Попов Л.И. Газовый состав донных отложений озера Глубокого. // Водные ресурсы. – 1996. Т. 23, № 2. – С. 224 -229.

Мартынова М.В., Попов Л.И., Мурогова Р.Н. О газовом составе воды и илов двух Косинских озер. // Водные ресурсы. – 1997. Т. 24, № 2. – С. 181 - 185.

Мартынова М.В., Ломова Д.В., Незаметдинова Д.А. О пространственно-временном распределении газов в илах Можайского водохранилища. // Водные ресурсы. – 1999. Т. 26, № 1. – С. 76 - 80.

Мартынова М. В. Изменение некоторых свойств донных отложений с увеличением глубины озера. // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. – 2002. - Т. 8. – С. 20 - 32.

Семилетов И. П. О сезонной изменчивости содержания углеводородных газов и кислорода в заливе Угловом. // Тр. Дальневост. регион. НИИ Госкомгидромета. – 1987. - № 131. – С. 80 - 84.

Brooks J. M., Srekett W. M. Sources, sinks and concentrations of light hydrocarbons in the Gulf of Mexico. // J. Geophys. Res. – 1973. - V. 78, № 24. – P. 5248 - 5268.

De Angelis M. A., Lee C. Methane production during zooplankton grazing on marine phytoplankton. // Limnol. Oceanogr. – 1994. – V. 39, № 6. – P. 1298 - 1308.

Gosse Ph., Dumestre J.F., Richard S. Dissolved methane and oxygen modelling in an equatorial river downstream of a new reservoir. // Verh. Internat. Verein. Limnol. – 2003. – V. 28, Pt. 4. – P. 1894 - 1898.

Rudd J. W. M., Hamilton R. D. Methane cycling in an eutrophic shield lake and its effects on whole lake metabolism. // Limnol. Oceanogr. – 1978. – V. 23, № 2. – P. 337 - 348.

Schuler S., Thebrath B., Conrad R. Seasonal changes in methane, hydrogen and carbon monoxide concentrations in a large and small lake. // Large lakes. Ecological, structure and function.- Berlin -N.-Y. : Springer-Verlag, 1990. – P. 148 - 152.

Ward B. B., Kilpatrick K. A., Wopat A. E., Minnich E. C., Lindstrom M. E. Methane oxidation in Spanish Inlet during summer stratification. // Continental Shelf Res. – 1989. – V.9, № 1. – P 65 - 75.

Wilson D., Swinnerton J. W., Lamontagne R. A. Production of carbon monoxide and gaseous hydrocarbons in seawater: relationship to dissolved organic carbon. // Science. – 1970. – V. 168. – P. 1577.

Methane in the water of Lake Glubokoe

M. V. Martynova

S u m m a r y

In summer the water of the lake is supersaturated with methane. There are two maximum of the methane concentration in the water column: in aerobic zone - subsurface ($3.8 - 12.3 \text{ mkg} \cdot \text{l}^{-1}$) and in anaerobic zone - hypolimnial ($2.1 - 448 \text{ mkg} \cdot \text{l}^{-1}$). Owing to steady temperature stratification methane accumulates in the water column. A mean and maximum concentrations of methane increase from June to September. The thickness of subsurface water layers is rising in the course of the summer. In September subsurface and bottom zones are divided with thin water layer on the 10-m depth. Apparently the cause of the subsurface maximum is a result of zooplankton metabolism. The cause of the hypolimnial maximum is a release of methane from the sediments ($\sim 4 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \text{ day}^{-1}$).

Фитопланктон, эпифиты и эпизоиды озера Глубокого

И. И. Васильева-Кралина, И. Б. Тирская

Якутский государственный университет

Озеро Глубокое расположено в Рузском районе Московской обл., занимает площадь 59 га, при длине 1200 м, ширине 850 м и глубине около 32 м. Оно находится в пределах природного комплекса, сравнительно мало видоизмененной хозяйственной деятельностью, окружено заболоченным лесом, удалено от источников загрязнений и характеризуется отсутствием большой рекреационной нагрузки (Смирнов, 1997; Коровчинский, 1997).

Более чем 100-летнее изучение альгофлоры озера Глубокого обобщено в статье Смирнова, Беляковой и Гололобовой (1997). По их данным сводный систематический список водорослей представлен 421 видом (457 видовыми и внутривидовыми таксонами), относящимися к 155 родам, 78 семействам, 32 порядкам и 10 отделам.

Для написания данной статьи дополнительные сборы водорослей в озере Глубоком проводились летом и осенью 2003 г. Водоросли из озера собирали малой планктонной сетью Джеди. Всего было отобрано 35 проб, которые обрабатывали в живом и фиксированном (4% раствор формалина) состоянии с применением микроскопа МБИ - 3. Для составления конспекта флоры водорослей озера использована система И. И. Васильевой-Кралиной (1999). Сравнение «степени видового сходства» имеющегося флористического списка (Смирнов и др., 1997) и списка авторов данной статьи проводилось с использованием коэффициента Жаккара (Шмидт, 1984). Трофность водоема оценивалась по коэффициенту Тунмарка (Thunmark, 1945), который показывает структурное соотношение в сообществах. Согласно ему, число видов десмидиевых водорослей находится в обратной пропорциональной зависимости, а число видов хлорококковых - в прямой зависимости от трофности водоема. Для уточнения видов – индикаторов сапробности использован ряд работ (Макрушин, 1974 а, б; Унифицированные методы исследования качества вод, 1976, 1977 а, б; Баринова, Медведева, 1996; Баринова и др., 2000). Санитарно – биологический анализ воды проводился по методу Пантле и Бука (Pantle, Buck, 1955). Сапробное значение (S) выражалось величинами от 0 до 4: χ (ксеносапробность) – 0; 0 (олигосапробность) - 1; β (β – мезосапробность) - 2; α (α – мезосапробность) – 3; p (полисапробность) – 4. Для переходных зон приняты следующие значения: χ - 0 (0,4); 0 - χ (0,6); χ - β (0,8); 0 - β (1,4); β - 0 (1,6); 0 - α (1,8); β - α (2,4); α - β (2,6); β - p (2,8); α - p (3,4); p - α (3,6).

14 июля в центре водоема в пелагии, а также в литорали озера при поверхностной температуре воды 24,9⁰ С и прозрачности 4,9 м, было собрано 15 проб водорослей, 11

августа ($21,8^0$ С, 4,9 м) и 17 сентября (температура $14,4^0$ С, прозрачность 3,6 м) - по 10 проб.

При каждом сборе проб из поверхностного горизонта пелагиали было прощено по 10 л воды и найдено: в июле - 5 видов водорослей из 4 отделов (зеленых - 2 вида, синезеленых, диатомовых и динофитовых - по 1 виду); в августе - 6 видов из отдела динофитовых; в сентябре - 8 видов из 5 отделов (синезеленых - 4 вида, золотистых, эвгленовых, диатомовых и динофитовых - по 1 виду). Представители нейстона и плейстона не были обнаружены из-за ветровых волнений на поверхности воды. В указанных пробах представителей зоопланктона было немного и на них отсутствовали эпизоиты – водоросли-обрастатели животных.

В столбе воды в пелагиали, с глубины 2,5 м до поверхности, картина была другая: в июле присутствовали 18 видов и разновидностей водорослей из 5 отделов, среди которых преобладали: динофитовые - 5 видов, желтозеленые и зеленые - по 4, синезеленые - 3, диатомовые - 2 вида. Представители зеленых водорослей вместе с желтозелеными были найдены на ракообразных. Преобладали *Ceratium hirundinella* с разновидностями, колонии *Asterionella formosa* и *Tabellaria fenestrata* var. *asterionelloides*. В августе найдено 15 видов водорослей из 5 отделов: синезеленых – 3 вида, зеленых, желтозеленых и динофитовых – по 3, золотистых – 2 вида, среди которых наблюдались эпизоиты. В сентябре, несмотря на многочисленность зоопланктона, водоросли - эпизоиты встречались единично. В пробах было найдено всего 7 видов водорослей из 5 отделов, среди которых были 5 видов синезеленых (трихомы со спорами) и по 1 виду - из отделов: золотистых (масса колоний с цистами), эвгленовых, динофитовых (*Ceratium hirundinella*) и диатомовых (обилие *Asterionella formosa*, образующих звездчатые нити, соединенные между собой по 3 – 5 колоний).

В тотальной пробе из пелагиали с глубины 10 м до поверхности в июле обнаружено 24 вида и разновидностей водорослей из 5 отделов, с преобладанием синезеленых - 9 видов из родов: *Anabaena*, *Oscillatoria*, динофитовых - 6, золотистых - 5, диатомовых и зеленых - по 2 вида. В августе присутствовали 17 видов водорослей из 6 отделов с преобладанием зеленых – 7 видов и желтозеленых – 4 вида, которые чаще всего поселялись в качестве эпизоитов на зоопланктоне. Остальные виды водорослей были представлены следующим образом: синезеленые и золотистые – по 2 вида, динофитовые и эвгленовые – по 1 виду.

Тотальная горизонтальная проба от центра озера к берегу протяженностью 300 м в июле содержала 27 видов и разновидностей водорослей из 6 отделов. Доминировали по разнообразию видов синезеленые - 13 видов и разновидностей, зеленые и динофитовые - по 5 видов. Роль золотистых - 2 вида, диатомовых и желтозеленых - по 1 виду, была

ничтожно мала. Из желтозеленых водорослей на представителях зоопланктона из группы *Cladocera* встречался вид *Characiopsis longipes*. Основной фон в пробе давали из синезеленых - виды родов *Microcystis*, *Anabaena*, а из динофитовых - *Ceratium*. В августе в такой же пробе найдено 34 вида и разновидностей из 6 отделов: зеленых - 13 видов, синезеленых – 12, желтозеленых – 6, диатомовых, золотистых и динофитовых - по 1 виду, а также масса зоопланктеров, на которых обильно присутствовали эпизоиты из зеленых хлорококковых и желтозеленых водорослей. Например, эпизоиты *Characiopsis*, *Korschikoviella* и др. встречались в числе от 20 до 60 экземпляров на *Daphnia* и *Eudiaptomus*. В сентябре планктонная проба содержала всего 5 видов водорослей: синезеленых - 3 вида, золотистых и желтозеленых - по 1 виду, но в большинстве своем зоопланктон был лишен эпизоитов, лишь один вид *Characiopsis saccata* - из желтозеленых водорослей был найден на *Sida*. Уменьшение числа видов водорослей в озере в это время, вероятно, связано с понижением температуры воды.

Интегральная проба, взятая в литорали озера среди высших водных растений в июле, была наиболее богатой, содержала 60 видов и разновидностей водорослей из 8 отделов. Преобладали зеленые - 30 видов, синезеленые - 10, желтозеленые – 5 видов. Меньше было диатомовых и золотистых - по 4 вида, которые были эпифитами на *Oedogonium* и *Melosira*, криптофитовых - 3 вида. Динофитовые и красные водоросли были представлены всего 2-мя видами. В августе там же было найдено 34 вида водорослей из 5 отделов, с явным преобладанием зеленых - 22 вида. Роль синезеленых - 5 видов, диатомовых - 4 и динофитовых – 2, желтозеленых – 1 вид, была незначительной. В литорали озера зоопланктона было меньше, чем в пелагиали, но часто встречалась губки-бадяги из сем. *Spongillidae* (*Spongilla lacustris*), на поверхности которых поселялись клетки зеленых водорослей *Rhopalosolen cylindrica*.

В открытом прибрежье, в сентябре была взята проба с глубины 1,2 – 1,5 м, в которой присутствовали только 9 видов водорослей из 5 отделов: золотистых – 3 вида, синезеленых и динофитовых – по 2, диатомовых и эвгленовых – по 1 виду. Однако каждый вид встречался в массе. Например, *Asterionella formosa* образовывали длинные нити из соединенных звездчатых колоний, что неоднократно отмечалось для северных рек и озер при понижении температура воды (Скабичевский, 1960; Комаренко, Васильева, 1975). В поле зрения микроскопа можно было одновременно наблюдать 5 – 10 клеток *Ceratium hirundinella*, было много трихомов *Oscillatoria* и *Anabaena* (со спорами). Виды рода *Dinobryon*, как одиночные, так и в колониях содержали массу цист.

Иная картина наблюдалась в это же время в донной пробе из литорали. Помимо того, что общее число водорослей возросло до 80 видов (в основном, за счет массы бентосных

диатомовых водорослей – 51 вид, зеленых (хлорококковых и десмидиевых) – до 24 видов, синезеленых – 4, динофитовых – 1 вид), наблюдалось «цветение» воды благодаря видам *Anabaena*, трихомы которых были спутаны в плотные клубки и содержали массу спор. Кроме того, появились колонии зеленых: *Scenedesmus*, *Desmidium* и цисты золотистых (табл. 1, 2).

Разнообразной в видовом отношении оказалась проба, взятая так же в сентябре на урезе воды в осоке. В ней находились водные грибы и 40 видов водорослей: зеленых – 13 (из семейств хлорококковых, десмидиевых и улотриксовых), синезеленых – 10 (в основном все колониальные и трихальные), диатомовых – 7, желтозеленых – 6 видов (эпифиты и эпизоиты). Золотистые и эвгленовые имели по 2 вида (табл. 1, 2, конспект флоры).

Эпифитные водоросли были собраны со стеблей и листьев 11 видов высших водных растений, определение которых проводилось согласно Решетниковой и Купцову (2002), Лисицыной и Папченкову (2000). По классификации Распопова (1986) они подразделяются на три самостоятельные группы:

- 1) Гелофиты - воздушно-водные растения: 1) *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.- тростник южный, на котором в июле найдено 45 видов и разновидностей водорослей из 6 отделов с преобладанием: диатомовых - 15 видов, синезеленых - 13, зеленых - 10 видов. Присутствие золотистых (3 вида), динофитовых и эвгленовых (по 2 вида) было не большим. В августе число эпифитных водорослей на тростнике уменьшилось на половину, найдено 24 вида из 5 отделов: зеленых – 14 видов, синезеленых – 7, диатомовых, динофитовых и эвгленовых - по 1 виду. В сентябре число видов увеличилось до 38 из 6 отделов, произошло изменение относительного числа видов разных отделов: синезеленых с массой спор – 17 видов, зеленых – 13, золотистых – 4, желтозеленых – 2 и эвгленовых, динофитовых - по 1 виду. На слизи эпидермиса тростника встречались личинки насекомых, на теле которых найдена масса *Lyngbya limnetica* и *Oscillatoria mucicola* - из синезеленых водорослей; 2) *Equisetum fluviatile* L. - хвощ приречный; на нем в июле найдено всего 11 видов водорослей из 4 отделов, среди которых по разнообразию видов преобладали: зеленые - 7 видов и желтозеленые - 2 вида. Золотистых и динофитовых водорослей было всего по 1 виду. В августе на нем найдено 13 видов водорослей из 3 отделов: зеленых – 10 видов, желтозеленых – 2, динофитовых – 1 вид. В сентябре присутствовало 19 видов из 6 отделов: зеленых – 7 видов, синезеленых – 5, диатомовых – 4, желтозеленых, золотистых (со спорами) и динофитовых - по 1 виду; 3) *Carex acuta* L. – осока остшая, в июле найдена обросшей 19 видами водорослей из 4 отделов, с преобладанием зеленых - 11 видов, диатомовых - 4 и желтозеленых - 3 вида. Эвгленовые были

представлены 1 видом. 4) *Hippurus vulgaris* L. – водяная сосенка обыкновенная, в июле имела на поверхности 8 видов водорослей из 3 отделов: зеленых – 4 вида, диатомовых – 3, синезеленых – 1 вид.

- 2) Плейстофиты – растения с плавающими листьями: 1) *Sparganium angustifolium* Michx. - ежеголовник узколистный, в июле обрастаил 19 видами водорослей из 4 отделов: зеленых - 8 видов, желтозеленых – 6, синезеленых – 4, диатомовых – 1 вид. В сентябре на нем найдено 20 видов водорослей из 6 отделов: зеленых – 10 видов, в основном это виды родов: *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Scenedesmus*; синезеленых – 4, представленные видами родов: *Rivularia*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, диатомовых и желтозеленых - по 2, золотистых и бесцветных эвгленовых – по 1 виду. 2) *Sagittaria sagittifolia* L. - стрелолист обыкновенный, в июле обрастаил 12 видами водорослей из 6 отделов: зеленые, синезеленые и золотистые имели по 3 вида, а желтозеленые, эвгленовые и динофитовые – по 1 виду. Наблюдался даже вариант тройного обраствания, например, на стрелолисте эпифитом был вид из синезеленых *Oscillatoria amphibia*, а на ней поселялись по несколько клеток *Characiopsis minima* - из желтозеленых водорослей или на *Oscillatoria planctonica* присутствовал представитель из золотистых - *Chrysosphaera melosirae*, а вместе они были эпифитами на эпидермисе стрелолиста. Кроме того, на его листьях присутствовало много личинок насекомых и коловратки (*Anurea cochlearis*), обрастающих зелеными вольвоксовыми *Chlamydomonas anureae*. На простейших (сувойках), ветвистоусых (дафниях) и веслоногих раках (циклонах), коловратках поселялись грозди эвгленовых водорослей *Colacium cyclopicola*; 2) *Nuphar lutea* (L.) Smith – кубышка желтая, в августе обрастала 35 видами из 6 отделов: зеленых – 24 вида, диатомовых – 4, золотистых – 3, динофитовых – 2, желтозеленых и синезеленых - по 1 виду. В сентябре найдено 20 видов водорослей из 5 отделов: зеленых и динофитовых - по 5 видов, синезеленых и золотистых - по 4, диатомовых – 2 вида, здесь также встречались коловратки, сувойки и бадяги, на последних находились в изобилии золотистые водоросли (*Chrysosphaera milosirae*); этот же вид был эпифитом на *Dinobryon divergens*. 3) *Nymphaea candida* J. et C. Prest. - кувшинка белоснежная, в июле обрастала 19 видами водорослей из 4 отделов. Преобладали зеленые - 11 видов из родов: *Oocystis*, *Scenedesmus*, *Trochiscia*, *Bulbochaete*, *Chaetopeltis*, *Chaetophora*, *Aphanethece* и др., меньше было диатомовых - 4, желтозеленых – 3 и эвгленовых – 1 вид; 4) *Lemna minor* L. – ряска малая, в июле была самым обрастающим эпифитами видом, на котором было найдено 49 видов и разновидностей водорослей из 5 отделов: диатомовых – 19 видов, зеленых – 15 , желтозеленых – 6, золотистых – 5, синезеленых – 4 вида.

3) Гидатофиты – растения, погруженные в воду: 1) *Potamogeton perfoliatus* L. - рдест пронзенноподлистный, в июле на нем найдено 27 видов и разновидностей водорослей из 5 отделов: зеленых - 10 видов, диатомовых - 6, динофитовых - 5, синезеленых – 4, желтозеленых - 2 вида. В августе найден 21 вид из 3 отделов. Количество зеленых водорослей увеличилось до 15 видов, синезеленых и желтозеленых было - по 3 вида. В сентябре число видов перифитона уменьшилось до 11 видов из 3 отделов: зеленых – 6 видов, синезеленых - 3, желтозеленых – 2 вида, что, видимо, связано с понижением температуры воды и выеданием водорослей животными; 2) *Ceratophyllum demersum* L. - роголистник погруженный, в июле на нем найдено всего 5 видов из 2 отделов: 3 вида - из динофитовых, которые поселялись эпифитно на *Oedogonium* и коловратках, и 2 вида зеленых (табл. 1, 2, конспект флоры).

Кроме эпифитов первого порядка, найдены эпифитные водоросли второго порядка, обнаруженные на водорослях первого порядка как в планктоне, так и в перифитоне. Они присутствовали в количестве 32 видовых и внутривидовых таксонов (6,3% от общего числа видов) из 6 отделов с явным доминированием зеленых водорослей (сем. *Characiaceae*) – 12 видов, синезеленых, золотистых и желтозеленых – по 5, диатомовых – 4 и динофитовых – 1 вид (табл. 1, 2, конспект водорослей).

После проливных дождей в прибрежной зоне озера на поверхность воды всплывали со дна «плюшки» зеленовато-серо-коричневого цвета с сильным запахом сероводорода размером до 25 - 30 см, содержащие большое количество детрита. В них найдено 30 видов и разновидностей (5,9%) 4 отделов водорослей, состоящих из колониальных и нитчатых форм синезеленых (12 видов) из родов: *Aphanathece*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Holopedia*, *Spirulina*, *Lyngbya*, *Gomphosphaeria* и др.; диатомовых (10) из родов: *Achnanthes*, *Amphora*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Cymatopleura*, *Epithemia*, *Eunotia*, *Navicula*, *Pinnularia*; зеленых (6) из родов: *Cosmoastrum*, *Microspora* и красных (2 вида) из родов: *Audouinella*, *Chantransia* (табл. 1, 2, . конспект флоры).

Таблица 1. Алфавитный список водорослей озера Глубокого с данными по экологии

Таксон	Местообитания												экология ³		
	планктон		всплывающие “плюшки”	на водорослях	эпифиты ¹ на высших водных растениях			эпизоиты ²			глубность	распространен ие	сапробность		
	пелагеали	литорали			VII	VIII	IX	VII	VIII	IX					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
Cyanophyta															
<i>Anabaena aequalis</i> f. <i>aequalis</i>	+										-	-	-		
<i>A. aequalis</i> f. <i>major</i>	+										-	-	-		
<i>A. affinis</i>	+										-	-	β		
<i>A. berezowskii</i>		+									-	-	-		
<i>A. constricta</i>	+	+									-	-	p		
<i>A. ellipsoidens</i>		+									-	k	-		
<i>A. flos-aquae</i>	+	+			9		6,1				i	k	β		
<i>A. hassalii</i> f. <i>hassalii</i>	+	+					1				i	k	-		
<i>A. hassalii</i> f. <i>minor</i>	+	+									-	-	-		
<i>A. lemmermannii</i>	+	+			2	10,6,2					i	b	β		
<i>A. poulseniana</i>		+				1					-	-	-		
<i>A. reniformus</i>		+									-	-	-		
<i>A. sigmoidea</i>	+										-	-	-		
<i>A. solitaria</i>	+										-	-	β -0		
<i>A. spiroides</i> var. <i>spiroides</i>	+	+			8						i	k	0- β		
<i>A. spiroides</i> var. <i>degenerativa</i>	+	+									i	k	-		
<i>A. variabilis</i> f. <i>variabilis</i>	+			+				2			-	-	-		
<i>A. variabilis</i> f. <i>tenuis</i>	+										hl	-	-		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>		+					6				hl	k	β - α		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Aphanothece clatrata</i> f. <i>clatrata</i>	+										Hl	k	β
<i>A. clatrata</i> f. <i>brevis</i>	+	+									Hl	b	β
<i>A. elabens</i>	+	+			5						-	-	-
<i>A. nidulans</i>	+										-	-	-
<i>A. stagnina</i>		+	+				9				I	b	χ -0
<i>Calothrix braunii</i>		+			1		1				-	k	-
<i>C. kossinskajae</i>			+								-	-	-
<i>Chamaesiphon curvatus</i>		+			8						-	-	-
<i>Chlorogloea microcystioides</i>	+	+									-	-	-
<i>Coelosphaerium dubium</i>		+									-	-	-
<i>C. kuetzingianum</i>	+	+									I	k	β -0
<i>C. minutissimum</i>		+				2					hl	k	-
<i>C. pusillum</i>	+										-	-	-
<i>Dactylococcopsis irregularis</i>			+								-	-	-
<i>D. raphidioides</i>		+			1						hb	k	-
<i>Gloeocapsa limnetica</i>	+										hl	-	-
<i>G. minuta</i>	+										i	k	0- β
<i>G. minima</i>		+			1						-	-	-
<i>G. minor</i>		+									hl	k	-
<i>G. punctata</i>		+				1					hl	-	-
<i>G. turgida</i>	+										hl	k	0
<i>G. vacuolata</i>		+			1						i	b	-
<i>Gloeotrichia natans</i>		+			9	7	1				i	k	β
<i>G. pisum</i>	+	+			9	7,9	1				i	k	β
<i>Gomphosphaeria lacustris</i> f. <i>lacustris</i>	+	+	+		1						i	k	β

<i>G. lacustris f. compacta</i>	+	+	+		1					i	aa	β
<i>G. longicauda</i>		+					1			-	-	-
<i>Holopedia geminata</i>		+	+				1			-	-	-
<i>H. irregularis</i>	+	+								-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Lyngbya brevissima</i>		+				1					-	-	-
<i>L. kossinskajae</i>		+			1,8						-	-	-
<i>L. kuetzingii</i>		+		+	1,8	1					-	-	-
<i>L. lacustris</i>			+								-	-	-
<i>L. limnetica</i>		+		+			2,1			1,6	hl	-	β-α
<i>Merismopedia glauca</i>		+			1					i	k	β-α	
<i>M. major</i>	+	+					9				-	-	β-α
<i>M. punctata</i>		+					2			i	k	β	
<i>M. tenuissima</i>		+			1	1				hl	k	β	
<i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>aeruginosa</i>	+									hl	k	β	
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>flos-aquae</i>	+	+								hl	k	β	
<i>M. ichthyoblabe</i>		+					2			hl	k	-	
<i>M. muscicola</i>	+	+								i	k	-	
<i>M. pulverea</i> f. <i>pulverea</i>		+			9					i	k	β	
<i>M. pulverea</i> f. <i>parasitica</i>		+			1	9				i	b	0	
<i>M. pulverea</i> f. <i>pracina</i>		+			9					i	b	-	
<i>Nostoc kihlmani</i>		+			9					i	k	0-β	
<i>N. linckia</i>		+								i	k	β	
<i>N. microscopica</i>		+								i	k	-	
<i>Oscillatoria agardhii</i>		+					1			hl	k	β	
<i>O. amphibia</i>		+			5					hl	k	β	
<i>O. chalybea</i>		+			1					hl	-	α	
<i>O. granulata</i>	+	+					10			-	-	-	
<i>O. irrigua</i>	+									-	-	-	
<i>O. lacustris</i>			+							i	k	-	
<i>O. mirabilis</i>	+	+			10		10			-	-	-	
<i>O. mucicola</i>		+					1			1,6	-	-	-
<i>O. ornata</i> f. <i>ornata</i>	+	+								-	-	-	
<i>O. ornata</i> f. <i>planctonica</i>	+	+					6			-	-	-	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>O. planctonica</i>	+	+	+		5	1,9	1,9				i	k	β
<i>O. subtilissima</i>		+	+		10					-	-	α-β	
<i>O. tenuis</i>		+			1,8					hl	k	α	
<i>Phormidium ambiguum</i>	+									i	k	-	
<i>P. mucicola</i>	+	+	+	+						i	k	-	
<i>P. tenue</i>		+					1			i	k	o-α	
<i>Rivularia aquatica</i>		+				1,7				-	-	β	
<i>R. dura</i>		+				1,7	1			-	-	-	
<i>R. planctonica</i>	+	+			10		10			-	-	-	
<i>Symploca muscorum</i>		+								-	-	-	
<i>Spirulina laxissima</i>			+							-	-	-	
<i>Tolypothrix distorta f. distorta</i>		+					1			-	-	0	
<i>T. tenuis</i>		+			4		1			i	k	-	
<i>Xenococcus gracilis</i>	+	+		+	10					-	-	-	
<i>X. kernerii</i>		+				6,7				-	-	-	
Euglenophyta													
<i>Colacium vesiculosum f. vesiculosum</i>		+						1,2,3	4,6	4,5	-	-	β
<i>C. vesiculosum f. cyclopicola</i>		+			5			1,2,3	6		-	k	-
<i>C. vesiculosum f. arbuscula</i>		+			1			1,2,3	6		-	-	-
<i>Euglena acus</i>		+			7					i	k	β-α	
<i>Notosolenus apocamptus</i>		+					10			-	-	α-β	
<i>Phacus striatus</i>		+			1					-	-	β-α	
<i>Trachelomonas abrupta</i>		+					1			-	-	β	
<i>T. granulosa</i>	+	+				1				-	-	-	
<i>T. hispida</i> var. <i>hispida</i>		+								i	k	β	
<i>T. hispida</i> var. <i>punctata</i>		+								-	-	-	
<i>T. oblonga</i> var. <i>oblonga</i>		+								-	-	β	
<i>T. verrucosa</i>		+				6				i	-	0-α	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>T. volvocina</i> var. <i>volvocina</i>	+	+				7					I	k	β
<i>T. volvocina</i> var. <i>subglobosa</i>	+	+				7					-	-	0
<i>T. volvocina</i> var. <i>punctata</i>	+										-	-	-
Dinophyta													
<i>Amphidinium geitleri</i>	+										-	-	-
<i>A. lacustre</i>	+	+									-	-	-
<i>A. mucicola</i>	+										-	-	-
<i>Ceracium hirundinella</i> тип <i>gracile</i>	+						6				I	-	0
<i>C. hirundinella</i> тип <i>carinthianum</i>	+	+									-	-	-
<i>C. hirundinella</i> тип <i>furcoidea</i>	+	+									-	-	-
<i>C. hirundinella</i> тип <i>hirundinella</i>	+	+			5		1,6				I	k	0
<i>C. hirundinella</i> тип <i>robustum</i>	+	+					1				-	-	-
<i>Cystodinium aeruginea</i>	+										-	-	-
<i>C. obtusata</i>	+	+						1			-	-	-
<i>Dinococcus oedogonii</i>	+			+							-	-	-
<i>Peridiniopsis berolinense</i>			+								-	-	-
<i>P. quadridens</i>	+										-	-	-
<i>Gymnodinium euritomum</i>			+				2,6				-	-	-
<i>G. discoidale</i>	+	+									-	-	-
<i>G. macronucleum</i>			+				6				-	-	-
<i>G. oligoplacatum</i>			+					10			-	-	-
<i>G. purpureum</i>			+					6			-	-	-
<i>G. simile</i>	+										-	-	-
<i>G. wawricae</i>			+				1				-	-	-
<i>Katodinium woloszynskae</i>	+										-	-	-
<i>K. vorticella</i>	+										-	-	-
<i>Peridinium cinctum</i>	+	+				2	6				I	k	0
<i>P. inconspectum</i>			+			1					I	k	-
<i>P. intermedium</i>	+										-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>P. palustre</i>		+					10			-	-	-	
<i>P. pusillum</i>	+	+			1					-	-	-	
<i>P. willei</i>	+	+			2,9					-	-	-	
<i>P. umbonatum</i>	+									-	-	-	
<i>Woloszynskae ordinata</i>	+									-	-	-	
Cryptophyta													
<i>Chroomonas acuta</i>		+								-	-	-	
<i>Cryptomonas marsonii</i>		+								-	-	-	
<i>C. ovata</i>		+								I	-	-	
Chrysophyta													
<i>Chrisocrinus cyanophyceae</i>				+						-	-	-	
<i>Chrysosphaera epiphytica</i>		+								-	-	-	
<i>Ch. melosirae</i>		+		+	5,9		1,6			4,5	-	-	
<i>Ch. paludosa</i>		+			5					-	-	-	
<i>Chomulina crassa</i>	+									-	-	-	
<i>Chrysococcus rufescens</i>	+									hb	k	0-β	
<i>Dinobryon bavaricum</i>	+	+								i	aa	0	
<i>D. calyciforme</i>		+			8					-	-	-	
<i>D. cylindricum</i>		+								i	k	-	
<i>D. divergens</i> var. <i>angulatum</i>	+	+								i	k	-	
<i>D. divergens</i> var. <i>divergens</i>	+	+		+	2		1,6,10			i	k	β	
<i>D. polymorpha</i>		+			8					-	-	-	
<i>D. sertularia</i>		+			1					i	k	0	
<i>Diplosiga francei</i>		+			8					-	-	-	
<i>Epipyxis aurea</i>		+			1					-	-	-	
<i>Heliochrysis sphagnicola</i>		+		+		6				-	-	-	
<i>Lepochromulina calix</i>		+			1,8					-	-	-	
<i>Mallomonas allorgei</i>		+								-	-	-	
<i>M. caudata</i>	+									i	k	0	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>M. fastigata</i> var. <i>fastigata</i>	+									i	k	0	
<i>M. fastigata</i> var. <i>macrolepsis</i>	+									-	-	-	
<i>M. longiseta</i>	+									-	-	-	
<i>M. playfairi</i>	+									-	-	-	
<i>M. tonsurata</i>	+									i	k	β	
<i>Myxochrysis paradoxa</i>		+		+		6				-	-	-	
<i>Ochromonas crenata</i>		+				6				-	-	-	
<i>Stokesiella epipyxis</i>		+			8					-	-	-	
<i>Stylochrisalis parasitica</i>	+	+								2,3	-	-	
Bacillariophyta													
<i>Achnanthes affinis</i>		+								hl	-	β	
<i>A. biasolettiana</i>		+			8					i	b	0- α	
<i>A. lanceolata</i> var. <i>lanceolata f. capitata</i>										i	k	χ - β	
<i>A. lanceolata</i> var. <i>lanceolata f. lanceolata</i>		+			9					i	k	-	
<i>A. minutissima</i> var. <i>minutissima</i>		+			7,8					i	k	0- β	
<i>A. minutissima</i> var. <i>cryptocephala</i>		+			7,8					i	k	0- β	
<i>A. hungarica</i>		+			9					i	k	α	
<i>A. striata</i>		+		+			2			-	-	-	
<i>Amphora ovalis</i>		+								i	k	0- β	
<i>Asterionella formosa</i>	+	+			9		6			i	k	0- β	
<i>A. gracillima</i>	+									i	k	-	
<i>Aulacoseira ambigua</i>		+			1					i	k	-	
<i>A. granulata</i> var. <i>granulata</i>		+								i	k	0- β	
<i>A. granulata</i> var. <i>angustissima</i>		+								i	k	-	
<i>Caloneis silicula</i> var. <i>silicula</i>		+								i	aa	0- β	
<i>C. silicula</i> var. <i>longissima</i>		+			8					oh	b	-	
<i>C. undulata</i>		+								-	-	0	
<i>Coccconeis pediculus</i>	+	+			7,8,9					hl	k	β	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i>		+			8					i	k	0	
<i>Cymatopleura elliptica</i>		+								i	b	-	
<i>Cymbella aequalis</i>		+			8					i	b	0	
<i>C. affinis</i>		+			8					i	b	0-β	
<i>C. amphicephala</i>		+								i	b	0	
<i>C. cistula</i>		+			8					i	k	β	
<i>C. cuspidata</i>		+								i	k	0-α	
<i>C. turgida</i>		+			8					i	b	-	
<i>Diatoma tenuis</i>		+								hl	-	0-β	
<i>D. vulgare</i>	+	+			1					i	aa	β	
<i>Epithemia argus</i>		+			8					i	b	0	
<i>E. turgida</i>	+	+								hl	k	β	
<i>E. zebra</i>		+			7,8					i	k	β	
<i>E. diodon</i>		+								i	aa	-	
<i>E. paralella</i>		+								i	b	0	
<i>E. valida</i>		+								hb	b	0	
<i>Fragilaria bicapitata</i>		+			1					hb	b	0	
<i>F. capucina</i>										i	k	0-β	
<i>F. construens</i>		+			9					hl	k	β	
<i>F. crotonensis</i>		+								hl	k	0-β	
<i>F. pinnata</i>		+								hl	b	0	
<i>F. virescens</i>		+								hl	aa	χ	
<i>Gomphonema acuminatum</i> var. <i>acuminatum</i>		+			1,8					i	k	β	
<i>C. placentula</i> var. <i>placentula</i>		+			4,8					hl	k	β	
<i>G. acuminatum</i> var. <i>coronatum</i>		+			1					i	b	β	
<i>G. augur</i>										i	aa	β	
<i>G. constrictum</i> var. <i>constrictum</i>		+			1,8					i	b	β	
<i>G. constrictum</i> var. <i>capitatum</i>		+			1					i	b	β	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>G. gracile</i>		+								i	aa	β	
<i>G. intricatum</i>		+		+						i	b	0	
<i>G. olivaceum</i>		+		+		6	10			i	b	β	
<i>G. parvulum</i>		+								i	b	α	
<i>Hantzschia amphioxys</i>		+								i	k	α	
<i>Melosira distans</i>		+								i	b	0	
<i>M. varians</i>		+			6					hl	k	β	
<i>Meridion circulare</i>		+			1					hb	k	χ -0	
<i>Navicula cryptocephala</i>	+	+			7,8					hl	k	α	
<i>N. cuspidata</i>		+								i	-	β -0	
<i>N. exigua</i>	+	+								i	k	β	
<i>N. lacustris</i> var. <i>lacustris</i>		+				1,6				i	b	0	
<i>N. lacustris</i> var. <i>paralella</i>		+				1,6				i	b	-	
<i>N. menisculus</i>		+								hl	k	β - α	
<i>N. radiosa</i>		+			9	6				i	b	0- β	
<i>Neidium affine</i>		+								i	b	0	
<i>N. irrides</i>		+								hb	b	0	
<i>Nitzschia acicularis</i>		+								i	k	α	
<i>N. gracilis</i>		+								i	k	0	
<i>N. palea</i>		+								i	k	α	
<i>N. sublinearis</i>		+					2			i	b	0- β	
<i>Opephora martyi</i>		+								i	b	0	
<i>Pinnularia acrosphaeria</i>		+			8					i	k	-	
<i>P. borialis</i>	+	+								i	aa	χ	
<i>P. brevicostata</i>		+								i	b	-	
<i>P. intermedia</i>		+								i	b	χ	
<i>P. major</i>		+								i	k	β	
<i>P. viridis</i>		+								i	k	β	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Stauroneis anceps</i> var. <i>anceps</i>	+	+								i	k	β	
<i>S. anceps</i> var. <i>hyalina</i>	+	+								i	b	0	
<i>S. phoenicenteron</i>		+			4					i	k	β	
<i>S. smithii</i>		+								i	b	0- α	
<i>Synedra acus</i>		+			1					i	k	0- α	
<i>S. amphicephala</i>		+			1					i	k	χ	
<i>S. capitata</i>		+								i	k	β	
<i>S. minuscula</i>		+			1					hl	k	-	
<i>S. tabulata</i>		+			1					mh	k	α - β	
<i>S. ulna</i>		+			1,8					i	k	β	
<i>S. vaucheriae</i>		+		+	8,10	1	1,10			i	k	β	
<i>Surirella gracilis</i>		+								-	-	-	
<i>S. linearis</i>		+								-	-	-	
<i>Tabellaria fenestrata</i> var. <i>asterionelloides</i>	+									-	-	-	
<i>T. fenestrata</i> var. <i>fenestrata</i>		+			1,8		2			hb	k	0- β	
<i>T. fenestrata</i> var. <i>intermedia</i>		+			1		2,6			hb	b	0	
<i>T. flocculosa</i>		+			1,4		2			hb	aa	0- χ	
Xanthophyta													
<i>Aeronemum polymorphum</i>		+			8					-	-	-	
<i>Asteroglea gelatinosa</i>		+			10					-	-	-	
<i>Botrydiopsis arhisa</i>		+								hb	k	-	
<i>B. eriensis</i>		+				7				-	-	-	
<i>Botryochloris cumulata</i>	+	+								-	-	-	
<i>Characiopsis aristulata</i>	+				10		5			-	-	-	
<i>Ch. borziana</i>	+							4		-	-	-	
<i>Ch. cederrentzi</i>		+			9					-	-	-	
<i>Ch. elegans</i>	+	+		+	9	2,6,7		1,5		-	-	-	
<i>Ch. grandis</i>		+			7,8					-	-	-	
<i>Ch. longipes</i>	+	+						5		-	-	-	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Ch. minima</i>		+								-	-	-	
<i>Ch. minuta</i>	+	+		+	5,8			2,3,4		-	k	-	
<i>Ch. obtusa</i>	+	+						1,2		-	-	-	
<i>Ch. pyriformis</i> var. <i>pyriformis</i>	+							4		-	k	-	
<i>Ch. pyriformis</i> var. <i>subsessilis</i>	+							4		-	-	-	
<i>Ch. saccata</i>	+	+			8			2,3,4	2,3	-	-	-	
<i>Ch. sphagnicola</i>		+			10					-	-	-	
<i>Ch. spinifer</i> var. <i>gracilis</i>	+	+						2,3,4		-	-	-	
<i>Ch. spinifer</i> var. <i>spinifer</i>	+	+						2,3,4		-	-	-	
<i>Ch. sublinearis</i>	+	+						2,3		-	-	-	
<i>Ch. submalleolus</i>	+			+						-	-	-	
<i>Chloropedia plana</i>	+	+								-	-	-	
<i>Chlorothecium clava</i>	+									-	-	-	
<i>Ch. pirottae</i>		+				7				-	-	-	
<i>Chytridiochloris natrophilum</i>	+	+			10		1	3	2,3,4	2,3,4	-	-	-
<i>Ch. scherffelii</i>		+		+	10		10				-	-	-
<i>Chlorocloster pachychlamus</i>	+	+						2,3			-	-	-
<i>Chlorogibba trochisciaeformis</i>		+				7				-	-	-	
<i>Chlorollantus attenuatum</i>		+				7				-	-	-	
<i>Gloeoskene turfosa</i>		+								-	-	-	
<i>Gloeobotrys chlorinus</i>		+			2					-	-	-	
<i>G. ellipsoideus</i>		+				9				-	-	-	
<i>G. monochloron</i>	+	+					9			-	-	-	
<i>Goniochloris pulchra</i>		+				9				-	-	-	
<i>Merismogloea ellipsoidea</i>	+	+								-	-	-	
<i>Mischococcus sphaerocephalus</i>	+	+								-	-	-	
<i>Perone dimorpha</i>		+			1					-	-	-	
<i>Peroniella minuta</i>		+		+	10		10			-	-	-	
<i>Tetraedriella polichloris</i>		+				7			2,5		-	-	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Tribonema aequalis</i>		+			7,8					i	-	-	
<i>T. ambiguum</i>		+				2				-	-	-	
<i>T. minus</i>		+			10					i	k	$\chi\beta$	
<i>T. pyrenigerum</i>	+	+				9	1			-	-	-	
<i>T. subtilissimum</i>		+								i	b	-	
<i>T. viride</i>	+	+					2,9			i	k	0- α	
<i>T. vulgare</i>	+	+								i	k	χ -0	
<i>Vischeria gibbosa</i>		+			2					-	-	-	
Rhodophyta													
<i>Audoninella hermannii</i>		+	+							-	-	-	
<i>Chantransia chalybea</i>		+	+							-	-	0	
Chlorophyta													
<i>Ankistrodesmum acuminatus</i>	+									i	k	β	
<i>A. falcatus</i>		+			8					hb	k	$\beta\alpha$	
<i>A. fusiformis</i>		+			8					i	k	-	
<i>Ankyra ancora f. ancora</i>	+	+		+	6			2		i	k	-	
<i>A. ancora f. spinosa</i>		+		+	6			2,3,4		-	-	-	
<i>A. ancora f. issaevii</i>		+		+	6			2,3,4	3	-	-	-	
<i>A. judai</i>	+	+						2,3,4,		-	-	-	
<i>Aphanochaete repens</i>		+		+	1,4,7	9	1			-	k	-	
<i>A. polychaete</i>		+			1					-	-	-	
<i>Bicuspidella sessilis</i> var. <i>sessilis</i>		+				6			2,3,4	-	-	-	
<i>B. sessilis</i> var. <i>fusiformis</i>		+				6			2,3,4	-	-	-	
<i>Botriococcus braunii</i>	+									i	k	0- β	
<i>Bulbochaete intermedia</i>		+					1,6,10			-	-	0- β	
<i>B. insignis</i>		+					1,6,10			-	-	-	
<i>B. mirabilis</i>		+			2,4,8,10	1	1,2,10			-	-	0	
<i>B. nana</i>		+		+	7,10	1,2,9	1,10			-	-	0- β	
<i>Chaetopeltis orbicularis</i>		+			7,10					-	-	-	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Chaetophora elegans</i>		+					1			-	k	β -0	
<i>Ch. Incrassata</i>		+					11			-	-	0	
<i>Ch. Pisiformis</i>	+	+					1			-	-	-	
<i>Characium braunii</i>		+		+						i	-	-	
<i>Ch. Ornithocephalum</i>	+	+		+				2,3,4		i	k	-	
<i>Chlamydomonas anureae</i>		+			5		1			-	-	-	
<i>Chlorhormidium flaccidum</i>		+			8					-	-	-	
<i>Chloroplana terricola</i>		+			1					-	-	-	
<i>Cladophora fracta</i>		+				9	1			-	k	β	
<i>C. globulina</i>		+					1			-	k	β	
<i>Closterium intermedium</i>	+	+					6			-	-	-	
<i>C. moniliferum</i>	+	+								i	k	β	
<i>C. parvulum</i>	+									i	k	β	
<i>C. pritchardianum</i>	+	+				6				-	-	-	
<i>C. rostratum</i>		+								-	-	0	
<i>C. tumidulum</i>		+								-	-	-	
<i>Coelastrum indicum</i>	+	+								i	k	-	
<i>C. microporum</i>	+	+								i	k	β	
<i>C. reticulatum</i>	+									i	k	-	
<i>Coenochloris fottii</i>	+	+			9					-	-	-	
<i>C. ovalis</i>	+	+			9					i	k	-	
<i>C. pyrenoidosa</i>	+	+								hl	-	-	
<i>Coenococcus polycocca</i>		+								-	-	-	
<i>Coenocystis subcylindrica</i>		+			9					i	-	-	
<i>Coleochaete irregularis</i>		+			8					-	-	-	
<i>C. orbicularis</i>		+			8					-	-	-	
<i>C. scutata</i>		+		+	4,8	9				-	-	-	
<i>Cosmarium botrytis</i>		+			8					i	k	α	
<i>C. circulare</i>		+				2				-	-	-	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>C. exiguum</i>		+			6					-	-	-	
<i>C. granatum</i>		+			9					i	k	-	
<i>C. humile</i>		+			9					i	-	-	
<i>C. laeve</i>		+			2					hb	k	-	
<i>C. meneghinnii</i>		+			1,8	2,9				i	k	-	
<i>C. moniliforme</i>		+			6					oh	b	-	
<i>C. nitidum</i>		+			9					-	-	-	
<i>C. obtusatum</i>		+			10					i	k	β	
<i>C. pachydermum</i>		+			7					i	k	-	
<i>C. portianum</i>		+			9					i	k	-	
<i>C. reniforme</i>		+				1	2			hb	k	-	
<i>C. subtumidum</i>	+	+								-	-	-	
<i>C. trilobulatum</i>		+			2					-	-	-	
<i>C. turpinii</i>		+								i	k	0	
<i>C. venustum</i>		+			6					i	-	-	
<i>C. undulatum</i> var. <i>undulatum</i>		+								i	k	-	
<i>C. undulatum</i> var. <i>crenulatum</i>		+								i	k	-	
<i>C. undulatum</i> var. <i>minutum</i>		+								-	-	-	
<i>Cosmoastrum brebissonii</i>		+	+							-	-	-	
<i>C. muticum</i>		+	+							i	k	-	
<i>C. punctulatum</i>		+	+							i	k	0	
<i>Crucigenia fenestrata</i>		+			2					-	-	β	
<i>C. irregularis</i>		+			6					i	k	-	
<i>C. quadrata</i>		+			6					i	k	β	
<i>C. tetrapedia</i>		+			2					i	k	0-β	
<i>Desmidium cylindricum</i>		+								i	k	-	
<i>D. schwartzii</i>		+								i	k	0	
<i>Dictyosphaerium anomalum</i>	+	+								i	-	-	
<i>D. ehrenbergianum</i>		+								i	-	β	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>D. pulchellum</i>		+									hl	k	β
<i>Didymocystis planctonica</i>	+										-	-	-
<i>Elakatothrix genevensis</i>		+			1						-	-	-
<i>Endoclonium polymorphum</i>		+			8						-	-	-
<i>Fernandinella alpina</i>		+									-	-	-
<i>Gonatozygon brebissonii</i>		+				6					hb	k	-
<i>G. monotaenium</i>		+				6					hb	k	-
<i>Gonium pectorale</i>	+	+									i	k	p- α
<i>Granulocystis verrucjsa</i>		+			2						-	-	-
<i>Heleochloris palida</i>	+										-	-	-
<i>Hyaloraphidium contortum</i>		+			2						i	k	-
<i>Hydriatum crassiapex</i>		+		+		6					-	-	-
<i>Korschicoviella gracillipes</i> var. <i>gracillipes</i>	+										-	-	-
<i>K. gracillipes</i> var. <i>minor</i>	+										-	-	-
<i>K. limnetica</i>	+	+			9	6,7		1,2	2,3,4		-	-	-
<i>Koliella longiseta</i>	+										i	k	-
<i>Microspora stagnorum</i>		+	+								-	-	-
<i>M. tenerrima</i>		+	+								-	-	-
<i>Monoraphidium arcuatum</i>		+			2						i	-	β
<i>Mougeotia capucina</i>		+					9				-	-	-
<i>M. elegantula</i>		+					9				-	-	-
<i>M. notabilis</i>		+				2					-	-	-
<i>M. parvula</i>		+			1						-	-	-
<i>M. scalaris</i>	+	+				9					i	k	-
<i>M. sp. st.</i>		+				2	2,6,10				-	-	-
<i>Oedogonium intermedium</i>		+					9				-	-	-
<i>O. macrandrium</i>		+					1				-	-	-
<i>O. nodulosum</i>		+					9				-	-	-
<i>O. pringsheimii</i>		+			10		10				-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>O. pseudoboscii</i>		+					2			-	-	-	
<i>O. pusillum</i>		+		+	10		1,10			-	-	-	
<i>O. undulatum</i>		+		+	4,8,9,10	1,9	1,2,10			i	k	-	
<i>O. sp.</i>	+	+		+			10			-	-	-	
<i>Oocystis elliptica</i>		+				6				-	-	-	
<i>O. lacustris</i>	+	+			7	6				hl	k	β-0	
<i>O. marssonii</i>		+			7					-	-	-	
<i>O. solitaria</i>	+	+				6				i	k	-	
<i>O. submarina</i>		+			7					i	k	-	
<i>Palmella microscopica</i>		+								-	-	-	
<i>Pandorina morum</i>		+								i	k	β	
<i>Pediastrum boryanum</i> var. <i>boryanum</i>	+	+				1,2,6				i	k	β	
<i>P. boryanum</i> var. <i>longicorne</i>		+				1,2,6				-	-	-	
<i>P. duplex</i>		+				1,2,6				i	k	β	
<i>P. tetras</i>		+			7,8	1				i	k	β-0	
<i>Penium polymorphum</i>		+								-	-	-	
<i>P. margaritaceum</i>		+								-	-	-	
<i>Pleurotaenium coronatum</i>	+	+			9					-	-	-	
<i>P. ehrenbergii</i>	+	+								i	k	-	
<i>P. minutum</i>	+	+								-	-	-	
<i>P. simplissimum</i>	+	+								-	-	-	
<i>P. trabecula</i>	+	+								i	k	0	
<i>P. truncatum</i>	+	+								-	-	-	
<i>Protococcus viridis</i>		+								-	-	β	
<i>Quadrigula korschikoffii</i>	+									-	-	-	
<i>Rhopalosolen cylindrica</i>	+	+							2,3	2,3,5	-	-	-
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i>		+								-	-	-	
<i>Schroederia nitzchioides</i>	+	+				6		2,3		2,3	-	-	-
<i>S. robusta</i>	+	+				6		2,3		2,3	i	k	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>S. setigera</i>	+	+						2	1,2,3		i	k	β
<i>S. spiralis</i>	+	+									-	-	β
<i>Scenedesmus acuminatus</i> var. <i>acuminatus</i>		+				1					i	k	β
<i>S. acuminatus</i> var. <i>elongatus</i>		+									i	-	-
<i>S. apiculatus</i>		+				6					i	-	-
<i>S. bicaudatus</i>	+	+									-	-	-
<i>S. bijugatus</i>	+	+				6,9	1				i	k	β
<i>S. brasiliensis</i>		+									-	-	β
<i>S. circumfusus</i>		+				9					-	-	-
<i>S. costatus</i>		+				1					-	-	-
<i>S. ellipticus</i>	+	+			1,7,9	1,2,9				2,3	-	-	-
<i>S. incrassatum</i>		+					9				-	-	-
<i>S. insignis</i>	+										-	-	-
<i>S. lefevrii</i>		+				6					-	-	-
<i>S. magnus</i>		+					10				-	-	-
<i>S. obliquus</i>		+									i	k	β
<i>S. obtusus</i>		+			10		9				i	-	-
<i>S. perforatus</i> var. <i>perforatus</i>		+				2					-	-	-
<i>S. perforatus</i> var. <i>spinulosus</i>		+				2					-	-	-
<i>S. quadricauda</i> var. <i>asymmetricus</i>	+	+	+		1	9					-	-	-
<i>S. quadricauda</i> var. <i>quadricauda</i>	+	+			9	6,9	1				hl	k	$\alpha\text{-}\beta$
<i>S. quadricauda</i> var. <i>longispina</i>		+									-	-	β
<i>S. serratus</i>	+	+									i	-	-
<i>S. verrucosus</i>	+	+									-	-	β
<i>Sorastrum spinulosum</i>		+			9						-	-	-
<i>Sphaerocystis planctonica</i>		+									i	k	-
<i>Spirogyra tenuissima</i>		+					10				-	-	$\chi\text{-}0$
<i>S. laxa</i>		+									oh	k	-
<i>S. varians</i>		+		+			10				oh	k	$\beta\text{-}\alpha$

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Spondylosium papillosum</i>		+									hb	k	-
<i>S. planum</i>		+									i	aa	-
<i>S. pulchellum</i>		+									-	-	-
<i>Staurastrum arcticson</i>		+					6				-	-	-
<i>S. crenulatum</i>		+			5						-	-	-
<i>S. forficulatum</i>		+									-	-	-
<i>S. gracile</i>		+			8						i	k	0-β
<i>S. paradoxum</i>		+									i	k	-
<i>Stigeoclonium farctum</i>		+			1						-	-	-
<i>S. prostratum</i>		+			1						-	-	-
<i>Tetraedron minimum</i>		+					2				i	k	β
<i>T. triangulare</i>		+				9					i	k	-
<i>Tetraspora gelatinosa</i>											-	-	0
<i>T. lacustris</i>											i	k	-
<i>Tetrastrum komarekii</i>		+					6				-	-	-
<i>Trochiscia granulata</i>	+	+			7						oh	-	-
<i>Ulothrix subtilissimum</i>											i	-	0-α
<i>U. variabilis</i>		+			5		1				i	k	0
<i>U. zonata</i>	+	+			8	1	1				i	b	0-α
<i>U. intermedium</i>											i	k	0
<i>Westella botryoides</i>	+										-	-	β
<i>Xantidium armatum</i>		+					6				-	-	-
<i>Zygnum sp.</i>		+					2				-	-	-
Charophyta													
<i>Chara</i> sp.		+									-	-	-
<i>Nitella</i> sp.		+									-	-	-

Примечание 1:

1 - *Phragmites australis* – тростник южный; 2 - *Equisetum fluviatile* – хвощ приречный; 3 - *Carex acuta* – осока острая; 4 - *Hippurus vulgaris* – водяная сосенка обыкновенная; 5 - *Sagittaria sagittifolia* – стрелолист обыкновенный; 6 - *Nuphar lutea* – кубышка желтая; 7 - *Nymphaea candida*

– кувшинка белоснежная; 8 - *Lemna minor* – ряска малая; 9 - *Potamogeton perfoliatus* – рдест пронзенолистный; 10 - *Sparganium angustifolium* – ежеголовник узколистный; 11 - *Ceratophyllum demersum* – роголистник погруженный.

Примечание 2:

1 - *Rotatoria* – коловратки (*Brachionus*, *Kellicottia*); 2 - *Cladocera* - ветвистоусые ракообразные (*Daphnia*, *Sida*, *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Leptodora*, *Polypheirus*); 3 - *Copepoda* - веслоногие ракообразные (*Cyclops*, *Eudiaptomus*); 4 - Простейшие (субвойки); 5 - Губки - бадяги (*Spongilla lacustris*), 6 - Личинки насекомых.

Примечание 3:

Галобность: oh – олигогалоб, hl – галофил, i – индифферент, hb – галофоб.

Распространение: k – космополит, b – boreальный, aa – арктоальпийский.

Сапробность: χ - ксеносапробность, 0 – олигосапробность, β – мезосапробность, α – мезосапробность, p – полисапробность; переходные зоны: χ -0; 0- χ ; χ - β ; 0- β ; β -0; 0- α ; β - α ; α - β ; β -p; α -p; p- α .

Итак, в планктонных пробах в пелагиали найдено 168 видов и разновидностей водорослей (33,1%) из 7 отделов, с доминированием зеленых – 52 вида и разновидностей, синезеленых – 42, желтозеленых – 24, динофитовых – 22, диатомовых и золотистых – по 12 видов и разновидностей (табл. 2).

В литоральной зоне озера присутствовали 423 видовых и внутривидовых таксона (83,3%) из 10 отделов, где доминантами выступали представители 4-х отделов: зеленые – 169 видов и разновидностей, диатомовые – 80, синезеленые – 71, желтозеленые – 42, золотистые, динофитовые – по 19 видов и разновидностей (табл. 2).

В обрастаниях высших водных растений присутствовали как эпифиты (266 видов и разновидностей, 52,3%) из 7 отделов, так и эпизоиты (38 видов и разновидностей, 1,6%) из 6 отделов. Чаще всего они были представителями зеленых - хлорококковых и желтозеленых, реже синезеленых, диатомовых и золотистых водорослей. В литорали озера эпизоиты встречались на сувойках, ветвистоусых ракообразных, губках- бадягах и личинках насекомых, находящихся на высших водных растениях (табл. 1, 2, конспект флоры).

Известно, что водоросли являются хорошими индикаторами среды обитания. Экологический анализ флоры водорослей оз. Глубокого дал возможность найти данные для оценки галобности водоема по 217 видам (42,7%), среди которых доминировали индифференты – 159 видов (31,3%), галофилы – 35 видов (6,9%) и галофобы – 19 видов (3,7%). Роль олигогалобов была ничтожно мала (4 вида или 0,8%). Найдены также данные по географической характеристике 174 видов или 34,2% обнаруженной в озере микрофлоры. Наибольшее количество водорослей в изучаемом водоеме: космополитов – 141 вид (27,7%), boreальных видов – 27 (5,3%), меньше арктоальпийских – 6 видов (1,2%). Эти данные, в основном, приводятся для зеленых, диатомовых и синезеленых водорослей (табл. 2).

По сравнению с другими группами организмов, биоиндикационные аспекты экологии водорослей наиболее проработаны. Однако большую трудность создает отсутствие полных сводок по характеристикам видов – индикаторов органического загрязнения. Показатели сапробности можно было установить для 171 вида и разновидности (33,7%) водорослей озера. Это представители 9 отделов, среди которых 81 вид (16,8%) может быть отнесен к чистым зонам сапробности (χ , χ -0, 0- χ , χ - β , 0- β , 0, β -0, 0- α). Показателями зон незначительного загрязнения (β , β - α , α - β) является 81 вид (16%). Всего 7 видов флоры (1,4%) представляют собой α -мезосапробов. Только 1 вид р- α - мезосапроб. Не найдены представители р - сапробной зоны (табл. 3).

Таблица 2. Распределение видов водорослей разных отделов по экологическим группам

Отделы	Планктон пелагиали	Литораль	Всплы-вающие «плюшки»	Эпифиты		Эпизооты	Галобность				Распространение		
				на водорослях	на высших водных растениях		oh	hl	I	hb	k	b	aa
Cyanophyta	42	71	12	5	52	3	-	16	23	10	34	6	1
Dinophyta	22	19	-	1	13	1	-	-	4	-	4	-	-
Cryptophyta	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chrysophyta	12	19	-	5	13	2	-	-	7	1	4	-	-
Xanthophyta	24	42	-	5	27	15	-	-	5	-	4	-	-
Bacillariophyta	12	80	10	4	44	-	-	15	50	2	26	19	3
Euglenophyta	4	16	-	-	10	3	-	-	4	-	4	-	-
Chlorophyta	52	169	6	12	107	14	4	4	66	6	66	2	2
Charophyta	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rhodophyta	-	2	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Всего	168	423	30	32	266	38	4	35	159	19	141	27	6
%	33,1	83,3	5,9	6,3	52,3	1,6	0,8	6,9	31,3	3,7	27,7	5,3	1,2

Таблица 3. Распределение видов водорослей разных отделов по зонам сапробности

Отделы	зоны сапробности													
	χ	χ -0	0- χ	χ - β	0- β	0	β -0	0- α	β	β - α	α - β	α	p- α	всего
Cyanophyta	-	1	-	-	4	1	2	-	17	4	-	-	-	29
Euglenophyta	-	-	-	-	-	1	-	1	5	2	1	-	-	10
Dinophyta	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	4
Cryptophyta	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	2
Chrysophyta	-	-	-	-	-	1	4	-	-	2	-	-	-	7
Bacillariophyta	2	3	1	1	20	10	2	-	18	2	-	6	-	65
Xanthophyta	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	3
Rhodophyta	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Chlorophyta	-	1	-	-	4	9	3	2	26	2	1	1	1	50
ИТОГО	2	6	1	1	30	30	7	4	68	10	3	7	1	171
%	0,4	1,2	0,2	0,2	5,9	5,9	1,4	0,8	13,4	2	0,6	1,4	0,2	33,7

Таким образом, в озере Глубоком среди водорослей преобладают индифференты и космополиты. Санитарно – биологический анализ по степени сапробности позволяет оценить воду озера Глубокого как «чистую» на основании нахождения видов-индикаторов чистых вод (ксеносапробы, олигосапробы и β-мезосапробы), а местами, особенно в литоральной зоне – как «удовлетворительно чистую», поскольку здесь найдены водоросли α-мезосапробы и р-α -мезосапробы.

**КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ВОДОРОСЛЕЙ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО
(впервые найденные виды и разновидности отмечены - *)**

Отдел CYANOPHYTA – СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс CHROOCOCCOPHYCEAE

Порядок CHROOCOCCALES

Семейство Synechococcaceae

*1(1) *Dactylococcus irregularis* G.M.Smith

*2(2) *D. raphidioides* Hansg.

Семейство Holopediaceae

*3(3) *Holopedia geminata* Lagerh.

4(4) *H. irregularis* Lagerh.

Семейство Merismopediaceae

*5(5) *Merismopedia glauca* (Ehr.) Naeg.

*6(6) *M. major* (Smith) Geitl.

7(7) *M. punctata* Meyen

*8(8) *M. tenuissima* Lemm.

Семейство Microcystidaceae

*9(9) *Aphanethece clathrata* W. et G.S.West f. clathrata

9(10) *A. clathrata* f. *brevis* (Bachm.) Elenk.

*10(11) *A. elabens* (Bréb.) Elenk.

*11(12) *A. nidulans* Richter in Wittr. et Nordst.

*12(13) *A. stagnina* (Spreng.) B.- Peters. et Geitl. emend.

13(14) *Microcystis aeruginosa* Kuetz. emend. Elenk. f *aeruginosa*

*13(15) *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk.

*14(16) *M. ichthyoblabe* Kuetz.

*15(17) *M. muscicola* (Menegh.) Elenk.

16(18) *M. pulvorea* (Wood.) Forti emend. f. *pulvorea*

16(19) *M. pulvorea* f. *parasitica* (Kuetz.) Elenk.

*16(20) *M. pulvorea* f. *pracina* (Wittr.) Lemm.

Семейство Gloeocapsaceae

*17(21) *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollerb.

18(22) *G. minuta* Naeg.

*19(23) *G. minima* (Keissl.) Hollerb. ampl.

20(24) *G. minor* (Kuetz.) Hollerb. ampl.

*21(25) *G. punctata* Naeg. ampl. Hollerb.

22(26) *G. turgida* (Kuetz.) Hollerb. emend.

*23(27) *G. vacuolata* (Skuja) Hollerb.

Семейство Coelosphaeriaceae

*24(28) *Coelosphaerium dubium* Grun.

*25(29) *C. kuetzingianum* Naeg.

*26(30) *C. minutissimum* Lemm.

*27(31) *C. pusillum* Van Goor

Семейство Gomphosphaeriaceae

28(32) *Gomphosphaeria lacustris* Chod. f. *lacustris*

*28(33) *G. lacustris* f. *compacta* (Lemm.) Elenk.

Порядок ENTOPHYDALIDALES

Семейство Chlorogloeaceae

29(34) *Chlorogloea microcystioides* Geitl.

Класс CHAMAESIPHONOPHYCEAE

Порядок PLEUROCAPSALES

Семейство Pleurocapsaceae

*30(35) *Xenococcus gracilis* Lemm.

*31(36) *X. kernerii* Hansg.

Порядок DERMOCAPSALES

Семейство Chamaesiphonaceae

*32(37) *Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst.

Класс HORMOGONIOPHYCEAE

Порядок OSCILLATORIALES

Семейство Oscillatoriaceae

*33(38) *Lyngbya brevissima* (Kuetz.) Hansg.

*34(39) *L. kossinskajae* Elenk.

*35(40) *L. kuetzingii* (Kuetz.) Shmidle

*36(41) *L. lacustris* Lemm.

*37(42) *L. limnetica* Lemm.

38(43) *Oscillatoria agardhii* Gom.

*39(44) *O. amphibia* Ag.

*40(45) *O. chalybea* (Mert.) Gom.

*41(46) *O. granulata* Gardner

*42(47) *O. irrigua* (Kuetz.) Gom.

*43(48) *O. lacustris* (Kleb.) Geitl.

*44(49) *O. mirabilis* Bocher.

*45(50) *O. mucicola* Lemm.

*46(51) *O. ornata* (Kuetz.) Gom. f. *ornata*

*46(52) *O. ornata* f. *planctonica* Elenk.

*47(53) *O. planctonica* Wolosz.

*48(54) *O. subtilissima* Kuetz.

49(55) *O. tenuis* Ag.

*50(56) *Phormidium ambiguum* Gom.

*51(57) *P. mucicola* Hub.-Pestalozzi et Naum.

*52(58) *P. tenue* (Menegh.) Gom.

*53(59) *Spirulina laxissima* G.S.West.

*54(60) *Symploca muscorum* (Ag.) Gom.

Порядок NOSTOCALES

Семейство Nostocaceae

*55(61) *Nostoc kihlmani* (Lemm.) Elenk.

*56(62) *N. linckiae* (Lemm.) Elenk.

57(63) *N. microscopica* (Carm.) Elenk.

Семейство Anabaenaceae

*58(64) *Anabaena aequalis* Borge f. *aequalis*

*58(65) *A. aequalis* f. *major* Aptek.

*59(66) *A. affinis* Lemm.

*60(67) *A. berezowskii* Ussatsch.

*61(68) *A. constricta* (Szaf.) Geitl.

- *62(69) *A. ellipsoidens* Bolochonz. emend. Woronich.
 - 63(70) *A. flos-aquae* (Lyngb.) Breb.
 - *64(71) *A. hassalii* (Kuetz.) Wittr.f. *hassalii*
 - *64(72) *A. hassalii* f. *minor* V. Polansk.
 - 65(73) *A. lemmermannii* P. Richt.
 - *66(74) *A. poulseniana* B.— Peters.
 - *67(75) *A reniformis* Lemm. emend Aptek.
 - *68(76) *A. sigmoidea* Nygaard
 - *69(77) *A. solitaria* Kleb.
 - 70(78) *A. spiroides* Kleb.var. *spiroides*
 - *70(79) *A. spiroides* var. *degenerativa* (Woronich.) Elenk.
 - *71(80) *A. variabilis* Kuetz. f. *variabilis*
 - *71(81) *A. variabilis* f. *tenuis* Popova
- Семейство Aphanizomenonaceae***
- 72(82) *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs
- Семейство Scytonemataceae***
- 73(83) *Tolypothrix distorta* (Fl. Dan.) Kuetz.
- 74(84) *T. tenuis* Kuetz.

Семейство Rivulariaceae

- *75(85) *Calothrix braunii* Born. et Flat.
- *76(86) *C. kossinskajae* V. Poljansk.
- 77(87) *Rivularia aquatica* (de Wild.) Geitl. sensu lat.
- *78(88) *R. dura* Roth.
- *79(89) *R. planctonica* Elenk.
- *80(90) *Gloeotrichia longicauda* Schmidle
- *81(91) *G. natans* (Hedw.) Rabenh.
- *82(92) *G. pisum* (Ag.) Thur.

Отдел EUGLENOPHYTA – ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс EUGLENOPHYCEAE

Порядок EUGLENALES

Семейство Euglenaceae

- *1(1) *Euglena acus* Ehr.
- *2(2) *Phacus striatus* France
- *3(3) *Trachelomonas abrupta* Swir.
- *4(4) *T. granulosa* Playf.
- 5(5) *T. hispida* (Perty) Stein emend. Defl.var. *hispida*
- 5(6) *T. hispida* var. *punctata* Lemm.
- 6(7) *T. oblonga* Lemm.var. *oblonga*
- *6(8) *T. oblonga* var. *ovalis* (Playf.) Popova f. *ovalis*
- *6(9) *T. oblonga* var. *ovalis* f. *punctata* Popova
- *7(10) *T. verrucosa* Stokes
- 8(11) *T. volvocina* Ehr. var. *volvocina*
- 8(12) *T. volvocina* var. *subglobosa* Lemm. emend. Swir.
- *8(13) *T. volvocina* var. *punctata* Playf.

Семейство Colaciaceae

- *9(14) *Colacium vesiculosum* Ehr. f. *vesiculosum*
 - *9(15) *C. vesiculosum* f. *cyclopicola* (Gicklh.) Popova
 - *9(16) *C. vesiculosum* f. *arbuscula* (Stein) Hub.-Pest. (= *C. arbuscula* Stein)
- Порядок PERANEMATALES
- Семейство Petalomonadaceae***

*10(17) *Notosolenus apocamptus* Stokes

Отдел DINOPHYTA – ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс DINOPHYCEAE

Порядок GYMNODINIALES

Семейство Gymnodiniaceae

*1(1) *Amphidinium geitleri* Hub.-Pest.

*2(2) *A. lacustre* Stein

*3(3) *A. mucicolum* Conrad

4(4) *Gymnodinium eurytopum* Skuja

*5(5) *G. discoideale* Harris

*6(6) *G. macronucleum* Litv.

*7(7) *G. oligoplacatum* Skuja

*8(8) *G. purpureum* Skuja

*9(9) *G. simile* Skuja

*10(10) *G. wawricae* Schiller

*11(11) *Katodinium woloszynskae* (Shiller) Fott

*12(12) *K. vorticella* (Stein) Fott (=*Gymnodinium vorticellum* Stein)

*13(13) *Woloszynskae ordinata* (Skuja) Thompson

Порядок PERIDINIALES

Семейство Peridiniaceae

14(14) *Ceratium hirundinella* (O.F. Muell.) Berg. тип *hirundinella*

*14(15) *C. hirundinella* тип *carinithianum*

14(16) *C. hirundinella* тип *furcoides* (Levander) Schroeder

14(17) *C. hirundinella* тип *gracile* Bachmann

14(18) *C. hirundinella* тип *robustum* (Amb.) Bachmann

15(19) *Peridiniopsis berolinense* (Lemm.) Bourr. (=*Glenodinium berolinense* (Lemm.) Lindem.)

*16(20) *P. quadridens* (Stein) Bourr. (=*G. quadridens* (Stein) Schiller)

17(21) *Peridinium cinctum* (O.F. Muell.) Ehr.

*18(22) *P. inconspectum* Lemm.

*19(23) *P. intermedium* Thompson

*20(24) *P. palustre* (Lindemann) Lefévre

*21(25) *P. pusillum* (Penard) Lemm.

22(26) *P. willei* Huitfeld-Kaas.

*23(27) *P. umbonatum* Stein

Порядок DINOCOCCALES

Семейство Phytodiniaceae

*24(28) *Cystodinium aeruginea* (Pascher) Bourr.

*25(29) *C. obtusata* Pascher

*26(30) *Dinococcus oedogonii* (P. Richter) Pacher emend. Geitler

Отдел CRYPTOPHYTA – КРИПТОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс CRYPTOPHYCEAE

Порядок CRYPTOMONADALES

Семейство Cryptomonadaceae

1(1) *Cryptomonas marsonii* Skuja

2(2) *C. ovata* Ehr.

3(3) *Chroomonas acuta* Uterm.

Отдел CHRYSORPHYTA – ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс CHRYSOPHYCEAE

Порядок CROMULINALES
Семейство Chromulinaceae

*1(1) *Chromulina crassa* Bachmann

Семейство Chrysococcaceae

*2(2) *Lepochromulina calyx* Scherffel

3(3) *Chrysococcus rufescens* Klebs

Семейство Myxochrysidaceae

*4(4) *Myxochrysis paradoxa* Pascher

Порядок OCHROMONADALES

Семейство Ochromonadaceae

*5(5) *Ochromonas crenata* Klebs

Семейство Dinobryonaceae

*6(6) *Dinobryon bavaricum* Imhof.

*7(7) *D. calyciforme* Bachm.

*8(8) *D. cylindricum* Imhof.

9(9) *D. divergens* Imhof. var *divergens*

*9(10) *D. divergens* var. *angulatum* (Seligo) Brunthaler

*10(11) *D. polymorpha* (Lund.) Hill. et Asm.

*11(12) *D. sertularia* Ehr.

*12(13) *Epipyxis aurea* (Bourr.) Hill. et Asmund

*13(14) *Stokesiella epipyxis* Pascher

*14(15) *Stylochrisalis parasitica* Stein

Семейство Synuraceae

*15(16) *Mallomonas allorgei* (Dofl.) Conrad

16(17) *M. caudata* Iwanoff

*17(18) *M. fastigata* Zacharias var. *fastigata*

*17(19) *M. fastigata* var. *macrolepsis* Conrad

*18(20) *M. longiseta* Lemm.

*19(21) *M. playfairi* Conrad

*20(22) *M. tonsurata* Teill.

Семейство Chrysosphaeraceae

*21(23) *Chrysosphaera epiphytica* Starmach

*22(24) *Ch. melosirae* (K. Meyer) Bourr. (= *Epichrysis melosirae* K. Meyer)

*23(25) *Ch. paludosa* (Korchik.) Bourr. (= *Epichrysis paludosa* (Korsch.) Pasch.; *Phaeocapsa paludosa* Korsch.)

Порядок STILOCOCCALES

Семейство Stylococcaceae

*24(26) *Chrysocrinus cyanophycearum* Pascher

*25 (27) *Heliochrysis sphagnicola* Pascher

Порядок MONOSIGALES

Семейство Monosigaceae

*26(28) *Diplosiga francei* Lemm.

Отдел BACILLARIOPHYTA – ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс CENTROPHYCEAE

Порядок MELOSIRALES

Семейство Melosiraceae

1(1) *Melosira distans* Kuetz.

2(2) *M. varians* Ag.

Семейство Aulacosiraceae

3(3) *Aulacoseira ambigua* (Grun.) O. Mull.

4(4) *A. granulata* (Ehr.) Simonsen var. *granulata*

*4(5) *A. granulata* var. *angustissima*

Класс PENNATOPHYCEAE

Порядок ARAPHALES

Семейство Fragilariaeae

5(6) *Asterionella formosa* Hass.

6(7) *A. gracillima* (Hantz.) Grun.

*7(8) *Fragilaria bicapitata* A. Mayer

8(9) *F. capucina* Desm.

9(10) *F. crotonensis* Kitt.

10(11) *F. construens* (Ehr.) Grun.

11(12) *F. pinnata* Ehr.

12(13) *F. virescens* Ralfs

13(14) *Synedra acus* Kuetz.

14(15) *S. amphicephala* Kuetz.

15(16) *S. capitata* Ehr.

*16(17) *S. minuscula* Grun.

*17(18) *S. tabulata* (Ag.) Kuetz.

18(19) *S. ulna* (Nitzsch) Ehr.

*19(20) *S. vaucheriae* Kuetz

20(21) *Opephora martyi* Herib.

Семейство Diatomaceae

21(22) *Diatoma tenua* Ag.

22(23) *D. vulgare* Bory

*23(24) *Meridion circulare* Ag.

Семейство Tabellariaceae

24(25) *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kuetz. var. *fenestrata*

24(26) *T. fenestrata* var. *asterionelloides* Grun.

*24(27) *T. fenestrata* var. *intermedia* Grun.

25(28) *T. flocculosa* (Roth) Kuetz.

Порядок RAPHALES

Семейство Naviculaceae

26(29) *Caloneis silicula* (Ehr.) Cl. var. *silicula*

*26(30) *C. silicula* var. *longissima* Scirschow

27(31) *C. undulata* (Greg.) Krammer

28(32) *Navicula cryptocephala* Kuetz.

29(33) *N. cuspidata* (Kuetz.) Kuetz.

30(34) *N. exiqua* (Greg.) Grun.

*31(35) *N. lacustris* Greg. var. *lacustris*

*31(36) *N. lacustris* var. *paralella* Wisl. et Kolbe

32(37) *N. menisculus* Schum.

33(38) *N. radiosa* Kuetz.

*34(39) *Pinnularia acrosphaeria* Bréb.

*35(40) *P. borealis* Ehr.

36(41) *P. brevicostata* Cl.

37(42) *P. intermedia* (Lagerst.) Cl.

38(43) *P. major* (Kuetz.) Rabench.

39(44) *P. viridis* (Nitzsch) Ehr.

40(45) *Stauroneis anceps* var. *anceps* Ehr.

*40(46) *S. anceps* var. *hyalina* Brun. et Perag.

41(47) *S. phoenicenteron* Ehr.

42(48) *S. smithii* Grun.

43(49) *Neidium affine* (Ehr.) Cl.

44(50) *N. irides* (Ehr.) Cl.

Семейство Achnanthaceae

45(51) *Achnanthes affinis* Grun.

*46(52) *A. biasolettiana* (Kuetz.) Grun.

47(53) *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *lanceolata* f. *lanceolata*

47(54) *A. lanceolata* var. *lanceolata* f. *capitata* O. Muell.

48(55) *A. minutissima* Kuetz. var. *minutissima*

*48(56) *A. minutissima* var. *criptocephala* Grun.

49(57) *A. hungarica* Grun.

*50(58) *A. striata* Skv.

51(59) *Cocconeis pediculus* Ehr.

52(60) *C. placentula* Ehr. var. *placentula*

52(61) *C. placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl.

Семейство Eunotiaceae

53(62) *Eunotia arcus* Ehr.

54(63) *E. diodon* Ehr.

55(64) *E. paralella* Ehr.

56(65) *Eunotia valida* Hust.

Семейство Cymbelaceae

57(66) *Amphora ovalis* (Kuetz.) Kuetz.

58(67) *Cymbella aequalis* W.Sm.

59(68) *C. affinis* Kuetz.

60(69) *C. amphicephala* Naeg.

61(70) *C. cistula* (Hemp.) Grun.

62(71) *C. cuspidata* Kuetz.

63(72) *C. sinuata* Greg.

64(73) *C. turgida* (Greg.) Cl.

Семейство Gomphonemataceae

65(74) *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum*

*65(75) *G. acuminatum* var. *coronatum* (Ehr.) W.Sm.

66(76) *G. augur* Ehr.

*67(77) *G. constrictum* Ehr. var. *constrictum*

*67(78) *G. constrictum* var. *capitatum* (Ehr.) Cl.

68(79) *G. gracile* Ehr.

*69(80) *G. intricatum* Kuetz.

70(81) *G. olivaceum* (Lyngb.) Kuetz.

71(82) *G. parvulum* (Kuetz.) Kuetz.

Семейство Epithemiaceae

72(83) *Epithemia argus* (Kuetz.) Kuetz.

73(84) *E. turgida* (Ehr.) Kuetz.

74(85) *E. zebra* (Ehr.) Kuetz.

Семейство Nitzschiaeae

75(86) *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.

76(87) *Nitzschia acicularis* (Kuetz.) W.Sm.

77(88) *N. gracilis* Hantzsch

78(89) *N. palea* (Kuetz.) W.Sm.

*79(90) *N. sublinearis* Hust.

Семейство Surirellaceae

80(91) *Surirella angusta* Kuetz.

81(92) *Surirella gracilis* Grun.

82(93) *S. linearis* W.Sm.

83(94) *S. robusta* Ehr.

84(95) *Cymatopleura elliptica* (Lewis) Bréb.

Отдел XANTHOPHYTA – ЖЕЛТОЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс XANTHOCOCCOPHYCEAE

Порядок HETEROCOCCALES

Семейство Pleurochloridaceae

*1(1) *Botrydiopsis arhiza* Borzi

*2(2) *B. eriensis* Snow.

*3(3) *Chlorogibba trochisciaeformis* Geitl.

*4(4) *Chlorocloster pachychlamys* Pasch.

*5(5) *Goniochloris pulchra* Pasch.

*6(6) *Tetraedriella polychloris* Skuja

*7(7) *Vischeria gibbosa* Pasch.

Семейство Characiopsidaceae

*8(8) *Characiopsis aristulata* Beck-Mann.

*9(9) *Ch. borziana* Lemm.

*10(10) *Ch. elegans* Ettl

*11(11) *Ch. cedercreutzii* Pasch.

*12(12) *Ch. grandis* Pasch.

13(13) *Ch. longipes* (Rabenh.) Borzi

*14(14) *Ch. minima* Pasch.

*15(15) *Ch. minuta* (A. Br.) Lemm.

*16(16) *Ch. obtusa* (Ettl) Ettl.

*17(17) *Ch. pyriformis* (A..Br.) Borzi var. *pyriformis*

*17(18) *Ch. pyriformis* var. *subsessilis* Lemm.

*18(19) *Ch. saccata* Carter

*19(20) *Ch. sphagnicola* Pasch.

*20(21) *Ch. spinifer* Printz var. *spinifer*

*20(22) *Ch. spinifer* var. *gracilis* Ettl

*21(23) *Ch. sublinearis* Pasch.

*22(24) *Ch. submalleolus* Starmach

*23(25) *Chytridiochloris natrophilum* (Hortobagyi) Starmach

*24(26) *Ch. scherffelii* (Pasch.) Ettl

*25(27) *Perone dimorpha* Pasch.

*26(28) *Peroniella minuta* Rich.

Семейство Botryochloridaceae

*27(29) *Botryochloris cumulata* Pasch.

Семейство Gloeobotrydaceae

*28(30) *Asterogloea gelatinosa* Pasch.

*29(31) *Gloeobotrys chlorinus* Pasch.

*30(32) *G. ellipsoideus* Pasch.

*31(33) *G. monochloron* Ettl

*32(34) *Gloeoskene turfosa* Fott

*33(35) *Merismogloea ellipsoidea* Pasch.

Семейство Mischococcaceae

*34(36) *Mischococcus sphaerocephalus* Visch.

Семейство Sciadiaceae

*35(37) *Chlorallantus attenuatum* Pasch.

*36(38) *Chlorothecium clava* Pasch.

*37(39) *Ch. pirottae* Borzi

Класс XANTHOTRICHOPHYCEAE

Порядок TRIBONEMATALES

Семейство Tribonemataceae

- *38(40) *Tribonema aequale* Pasch.
- 39(41) *T. ambiguum* Skuja
- 40(42) *T. minus* Hazen
- *41(43) *T. pyrenigerum* Pasch.
- *42(44) *T. subtilissimum* Pasch.
- *43(45) *T. viride* Pasch.
- 44(46) *T. vulgare* Pasch.

Порядок HETEROCLONIALES

Семейство Chloropediaceae

- *45(47) *Chloropedia plana* Pasch.

Семейство Heterocloniaceae

- *46(48) *Aeronemum polymorphum* Snow. emend. Pasch.

Отдел RHODOPHYTA – КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс FLORIDEOPHYCEAE

Порядок NEMALIALES

Семейство Acrochaetiaceae

- *1(1) *Audouinella hermannii* (Roth.) Duby (= *Chantransia hermannii* (Roth.))

- 2(2) *Chantransia chalybea* (Roth) Fries.

Отдел CHLOROPHYTA – ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс CHLOROPHYCEAE

Порядок CHLAMYDOMONADALES

Семейство Chlamydomonadaceae

- 1(1) *Chlamydomonas anureae* Korsch.

Порядок VOLVOCALES

Семейство Volvocaceae

- 2(2) *Gonium pectorale* Muell.

- 3(3) *Pandorina morum* (Mill.) Bory

Порядок TETRASPORALES

Семейство Tetrasporaceae

- 4(4) *Chaetopeltis orbicularis* Berth.

- 5(5) *Tetraspora gelatinosa* (Vauch.) Desm.

- 6(6) *T. lacustris* Lemm.

Порядок CHLOROCOCCALES

Семейство Sphaerocystidaceae

- *7(7) *Heleochloris palida* Korsch.

- *8(8) *Palmella microscopica* Korsch.

- 9(9) *Sphaerocystis plancticus* (Korsch.) Bourr. (= *Palmellocystis planctonica* Korsch.)

Семейство Characiaceae

- *10(10) *Ankyra ancora* (G. M. Smith) Fott f. *anca* (= *Schroederia setigira* var. *anca* Smith, *Schroederia ancora* Smith, *Lambertia ancora* (Smith) Korsch.)

- *10(11) *A. ancora* f. *spinosa* (Korsch.) Fott (= *Lambertia issaevii* var. *spinosa* Korsch., *Korschikoviella issaevii* var *spinosa* (Korsch.) Matv.)

- *10(12) *A. ancora* f. *issaevii* (Kissel.) Fott (= *Characium issaevii* Kissel., *Lambertia issaevii*(Kissel.) Korsch., *Korschikoviella issaevii* (Kissel.) Silva)

- *11(13) *A. judai* (G.M. Smith) Fott (= *Schroederia judayi* G. M. Smith *Lambertia judayi* (G. M. Smith) Korsch., *Korschikoviella judayi* (Korsch.) Silva)

- *12(14) *Bicuspidella sessilis* Fott var. *sessilis*

- *12(15) *B. sessilis* var. *fussiformis* (Korsch.) Fott (= *Bicuspidelopsis fusiformis* Korsch., *B. triangularis* Korsch.)

- *13(16) *Characium acuminatum* A.Br. (= *Hydrocytium acuminatum* A.Br.)
- 14(17) *Ch. braunii* Brueg.
- *15(18) *Ch. ornithocephalum* A.Br.
- *16(19) *Fernandinella alpina* Chod. et Korsch.
- *17(20) *Hydriatum crassiapex* Korsch.
- *18(21) *Korschicoviella gracillipes* (Lambert.) Silva var. *gracillipes*
- *18(22) *K. gracillipes* var. *minor* Korsch.
- *19(23) *K. limnetica* (Lemm.) Silva
- *20(24) *Rhopalosolen cylindrica* (Korsch.) Fott (= *Filarszchia cylindria* Korsch.)
- *21(25) *Schroederia nitzschiooides* (G.S. West) Korsch. (= *Ankistrodesmus nitzschiooides* G.S. West)
- *22(26) *S. robusta* Korsch.
- 23(27) *S. setigera* (Schroed.) Lemm. (= *Ankistrodesmus setigerus* (Schroed.) G.S. West, *Characium setigerum* (Schroed.) Bourr.)
- *24(28) *S. spiralis* (Printz.) Korsch. (= *Ankistrodesmus nitzschiooides* var. *spiralis* Printz.)

Семейство Hydrodictyaceae

- 25(29) *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. var. *boryanum*
- 25(30) *P. boryanum* var. *longicorne* Reinsch.
- 26(31) *P. duplex* Meyen
- 27(32) *P. tetras* (Ehr.) Ralfs
- *28(33) *Sorastrum spinulosum* Naeg.

Семейство Botryococcaceae

- 31(36) *Botryococcus braunii* Kuetz.
- *32(37) *Dictyosphaerium anomalum* Korsch.
- *33(38) *D. ehrenbergianum* Naeg.
- 34(39) *D. pulchellum* Wood

Семейство Radiococcaceae

- *35(40) *Coenochloris fottii* (Hind.) Tzar. (= *Sphaerocystis schroeteri* Chod, *Coenococcus fottii* Hind., *Eutetramorus fottii* (Hind.) Kom.)
- *36(41) *C. ovalis* Korsch.
- *37(42) *C. pyrenoidosa* Korsch.
- 38(43) *Coenococcus polycoccus* (Korsch.) Hind. (= *Sphaerocystis polycocca* Korsch.)
- *39(44) *Coenocystis subcylindrica* Korsch.

Семейство Chlorellaceae

- 40(45) *Tetraedron minimum* (A. Br.) Hansg.
- 41(46) *T. triangulare* Korsch.

Семейство Oocystaceae

- *42(47) *Granulocystis verrucosa* (Roll) Hind.
- *43(48) *Oocystis elliptica* West.
- 44(49) *O. lacustris* Chod.
- *45(50) *O. marssonii* Lemm.
- 46(51) *O. solitaria* Wittr.
- *47(52) *O. submarina* Lagerh.
- *48(53) *Trochiscia granulata* (Reinsch.) Hansg.

Семейство Selenastraceae

- *49(54) *Ankistrodesmus acuminatus* (A.Br.) Korsch.
- *50(55) *A. falcatus* (Corda) Ralfs
- *51(56) *A. fusiformis* Corda ex Korsch.
- *52(57) *Hyaloraphidium contortum* Pasch. et Korsch.
- *53(58) *Quadrigula korschikoffii* Komárek
- *54(59) *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hing.

Семейство Coelastraceae

- *55(60) *Coelastrum indicum* Turn.
- 56(61) *C. microporum* Naeg.
- *57(62) *C. pulchrum* Scmidle
- *58(63) *C. reticulatum* (Dang.) Senn
- *59(64) *C. rostratum* (Dang.) Senn
- 60(65) *C. sphaericum* Naeg.

Семейство Scenedesmaceae

- *61(66) *Crucigenia fenestrata* (Schm.) Schm.
- *62(67) *C. quadrata* Morren
- 63(68) *C. tetrapedia* (Kirchn.) W. et G. S. West
- *64(69) *Didymocystis planctonica* Korsch. (= *Scenedesmus plancticus* Korsch.)
- *65(70) *Tetrastrum komarekii* Hindak (= *Crucigenia quadrata* Morr. sensu auct. post.)
- 66(71) *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod. var. *acuminatus*
- *66(72) *S. acuminatus* var. *elongatus* G.M. Smith
- *67(73) *S. apiculatus* (W. et G.S. West) Chod.
- *68(74) *S. bicaudatus* Deduss.
- 69(75) *S. bijugatus* (Turp.) Kuetz.
- *70(76) *S. braciliensis* Bohl.
- *71(77) *S. circumfusus* Hortob.
- *72(78) *S. costatus* Schmidle
- 73(79) *S. ellipticus* Corda
- *74(80) *S. incrassatulus* Bohl.
- *75(81) *S. insignis* (W. et G.S. West) Chod.
- *76(82) *S. lefevrii* Defl.
- *77(83) *S. magnus* Meyen
- *78(84) *S. obliquus* (Turp.) Kuetz.
- *79(85) *S. obtusus* Meyen
- *80(86) *S. perforatus* Lemm. var. *perforatus*
- *80(87) *S. perforatus* var. *spinosus* Massjuk
- 81(88) *S. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *quadricauda*
- *81(89) *S. quadricauda* var. *asymmetricus* Schrod.
- 81(90) *S. quadricauda* var. *longispina* (Chod.) Smith
- *82(91) *S. serratus* (Corda) Bohl.
- *83(92) *S. verrucosus* Roll
- *84(93) *Westella botryoides* (W. West) De-Wilderman (= *Tetracoccus botryoides* W. West,
 Dictyochaerium regulare Swir.)
- 85(94) *Willea irregularis* (Wille) Schmidle (= *Crucigenia irregularis* Wille)

Порядок CHLOROSARCINALES

Семейство Chlorosarcinaceae

- *86(95) *Chlorophana terricola* Hollerb.

Порядок ULOTRICHIALES

Семейство Ulotrichaceae

- *87(96) *Elakatothrix genevensis* (Revers.) Hind.
 - 88(97) *Ulothrix subtilissima* Rabenh.
 - *89(98) *U. zonata* Kuetz.
 - 90(99) *U. variabilis* Kuetz.
 - *91(100) *Uronema intermedium* Bourr.
 - *92(101) *U. confervicola* Lagerh.
 - 93(102) *Koliella longiseta* (Visch.) Hing. (= *Raphidonema longiseta* Visch.)
- Семейство Chaetophoraceae**
- 94(103) *Chaetophora elegans* (Roth) Ag.

- *95(104) *Ch. incrassata* (Hudson) Hazen
- 96(105) *Ch. pisiformis* (Roth) Ag.
- 97(106) *Protoderma viride* Kuetz.
- 98(107) *Stigeoclonium farctum* Berth.
- *99(108) *S. prostratum* Fritsch

Семейство Aphanochaetaceae

- 100(109) *Aphanochaete repens* A.Br.
- *101(110) *A. polychaete* (Hansg.) Fritsch

Семейство Coleochaetaceae

- 102(111) *Coleochaete irregularis* Pringsh.
- 103(112) *C. orbicularis* Pringsh.
- 104(113) *C. scutata* Bréb.

Порядок MICROSPORALES

Семейство Microsporaceae

- *105(114) *Microspora stagnorum* (Kuetz.) Lagerh.
- *106(115) *M. tenerrima* Kuetz.

Порядок CLADOPHORALES

Семейство Cladophoraceae

- 107(116) *Cladophora fracta* (Muell. ex Vahl) Kuetz.
- *108(117) *C. globulina* (Kuetz.) Kuetz.
- 109(118) *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) Kuetz.

Порядок OEDOGONIALES

Семейство Oedogoniaceae

- 110(119) *Bulbochaete insignis* Pringsh.
- 111(120) *B. intermedia* De Bary
- 112(121) *B. mirabilis* Wittr.
- *113(122) *B. nana* Wittr.
- *114(123) *Oedogonium intermedium* Wittr.
- *115(124) *O. macrandrium* Wittr.
- *116(125) *O. nodulosum* Wittr.
- *117(126) *O. pringsheimii* Crammer
- *118(127) *O. pseudoboscii* Hirn
- 119(128) *O. pusillum* Kirchner
- 120(129) *O. undulatum* (Bréb.) A.Br.
- 121(130) *O. sp.st.*

Класс CONJUGATOPHYCEAE

Порядок GONATOZYGALES

Семейство Gonatozygaceae

- *122(131) *Gonatozygon brebissonii* De Bary
- 123(132) *G. monotaenium* De Bary

Порядок ZYGNEMATALES

Семейство Zygnemataceae

- 124(133) *Zygnema* sp. st.

Семейство Mougeotiaceae

- *125(134) *Mougeotia capucina* (Bory) Ag.
- *126(135) *M. elegantula* Wittr.
- *127(136) *M. notabilis* Hass.
- *128(137) *M. parvula* Hass.
- *129(138) *M. scalaris* Hass.
- 130(139) *M. sp. st.*

Семейство Spirogyraceae

- *131(140) *Spirogyra tenuissima* (Hass.) Kuetz.

*132(141) *S. laxa* Kuetz.

*133(142) *S. varians* (Hass.) Kuetz.

Порядок DESMIDIALES

Семейство Peniaceae

134(143) *Penium polymorphum* (Ehr.) Bory

*135(144) *P. margaritaceum* (Ehr.) Breb.

Семейство Closteriaceae

136(145) *Closterium intermedium* Ralfs

137(146) *C. moniliferum* (Bory) Ehr.

138(147) *C. parvulum* Naeg.

139(148) *C. rostratum* Ehr. ex Ralfs

*140(149) *C. pritchardianum* Arch.

141(150) *C. tumidulum* Gay

Семейство Desmidiaceae

142(151) *Cosmarium botrytis* (Menegh.) Ralfs

*143(152) *C. circulare* Reinsh.

144(153) *C. granatum* Bréb. var. *granatum*

144(154) *C. granatum* var. *subgranatum* Nordst.

*145(155) *C. exiguum* Arch.

146(156) *C. humile* (Gay) Nordst.

147(157) *C. laeve* Rabenh.

*148(158) *C. meneghinnii* Bréb.

*149(159) *C. moniliforme* (Turp.) Ralfs

*150(160) *C. nitidulum* De Not

*151(161) *C. obtusatum* Schm.

*152(162) *C. pachydermum* Lund.

153(163) *C. portianum* Arch.

154(164) *C. reniforme* (Ralfs) Arch.

155(165) *C. subtumidum* Nordst.

*156(166) *C. trilobulatum* Reinsh

157(167) *C. turpinii* Bréb.

*158(168) *C. undulatum* Corda var. *undulatum*

158(169) *C. undulatum* var. *crenulatum* (Naeg.) Wittr.

*158(170) *C. undulatum* var. *minutum* Wittr.

*159(171) *C. venustum* Bréb.

160(172) *Desmidium cylindricum* Grev.

161(173) *D. schwartzii* (Ag.) Ag. ex Kuetz.

162(174) *Pleurotaenium coronatum* (Bréb.), Rabenh.

163(175) *P. ehrenbergii* (Ehr.) De Bary

*164(176) *P. minutum* (Ralfs) Dafl.

*165(177) *P. simplissimum* Groendl.

166(178) *P. trabecula* (Ehr.) Naeg.

*167(179) *P. truncatum* (Bréb.) Naeg.

168(180) *Spondylosium planum* (Wolle) W. et G.S. West

*169(181) *S. papillosum* W et G.S. West

*170(182) *S. pulchellum* Arch.

171(183) *Staurastrum arcticson* (Ehr.) Lund.

*172(184) *S. crenulatum* (Naeg.) Defl.

*173(185) *S. forficulatum* Lund.

174(186) *S. gracile* Ralfs

175(187) *S. paradoxum* Meyen

176(188) *Cosmoastrum brebissonii* (Arch.) Pal.-Mordv. (= *Staurastrum brebissonii* Arch.).

- 177(189) *C. muticum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (= *Staurastrum muticum* Bréb.)
 178(190) *C. punctulatum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (= *Staurastrum punctulatum* Bréb.)
 *179(191) *Xantidium armatum* (Bréb.) Rabenh.

Отдел CHAROPHYTA – ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Класс CHAROPHYCEAE

Порядок CHARALES

Семейство Nitellaceae

1(1) *Nitella* sp. st.

Семейство Characeae

2(2) *Chara* sp. st.

На основании конспекта флоры проанализирована таксономическая структура водорослей оз. Глубокого с указанием количества видовых и внутривидовых таксонов (табл. 4).

Таблица 4. Таксономический состав водорослей озера Глубокого

Класс	Порядок	Семейство	Род	количество таксонов		
				1*	2*	
1	2	3	4	5	6	
CYANOPHYTA						
Chroococcophyceae	Chroococcales	Synechococcaceae	<i>Dactylococcus</i>	2	2	
		Holopediaceae	<i>Holopedia</i>	2	2	
		Merismopediaceae	<i>Merismopedia</i>	4	4	
		Microcystidaceae	<i>Aphanothece</i>	4	5	
			<i>Microcystis</i>	4	7	
		Gloeocapsaceae	<i>Gloeocapsa</i>	7	7	
		Coelosphaeriaceae	<i>Coelosphaerium</i>	4	4	
		Gomphosphaeriaceae	<i>Gomphosphaeria</i>	1	2	
		Entophysalidales	<i>Chlorogloeaceae</i>	1	1	
Chamaesiphonophyceae	Pleurocapsales	Pleurocapsaceae	<i>Xenococcus</i>	2	2	
	Dermocapsales	Chamaesiphonaceae	<i>Chamaesiphon</i>	1	1	
Hormogoniophyceae	Oscillatoriaceae	Oscillatoriaceae	<i>Lyngbya</i>	5	5	
	Nostocales		<i>Oscillatoria</i>	12	13	
			<i>Phormidium</i>	3	3	
			<i>Spirulina</i>	1	1	
			<i>Symploca</i>	1	1	
	Nostocaceae	<i>Nostoc</i>	3	3		
	Anabaenaceae	<i>Anabaena</i>	13	17		
	Aphanizomenonaceae	<i>Aphanizomenon</i>	1	1		
		Scytonemataceae	<i>Tolyphothrix</i>	2	2	

1	2	3	4	5	6
		Rivulariaceae	<i>Calothrix</i>	2	2
			<i>Rivularia</i>	3	3
			<i>Gloeotrichia</i>	3	3
3	6	16	23	82	92
EUGLENOPHYTA					
Euglenophyceae	Euglenales	Euglenaceae	<i>Euglena</i>	1	1
			<i>Phacus</i>	1	1
		Colaciaceae	<i>Trachelomonas</i>	6	10
	Peranematales	Petalomonadaceae	<i>Colacium</i>	1	3
			<i>Notosolenus</i>	1	1
1	2	3	5	10	16
DINOPHYTA					
Dinophyceae	Gymnodiniales	Gymnodiniaceae	<i>Amphidinium</i>	3	3
			<i>Gymnodinium</i>	7	7
			<i>Katodinium</i>	2	2
			<i>Woloszynskae</i>	1	1
	Peridiniales	Peridiniaceae	<i>Ceratium</i>	1	5
			<i>Peridiniopsis</i>	2	2
			<i>Peridinium</i>	7	7
	Dinocccales	Phytodiniaceae	<i>Cystodinium</i>	2	2
			<i>Dinococcus</i>	1	1
1	3	3	9	26	30
CRYPTOPHYTA					
Cryptophyceae	Cryptomonadales	Cryptomonadaceae	<i>Cryptomonas</i>	2	2
			<i>Chroomonas</i>	1	1
				3	3
1	1	1	2		

1	2	3	4	5	6
CHRYSORPHYTA					
Chrysophyceae	Cromulinales	Chromulinaceae	Chromulina	1	1
		Chrysococcaceae	<i>Lepochromulina</i>	1	1
			<i>Chrysococcus</i>	1	1
	Ochromonadales	Myxochrysidaceae	<i>Myxochrysis</i>	1	1
		Ochromonadaceae	<i>Ochromonas</i>	1	1
		Dinobryonaceae	<i>Dinobryon</i>	6	7
			<i>Epipyxis</i>	1	1
			<i>Stokesiella</i>	1	1
	Stylococcales		<i>Stylochrisalis</i>	1	1
		Synuraceae	<i>Mallomonas</i>	6	7
		Chrysosphaeraceae	<i>Chrysosphaera</i>	3	3
	Monosigales	Stylococcaceae	<i>Chrisocrinus</i>	1	1
		Monosigaceae	<i>Heliochrysis</i>	1	1
1	4	9	14	26	28
BACILLARIOPHYTA					
Centrophyceae	Melosirales	Melosiraceae	<i>Melosira</i>	2	2
		Aulacosiraceae	<i>Aulacosira</i>	2	3
Pennatophyceae	Araphales	Fragilariaceae	<i>Asterionella</i>	2	2
			<i>Fragilaria</i>	6	6
			<i>Synedra</i>	7	7
			<i>Opephora</i>	1	1
		Diatomaceae	<i>Diatoma</i>	2	2
			<i>Meridion</i>	1	1
		Tabellariaceae	<i>Tabellaria</i>	2	4

1	2	3	4	5	6
	Raphales	Naviculaceae	<i>Caloneis</i> <i>Navicula</i> <i>Pinnularia</i> <i>Stauroneis</i> <i>Neidium</i>	2 6 6 3 2	3 7 6 3 2
		Achnanthaceae	<i>Achnanthes</i> <i>Cocconeis</i>	6 2	8 3
		Eunotiaceae	<i>Eunotia</i>	4	4
		Cymbelaceae	<i>Amphora</i> <i>Cymbella</i>	1 7	1 7
		Gomphonemataceae	<i>Gomphonema</i>	7	9
		Epithemiaceae	<i>Epithemia</i>	3	3
		Nitzschiaeae	<i>Hantzschia</i> <i>Nitzschia</i>	1 4	1 4
		Surirellaceae	<i>Surirella</i> <i>Cymatopleura</i>	4 1	4 1
2	3	13	26	84	95
XANTHOPHYTA					
Xanthococcophyceae	Heterococcales	Pleurochloridaceae	<i>Botrydiopsis</i> <i>Chlorogibba</i> <i>Chlorocloster</i> <i>Goniochloris</i> <i>Tetraedriella</i> <i>Vischeria</i>	2 1 1 1 1 1	2 1 1 1 1 1
		Characiopsidaceae	<i>Characiopsis</i>	15	17

1	2	3	4	5	6
			<i>Chytridiochloris</i>	2	2
			<i>Perone</i>	1	1
			<i>Peroniella</i>	1	1
		<i>Botryochloridaceae</i>	<i>Botryochloris</i>	1	1
		<i>Gloeobotrydaceae</i>	<i>Asteroglea</i>	1	1
			<i>Gloeobotrys</i>	3	3
			<i>Gloeoskene</i>	1	1
			<i>Merismogloea</i>	1	1
		<i>Mischococcaceae</i>	<i>Mischococcus</i>	1	1
		<i>Sciadiaceae</i>	<i>Chlorallantus</i>	1	1
			<i>Chlorothecium</i>	2	2
Xanthotrichophyceae	Tribonematales	Tribonemataceae	<i>Tribonema</i>	7	7
	Heterocloniales	<i>Chloropediaceae</i>	<i>Chloropedia</i>	1	1
		<i>Heterocloniaceae</i>	<i>Aeronemum</i>	1	1
2	3	9	20	46	48
RHODOPHYTA					
Florideophyceae	Nemaliales	Acrochaetiaceae	<i>Audoninella</i>	1	1
			<i>Chantransia</i>	1	1
1	1	1	2	2	2
CHLOROPHYTA					
Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	<i>Chlamydomonas</i>	1	1
	Volvocales	Volvocaceae	<i>Gonium</i>	1	1
	Tetrasporales	Tetrasporaceae	<i>Pandorina</i>	1	1
	Chlorococcales	Sphaerocystidaceae	<i>Chaetopeltis</i>	1	1
			<i>Tetraspora</i>	2	2
			<i>Heleochloris</i>	1	1

1	2	3	4	5	6
			<i>Palmella</i>	1	1
			<i>Sphaerocystis</i>	1	1
		<i>Characiaceae</i>	<i>Ankyra</i>	2	4
			<i>Bicuspidella</i>	1	2
			<i>Characium</i>	3	3
			<i>Fernandinella</i>	1	1
			<i>Hydriatum</i>	1	1
			<i>Korschicoviella</i>	2	3
			<i>Rhopalosolen</i>	1	1
			<i>Schroederia</i>	4	4
		<i>Hydrodictyaceae</i>	<i>Pediastrum</i>	3	4
			<i>Sorastrum</i>	1	1
		<i>Botryococcaceae</i>	<i>Botryococcus</i>	1	1
			<i>Dictyosphaerium</i>	3	3
		<i>Radiococcaceae</i>	<i>Coenochloris</i>	3	3
			<i>Coenococcus</i>	1	1
			<i>Coenocystis</i>	1	1
		<i>Chlorellaceae</i>	<i>Tetraedron</i>	2	2
		<i>Oocystaceae</i>	<i>Granulocystis</i>	1	1
			<i>Oocystis</i>	5	5
			<i>Trochiscia</i>	1	1
		<i>Selenastraceae</i>	<i>Ankistrodesmus</i>	1	1
			<i>Hyaloraphidium</i>	1	1
			<i>Quadrigula</i>	1	1

1	2	3	4	5	6
			<i>Monoraphidium</i>	1	1
		<i>Coelastraceae</i>	<i>Coelastrum</i>	6	6
		<i>Scenedesmaceae</i>	<i>Crucigenia</i>	3	3
			<i>Didymocystis</i>	1	1
			<i>Tetrastrum</i>	1	1
			<i>Scenedesmus</i>	17	22
			<i>Westella</i>	1	1
			<i>Willea</i>	1	1
	<i>Chlorosarcinales</i>	<i>Chlorosarcinaceae</i>	<i>Chloroplana</i>	1	1
	<i>Ulotrichales</i>	<i>Ulotrichaceae</i>	<i>Elakatothrix</i>	1	1
			<i>Ulothrix</i>	3	3
			<i>Uronema</i>	1	1
			<i>Koliella</i>	1	1
		<i>Chaetophoraceae</i>	<i>Chaetophora</i>	3	3
			<i>Protoderma</i>	1	1
			<i>Stigeoclonium</i>	2	2
		<i>Aphanochaetaceae</i>	<i>Aphanochaete</i>	2	2
		<i>Coleochaetaceae</i>	<i>Coleochaete</i>	3	3
	<i>Microsporales</i>	<i>Microsporaceae</i>	<i>Microspora</i>	2	2
	<i>Cladophorales</i>	<i>Cladophoraceae</i>	<i>Cladophora</i>	2	2
			<i>Rhizoclonium</i>	1	1
	<i>Oedogoniales</i>	<i>Oedogoniaceae</i>	<i>Bulbochaete</i>	4	4
			<i>Oedogonium</i>	8	8
<i>Conjugatophyceae</i>	<i>Gonatozygales</i>	<i>Gonatozygaceae</i>	<i>Gonatozygon</i>	2	2
	<i>Zygnematales</i>	<i>Zygnemataceae</i>	<i>Zygnema</i>	1	1
		<i>Mougeotiaceae</i>	<i>Mougeotia</i>	6	6

1	2	3	4	5	6
		<i>Spirogyraceae</i>	<i>Spirogyra</i>	3	3
	Desmidiales	<i>Peniaceae</i>	<i>Penium</i>	2	2
		<i>Closteriaceae</i>	<i>Closterium</i>	6	6
		<i>Desmidiaceae</i>	<i>Cosmarium</i>	18	21
			<i>Desmidium</i>	2	2
			<i>Pleurotaenium</i>	6	6
			<i>Spondylosium</i>	3	3
			<i>Staurastrum</i>	5	5
			<i>Cosmoastrum</i>	3	3
			<i>Xantidium</i>	1	1
2	12	28	67	179	191
CHAROPHYTA					
Charophyceae	Charales	<i>Nitellaceae</i>	<i>Nitella</i>	1	1
		<i>Characeae</i>	<i>Chara</i>	1	1
1	1	2	2	2	2

1*- видовых; 2*- видовых и внутривидовых

Можно обратить внимание на значительное количество монотипных семейств и родов в исследуемом водоеме, что по мнению ряда авторов (Ребристая, 1977; Гецен, 1985; Васильева, 1989) является отличительной чертой северных флор и отражает высокоширотное положение региона. Вероятно, глубоководность озера и его карстовое происхождение отложили определенный отпечаток на характер флоры. Монотипные роды встречены среди: зеленых (32 рода), желтозеленых (15), золотистых (11), синезеленых и диатомовых (по 6), эвгленовых и динофитовых (по 4 рода).

На основании наших исследований установлено, что спектр флоры водорослей озера Глубокого включает 10 отделов, 15 классов, 36 порядков, 85 семейств, 168 родов, 460 видов и 508 видов и разновидностей. Первые ранговые места отводятся на уровне видовых, видовых и внутривидовых таксонов четырем отделам: зеленым (179 видов, 191 вид и разновидность), диатомовым (84, 95), синезеленым (82, 92) и желтозеленым (46 видов, 48 видов и разновидность) водорослям (табл. 5).

Таблица 5. Таксономический спектр водорослей озера Глубокого

Водоросли	Число					
	классов	порядко в	Семейст в	родов	видов	видов и разновид -ностей
Cyanophyta	3	6	16	23	82	92
Euglenophyta	1	2	3	5	10	17
Dinophyta	1	3	3	9	26	30
Cryptophyta	1	1	1	2	3	3
Chrysophyta	1	4	9	14	26	28
Bacillariophyta	2	3	13	25	84	95
Xanthophyta	2	3	9	20	46	48
Rhodophyta	1	1	1	2	2	2
Chlorophyta	2	12	28	66	179	191
Charophyta	1	1	2	2	2	2
ИТОГО:	15	36	85	168	460	508

На долю десяти ведущих классов приходится 428 видов (93,4%) или 475 видов и разновидностей (95,2%) водорослей. Первые два ранговых места, как на уровне вида, так и на уровне вида и разновидности занимают зеленые (*Chlorophyceae*) и диатомовые (*Pennatophyceae*). На долю десяти ведущих порядков приходится 357 видов (78,5%) или 408 видов и разновидностей (82,8 %) водорослей. Ранговые места на уровне вида отводятся: зеленым (*Chlorococcales*), диатомовым (*Raphales*) и зеленым (*Desmidiales*) водорослям. На уровне вида и разновидности картина меняется: на первое место по количеству видов

выходят диатомовые (*Raphales*) и зеленые (*Chlorococcales*, *Desmidiales*). Десять ведущих семейств объединяют 193 вида (42,8%), 237 видов и разновидностей (47,5%). Первые четыре ранговых места отводятся зеленым (*Desmidiaceae*, *Scenedesmaceae*), синезеленым (*Oscillatoriaceae*) и диатомовым (*Naviculaceae*) водорослям, что является устойчивым признаком для всей циркумбореальной области Северного полушария (Васильева, 1989). На долю двенадцати ведущих родов приходится 109 видов (24%) или 130 видов и разновидностей (26,6%). Первые ранговые места отводятся зеленым (*Cosmarium*, *Scenedesmus*) и на второе место выходит представители эпифитных и эпизоитных желтозеленых видов водорослей из рода *Characiopsis*. Распределение остальных таксономических единиц на уровне классов, порядков, семейств, родов и видов приведено в табл. 6.

Таблица 6. Таксономический спектр ведущих классов, порядков, семейств, родов водорослей озера Глубокого и их ранговые места (в скобках)

класс	1*	2*	порядок	1*	2*
Chlorophyceae	117(1)	122(1)	Chlorococcales	74(1)	82(2)
Pennatophyceae	84(2)	95(2)	Raphales	60(2)	87(1)
Conjugatophyceae	58(3)	61(3)	Desmidiales	46(3)	49(3)
Hormogoniophyceae	50(4)	55(4)	Heterococcales	37(4)	39(4)
Xantococcophyceae	37(5)	39(5)	Chroococcales	28(5)	33(5)
Chroococcophyceae	29(6)	34(6)	Nostocales	27(6)	31(6)
Dinophyceae	26(7-8)	30(7)	Oscillatoriales	22(7)	26(7)
Chrysophyceae	26(7-8)	28(8)	Araphales	21(8)	23(8)
Euglenophyceae	10(9)	16(9)	Ochromonadales	19(9)	21(9)
Xanthotrichophyceae	9(10)	9(10)	Ulotrichales	17(10)	17(10)
% от общего числа таксонов соответствующего ранга	93,4%	95,2%	% от общего числа таксонов соответствующего ранга	78,5%	82,8%
семейство	1*	2*	Род	1*	2*
Desmidiaceae	38(1)	41(1)	<i>Cosmarium</i>	18(1)	21(2)
Scenedesmaceae	24(2)	28(2)	<i>Scenedesmus</i>	17(2)	22(1)
Oscillatoriaceae	22(3)	23(3)	<i>Characiopsis</i>	15(3)	17(4)
Naviculaceae	20(4)	22(4)	<i>Anabaena</i>	14(4)	18(3)
Characiopsidaceae	19(5)	21(5)	<i>Oscillatoria</i>	12(5)	13(5)
Fragilariaceae	16(6)	16(8)	<i>Gymnodinium</i>	7(6-7)	7(8-9)
Characiaceae	15(7)	19(6)	<i>Oedogonium</i>	8(6-7)	8(8-9)
Anabaenaceae	14(8)	18(7)	<i>Gomphonema</i>	7(8-11)	9(7)
Gymnodiniaceae	13(9)	13(9)	<i>Peridinium</i>	7(8-11)	7(10-12)
Oedogoniaceae	12(10)	12(10)	<i>Gloeocapsa</i>	7(8-11)	7(10-12)
			<i>Cymbella</i>	7(8-11)	7(10-12)

			<i>Trachelomonas</i>	6(12)	10(6)
% от общего числа таксонов соответствующего ранга	42,8%	47,5%	% от общего числа таксонов соответствующего ранга	24%	26,6%

В результате наших исследований в озере Глубоком в 2003 г. найдено 460 видов (508 видовых и внутривидовых таксонов), среди которых для данного водоема впервые указываются около 300 видов (306 видов и разновидности). Это представители зеленых (114 видов или 119 видов и разновидностей), синезеленых (73, 73), желтозеленых (42, 44), золотистых (24, 26), диатомовых (22, 28), динофитовых (21, 22), эвгленовых (9, 12) и красных (1, 1). Общих видов водорослей по данным исследований предыдущих лет (Смирнов и др., 1997) и данными 2003 г. сравнительно немного: 163 вида (181 вид и разновидность). Наибольшее число общих видов найдено среди зеленых (69 видов или 71 вид и разновидность), диатомовых (64 видов или 65 видов и разновидностей) и синезеленых (19 видов или 20 видов и разновидностей).

Коэффициент сходства по Жаккарду для оз. Глубокого разных лет исследований на уровне вида равен 23%, а на уровне вида и разновидности -24%. Коэффициент специфичности на уровне вида равен 64%, а на уровне вида и разновидности - 63%.

Степени трофности по Тунмарку для современного состава флоры водорослей изучаемого водоема почти совпадают как на уровне вида - 1,6, так и на уровне вида и разновидности - 1,7, что дает право считать его слабо эвтрофным. Данные показатели несколько превышают средние показатели для водоемов Якутии (0,8), Большеземельской тундры (0,6), Северного Казахстана (1,3), которые считаются слабо эвтрофными или мезотрофными. Средние показатели высокоэвтрофных старичных озер среднего течения р. Лены колеблются от 7,8 до 8,3 (Васильева, 1989).

Суммируя, можно заключить, что для озера Глубокого на современном этапе исследований известно 721 вид (780 видов и разновидностей) из 10 отделов водорослей, обитающих в пелагиали и литорали, в том числе на дне, на поверхности высших водных растений и поверхности тела зоопланктеров и колоний губок-бадяг.

Однако изучение состава флоры водорослей озера Глубокого не является завершенным, т.к. определение отдельных видов нуждается в доработке. Дальнейшее изучение численности и биомассы водорослей в сезонном аспекте, усиленное данными по химическому составу воды и показателями фотосинтетической активности (фотосинтез и дыхание гидробионтов) позволят полнее представить картину растительной жизни озера Глубокого.

В сборе и определении представителей зоопланктона существенную помощь оказали профессор Н. Н. Смирнов, Н. М. Коровчинский, А. А. Котов и В. А. Соколова, за что авторы им выражают глубокую благодарность.

Литература

- Баринова С. С., Медведева Л. А.* Атлас водорослей – индикаторов сапробности (Российский Дальний Восток). – Владивосток: Дальнаука, 1996. - 364 с.
- Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.* Водоросли – индикаторы в оценке качества окружающей среды. – М., 2000. – 150 с.
- Васильева И. И.* Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. - Якутск, 1989. – 48 с.
- Васильева-Кралина И. И.* Альгология. Часть 1: Учебное пособие. – Якутск: Изд.- во Якутского университета, 1999. – 101 с.
- Гецен М. В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. – Л.: Наука, 1985. – 168 с.
- Комаренко Л. Е., Васильева И. И.* Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. - М.: Наука, 1975.- 423 с.
- Коровчинский Н. М.* Наблюдения за пелагическим раковым зоопланктоном озера Глубокого в 1991 – 1993 годах // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. - М., 1997. - Т. 7. - С. 9 – 22.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г.* Флора водоемов России. Определитель сосудистых растений. – М.: Наука. – 2000. – 237 с.
- Макрушин А. В.* Биологический анализ качества вод. – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1974а. – 58 с.
- Макрушин А. В.* Библиографический указатель по теме: "Биологический анализ качества воды с приложением списка организмов – индикаторов загрязнения." – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1974б. – 53 с.
- Распопов И. М.* Высшая водная растительность и ее роль в экосистемах больших озер // Автореф. дисс. ... д.б.н. – Киев, 1986. – 43 с.
- Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. – Л.: Наука, 1977. – 334 с.
- Решетникова Н. М., Купцов С. В.* Анализ изменения флоры сосудистых растений озера Глубокого за столетие // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. - М., 2002. - Т. 8. – С. 36 - 59.

- Скабичевский А. П.* Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР: систематика, экология, распространение. – М.: Изд-во МГУ, 1960. – 344 с.
- Смирнов Н. Н.* О деятельности биостанции «Глубокое озеро» в 1930 –1997 г.г. // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. – М., 1997. – Т. 7. - С. 5 - 8.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. – М.: СЭВ, 1976.- 185 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. *Приложение 1. Индикаторы сапробности.* – М.: СЭВ, 1977а. – 92 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. Методы биологического анализа вод. Приложение 2. Атлас сапробных организмов. – М.: СЭВ, 1977б. – 228 с.
- Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.
- Pantle F., Buck H.* Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse .Gas.- und Wasserbach. – 1955. - Bd. 96, № 18. – S. 1 – 164.
- Thunmark S.* Zur Soziologie des Süßwasserplanktons. Eine methodologisch. – okoloisch Studie // Folia limnologica Skandinavica 3. – 1945. – 3. – P. 1 - 66.

Phytoplankton, epiphytes and epizooids of Lake Glubokoe

I. I. Vasyljeva-Kralina, I. B. Tirskaia

S u m m a r y

Samples for the analysis have been collected in July – September 2003, both in pelagic and littoral zones of the lake. They were taken from the water depth as well as from macrophytes and body surface of zooplankters. The list of algal species is represented. On the whole, 460 species (508 species and varieties) have been detected, about 300 of them were found in the lake for the first time. In general, 721 species (780 species and varieties) of algae came to the list of local microflora. Based on these data, the halobility, trophic status, and saprobity of Lake Glubokoe have been ascertained.

**Предварительные данные о некоторых водорослях-индикаторах
олигосапробности из озера Глубокого**
И. С. Усачева

Институт водных проблем РАН

Географическое распространение пресноводных водорослей в пределах Московской области изучено гораздо хуже, чем распространение сосудистых растений и животных. Первые сведения о них для данной территории появились в конце XIX. Полный обзор местонахождений и картосхемы видов-индикаторов олигосапробности представлены в работе Усачёвой (2002).

Упомянутая публикация содержит сводный список водорослей Московской области, включающий 888 видов из 10 отделов, за исключением диатомовых (*Bacillariophyta*). Представленный список не является законченным и может служить лишь основой для дальнейшего изучения флоры водорослей рассматриваемой территории.

В Московской области озеро Глубокое является уникальным объектом гидробиологических исследований, начатых здесь во второй половине XIX века. Первые сведения о находках водорослей в этом озере относятся к 1890-ым годам (Смирнов и др., 1997). Уместно отметить, что в озере Глубоком было обнаружено в целом около половины видов водорослей (без диатомовых), отмеченных для Московской области, в том числе 20 видов-индикаторов олигосапробности. Считается, что озеро мало изменено в природном отношении, поскольку антропогенная нагрузка на него сравнительно невелика. Долговременное изучение распространения водорослей, особенно тех из них, которые чувствительны к загрязнению, существенно как для прикладных гидробиологических исследований, так и для уточнения систематики этих организмов.

Материал и методика

С 18 июля по 19 сентября 2003 г. в озере Глубоком автором были собраны 22 качественные пробы фитопланктона. Пробы взяты из поверхностного слоя воды у берега с мостков биостанции в открытой части озера с лодки. Орудием лова служил сачёк из тонкого газа. Пробы фиксировались 4% формалином и обрабатывались в лаборатории с основной целью - поиск видов-индикаторов олигосапробности, включая редкие, встречающиеся единично. Виды-индикаторы определялись по справочнику Вассера и др. (1989).

Далее в тексте названия этих водорослей-индикаторов выделены жирным курсивом. Для измерения размеров водорослей применяли винтовой окуляр-микрометр. Цену деления определяли индивидуально для микроскопа БИОЛАМ - 3 с помощью объект-микрометра.

Результаты

В пробах из поверхностного слоя воды Глубокого озера за весь период наблюдения найдены водоросли 6 отделов (с учетом Bacillariophyta – 7 отделов) (Табл. 1).

Табл. 1. Общее число видов и число видов-индикаторов из разных отделов

Отделы	Число видов	Число видов-индикаторов олигосапробности
Cyanophyta	18	1
Euglenophyta	1	
Dinophyta	3	1
Chrysophyta	3	1
Xanthophyta	1	
Chlorophyta	30	4
Всего	56	7

Сиенезеленые (Cyanophyta) водоросли были представлены, сравнительно с другими отделами, большим числом видов (18), уступая в этом отношении только зеленым (Chlorophyta). Периодически наблюдавшееся “цветение воды” вызывалось в основном видами рода *Anabaena* Bory. Почти постоянно в пробах находились виды рода *Microcystis* Kütz. – *M. aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *M. pulverea* (Wood.) Forti emend. Elenk. Среди сиенезеленых водорослей отмечен только один вид-индикатор олигосапробности – *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. Он найден в литорали, в двух пробах: 17 и 19-го сентября.

Единичные экземпляры *Trachelomonas volvocina* Ehrenb. (Euglenophyta) найдены в литорали – 11-го августа и в пелагиали – 7-го сентября. В собранном материале видов-индикаторов олигосапробности из этого отдела не обнаружено.

Отдел динофитовых (Dinophyta) был представлен относительно небольшим числом видов (3). Среди них присутствовал один вид-индикатор олигосапробности – *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Bergh., обычный для озера. Он находился во всех пробах, за исключением трех, взятых в литорали 24 и 28-го августа и 10-го сентября.

Также почти во всех пробах обнаружен *Dinobryon divergens* Imh. из золотистых водорослей (Chrysophyta); исключением является материал, собранный в литорали 23-24-го июля и 11-го августа. В целом число видов (3) этого отдела также невелико. Однако после обработки даже

имеющегося материала можно сказать, что представители этого отдела периодически являются одними из доминантов фитопланктона озера. Например, вид-индикатор олигосапробности - *Uroglena americana* Calk. (= *Uroglensis americana* (Calk.) Lemm.) – был находим постоянно как в пелагиали, так и литорали с 24-го августа по 7-е сентября. Кроме того, он отмечен в двух литоральных пробах 24-го июля и 17-го сентября.

Начиная с 24-го августа, отмечен также вид *Mallomonas acaroides* Perty.

В трех пробах от 23 - 24-го июля в литорали и 8 августа в пелагиали замечены фрагменты *Vaucheria* D. C (Xanthophyta). В списке водорослей озера (Смирнов и др., 1997) указан один вид этого рода - *V. sessilis* (Vauch.) D. C. В сфагновом болоте примерно в 30 м на северо-восток от биостанции 4-го июля 1991 г. мною был отмечен вид-индикатор олигосапробности – *Ophiocytium arbuscula* (A. Br.) Rabenh., но в самом озере он не найден.

Самое большое число видов относилось к зеленым (Chlorophyta) водорослям (30). Из них в открытой части озера собрано только 8 видов, а основное разнообразие видов обнаружено у берега. Больше половины их видов (18) относилось к классу конъюгат (Conjugatophyceae) порядку десмидиевых (Desmidiales). В открытой части озера из десмидиевых найдено только 3 вида, присутствующие также в прибрежье: *Pleurotaenium ehrenbergii* (Bréb.) De Bary, *Staurastrum arctiscon* (Ehrenb.) Lund. *Xanthidium antilopeum* (Bréb.) Kütz. В частности, *S. arctiscon* (Ehrenb.) Lund. является довольно распространенным, присутствующим почти во всех пробах. Среди зеленых водорослей имелось 4 вида-индикатора олигосапробности: *Desmidium swartzii* (Ag.) Ag. ex Ralfs., *Euastrum oblongum* (Grev.) Ralfs., *Micrasterias truncata* (Corda) Bréb., *Sphaerocystis schroeteri* Chod. (= *Gloeococcus schroeteri* Lemm.). Единичные экземпляры *S. schroeteri* были отмечены в двух пробах в литорали – 24 и 28-го августа и в одной пелагической от 7-го сентября. *D. swartzii* найден только в пяти прибрежных пробах - 18, 23, 24-го июля, 8 и 11-го августа. Единичные находки двух остальных видов десмидиевых - *E. oblongum* (23 июля) и *M. truncata* (24 августа) - относятся только к литорали.

В мою задачу не входило подробное изучение диатомовых (Bacillariophyta) водорослей, но нельзя было не отметить одного из доминирующих видов – *Asterionella gracillima* (Hantzsch.) Grun. (= *A. formosa* var. *gracillima* (Hantzsch.) Heib.). Он присутствовал во всех пробах, собранных как в литорали, так и в пелагиали озера в течение всего периода наблюдений.

В целом состав поверхностного фитопланктона указывает на олиго-бета-мезосапробность вод озера. Индикаторная роль большей части видов не известна. Среди «стандартных»

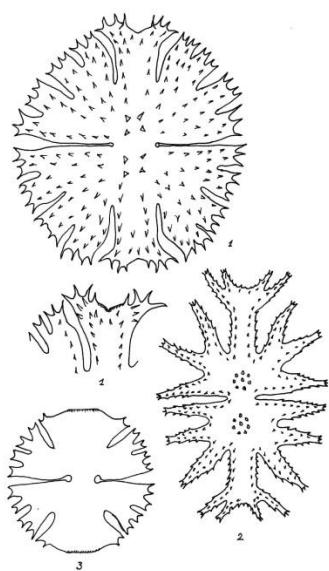
индикаторов преобладают водоросли, характерные для бета-мезосапробных вод (10 видов). Число видов-индикаторов олигосапробности вод меньше (7) (Табл. 2).

Табл. 2. Состав видов-индикаторов олигосапробности в поверхностном слое воды озера Глубокого.

Отдел	Число видов	Виды
Cyanophyta	1	<i>Gloeocapsa turgida</i>
Dinophyta	1	<i>Ceratium hirundinella</i>
Chrysophyta	1	<i>Uroglenopsis americana</i>
Chlorophyta	4	<i>Sphaerocystis schroeteri</i> , <i>Desmidium swartzii</i> , <i>Euastrum oblongum</i> , <i>Micrasterias truncata</i>

Уточнение индикаторной роли водорослей, как и их систематического положения, далеко от завершения. Имеет смысл рассмотреть также редко встречающиеся виды водорослей озера Глубокого, не занесенные в таблицы общепринятых индикаторов сапробности вод. В качестве таковых ниже даны рисунки прибрежных видов рода *Micrasterias* Ag.: *M. apiculata* (Ehrenb.) Menegh. (Рис. 1), *M. mahabuleshwarensis* Hobs.var. *wallichii* (Grun.) W. et G. West (Рис. 2), *M. truncata* (Corda) Bréb. (Рис. 3). В этом роде только последний вид внесен в списки индикаторов.

1. *Micrasterias apiculata*, 2. *M. mahabuleshwarensis* var. *wallichii*, 3. *M. truncata*



В результате проведённых исследований ранее опубликованные картосхемы распространения видов-индикаторов олигосапробности вод Московской области (Усачева, 2002) могут быть дополнены новыми данными о местонахождениях семи видов-индикаторов озера Глубокого. Вместе с тем, уточнение индикаторной роли большинства видов, найденных в этом озере далеко от завершения. Для целей мониторинга качества вод и видового разнообразия их обитателей в Московской области необходимы всесторонние исследования водоёмов, находящихся в её пределах. В этой связи дальнейшие исследования Глубокого озера имеют, несомненно, особый интерес.

Л и т е р а т у р а

- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Список водорослей-индикаторов сапробности / Водоросли. Справочник. - Киев: Наук. Думка, 1989. – С. 519 – 593.*
- Смирнов А. Н., Гололобова М. А., Белякова Г. А. Водоросли Глубокого озера // Труды Гидробиол. ст. на Глубоком озере. - М.: Аргус, 1997. – Т. 7. – С. 91 – 126.*
- Усачева И. С. Водоросли водоёмов Московской области. Основы изучения видового разнообразия. – М.: ИВП РАН, 2002. – 140 с.*

The preliminary data on some algae-indicators of oligosaprobitry from Lake Glubokoe

I. S. Usacheva

S u m m a r y

Algae were collected in the upper layer of Lake Glubokoe in July – September 2003. In general, 56 species have been detected, mostly Chlorophyta and Cyanophyta. Seven of them are species-indicators of oligotrophy. Other two species (*Micrasterias apiculata* and *M. mahabuleshwarensis*) are proposed to be of this status.

Фауна беспозвоночных уреза воды озера Глубокого в 2004 г.

H. N. Смирнов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

В 2004 г. было продолжено исследование фауны уреза воды озера Глубокого, проводившееся ранее в 1979 - 1982 годах (Смирнов, 1983). При этом было констатировано существование устойчивого сообщества, состоящего примерно из 40 форм.

На озере Глубоком зона уреза, крайнего мелководья, большей частью отделена от области открытой воды полосой зарослей шириной около 20 - 40 метров. Пробы были отобраны в период с 7 июля по 1 ноября в зоне сплошного залива водой глубиной 3 - 5 см и в отдельных углублениях у берега, заполненных водой. Вода зачёрпывалась стеклянным стаканом объёмом 1 л (в каждом случае около 2 л), и затем профильтровывалась через планктонную сеть. Такие пробы собирались сначала на двух станциях: №1 у зарослей осоки и №2 у зарослей тростника, а с 9 августа, после обнаружения на станции №1 *Pleuroxus pigroides*, только на станции № 1.

Обнаруженные беспозвоночные и процентное соотношение их обилия показаны в таблице. Для каждого срока наблюдений указан процент численности данной формы от всех беспозвоночных в пробе. До вида определены только ветвистоусые ракообразные. Вода в зоне отбора проб была желтоватого цвета, pH 7,3 (31 августа) - 6,0 (29 сентября), проводимость 110 (31 августа) - 100 (29 сентября) (определение Н. М. Коровчинского, прибор "Watercheck", Hanna Instruments). За период исследований уровень воды в озере понизился на 6 см (как установлено наблюдателем Б. Г. Гавриковым), в результате чего зона уреза стала менее водной. Первые пробы (7 июля - 9 августа) были собраны после сильных дождей. Последние отобраны после наступления ночного понижения температуры воздуха до 2-6° С. В конце октября произошло некоторое увеличение водности мест взятия проб в результате увеличения количества осадков.

В 2004 году в населении беспозвоночных уреза воды озера Глубокого обнаружено 34 формы, преимущественно относящихся к ветвистоусым, веслоногим ракообразным и насекомым (личинки) (Таблица). Раздел «Прочие» в таблице включает небольшое количество личинок Chironomidae, Ceratopogonidae, Culicidae, Coleoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, а также Hydracarina, Nematoda, Oligochaeta. Среди ветвистоусых преобладали численно *Daphnia*

curvirostris Eylmann, 1887, *Ceriodaphnia laticaudata* P. E. Müller, 1867, *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller, 1776), *Simocephalus vetulus* O. F. Müller, 1776), *Chydorus ovalis* (Kurz, 1875)

Таблица. Беспозвоночные зоны уреза воды озера Глубокого в 2004 г. (проценты от общей численности беспозвоночных на каждой станции)

Станция и дата	1-7.VII	2-7.VII	2-24.VII	1-9.VIII	2- 9.VIII	1-19.VIII	1-2.IX	1-9.IX	1-29.IX	1-11.X	1-1.XI
<i>Acroperus harpaе s. l.</i>			1		1				0.4		
<i>Alona affinis</i>				2			0.4				
<i>Alona costata</i>									0.4		
<i>Alonella exigua</i>									1		
<i>Camptocerus rectirostris</i>			2		1				0.9		
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	0.5	2	9	16	20	25	30	19	6	1	
<i>Chydorus ovalis</i>	9	15		33		20	20	42	44	15	73
<i>Daphnia curvirostris</i>				16		20	3	10			
<i>Eury cercus lamellatus</i>	1		1	0.9	2						
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	0.5		1						0.4		
<i>Kurzia latissima</i>			0.5		1						
<i>Lathonura rectirostris</i>							2		3	1	
<i>Megafenestra aurita</i>				1			0.5	1	1		
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>	3	12	0.5	1		0.4			0.4		
<i>Pleuroxus laevis</i>		12			1	0.5	0.5	0.4	1		
<i>Pleuroxus pigroides</i>				3		6	2.5	1.5	3		1
<i>Pleuroxus trigonellus</i>			24		4		0.5		0.4	21	
<i>Pleuroxus truncates</i>			2		1						
<i>Pleuroxus uncinatus</i>	1										
<i>Polyphemus pediculus</i>		7							0.9		
<i>Pseudochydorus globosus</i>					1						
<i>Scapholeberis mucronata</i>	1	2	21	14	6				0.9		
<i>Simocephalus vetulus</i>	2		19		40	7	18	12	19	14	
<i>Cyclopoida</i>	57	4	6	9	12	17	12	8	10	20	15
<i>Harpacticoida</i>	0,5	3				0.5	0.5		0.4		0.9
<i>Ostracoda</i>	4	2	7		5		6			6	1
Прочие	17	41	4	5	5	4	4	6	7	22	9

Обнаружено пять видов рода *Pleuroxus*, характерных для мелководий, в том числе *Pleroxus pigroides* Lilljeborg, 1901, впервые найденный после его описания в 1901 году из Южной Швеции. Более подробное его описание публикуется отдельно (Смирнов, в печати).

Обнаруженный комплекс видов заметно отличался от такового, описанного в 1979 - 1982 гг., в частности тем, что виды рода *Alona* и *Alonella* почти отсутствовали. Напротив, *Chydorus*

ovalis, редко отмечаемый для средней полосы России, отличался значительной численностью. Ранее этот вид был указан для водоёмов близлежащего правобережья р. Москва (Яценко, 1928) и в малом числе для озера Глубокого (Коровчинский, 1978).

Исследование поддержано РФФИ (грант 03-04-48879) и Министерством экологии и природопользования Московской области (контракт 544-ЭКО).

Литература

Коровчинский Н. М. Сезонная динамика и пространственное распределение ракообразных в прибрежье озера Глубокого // Экология сообществ озера Глубокого. – 1978. – С. 29 – 42.

Смирнов Н. Н. Население уреза воды // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. – 1983. – С. 117 - 120.

Смирнов Н. Н. Второе нахождение *Pleuroxus pigroides* // Arthropoda selecta. – (в печати).

Яценко А. Активирование культуры *Chydorus ovalis* этиловым алкоголем // Тр.

Звенигородской гидрофизиол. ст. – 1928. – С. 112 - 123.

Invertebrates of the water's edge of Lake Glubokoe in 2004

N. N. Smirnov

S u m m a r y

In 2004, 34 taxa of invertebrates are recorded, mainly crustaceans and insect larvae. Cladocera are abundant. There are noticeable differences from 1979-1982, e.g., species of the genera *Alona* and *Alonella* are almost not represented. A prominent feature is presence of *Daphnia curvirostris* and *Chydorus ovalis* not present in the open lake and rarely recorded in Moscow region. Among five species of littoral *Pleuroxus*, presence of a rather abundant population of *Pleuroxus pigroides* is remarkable, never recorded after its original description from southern Sweden.

Возрастная морфологическая изменчивость *Leptodora kindtii* (Focke, 1844)
(Crustacea: Cladocera: Haplopoda) озера Глубокого
O. С. Бойкова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Leptodora kindtii (Focke) – крупный хищный ракок, широко распространенный в палеарктических и неарктических областях северного полушария, обитатель пелагиали озер, водохранилищ, крупных прудов. Уникальные особенности строения данного вида позволили выделить его в таксон высокого уровня - ранга отряда или надотряда (Fryer, 1987; Dumont, Negrea, 2002).

Наибольший вклад в изучение морфологии лептодоры внесли Сарс (Sars, 1993), Вагнер (1868), П. Е. Мюллер (P. E. Müller, 1868), Вейсман (Weismann, 1874), Лильеборг (Lilljeborg, 1901), Гершлер (Gerschler, 1911) и Себестиен (Sebestyén, 1931). Половую систему самок исследовали Вейсман (Weismann, 1874) и Rossi (Rossi, 1980), самцов - Вингстренд (Wingstrand, 1978). Следует заметить, что большинство работ было выполнено во второй половине XIX – первой половине XX века. Изучение эмбриогенеза лептодоры с применением современных методов исследования (Olesen et. al. 2003) показало, что многие необычные черты морфологии лептодоры появляются только на поздних стадиях развития.

L. kindtii считают единственным представителем рода. В конце XIX века в пещерах Словении была найдена безглазая лептодора, названная *L. pellucida* (цит. по Dumont & Negrea, 2002). С тех пор этот вид никто больше не находил, и он был отнесен к категории «мистических» таксонов (Sket, 1994).

Широкое распространение *L. kindtii*, обитающей в Северной Америке, Европе и Азии, предполагает, что популяции этого вида, расположенные на большом удалении друг от друга, могут иметь локальные морфологические особенности. Однако ни одна из них не была детально описана. Сведения о возрастной изменчивости ограничены статьями Черемисовой (1960) и Себестиен (Sebestyén, 1931) и касаются лишь вооружения плавательных антенн и антеннул самцов. В данной статье мы впервые предлагаем детальное описание морфологии самок и самцов всех возрастных стадий популяции *L. kindtii* озера Глубокого (Московская область).

Поскольку лептодора является важным объектом питания планктоноядных рыб, то перед исследователями часто возникает необходимость определить количество съеденных раков и их размер. Если количество раков легко подсчитать по хорошо сохраняющимся

постабдоминальным коготкам, то измерить их длину не представляется возможным, так как мягкие ткани лептодоры быстро перевариваются в кишечнике рыб. Однако ее можно рассчитать, если знать соотношение длины постабдоминальных коготков и общей длины тела рачка. С этой целью нами было получено соответствующее уравнение.

Материал и методика

Рачков извлекали из планктонных проб, взятых сетью Джеди в центре озера Глубокого с глубин 10 - 0 м в августе 2003 г. и августе - сентябре 2004 г., помещали по одному живому экземпляру в небольшую каплю воды на предметное стекло, куда добавляли 5% уретан для наркотизации, и исследовали под микроскопом Микмед-2 при увеличении $\times 225$, измерения проводили при увеличении $\times 42$ и $\times 105$. Всего было исследовано 205 особей.

Сделаны следующие измерения: 1) длины головы; 2) торакса; 3) абдомена в целом и каждого из его сегментов в отдельности; 4) постабдомена; 5) общей длины тела (без постабдоминальных коготков); 6) постабдоминальных коготков; 7) плавательных антенн; 8) первых торакальных конечностей; 9) раковинки; 10) антеннул; 11) диаметра глаза. Плохо обозначенную границу головы и торакса проводили по небольшой складке, которая видна позади мандибул при боковом положении рачка, измерения абдоминальных и постабдоминального сегментов - по дорсальной стороне рачка, где границы сегментов более четко обозначены.

Мы используем термин «раковинка» в общепринятом для лептодоры смысле: им называют структуру, которая отходит от заднего края торакса и служит у самок для вынашивания яиц. Однако исследования эмбриогенеза данного вида (Olesen et. al. 2003; собств. неопубл. данные) показывают, что она представляет лишь свободную часть раковинки. Ее развитие начинается с появления двух дорсо-латеральных вздутий на заднем крае головы, вскоре сливающихся в один зачаток карапакса, который по мере своего роста прирастает к дорсальной стороне торакса.

У каждой особи подсчитывали общее количество двучленистых сетулированных щетинок на экзоподите и эндоподите плавательных антенн (зачатки щетинок не учитывали) и на каждом их членике отдельно, а также вооружение первой пары туловищных конечностей, отдельно левой и правой стороны, поскольку оно часто различалось.

Выделение возрастных стадий проводили не по линькам, а по заметным изменениям морфологии: у самок по длине раковинки и степени развития яичников, а у самцов - по

форме и длине антеннул, а также по степени развития семенников и вторично-половых структур на конечностях первой пары. У особей обоих полов выделены три неполовозрелые стадии. У самок граница между стадиями II и III проведена главным образом по формальному признаку: раковинка короче или длиннее середины первого абдоминального сегмента. Возможно, что лептодора может иметь четыре неполовозрелые стадии, но по морфологическим признакам не удается обозначить границу между стадиями III и IV. Достоверность различий оценивали по критерию Вилкоксона (Урбах, 1964): $W = n_x(n + 1) - 2T_x / \sqrt{n_x n_y (n + 1)}$, где n_x и n_y – количество особей в выборках, $n = n_x + n_y$, T_x – меньшая сумма рангов.

Результаты

Ювенильная стадия I

Длина тела самцов и самок колеблется от 2000 до 2697 мкм (Табл.1). Раковинка, одинаково короткая (70 – 90 мкм) у особей обоих полов (2,7 – 4,4 % от общей длины тела, Табл.3), прикреплена к тораксу позади сердца, ее задний край лишь слегка нависает небольшим козырьком над первым абдоминальным сегментом. Длина постабдоминальных коготков 270 – 414 мкм. Различий между самками и самцами в относительной длине головы, торакса, abdomena, постабдомена, плавательных антенн и первой пары торакальных конечностей (Табл. 2), глаза или постабдоминальных коготков (Табл. 3), а также в количестве щетинок на плавательных антенных (Табл. 4) и вооружении первой пары туловищных конечностей (Табл. 5) не выявлено.

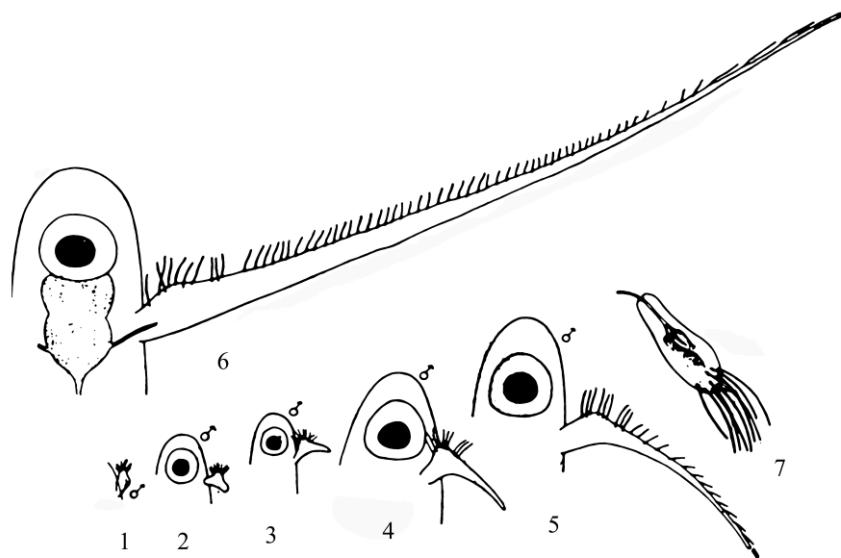
Таблица 1. Изменчивость длины тела (мкм) самок и самцов разных возрастных стадий, в скобках $M \pm SE$.

Стадии	n	Самки	n	Самцы
Ювенильная I	34	2000 – 2650 (2217,2 ± 33,4)	14	2034 – 2697 (2281,3 ± 49,4)
Ювенильная II	18	2894 – 4133 (3560,9 ± 77,1)	16	2718 – 3762 (3304,2 ± 80,0)
Ювенильная III	30	4150 – 5753 (4908,5 ± 82,5)	13	3672 – 4680 (4299,4 ± 89,8)
Половозрелые	63	4900 – 10500 (6659,3 ± 165,1)	16	4335 – 7353 (5553,4 ± 47,4)

Самцы отличаются от самок по антеннулам. У последних они имеют почти правильную цилиндрическую форму и 9 эстетасков на конце (Рис. 1 - 7) и сохраняют ее на всех последующих стадиях, а у самцов этой стадии - антеннулы своеобразной треугольной формы (Рис. 1 - 1, 2). Длина антеннул самцов и самок примерно одинаковая и составляет 54 – 90 мкм.

Рис. 1. Антеннулы самцов (1 – 6) и самки (7) *Leptodora kindtii* (по Sebestyén, 1931):

1, 2 – ювенильные особи I стадии; 3, 4 – ювенильные особи II стадии;
5 – ювенильные особи III стадии; 6 – половозрелые особи.



Яичники и семенники располагаются на границе первого и второго абдоминальных сегментов, мало развиты. Первые представляют собой небольшие овальные образования, вторые – тяжи неопределенной формы. Зачатки характерных для самцов хватательных структур на третьем и четвертом члениках первой пары конечностей еще отсутствуют.

На экзоподите и эндоподите плавательных антенн минимальное количество двучленистых сетулированных щетинок, которое соответствует количеству их зачатков у поздних эмбрионов (Табл. 4).

Первая пара торакальных конечностей состоит из 4 члеников, вооруженных 17 – 23 крупными шипами и щетинками разной формы и размера. Проксимальный членик – самый длинный, более чем вдвое превышает длину других, имеет один крупный шип в средней и другой такой же шип в дистальной части, у некоторых особей имеется также маленький шипик возле пропульсаторного органа. Дистальный шип направлен в ту же сторону, что и все щетинки 2 – 4-го члеников, тогда как проксимальный шип располагается в

перпендикулярной им плоскости. У особей стадии I на втором членике первой конечности имеются 3 – 4 щетинки: 1 - 2 короткие проксимальные и две очень длинные дистальные с тонкими сетулами. На третьем и четвертом члениках этой конечности имеются 5 – 8 и 7 – 9 когтевидных щетинок соответственно, длина которых также заметно возрастает к дистальному концу каждого членика. Вместо сетул они имеют острые шипики. Формула вооружения первой пары конечностей самцов и самок разных возрастных стадий дана в таблице 5.

Таблица 2. Относительная длина (в % от общей длины тела) частей тела самок и самцов разных возрастных групп ($M \pm SE$)

Стадии	N	Голова	Торакс	Абдомен	Постабдомен	Плавательные антенны	Конечности I-ой пары
Ювенильная I	5	1,5 ± 0,7	1,5 ± 0,4	3,7 ± 0,6	1,4 ± 0,5	2,0 ± 1,9	1,5 ± 1,9
	14	1,5 ± 0,4	1,6 ± 0,3	5,7 ± 0,2	3,3 ± 0,3	1,2 ± 1,1	1,5 ± 0,8
Ювенильная II	18	1,6 ± 0,2	1,3 ± 0,2	5,3 ± 0,2	3,7 ± 0,3	5,2 ± 0,8	1,1 ± 1,0
	16	1,3 ± 0,2	1,9 ± 0,2	5,3 ± 0,2	3,5 ± 0,2	5,7 ± 0,6	1,2 ± 1,3
Ювенильная III	30	1,3 ± 0,3	1,4 ± 0,2	5,6 ± 0,2	3,5 ± 0,2	3,7 ± 0,7	1,5 ± 0,6
	13	1,1 ± 0,3	5,0 ± 0,3	5,2 ± 0,3	3,0 ± 0,2	4,7 ± 0,9	1,6 ± 0,8
Оловозрелые	30	3,3 ± 0,3	1,9 ± 0,2	5,7 ± 0,3	3,0 ± 0,1	3,8 ± 0,6	1,4 ± 0,5
	16	1,5 ± 0,4	1,5 ± 0,3	5,1 ± 0,3	3,9 ± 0,2	3,6 ± 0,9	1,0 ± 0,8

Ювенильная стадия II.

Самки. Длина особей 2894 - 4133 мкм (Табл. 1). Раковинка заметно длиннее (160 – 324 мкм), но не достигает середины первого абдоминального сегмента (5,0 – 7,1 % от общей длины тела, Табл.3). Длина постабдоминальных коготков 432 – 594 мкм. Яичники более развиты по сравнению с предыдущей стадией, но еще не имеют выстроенных в ряд тетрад ооцитов. Количество сетулированных щетинок на экзоподитах плавательных антенн доходит до 17 – 21 , на эндоподитах - 16 – 20. Формулы щетинок плавательных антенн и первых торакальных конечностей представлены в Таблицах 4 и 5 соответственно.

Самцы. Длина особей 2718 – 3762 мкм (Табл. 1). Раковинка такая же короткая как на стадии I (3,2 – 4,6 % от общей длины тела, Таблица 3). Длина постабдоминальных коготков 414 – 576 мкм. Наиболее характерным признаком этой стадии является серповидная форма антеннул (Рис. 1 - 3, 4), их относительно небольшая длина (168 – 302 мкм, Табл. 3), а также отсутствие дополнительных эстетасков. Длина левой и правой антеннул может различаться. Относительная длина антеннул у самцов заметно больше, чем у самок, и составляет в

среднем 18,2 и 8,0% соответственно (Табл. 3). На дистальном членике первой конечности появляется зачаток своеобразной хватательной структуры - выступ с мелкими шипиками. Левый и правый семенники соединены узким перешейком во втором абдоминальном сегменте.

Таблица 3 Относительные размеры глаза и антеннул (в % от длины головы),
постабдоминальных коготков и раковинки (в % от общей длины тела) самок и самцов разных
возрастных групп, $M \pm SE$

Стадии	N	Глаз	Антеннулы	Раковинка	Коготки
Ювенильная I	♀ 5	16,5 ± 1,9	11,5 ± 1,5	3,8 ± 0,2	3,8 ± 1,1
	♂ 14	16,0 ± 0,5	11,3 ± 0,3	0,1	15,8 ± 0,5
Ювенильная II	♀ 18	15,2 ± 0,4	8,0 ± 0,1	6,1 ± 0,2	3,6 ± 1,2
	♂ 16	15,8 ± 0,4	18,2 ± 0,8	0,2	14,4 ± 0,4
Ювенильная III	♀ 28	14,7 ± 0,3	7,3 ± 0,2	12,3 ± 0,6	3,8 ± 0,3
	♂ 13	14,7 ± 0,5	43,1 ± 2,5	0,2	13,6 ± 0,3
Половозрелые	♀ 30	13,1 ± 0,3	6,1 ± 0,2	22,9 ± 0,4	4,4 ± 1,2
	♂ 16	15,1 ± 0,3	82,5 ± 2,4	0,2	13,8 ± 0,3

Различий между самками и самцами в относительной длине головы, торакса, абдомена, постабдомена, плавательных антенн первой пары торакальных конечностей (Табл. 2), а также в относительном размере глаза и длине постабдоминальных коготков (Табл. 3) не выявлено. Однако по сравнению с первой ювенильной стадией, наблюдается уменьшение относительной длины плавательных антенн (Табл. 2; $w = 2,17$; $p < 0,01$).

Ювенильная стадия III

Самки. Длина особей 4150 - 5753 мкм (Табл. 1). К этой стадии отнесены самки, у которых раковинка (324 - 954 мкм) покрывает более половины первого абдоминального сегмента (8,6 - 17,4 %, Табл. 3). Длина постабдоминальных коготков 558 – 773 мкм. Большинство особей имеют тетрады ооцитов в яичниках. Количество двучленистых сетулированных щетинок на экзоподите плавательных антенн увеличилось до 20 – 24, на эндоподите – до 19 – 24. Формулы щетинок антенн и первой пары конечностей даны в таблицах 4 и 5 соответственно. Относительная длина антеннул самок уменьшилась по сравнению с предшествующей стадией (Табл.2; $w = 1,95$; $p < 0,01$).

Таблица 4. Количество двучленистых сетулированных щетинок на экзоподите (в числителе) и эндоподите (в знаменателе) плавательных антенн у самок и самцов разных возрастных стадий

Стадии	N	Кол - во щетинок	Формула щетинок	N	Кол – во щетинок	Формула щетинок
Ювенильная I	♀35	14 - 16 15 – 16	(0) (3-4) (4-5) (7-8) (2) (5-6) (3) (5-6)	♂14	15 - 16 15 - 17	(0) (4) (4) (7-8) (5-6) (3) (5-6)
Ювенильная II	♀18	17 – 21 16 – 20	(0) (5-7) (4-6) (7-9) (2-3) (6-7) (3-4) (5-6)	♂16	16-19 16 - 19	(0) (4-6) (4-5) (7-8) (5-7) (2-4) (5-6)
Ювенильная III	♀30	20 – 24 19 – 24	(0) (7-9) (5-6) (8-9) (2-4) (6-9) (4-5) (6-7)	♂13	18 – 23 20 -22	(0) (6-8) (5-6) (7-9) (4) (7-9) (4) (6-7)
Половозрелые	♀63	21 – 26 20 – 28	(0) (7-11) (5-7) (9-10) (3-5) (7-10) (3-5) (6-8)	♂16	22 – 28 20 - 26	(0) (7-10) (5-7) (9-10) (3-5) (7-10) (4-5) (6-7)

Самцы. Длина особей 3672 - 4680 мкм. Раковинка значительно короче (126 – 216 мкм), а антеннульты значительно длиннее (324- 756 мкм), чем у самок (Табл. 3). Длина постабдоминальных коготков 540 – 648 мкм. На антеннультах имеются дополнительные эстетаски (Рис. 1 - 5). Выступ с шипиками на четвертом (дистальном) членике первой конечности явственный, видны также зачатки особых шипиков (также вторично-половой признак самца) на третьем членике конечности. Семенники соединены более широким перешейком на брюшной стороне второго абдоминального сегмента. Количество двуцленистых сетулированных щетинок на ветвях плавательных antenn увеличилось также как у самок. Их формула представлена в таблице 4, формула щетинок первой пары конечностей – в таблице 5.

Достоверных различий между самцами и самками в относительной длине головы, торакса, abdomena, постабдомена, плавательных antenn (Табл. 2), а также в относительном размере глаза (Табл. 3) не обнаружено. Однако между ними выявились различия в относительной длине первой пары конечностей (Табл. 2; $w = 1,44$; $p < 0,5$) и длине постабдоминальных коготков (Табл. 3; $w = 1,68$; $p < 0,1$).

Половозрелые стадии.

Самки. Длина особей 4900 – 10500 мкм. Раковинка образует незамкнутую выводковую камеру, не короче середины второго абдоминального сегмента, длина 1170 – 4800 мкм, (18,8 – 26,1 % от общей длины тела, Табл. 3). Длина постабдоминальных коготков 684 – 1042 мкм. Количество яиц или эмбрионов в выводковой камере 1 - 8.

Яичники занимают практически весь abdomen, располагаясь вентро-латерально по отношению к кишечнику. Левый яичник выдвинут в первый абдоминальный сегмент, вперёд

по отношению к гермариуму. Правый яичник выдвинут назад во второй и третий абдоминальные сегменты.

Таблица 5. Формула шипов и щетинок первой пары тулowiщных конечностей самок и самцов разных возрастных групп (жирным курсивом показано число щетинок, встречающееся более чем в 40% случаев)

Стадии	N	Формула вооружений
Ювенильная I	♀5	(2) (3) (6 – 7) (7 – 8 - 9)
	♂14	(2) (3 – 4) (6 – 7 – 8) (7 – 8 – 9)
Ювенильная II	♀18	(2) (2 – 3 – 4) (5 - 6 – 7 – 8) (9 – 10)
	♂16	(2) (2 – 3) (6 – 7) (9)
Ювенильная III	♀30	(2) (2 – 3) (5 – 6 – 7) (9 – 10 – 11)
	♂13	(2) (2 – 3) (5 – 6 – 7) (7 – 9 – 10)
Половозрелые	♀30	(2) (2 – 3) (5 – 6 – 7) (9 – 10 – 11)
	♂16	(2) (2 – 3) (5 – 6) (9)

Количество двучленистых сетулированных щетинок на экзоподите плавательных антенн 21 – 26, на эндоподите – 20 – 28. Формулы щетинок антенн и вооружения первой пары конечностей представлены в таблицах 4 и 5 соответственно.

По сравнению с последней ювенильной стадией, уменьшились относительная длина плавательных антенн (Табл.2; $w = 1,78$; $p < 0,01$) и относительный размер глаза (Табл. 3; $w = 1,69$; $p < 0,1$).

Самцы. Длина особей 4335 – 7353 мкм. Раковинка короткая (2,5 – 6,3 % от общей длины тела, Табл.3). Длина постабдоминальных коготков 611 – 1204 мкм. Антеннулы длинные (918 – 1800 мкм), прямые или почти прямые с большим числом дополнительных эстетасков (Табл. 3; Рис. 1 - 6). В проксимальной части четвертого членика первой конечности отчетливо видно выпуклое образование, покрытое щёткой мелких шипиков, к которому подходит мускул, позволяющий этой структуре втягиваться. Недалеко от него, в дистальной части третьего членика видны 3 более крупных шипика, сидящие на общем основании. Эти структуры служат для удержания самки во время копуляции.

Относительно короткие латеральные лопасти семенника, располагающиеся в задней части первого абдоминального сегмента, соединены широким перешейком, занимающим

практически всю брюшную сторону второго абдоминального сегмента. Два семяпроводы открываются с брюшной стороны в начале третьего абдоминального сегмента.

Между самками и самцами не обнаружено достоверных различий в относительной длине головы, торакса, абдомена и постабдомена (Табл. 2). Однако самцов отличает несколько большие относительная длина плавательных антенн (Табл.2; $w = 1,50$; $p < 0,1$), первых конечностей (Табл.2; $w = 1,86$; $p < 0,01$), а также большие относительный размер глаза (Табл. 3; $w = 2,12$; $p < 0,01$) и длина постабдоминальных коготков (Табл.3; $w = 1,93$; $p < 0,01$).

Рисунок 2 и соответствующее уравнение показывают соотношение длины постабдоминальных коготков и общей длины тела лептодоры. В этом уравнении, которое имеет общий вид: $\lg y = k \lg x + b$ и является аллометрическим (Huxley, 1924), коэффициент $k > 1$, что указывает на то, что коготки лептодоры растут медленнее по сравнению с общей длиной тела рака.

Обсуждение

Лептодора озера Глубокого имеет типичные для этого вида размеры. Хотя в некоторых водоемах она может достигать 18 и даже 21 мм в длину (Gerschler, 1911), размеры половозрелых самок большинства европейских и североамериканских популяций колеблются от 4,5 - 5 до 11 - 13 мм, самцов до 6,0 – 7,5 мм (Gershler, 1911; Margaritora, 1985; Andrews, 1948; Бенинг, 1941; Черемисова, 1960; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Rivier, 1998). В Восточной Азии встречаются популяции очень мелких лептодор, длиной всего около 3 мм (Poppe, Richard, 1890).

Минимальный размер лептодоры обычно составляет около 2 мм (Мануйлова, 1964; Andrews, 1948), но по сведениям некоторых авторов (Мордухай-Болтовская, 1956, Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1978) в Рыбинском водохранилище он не превышает 1,2 – 1,3 мм. Дословно сообщается следующее (Мордухай-Болтовского и Ривьер, 1987: стр. 168): « из партеногенетических яиц появляются маленькие ракчи (1,2 мм), сходные со взрослыми». Здесь следует заметить, что из выводковой камеры самки выходят поздние эмбрионы, которые лишь отдаленно напоминают взрослых особей (Andrews, 1948: рис. 8). Их отличительные признаки: торакс правильной цилиндрической формы, 6 пар туловищных конечностей направлены перпендикулярно вниз и не образуют ловчей корзины, плавательные щетинки лишены сегментации и сетул, дорсальный орган очень больших размеров. В озере Глубоком они имеют в длину около 1,5 мм и встречаются в планктоне крайне редко, так как вскоре после выхода из выводковой камеры линяют и после этого,

действительно, становятся похожими на взрослых особей. При этом длина рачка заметно увеличивается. Можно предположить, что указанные вышеупомянутыми авторами минимальные размеры лептодоры в Рыбинском водохранилище соответствуют размерам этих поздних эмбрионов. Однако, возможно также, что лептодора Рыбинского водохранилища откладывает более мелкие яйца, из которых выходят более мелкие рачки. Диаметр партеногенетических яиц лептодоры озера Глубокого колеблется от 320 до 400 мкм (Бойкова, неопубл. данные), американского озера Эри – 380 – 400 мкм (Andrews, 1948). Однако если верить Самтеру (Samter, 1900), то лептодора озера Ванзее (Wannsee, Германия) откладывает яйца диаметром всего лишь от 204 до 250 мкм. Диаметр яиц в популяции озера Тегелерзее (Берлин), вероятно, также не превышает 300 мкм, поскольку эмбрионы одной стадии там и в озере Глубоком имеют длину 270 - 360 мкм (Olesen et. al., 2003) и 400 –500 мкм (Бойкова, неопубл. данные) соответственно.

Лептодора может иметь до 24 партеногенетических яиц в одной кладке (Мордухай-Болтовская, 1956; Andrews, 1948; Rivier, 1998). Наибольшее количество отмечается, как правило, в начале сезона у особей первой генерации. Исследованные нами особи лептодоры озера Глубокого имели не более 8 яиц в кладке.

Наше исследование показывает, что относительная длина головы, торакса, абдомена и постабдомена лептодоры не различается у самок и самцов и не меняется от стадии к стадии. Это подтверждает сделанное ранее заключение (Andrews, 1953), что абдомен и постабдомен лептодоры растут с той же скоростью, что и общая длина тела. Антеннулы самцов и раковинка самки растут значительно быстрее других частей тела (Табл. 3). Напротив, относительная длина плавательных антенн, первой пары конечностей и постабдоминальных коготков постепенно уменьшается, причем у самок несколько больше, чем у самцов (Табл. 2, 3), поэтому между половозрелыми самцами и самками имеются небольшие, но достоверные различия в относительной длине этих структур, а также в диаметре глаза.

Количество двучленистых щетинок на ветвях плавательных антенн очень сильно меняется с возрастом, увеличиваясь почти вдвое у половозрелых особей по сравнению с новорожденными: с 14 - 16 до 21 - 28 на экзоподите и с 15 – 17 до 20 – 28 на эндоподите (Табл. 4). Ранее на этот факт обратила внимание Черемисова (1960), которая нашла, что лептодора имеет 3 – 4 линьки до половозрелости и что по количеству двучленистых щетинок на дистальном членике экзоподита можно определить возрастную стадию по следующей схеме: ювенильная стадия I - (7 - 7) или (7 - 8), ювенильная стадия II – (8 - 8) или (8 - 9), ювенильная стадия III – (9 - 9) или (9 - 10), половозрелые особи (10 -10), (10 - 11) или

(11 - 11) щетинок. Однако наши данные показывают, что между возрастными стадиями лептодоры и количеством щетинок на экзоподите антенн нет такого однозначного соответствия (Табл. 4).

При экспериментальном исследовании у лептодор были обнаружены 7 ювенильных стадий (Vijverberg & Koelewijn, 2004). Средняя длина тела первых трех (1900 ± 140 , 2300 ± 110 , 2500 ± 100 мкм) соответствовала длине особей выделенной нами стадии I (Табл. I), стадий 4 и 5 (3000 ± 190 , 3700 ± 190 мкм) – стадии II, стадий 6 и 7 (4400 ± 250 , 5000 ± 380 мкм) – стадии III.

Лильеборг (Lilljeborg, 1901), исследовавший шведские популяции лептодоры, отметил 26 – 30 двуяченистых щетинок на экзоподите и 30 – 34 на эндоподите плавательных антенн [формула щетинок: (0) - (10-12) - (6-7) - (10-11) / (6-7) - (11-13) - (5-6) – 8]. То же число щетинок указывают для популяций, обитающих на территории СССР (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964), Румынии (Negrea, 1983), Италии (Margaritora, 1985) и Германии (Flössner, 1972, 2000). Возможно, что эти данные относятся только к половозрелым особям, так как нет никаких сведений о возрастных изменениях количества щетинок. У лептодоры озера Глубокого количество щетинок заметно меньше (Табл. 4), оно сходно с тем, что указано Гершлером (Gershler, 1911) для лептодоры Большого Пленского озера (Германия): 22 – 24 щетинок на экзоподите и 21 – 25 на эндоподите [формула: (0) - (7-9) - (5-6) - (8-10) / (3-5) - (7-9) - (4-5) -(6-7)].

Мы нашли, что количество щетинок на конечностях первой пары также варьирует и что в онтогенезе лептодоры, особенно отчетливо у самцов, прослеживается тенденция уменьшения их числа на втором и третьем члениках, за счет утраты части коротких проксимальных щетинок, и увеличения их числа на четвертом дистальном членике (Табл. 5).

В обзорных монографиях Мордухай – Болтовского и Ривье (1978: стр. 97) и Ривье (Rivier, 1998, р. 108) о вооружении первой пары конечностей лептодоры сказано следующее: “ основной членик несет 2 пары коротких щетинок, а с внутренней стороны двуветвистый отросток – максиллярный признак. II и III членики снабжены 3 – 4 парами щетинок, длина которых увеличивается дистально. Дистальный членик несет 6 пар аналогичным образом удлиняющихся щетинок”. Это описание мало похоже на то, что мы наблюдали у лептодоры озера Глубокого (Табл. 5). Некоторые авторы (Gerschler, 1911: fig. 3; Margaritora, 1985: fig. 142; Sars, 1993: Plate 112, fig. 1; Flössner, 2000: fig. 7) дают рисунки этой конечности, лучший из которых, несомненно, принадлежит Сарсу. На первом членике всегда изображается только один дистальный шип, возможно потому, что медианный шип расположен в другой

плоскости, но Себестиен (Sebestyèn, 1931) указывает, что помимо дистального имеются еще 1 – 2 шипа в средней части этого членика. На втором членике конечности вышеупомянутые авторы изображают 3 – 4 , на третьем – 6 - 8, а на четвертом – 10 - 11 щетинок. Так называемый максиллярный придаток ноги, представляющий собой выступ с двумя щетинками разной длины, никем не изображается потому, что располагается не на самой конечности, как полагает И. К. Ривьер, а на брюшной стороне торакса возле её основания (Sebestyén, 1931; Olesen et al., 2003). Заметим, что у половозрелых особей озера Глубокого количество щетинок обычно меньше, чем на вышеупомянутых рисунках: 2 - 3 на втором , 5 - 6 на третьем, 9 – 11, чаще всего 9, на четвертом членике (Табл. 5).

На рисунке Сарса можно видеть различия самих щетинок второго и третьего- четвертого члеников конечности. Последние часто называют когтевидными, они имеют щипики и похожи на гарпуны (Lilljeborg, 1901: Tab. 87, fig. 9; Sars, 1993: Tab. 112, fig 1a). В отличие от них, щетинки второго членика менее хитинизированы, дистальные - очень длинные с тонкими сетулами. По мнению Херцига и Ауэр (Herzig, Auer, 1990), лептодора отыскивает жертву тактильным путем, с помощью щетинок первой пары конечностей, которые действуют как mechanoreцепторы. Мы полагаем, что эту функцию могут выполнять только дистальные щетинки второго членика. Щетинки третьего и четвертого члеников, несомненно, хватательные.

Наше исследование показывает, что самки лептодоры начинают окладывать яйца, когда их выводковая камера еще не достигает третьего абдоминального сегмента. В этом случае, если яйцеводы открываются дорсо -латерально в начале третьего абдоминального сегмента, как это принято считать вслед за Вейсманом (Weissman, 1974), то они должны выходить сначала в воду и лишь затем каким- то образом попадать в выводковую камеру. Именно такой момент выхода яйца лептодоры в воду изображен П. Э. Мюллером (см., Røen, 1994; Plate XLIX, fig.1, 2). Rossi (Rossi, 1980), исследуя половую систему самки, не обнаружила никаких следов яйцеводов на гистологических срезах. Трудность их обнаружения заключается в том, что они видны только в момент откладки яиц, который длится не более 5 – 10 минут. Эндрю (Andrews, 1948, p. 56), наблюдавший этот процесс, нашел, что яйцеводы идут не назад от проксимальной части яичника, как полагали Вейсман и Мюллер, а вперед. Он написал следующее: “ The eggs, after assuming a spherical shape within the ovaries, are deposited in the brood pouch via oviduct which extends dorsally and slightly anteriorly from the proximal region of the ovaries”. В таком случае они должны открываться не в начале третьего, а в конце первого или в самом начале второго абдоминального сегмента.

Данное исследование поддержано грантом РФФИ 03-04-48879.

Литература

Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа. – Тбилиси: Грузмедгиз, 1941.- 482 с.

Вагнер Н. *Hyalosoma dux*, новая форма из группы Daphnida // Тр. 1-го Съезда Русских Естествоисп., отд. Зоол. – 1868. – С. 218 – 239.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые раки (Cladocera) фауны СССР. - М.-Л: Наука, 1964. - 326 с.

Мордухай – Болтовская Э. Д. О партеногенетическом размножении *Leptodora kindti* (Focke) и *Bythotrephes* Leydig // Докл. АН СССР. – 1957. - Т.112, № 6. - С. 1133 – 1135.

Мордухай – Болтовской Ф.Д., Ривьер И. К.. Хищные ветвистоусые фауны мира. – Л: Наука, 1987. - 180 с.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. – М: Наука, 1964. - 415 с.

Черемисова К. А. Наблюдения по биологии *Bythotrephes longimanus* Leydig и *Leptodora kindti* (Focke) // Труды БелНИИ Рыбного хоз. – 1960. - Т. 3. – С. 131 - 139.

Andrews T. F. The parthenogenetic reproductive cycle of the cladoceran, *Leptodora kindtii* // Trans. Amer. Microscop. Soc. – 1948. – V. 67. – P. 54 – 60.

Andrews T. F. Growth studies on parthenogenetically produced male and female *Leptodora kindtii* (Focke) // Trans. Amer. Microscop. Soc. – 1953. – V. 72 (1). – P. 9 – 17.

Dumont H. J., Negrea S. V. Introduction to the class Branchiopoda / Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 19. - Leyden: Backhuys Publ., 2002 - 398 pp.

Flössner D. Kiemen- und Blattfüsser, Branchiopoda, Fishläuse, Branchiura / Tierwelt Deutschlands. V. 60. - Jena: G. Fischer Verlag, 1972. - 501 pp.

Flössner D. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. - Leiden: Backhuys Publishers, 2000. - 428 p.

Fryer G. A new classification of the branchiopod Crustacea // Zool. J. Linn. Soc. – 1987. - V. 91. - P. 357 – 383.

Gerschler M. W. Monographie der *Leptodora kindtii* (Focke) // Arch. Hydrobiol. – 1911. – Bd. 6. – S. 415 – 466.

Herzig A., Auer B. The feeding behaviour of *Leptodora kindti* and its impact on the zooplankton community of Neusiedler See (Austria) // Hydrobiologia. – 1990. - V. 198. - P. 107 – 117.

- Huxley J.S.* Constant differential growth-ratio and their significance // Nature. – 1924. – V. 114. – P. 895 - 896.
- Lilljeborg W.* Cladocera Sueciae oder Beitrage sur Kenntnis der in Schweden lebenden Krebstiere von der Ordnung der Branchiopoden und der Unterordnung der Cladoceren // Nova Acta reg. soc. sci. upsal. Ser. 3. – 1901. - Bd. 19. - S. 1 – 701.
- Margaritora F.* Cladocera. Fauna d'Italia. V. 23. – Bologna, 1985. - 399 p.
- Müller P. E.* Danmarks Cladocera // Natur. Tids. – 1868. - V. 3. - P. 53 – 240.
- Negrea S.* Cladocera / Fauna Republ. Social. Romania. Crustacea. V. 4. N. 12. – Bucuresti, 1983. - 399 p.
- Olesen J., Richter S., Scholtz G.* On the ontogeny of *Leptodora kindtii* (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera), with notes on the phylogeny of the Cladocera // J. Morphol. - 2003. – V. 256. – P. 235 – 259.
- Poppe S. A., Richard J.* Note sur divers Entomostraces du Japan et de la Chine // Bull. Soc. Zool. France. - 1890. - V. 15. - P. 73 – 78.
- Rivier I. K.* The predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodorida of the world / Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world V. 13. – Leiden: Backhuys Publ., 1998. – 213 p.
- Røen U.* Drawings of Danish Cladocera by P.E. Müller. // Steenstrupia. – 1994. – V. 20 (5). – P. 101 – 162.
- Rossi F.* Comparative observations on the female reproductive system and parthenogenetic oogenesis in Cladocera // Boll. Zool. – 1980. - V. 47. N. 1-2. - P. 21 – 38.
- Samter M.* Studien zur Entwicklungsgeschichte der *Leptodora hyalina* Lillj. // Z. wiss. Zool. – 1900. – Bd. 68. – S. 169 – 260.
- Sars G. O.* On the freshwater crustaceans occurring in the vicinity of Christiania. – Bergen: Univ. of Bergen, 1993. – 197 pp.
- Sebestyén O.* Contribution to the biology and morphology of *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea Cladocera) // Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst. – 1931. – V. 4. – P. 151 – 170.
- Sket B.* Distribution patterns of some subterranean Crustacea in the territory of the former Yugoslavia // Hydrobiologia. – 1994. – V. 287. – P. 65 – 75.
- Vijverberg J., Koelewijn H.P.* Effect of temperature on development and growth of the raptorial cladoceran *Leptodora kindtii* under laboratory conditions // Freshwater Biol. – 2004. – V. 49. – P. 1415 – 1422.

Weismann A. Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina* // Zeitschr. wiss. Zool. – 1874. – Bd. 24. – S. 1 – 70.

Wingstrand K. G. Comparative spermatology of the Crustacea Entomostraca. I. Subclass Branchiopoda //

Biol. Skr. Kong. Danske Videns. Selskab. – 1978. - V. 22. N. 1. - P. 1 – 68.

The age morphological variability of *Leptodora kindtii* (Focke, 1844)

(Crustacea: Cladocera: Haplopoda) of Lake Glubokoe

O. S. Boikova

S u m m a r y

The investigation of morphological variability of *Leptodora kindtii* had been carried out in July – September 2003 – 2004 at “Lake Glubokoe” biological station. On the whole, 205 living animals, both females and males, of different stages were measured in respect of their body length, length of head, thorax, abdomen and each its segment, postabdomen, postabdominal claws, antennules, swimming antennae, shell, thoracic limbs of first pair and diameter of eye. The counting of number of setae of swimming antennae and armament of thoracic limbs of first pair as well as the observations on development of antennules and clasping male’s structures were provided as well. As a result, three juvenile instars have been revealed (fourth instar is possible but its evaluation needs further studies) and their specificities as well as the morphology of adults are described. These data are compared and discussed with those of other authors.

Возрастные изменения мандибул *DAPHNIA MAGNA STRAUS* и *D. GALEATA SARS* (CLADOCERA: ANOMOPODA)

*A. A. Комов**, *M. A. Гололобова***

* Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

** Факультет биоинженерии и биоинформатики, Московский государственный

университет им. М. В. Ломоносова

Строение жевательной поверхности мандибул описано только у нескольких видов ветвистоусых ракообразных (Glagolev, Korovchinsky, 1992; Котов, 1998; Richter, 2004 и др.). Род *Daphnia* O.F. Müller - это единственный таксон отряда Anomopoda Sars, 1865, у многих представителей которого мандибулы изучены достаточно подробно (Ocioszyńska-Bankierowa, 1933; Edwards, 1980; Глаголев, 1986). В своей диссертации Глаголев (1986) заключил, что

число различных элементов скульптуры жевательной поверхности закономерно изменяется в ходе постэмбрионального развития, а также зависит от трофических условий, в которых находилось животное в течение предыдущего возраста. Однако оба эти заключения были сделаны на основании результатов исследования ограниченного числа особей, не сопровождавшегося морфометрической проверкой.

Нашей целью было изучить возрастные изменения мандибул *Daphnia magna* Straus, 1820 и *D. galeata* Sars, 1864 - двух видов, далеких друг от друга по систематическому положению, размеру (Глаголев, 1995), особенностям образа жизни и питания (Fryer, 1991).

Материал и методы

Материалом для изучения возрастной изменчивости мандибул *D. magna* послужила лабораторная культура этих раков, содержавшаяся при стандартных условиях (температура 25 - 27°C, продолжительность светового дня 10 ч). Изначально 16 ювенильных раков были отсажены при помощи пипетки в отдельные сосуды объемом 5 мл, где они содержались в течение всего опыта. Каждый день раков кормили путем добавления 1 капли культуры *Scenedesmus* sp., при этом концентрацию клеток водорослей в культуре не контролировали. Поскольку раки активно размножались, можно было заключить, что они не испытывали недостатка в корме. Однако концентрация корма была ниже оптимальной, поскольку плодовитость дафний составляла 5 - 8 яиц на взрослую самку, в то время как при оптимальной концентрации корма плодовитость *D. magna* может составить 50 яиц на самку (Porter et al., 1983). Три раза в день каждый сосуд проверяли на предмет обнаружения сброшенного экзутия (линочной шкурки), последний немедленно перемещали пипеткой в отдельную пробирку и фиксировали 4% формалином. Впоследствии у каждого экзутия измеряли длину спинного края створки. Далее от экзутия отчленяли мандибулы и измеряли длину правой и левой мандибул, потом мандибулы разворачивали под покровным стеклом так, чтобы плоскости их жевательных поверхностей были параллельны плоскости стекла, измеряли длину жевательной поверхности правой и левой мандибул и подсчитывали число диагоналей на каждой мандибуле. В общей сложности было промерено 120 экзутиев, в нескольких случаях одна или обе мандибулы были потеряны в процессе операций с ними. Чтобы не перегружать графики возрастных изменений, на каждом из них представлены результаты только 50 измерений. Для проверки достоверности различий между раками разного размера, из всех промеренных экзутиев были отобраны 40 наименее крупных и 40 наиболее крупных. Для каждой группы было вычислено среднее значение для каждого из

измеренных (или рассчитанных) показателей, достоверность различий между средними оценена по t-критерию Стьюдента.

Восемь раков первого возраста из одного помета (потомство одной из самок после ее пятой линьки) были поштучно рассажены в аналогичные сосуды. Их экзувии (от 1-ой до 7-ой линьки) собирали и изучали аналогично предыдущим. Поскольку в каждом случае был известен возраст рака, сбросившего экзувий, то достоверность возрастных отличий в числе диагоналей оценивали путем сравнения среднего для раков 1 – 2-го и 6 – 7-го возрастов (16 измерений в каждом случае) с использованием критерия Бейли, являющегося оптимальным для "исследования малых выборок при полной неизвестности структуры генеральных совокупностей" (Плохинский, 1978).

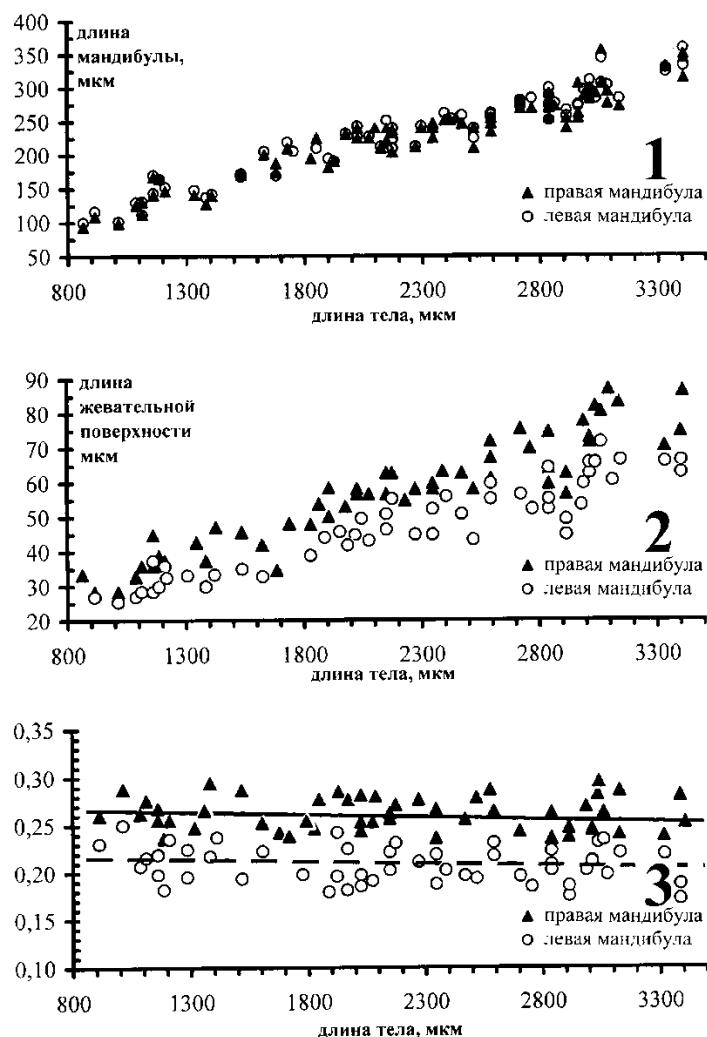
Для определения размера рака, сбросившего экзувий, у 50 живых раков наименьшего размера и 50 крупных раков, случайным образом отобранных из культуры, измеряли длину тела и длину спинного края створки. Было найдено, что возрастные изменения относительной длины спинного края створки хотя и слабы (от $0,61 \pm 0,04$ у ювенильных особей до $0,64 \pm 0,02$ у взрослых самок максимального размера), но достоверны при 95% уровне значимости. Поэтому для вычисления длины раков первой группы длина спинного края их створки была помножена на 0,61, а для второй группы - на 0,64. Следует отметить, что наша оценка размера самки, сбросившей экзувий, не совсем точна, поскольку последний несколько растягивается в ходе линьки.

Возрастную изменчивость мандибул *D. galeata* изучали по фиксированному материалу. Для этого из обильной пробы зоопланктона, собранной 14.09.1996 в пелагиали озера Глубокого (Московская область) были извлечены 100 самок *D. galeata*. У каждой особи измерили длину тела, после чего вычленили мандибулы, и провели те же измерения что для *D. magna*. На графиках отображены результаты промеров только для 50 самок. Из всех исследованных особей отобрали 30 наиболее мелких и 30 наиболее крупных самок, для обеих этих групп было подсчитано среднее по каждому параметру, и достоверность различий между средними оценена по критерию Стьюдента.

Результаты

***Daphnia magna*.** Абсолютная длина мандибул значительно (более чем в 3 раза) увеличивается с возрастом рака (Рис. 1). Относительный размер мандибул с возрастом уменьшается, поскольку увеличение длины тела в 4 раза сопровождается увеличением длины мандибулы примерно лишь в 3 раза. С возрастом абсолютная длина жевательной поверхности

обеих мандибул существенно возрастает (Рис. 2), причем правая всегда длиннее левой. Увеличение длины жевательной поверхности проходит согласованно с увеличением длины всей мандибулы, так что размер жевательной поверхности (и всей вершины мандибулы, которую она венчает) в относительном плане с возрастом не изменяется (Рис. 3). Различия между мелкими и крупными раками по этому показателю недостоверны при 95% уровне значимости.



Размер экзузвия и абсолютная длина левой и правой мандибулы последующего возраста всегда больше, чем у предыдущего возраста. Однако подобная закономерность не наблюдается в случае других использованных параметров. Хотя имеется общая тенденция к увеличению длины жевательной поверхности и числа диагоналей, периодически эти параметры у особей старшего возраста уступают таковым у особей предыдущего. Изменение числа диагоналей (по терминологии: Edwards, 1980) в течение семи первых возрастов у

рачков из одного помета проиллюстрировано на рисунке 4 (здесь отображены данные только по четырем ракам).

Число диагоналей на левой и правой мандибуле с возрастом увеличивается, однако, не более чем в два раза (Рис. 4-5). Различия в числе диагоналей между наиболее мелкими и наиболее крупными самками статистически достоверны при 95 % уровне значимости. Различия в числе диагоналей между 1 – 2-м и 6 – 7-м возрастами самок одного помета также достоверны (проверка проводилась с использованием критерия Бэйли). При этом разброс в числе диагоналей у самок из одного помета одного возраста весьма умерен, особенно у старших возрастов. Например, у раков 6-го возраста на правой мандибуле имеется 36 - 40 диагоналей, на левой – 34 - 37 диагоналей (на рис. 4 приведены данные только по четырем ракам из одного помета из восьми изученных).

У раков каждого возраста число диагоналей на правой мандибуле больше числа диагоналей на левой мандибуле, что явно коррелирует с большей длиной первой из них. Ширина диагоналей на правой и левой мандибуле с возрастом увеличивается, причем на первой она всегда немного больше, чем на второй (Рис. 6).

Относительные пропорции правой и левой мандибул в общей длине, длине жевательной поверхности и средней ширине диагоналей остаются неизменными в течение всей жизни, различия между мелкими и крупными раками по этим трем параметрам недостоверны при 95% уровне значимости.

Daphnia galeata. Как и в случае с *D. magna*, у особей *D. galeata* с возрастом увеличивается длина правой и левой мандибулы (Рис. 7), длина их жевательных поверхностей (Рис. 8), вместе с тем, длина этих поверхностей относительно длины мандибулы остается неизменной (Рис. 9). Число диагоналей и их средняя ширина достоверно возрастает (Рис. 10 - 11). Относительные пропорции правой и левой мандибул в общей длине, длине жевательной поверхности и средней ширине диагоналей остаются неизменными в течение всей жизни, различия между мелкими и крупными раками по этим трем параметрам, как и у предыдущего вида, недостоверны (Рис. 12).

Обсуждение

Два исследованных вида *Daphnia* далеки друг от друга по систематическому положению и образу жизни, но их мандибулы изменяются с возрастом сходным образом. Хотя исследования возрастной изменчивости мандибул малочисленны, их результаты свидетельствуют о возрастном увеличении числа элементов скульптуры жевательной

поверхности у представителей разных отрядов жаброногих ракообразных (Peterson, Rosowsky, 1994; Kotov, 2000). Настоящее исследование представителей рода *Daphnia* еще раз подтверждает эту общую закономерность.

Широко известен факт увеличения у дафний с возрастом расстояния между сетулами на фильтрующих щетинках грудных конечностей III – IV пар, причем это увеличение происходит в разной степени у разных видов (Kořínek, Macháček, 1980; Kořínek et al., 1986). При этом с возрастом обычно происходит также некоторое увеличение размерного диапазона потребляемых дафниями пищевых частиц (Burns, 1968; Geller, Müller, 1981). Однако, *D. magna* является исключением из правила: у этого рачка возрастные различия в расстоянии между фильтрующими сетулами, и в спектре потребляемой пищи отсутствуют (Geller, Müller, 1981). Напротив, по характеру возрастной изменчивости жевательной поверхности мандибул *D. magna*, не отличается от *D. galeata*.

Диагонали предназначены для перетирания пищи, и способность раков потреблять ту или иную пищу зависит от их ширины и высоты (Fryer, 1991). Мандибулы и их жевательные поверхности у раков с возрастом сильно удлиняются, но при этом увеличивается и число диагоналей, так что в итоге ширина диагонали изменяется слабо. Незначительное увеличение средней ширины диагонали (примерно с 1,1 до 1,8 мкм у *Daphnia magna* и примерно с 2 до 2,5 мкм у *D. galeata*), вероятно, не может сильно отразиться на избирательности питания раков разного возраста.

Эдвардс (Edwards, 1980) сообщила, что мандибулы *D. magna* несут 28 - 40 диагоналей, несколько недооценив внутрипопуляционную изменчивость (по нашим данным число диагоналей 25 – 48). Вместе с тем, разброс в числе диагоналей на правой и левой мандибулах самок одного возраста из одного помета, по сравнению с общим разбросом, относительно невелик (Рис. 4) . Как нам представляется, этот разброс может быть частично объяснен выявленной выше неравномерностью изменения числа диагоналей от возраста к возрасту у отдельных индивидуумов из одного помета, причины которого остаются невыясненными. Однако выявление факта умеренного разброса числа диагоналей на мандибулах дафний является хорошей предпосылкой для проверки гипотезы Глаголева (1986) о зависимости их числа от обеспеченности пищей при контролируемых пищевых условиях.

*Авторы глубоко признательны Н. Н. Смирнову и Р. П. Кочетковой за ценные консультации, Н. М. Коровчинскому за редактирование статьи, С. М. Глаголеву за идею исследования морфометрии мандибул, В. А. Тереховой за предоставленную культуру *D. magna*. Исследование поддержано РФФИ (грант 03-04-48879).*

Литература

- Глаголев С. М.* Морфология, систематика и географическое распространение ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* Евразии. Дисс. ... канд. биол. наук. - М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. – 226 с.
- Глаголев С. М.* Род *Daphnia*. - В кн: Цалолихин С., Я.Алексеев В. Р. (ред.) Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2. Ракообразные. - С.-Пб.: Изд. ЗИН, 1995 - С. 48 - 58.
- Котов А. А.* Строение жевательных пластинок и анализ работы мандибул *Eury cercus lamellatus* (Anomopoda, Crustacea) // Зоол. журн. - 1998 - Т. 77, № 5 - С. 548 - 557.
- Плохинский Н. А.* Математические методы в биологии. - М: МГУ, Москва, 1978 - 265 с.
- Burns C.W.* The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested // Limnol. Oceanogr. - 1968 - Vol. 13, №4 - P. 675 - 678.
- Edwards C.* The anatomy of *Daphnia* mandibles // Trans. Amer. Microsc. Soc. - 1980 - Vol. 99, № 1 - P. 2 - 24.
- Fryer G.* Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda) // Phil. Trans. Roy. Soc., Lond., Ser. B. - 1991 - Vol. 331. - P. 1 - 99.
- Geller W., Müller H.* The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implication on food selectivity // Oecologia - 1981 - Vol. 49, №3 - P. 316 - 321.
- Glagolev S. M., Korovchinsky N. M.* The structure of molar surface of the mandibles of Sidoidea (Crustacea: Daphniiformes). 1. *Holopedium gibberum* Zaddach, 1848 // Int. Rev. ges. Hydrobiol. - 1992 - Vol. 77 - P. 325 - 329.
- Kořínek V., Macháček J.* Filtering structures of Cladocera and their ecological significance. I. *Daphnia pulicaria* // Věst. čs. společ. zool. - 1980 - Vol. 44 - P. 213 - 218.
- Kořínek V., Křepelová-Macháčková B., Macháček J.* Filtering structures of Cladocera and their ecological significance. II. Relation between the concentration of the seston and the size of filtering combs in some species of the genera *Daphnia* and *Ceriodaphnia* // Věst. čs. společ. zool. - 1986 - Vol. 50 - P. 244 - 258.
- Kotov A. A.* Structure of the mandibular molar surface of *Lynceus dauricus* Thiele, 1907 and *L. brachyurus* O. F. Müller, 1776 (Branchiopoda: Laevicaudata) // Arthropoda Selecta - 2000 - Vol. 9, № 3 - P. 175 - 180.
- Ocioszyńska-Bankierowa J.* Über den Bau der Mandibeln bei *Daphnia magna* Straus // Ann. Mus. Zool. Polon. - 1933 - Bd. 10, № 3 - S. 33 - 40.

Peterson J. A., Rosowski J. R. Scanning electron microscope study of molar-surface development of *Artemia franciscana* Kellogg (Anostraca) // J. Crust. Biol. - 1994 - Vol. 14 - P. 97 - 112.

Porter K. G., Orcutt J. D. jun., Gerritsen J. Functional response and fitness in a general filter feeder, *Daphnia magna* (Cladocera, Crustacea) // Ecology - 1983 - Vol. 64, № 3 - P. 735 - 742.

Richter S. A comparison of the mandibular gnathal edges in brachiopod crustaceans: implications for the phylogenetic position of the Laevicaudata // Zoomorphology - 2004 - Vol. 123 - P. 31 - 44.

**Instar changes in mandibles of *Daphnia magna* Straus and
D. galeata Sars (Cladocera: Anomopoda)**

A. A. Kotov, M. A. Gololobova

S u m m a r y

Instar changes in right and left mandibles of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Anomopoda, Cladocera) from laboratory culture and *D. galeata* Sars, 1864 from Lake Glubokoe (Moscow Area) were studied. Absolute length of mandible, absolute length of molar surface, number of diagonal ridges and mean width of a diagonal ridge increase with instar in both species. At the same time, proportions between right and left mandible are constant through all the life. A significant dispersion in number of diagonals in females of similar size was revealed for both species. At the same time, number of diagonals in females of similar instar from a single broad varies moderately.

Динамика распределения плотности и агрегированности *DAPHNIA GALEATA SARS (CLADOCERA: ANOMOPODA)* при сильном ветровом волнении
A. A. Котов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Под планктоном подразумеваются мелкие организмы, взвешенные в толще воды и более или менее пассивно ведущие себя по отношению к окружающим водным массам, движение которых, очевидно, сильно влияет на их пространственное распределение (Steele, 1976; Киселев, 1980). Большинство работ по влиянию гидрологических факторов на распределение фито- и зоопланктона выполнено как наблюдения за горизонтальным перемещением его крупных скоплений на значительных акваториях: в океанах (Steele, 1976; Пионтковский, 1984), больших заливах (Platt, Fillon, 1973), крупных озерах (Lewis, 1978) и водохранилищах (Бакастов, Литвинов, 1971; Курейшевич, Новиков, 1985). Попытки наблюдений за изменением характера распределения планктеров в мелких водоемах более редки (Dumont, 1967; De Meester et al., 1993; Kvam & Kleiven 1995).

Задачей данного исследования было проследить за изменением распределения плотности и агрегированности ветвистоусых раков *Daphnia galeata* Sars на небольшой акватории при сильном ветровом волнении.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили пробы, собранные в результате трех последовательных съемок на 9 станциях 28 - 29 августа 1984 года на акватории Красновидовского плеса Можайского водохранилища, любезно предоставленные автору М. И. Сахаровой и Л. В. Полищуком. Съемки проводили 28 августа с 15.30 по 16.30 (первая серия), 29 августа с 3.30 по 4.30 (вторая серия) и с 15.30 по 17.30 (третья серия) от поверхности до дна через каждый метр на каждой станции при помощи батометра Руттнера объемом 3 литра. Станции располагались по двум взаимно перпендикулярным разрезам в точках с глубинами от 8 до 16 метров (две из них располагались прямо в русловой ложбине, где глубина максимальна для всего плеса) (Рис. 1).

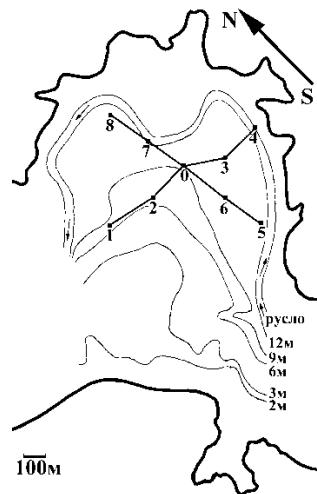


Рисунок 1. План Красновидовского плеса Можайского водохранилища со станциями и изобатами.

Данные по скорости ветра и течений в приповерхностных слоях воды получены в результате обработки автором материалов, любезно предоставленных К. К. Эдельштейном. Последние представляли собой результаты измерений 28 - 29 августа каждые 5 минут скорости ветра и течения на глубинах 2 и 10 м. При этом скорость течения фиксировалась при помощи морских вертушек БПВ-2, установленных на катере, стоявшем на якоре над русловой ложбиной. Для ветра и скорости течения на каждой глубине нами были подсчитаны средние скорости на двух исследуемых интервалах (между первой-второй и второй-третьей съемками) без учета их направления. Данные по температуре и концентрации кислорода (в процентах от насыщения) 28 августа на 16.00 через каждый метр от поверхности до дна в русловой ложбине получены от сотрудника Красновидовской лаборатории по изучению водохранилищ В. В. Пуклакова. Также в работе использованы данные гидрометеопоста "Красновидово" по скорости ветра за весь август 1984 г.

Каждая серия была представлена 102 пробами, каждая из которых исследована totally в камере Богорова. В данной статье приведены только данные по численности *Daphnia galeata* Sars, вида, доминирующего в зоопланктоне Можайского водохранилища (Сахарова, 1987).

По материалам трех съемок была определена средняя плотность раков на всем плесе на вертикальных горизонтах через каждые два метра и дисперсия плотности на каждом горизонте. Дисперсия вычислялась по формуле для несмещенной оценки: где x – среднее; n – число проб, f_i – частота отклонений.

Распределение плотности раков по глубинам и дисперсии их плотности по горизонтам воды отражены на рис. 2, А - В. К сожалению, невозможно было оценить дисперсию на наибольших глубинах, поскольку данные горизонты были представлены только 2 - 3 пробами. Поэтому для глубин более 10 м величину дисперсии не оценивали.

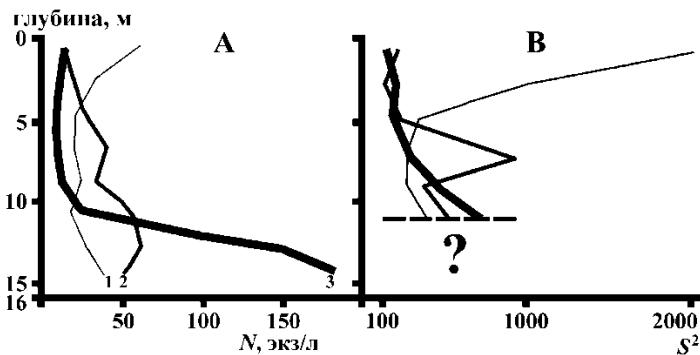


Рисунок. 2. Распределение плотности (А) и дисперсии плотности (В) особей *D. galeata* (экз./л) по глубинам на Красновидовском плесе Можайского водохранилища в трех сериях съемок (1, 2, 3). Пробы были объединены по две по вертикали.

Для выяснения вопроса о влиянии масштаба усиления агрегированности на изменение суммарной дисперсии плотности, был применен метод "блоков" Грейг-Смита (цит. по: Смуров, Полищук, 1989). Этот метод основан на изменении вида эмпирического графика зависимости среднего квадратичного отклонения (S) от размера "блоков", где "блок" - результат последовательного объединения "рядом лежащих" (соседних) проб. Авторы метода сочли, что максимум среднего квадратичного отклонения соответствует пробе, объем которой примерно равен объему агрегации. Для трех съемок нами были построены графики зависимости дисперсии от размера пробы при последовательном объединении соседних проб в блоки по 2, 3, 4 и т.д. (Рис. 3).

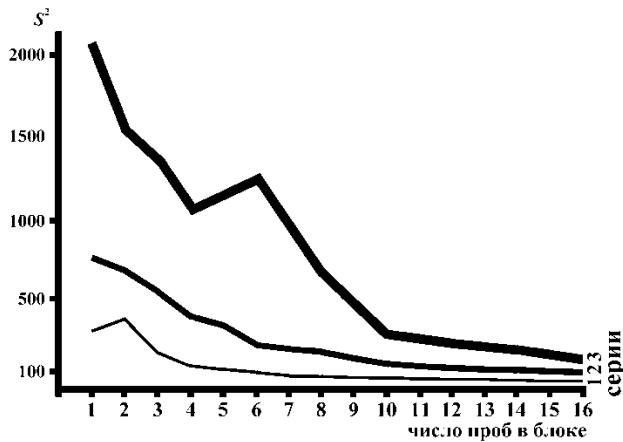


Рисунок. 3. Зависимость общей дисперсии от размера пробы при объединении проб в блоки по 2, 3, 4, и т. д. в трех сериях съемок (1, 2, 3).

Отметим, что мы несколько упростили свою задачу, поместив на график значения дисперсии для каждого "блока" (которые у нас уже имелись) вместо среднеквадратичного отклонения (которое есть корень квадратный из дисперсии) (Лакин, 1990). Несомненно, что общий ход изменения для двух этих параметров одинаков.

Результаты

1. Гидрологические параметры

Август 1984 года характеризовался скоростями ветра 1 - 2 м/с, что ниже средней скорости по материалам многолетних наблюдений (Эдельштейн, 1979). Усиление ветра началось за 2,5 дня до начала съемки, и в течение 26 - 28 августа средняя скорость ветра составила 3,8 м/с, это означает, что начало работы не совпало с началом ветроволнового перемешивания.

Напротив, к началу съемки стратификация уже была полностью разрушена, о чем свидетельствуют одинаковые температура воды (17,0 - 17,2° С) и концентрация кислорода (72% от насыщения) на всех горизонтах.

На интервале между первой и второй съемками средняя скорость ветра составила 5,2 м/с с порывами до 10 м/с (это был период ветрового волнения с относительно высокой волнной и "барашками"), скорость течения на глубине 2 м была 8,2 см/с, на глубине 10 м - 5,4 см/с. Между второй и третьей съемками средняя скорость ветра упала до 2,2 м/с, средняя скорость течения на глубине 2 м составила 5,0 см/с, на глубине 10 м - 3,9 см/с.

2. Динамика плотности *D. Galeata*

Средняя плотность *D. galeata* во время первой съемки составила 27,1 экз./л, во время второй - 32,9 экз./л, третьей - 30,9 экз./л (эти различия недостоверны при 5% уровне значимости). Таким образом, общая численность дафний на плесе за время исследований почти не изменялась.

Вместе с тем, распределение плотности дафний по глубинам последовательно изменялось (Рис. 2, А). Во время первой съемки плотность дафний была максимальной в самых верхних слоях воды, на глубине 0 - 1 м (61,2 экз./л), с глубиной она падала до 19 - 23 экз./л и сохранялась такой до дна, лишь в русловой ложбине снова поднимаясь до 40 экз./л. Во время второй съемки (после 12 часов сильного ветра), в распределении раков по глубинам произошли существенные изменения: наметилась тенденция к уменьшению плотности в верхних слоях и ее возрастанию в нижних слоях. Третья съемка выявила дальнейшее усиление неоднородности распределения раков: от поверхности до 9 м она была низкой и колебалась в пределах 11 - 18 экз./л, на глубинах выше 9 м резко возрастила, и в русловой ложбине достигала значения, необычно высокого для водоема - 192 экз./л.

3. Динамика агрегированности

Средняя дисперсия плотности с течением времени последовательно росла: во время первой съемки она составляла 292,5, во время второй - 605,0, во время третьей - 2124,5. Таким образом, распределение плотности раков по водоему последовательно изменялось в сторону его большей агрегированности.

В начале ветрового волнения наибольшая дисперсия отмечалась в приповерхностном слое воды, с глубиной величина этого параметра быстро падала, и на некоторых горизонтах почти сравнивалась со средним (равенство среднего и дисперсии означает, что распределение было не агрегированным, а равномерным (см. Смуров, Полищук, 1989)). В дальнейшем наблюдалось "заглубление" пика дисперсии (то есть наибольшей неупорядоченности распределения): во второй серии максимумы дисперсии отмечены на глубинах 5 - 6 м, и 10 м (и, видимо, глубже). В последней серии максимум дисперсии окончательно сместился на максимальные глубины (имеются в виду те, для которых этот параметр оценивался – см. выше). Хотя дисперсию для глубин более 10 м не оценивали, можно с уверенностью сказать, что она сильно возросла (поскольку средняя по всем пробам дисперсия сильно выросла, а дисперсия в верхних слоях воды упала).

4. Зависимость дисперсии от размера "блока Грейг-Смита"

При первой съемке (Рис. 3) максимум дисперсии достигался при объединении проб по две, то есть средний объем агрегации ("стай") был около 6 литров. Во второй серии дисперсия равномерно падала с увеличением размера "блока", причем при любом размере "блока" она была выше, чем в первой серии. Тенденция к увеличению дисперсии при любом размере "блока" сохранялась и в третьей серии, и была особенно заметна при малом размере "блока". Несомненно, что максимум был бы достигнут при еще меньшем объеме проб, если бы пробы такого размера отбирались. Таким образом, в ходе ветрового волнения наблюдалось усиление, в первую очередь, микро-неоднородности распределения плотности раков.

Обсуждение

В ходе ветрового волнения на небольшой акватории возникает сложная картина течений, которые перемешивают воду, разрушают стратификацию (Эдельштейн, 1979). Показано, что в экспериментальном сосуде особи крупной *D. magna* способны длительное время противостоять потоку воды скоростью 1 - 2 см/с (Stavn, 1971). Однако нет сомнений, что гораздо более мелкая *D. galeata* не может противостоять горизонтальному переносу течениями со средними скоростями 5 - 8 см/с, как это было в случае первого периода нашей работы. Вертикальная составляющая скорости течений не так велика, как горизонтальная, и полученные нами данные можно интерпретировать как доказательство активного противостояния дафний вертикальному переносу путем ухода на глубину, где скорости течений меньше.

Если бы раки вели себя чисто пассивно, ветро-волновое перемешивание должно было бы привести к выравниванию распределения их плотности по глубинам, чего не наблюдалось. Уже до начала волнения водные массы были перемешаны от поверхности до дна, стратификация была полностью разрушена. Однако уже во время первой съемки дисперсия плотности дафний была в несколько раз больше среднего, что свидетельствовало об их агрегированном распределении в водоеме, вопреки равномерному распределению гидрологических показателей. Анализ картины изначального распределения плотности и дисперсии по глубинам свидетельствовал о том, что значительная часть раков находилась в виде скоплений в приповерхностных слоях воды. Их плотность в более глубоких слоях была меньше, а ее распределение - практически равномерным (за исключением русловой ложбины). Можно заключить, что дафнии были способны противостоять течениям, в том числе и горизонтальной их составляющей, поскольку именно в верхних слоях воды (с

наибольшими скоростями течения!) наблюдалась максимальная неравномерность распределения раков. Отметим, что в распределении плотности дафний по станциям не было выявлено какой-либо "географической" составляющей, например, повышенной плотности у подветренного берега (каковая неоднократно наблюдалась у зоопланктеров других озер (см. Herzig, 1979). Напротив, области с повышенной и пониженной плотностью располагались по акватории достаточно случайно, а максимальная плотность дафний была отмечена в приповерхностных слоях на станции "0" в самом центре плеса.

В ходе ветро-волнового перемешивания не наблюдалось ни падения значений дисперсии в водоеме в целом, ни выравнивания их распределения по глубинам. Напротив, неравномерность распределения раков сильно возрастила. На основании этого можно заключить, что нам удалось выявить активное вертикальное перемещение дафний, уход их от неблагоприятных условий на глубину.

Анализ величины дисперсии в зависимости от объема пробы по Грейг-Смиту демонстрирует, что увеличение агрегированности распределения дафний происходило в первую очередь за счет усиления неоднородности микрораспределения (то есть пятен с размером менее метра (см. Пионтковский, 1984). Подобное наблюдение исключает объяснение изменения распределения раков как результат их пассивного перемещения течением в русловую ложбину. Именно так в эту ложбину попадает мертвый органика, но ее распределение там относительно равномерно. Напротив, главным механизмом формирования малых агрегаций (объемом менее 3 литров) должно быть признано согласованное стайное поведение раков. Наше заключение согласуется с мнением многих других авторов, которые все чаще обращаются для объяснения причин образования скоплений не к абиотическим факторам, а к поведенческим реакциям планктеров (см. обзор Folt, Burns, 1999).

Наблюдавшийся уход дафний в глубинные слои не может быть интерпретирован как суточная миграция, поскольку таковых *D. galeata* в Можайском водохранилище не совершает (Котов, 1990). Стайн (Stavn, 1971) продемонстрировал, что при наличии течений различной скорости дафнии, вследствие своего положительного фототаксиса, формируют скопления на разных глубинах в зависимости от степени освещенности. Однако его модель в данном случае неприменима, поскольку выявленные нами скопления располагались в дисфотической зоне. Рагоцкий и Брайсон (Ragozkie, Bryson, 1953) показали, что при слабом ветро-волновом перемешивании скопления дафний располагаются в районах водоема, где токи воды направлены вниз. Нами выявлена другая картина перераспределения раков – их активный

уход на глубину. Получается, что в ходе сильного ветро-волнового перемешивания поведение дафний отличается от такового в нормальных условиях.

Мы не проводили оценки вклада различных составляющих в дисперсию плотности раков, как это было сделано Льюисом (Lewis, 1978). Однако как нам представляется, увеличение дисперсии в ходе сильного ветрового волнения происходит в первую очередь за счет выявленной им "эфемерной" пятнистости ("ephemeral patchiness"). Под ней подразумевается одновременная микронеоднородность распределения, являющаяся результатом случайных поведенческих реакций раков, обусловленных совместным влиянием многих абиотических и биотических факторов (Lewis, 1978).

Автор признателен Н. М. Коровчинскому за редактирование статьи, М. И. Сахаровой и Л. В. Полищук за предоставленный материал и помочь в подготовке ранней версии статьи, Э. И. Извековой за критические замечания, К. К. Эдельштейну и В. В. Пуклакову за предоставление данных по гидрологии.

Литература

- Бакастов С. С., Литвинов А. С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР - 1971 - Вып. 22(25) - С. 217 - 223.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов., т.2. - Л.: Наука, 1980. - 440 с.
- Котов А. А. Влияние гидрологических факторов на динамику численности *Daphnia galeata* в Можайском водохранилище. Курсовая работа - Москва: МГУ им. М. В. Ломоносова, 1990 - 39 с.
- Курейшиевич А. В., Новиков Б. И. Учет гидрометеорологических факторов при составлении схем распределения фитопланктона и хлорофилла в Днепровских водохранилищах // Гидробиол. журн. - 1985 - Т. 21, Вып. 4. - С. 79 - 85.
- Лакин Г. Ф., Биометрия. - М: "Высшая школа", 1990 - 352 с.
- Пионтковский С. А. Пространственная неоднородность распределения планктона: краткая история методов и некоторые черты современного состояния проблемы // Экология моря - 1984 - Т.7 - С.118 - 125.
- Сахарова М. И. Динамика популяции *Daphnia galeata* (Cladocera) в Можайском водохранилище // Зоол. журн. – 1987 - Т.66, № 1. - С.19 - 27.
- Смурров А. В., Полищук Л. В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статический и динамический аспекты - М.: Изд-во МГУ, 1989 - 208 с.

- Эдельштейн К. К. Водообмен и течения // Комплексные исследования водохранилищ, Вып. 3 - М.: Изд-во МГУ, 1979 - С. 109 - 114.
- De Meester L., Maas S., Dierckens K. R., Dumont H. J.* Habitat selection and patchiness in *Scapholeberis*: horizontal distribution and migration of *S. mucronata* in a small pond // *J. Plankt. Res.* - 1993 - Vol.15, № 10 - P. 1129 - 1139.
- Dumont H. J.* A five day study of patchiness of *Bosmina coregoni* Baird in a shallow eutrophic lake // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* - 1967 - Vol. 22. - P. 81 - 103.
- Folt C. L., Burns C. W.* Biological drivers of zooplankton patchiness // *Trends in Ecology & Evolution* - 1999 - Vol. 18, № 8. - P. 300 - 305.
- Herzig A.* The zooplankton of the open lake // Löffler H. (ed.) *Neusiedlersee, the limnology of a shallow lake in Central Europe. Monographiae Biologicae* - 1979 -Vol. 37 - P. 281 - 335.
- Kvam O. V., Kleiven O. T.* Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus* // *Hydrobiologia* - 1995 - Vol. 307 - P. 177 - 184.
- Lewis W. M. jr.* Comparison of temporal and spatial variation in the zooplankton of lake by means of variance components // *Ecology* - 1978 - Vol. 59, № 4 - P. 666 - 672.
- Platt T., Filion T.* Spatial variability of the productivity: Biomass ratio for phytoplankton in small marine basin // *Limnol. Ocean.* - 1973 - Vol. 18 - P. 743 - 749.
- Ragotzkie R. A., Bryson R. A.* Correlation of currents with the distribution of adult *Daphnia* in Lake Mendota // *J. Marine Res.* - 1953 - Vol.12, №2 - P. 157 - 172.
- Stavn R. H.* The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulations and *Daphnia* distribution // *Limnol. Ocean.* - 1971 - Vol. 16, №2 - P. 453 - 466.
- Steele J. H.* Patchiness // Cushing D. H., Walsh J. J. *The ecology of the seas* - Oxford: Backwell, 1976 - P. 98 - 115.

DYNAMICS OF DENSITY DISTRIBUTION AND DISPERSION OF *DAPHNIA GALEATA* SARS (CLADOCERA: ANOMOPODA) DURING A STORM

A. A. Kotov

S u m m a r y

Dynamics of vertical distribution of density and density dispersion of *Daphnia galeata* Sars in Mozhaisk water reservoir during a storm was investigated. In a small water body, an intensive mixing of water masses takes place during a period of strong winds. So, it was expected that the distribution of cladocerans after a storm will be more monotonous. But the obtained data contradict this assumption: after the storm, the irregularity of distribution of *Daphnia* increased. The greater

general dispersion is explained mainly by significant increasing of small-scale irregularity. Active withstanding of the vertical mixing and escape of daphnids to the bottom layers of water during the storm were revealed.

**Первая находка *Daphnia magna* Straus, 1820 (Cladocera: Anomopoda) в
озере Глубоком**
A. A. Котов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

С. М. Глаголев (Glagolev, 1986) в ходе исследований на озере Глубоком нашел пять видов рода *Daphnia* O. F. Mueller, 1785, принадлежащих к подроду *Daphnia* s. str.: *D. (D.) curvirostris* Eylman, 1887; *D. (D.) cristata* Sars, 1862; *D. (D.) cucullata* Sars, 1862; *D. (D.) hyalina* Leydig, 1860 и *D. (D.) galeata* Sars, 1862. Этот автор также предположил, что в озере спорадически присутствует *D. (D.) pulex* Leydig, 1860. С тех пор других видов дафний в озере Глубоком обнаружено не было, но было показано, что *D. galeata* и *D. cucullata*, а, вероятно, и другие виды, образуют межвидовые гибриды (Коровчинский, 1991, 1997; Flössner, личное сообщение).

С 2003 года нами возобновлены периодические обследования животных, обитающих под плавающими листьями кубышки и в непосредственной близости от них по методике Коровчинского (1981, 1983). Хотя основное внимание при таких исследованиях уделяется видам непосредственно ассоциированным с листьями, пробоотборник захватывает и животных, плавающих в толще воды. В одном из ловов 28.07.2004 у южного берега озера нами были пойманы две партеногенетические самки *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, 1820, ранее никогда не отмечавшейся в озере Глубоком. В ходе предшествующих (15.07) и последующих (13.08., 24.08. и 13.09.2004) обследований этот вид выявлен не был, в том числе и в ходе специальных попыток собрать его при помощи протягивания планктонной сети через заросли кубышки.

Daphnia magna – первый представитель подрода *Ctenodaphnia* Dybowski & Grochowski, 1895, найденный в озере Глубоком за все длительное время его изучения. Пойманные самки длиной 2,82 и 3,15 мм без учета хвостовой иглы были практически прозрачны. Особи имели характерные для данного таксона признаки: спинной киль створок вдающийся в головной щит (Рис. 1, стрелка), головной щит с дополнительными килями (Рис. 1, стрелка), задние части форниксов образующие треугольные выступы (см. Глаголев, 1995: Табл. 34, рис.2ж; Flössner, 2000: Abb. 51B), относительно длинные антенны I с чувствительной щетинкой на уровне границы с головой (Рис. 2, стрелка), створки раковинки с рядом оперенных щетинок на внутренней стороне середины брюшного края (Рис. 3, оперение показано не на всех щетинках), постабдомен резко суженный в районе дистального края ануса (Рис. 4, стрелка), постабдоминальные коготки с двумя базальными гребнями, состоящими из относительно

небольших зубчиков (Рис. 5, стрелки), торакальные конечности первой пары с пятью мягкими щетинками на базальном эндите (Рис. 6, стрелки). Последний признак особо отмечен как уникальный для *D. magna* среди всех видов этого рода (Глаголев, 1983).

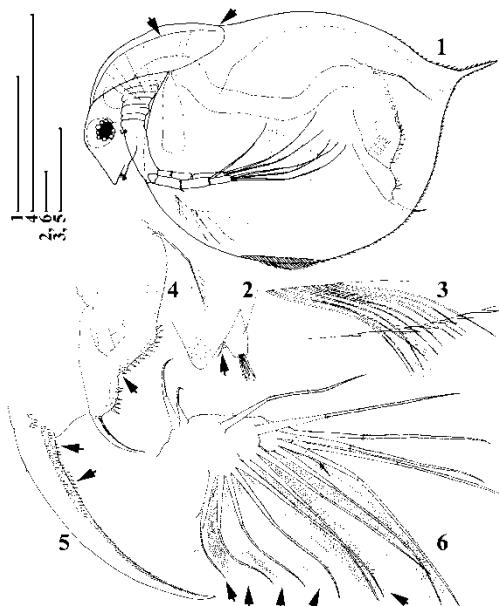


Рис. 1 - 6. Самка *Daphnia magna* из озера Глубокого (1), антенны I (2), щетинки на середине брюшного края створки (3), постабдомен (4), постабдоминальные коготки (5), торакальная конечность первой пары (6). Масштабные линейки: Рис. 1, 4 – 1 мм; Рис. 2, 3, 5, 6 – 0,1 мм.

Будучи обычным европейским видом, *D. magna* не столь часто встречается в Московской области, хотя была давно отмечена для окрестностей Москвы Матилем (Matile, 1890: 114-115, fig. 1 – syn. *D. schaefferi* Baird). Хотя этот вид явно предпочитает временные водоемы (Flössner, 2000), он известен и из прибрежья крупных озер (Fryer, 1985, 1993). Данная находка *D. magna* демонстрирует, что этот ветвистоусый ракоч также эпизодически встречается в озере Глубоком, являясь шестым отмеченным для него видом рода. Неясен путь, которым этот вид проник в озеро, возможно, он был занесен сюда рыбаками, использующими для наживки мольды рыб из других водоемов, которую применяют для лова хищных рыб "на живца". Однако, прочному обоснованию *D. magna* в озере Глубоком препятствуют, по-видимому, рыбы, предпочитающие питаться наиболее заметными зоопланктонами (Zaret, 1972).

Автор глубоко признателен Н. Н. Смирнову и Н. М. Коровчинскому за ценные консультации и редактирование заметки. Исследование поддержано РФФИ (грант 03-04-48879).

Литература

- Глаголев С. М.* Морфология конечностей некоторых видов рода *Daphnia* и ее значение для систематики рода // Н. Н. Смирнов (ред.), Биоценозы мезотрофного озера Глубокого - М.: Наука, 1983. - С. 61 - 93.
- Коровчинский Н. М.* Распространение прибрежных ракообразных в пелагической зоне озера Глубокого // Гидробиол. журн. - 1981 - Т.17, Вып. 3 - С. 25 - 31.
- Коровчинский Н. М.* О биоценотических взаимоотношениях в зарослях кубышки и цикле популяции *Sida crystallina* // Н. Н. Смирнов (ред.), Биоценозы мезотрофного озера Глубокого - М: Наука, 1983. - С. 104 - 117.
- Коровчинский Н. М.* Насколько нам известен видовой состав зоопланктона "хорошо изученного" озера? // Бюлл. МОИП, сер. биол. - 1991. - Т. 96, Вып. 2 - С. 17 - 29.
- Коровчинский Н. М.* Наблюдения за пелагическим раковым зоопланктоном озера Глубокого в 1991 - 1993 годах // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. - 1997. - Т. 7 - С. 9 - 22.
- Flössner D.* Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas - Leiden: Backhuys, 2000. - 428 pp.
- Fryer G.* The ecology and distribution of the genus *Daphnia* (Crustacea: Cladocera) in restricted areas: the pattern in Yorkshire // J. Nat. Hist. - 1985. - Vol. 19 - P. 97 - 128.
- Fryer G.* The freshwater Crustacea of Yorkshire: a faunistic and ecological survey - Kendal: Titus Wilson & Son., 1993. - 312 p.
- Glagolev S. M.* Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species // Hydrobiologia. - 1986. - Vol. 141 - P. 55 - 82.
- Matile P.* Die Cladocera der Umgegend von Moscou // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou - 1890 - №1 - S. 104-169.
- Zaret T. M.* Predators, invisible prey and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea) // Limnol. Oceanogr. - 1972. - Vol. 17 - P.171 - 184.
- The first record of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Cladocera: Anomopoda)
in Lake Glubokoe**
- A. A. Kotov
- S u m m a r y
- Two adult females of *Daphnia (Ctenodaphnia) magna* Straus, 1820 (Cladocera: Anomopoda) were found in the zone of floating leaves in Glubokoe Lake. This is the first finding of a representative of the subgenus *D. (Ctenodaphnia)* in Glubokoe Lake, and sixth species from this genus found in the lake.

Список птиц заказника «Озеро Глубокое» и его ближайших окрестностей

В. И. Воронецкий, А. Н. Решетников***

*Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова

**Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Заказник «Озеро Глубокое» расположен на стыке Рузского, Истринского и Одинцовского административных районов Московской области в центре уникального болотно-лесного массива, сохраняющего редкое разнообразие растений и животных, несмотря на близость Москвы – крупнейшего мегаполиса Европы. Птицы, являясь существенным звеном в экосистемах заказника, составляют одну из самых заметных групп животных. Локальная орнитофауна этой территории привлекает внимание зоологов уже более ста лет.

История изучения орнитофауны окрестностей Глубокого озера

Первые упоминания о птицах, отмеченных в этом месте, содержатся в популярной заметке Н. Ю. Зографа (З-р-ъ, 1891) – основателя гидробиологической станции на Глубоком озере. Некоторые сведения об орнитофауне окрестностей озера Глубокого вошли в публикации Е. Д. Поповой (1900), В. А. Фомина (1900), а также в «Список птиц и зверей, убитых на станции и сохранных в виде шкурок за лето 1898 года» (1900), возможно, также составленный В. А. Фоминым. Эти заметки были опубликованы в первом томе Трудов биостанции. Частные замечания о птицах озера имеются и в публикациях В. И. Грацианова (1902), Б. К. Гиндце (1903) и Г. А. Кожевникова (1904). Наиболее подробные орнитологические материалы в начальный период изучения местной природы собраны Н. В. Воронковым (1903а; 1903б; 1907). В последней, итоговой публикации этого автора приводятся сведения о 75 видах птиц. Этот список был существенно дополнен Д. С. Волнухиным (1910), сообщившим о регистрации в данном районе еще 21 вида. Всего к 1910 г. для этой территории были известны 98 видов птиц.

Следующие по времени сведения о локальной орнитофауне окрестностей Глубокого озера относятся к середине XX в., когда Е. Е. Сыроечковский (1950) провел орнитологические наблюдения на территории недолго существовавшего здесь Глубоко-Истринского заповедника (по территории практически совпадавшего с современным заказником). В течение сезона 1949 г. он зарегистрировал 98 видов, среди которых 66, гнездящихся на территории заповедника. В 1950-1960-е гг. окрестности озера неоднократно посещал известный орнитолог Е. С. Птушенко, отдельные наблюдения на Глубоком озере позднее вошли в его публикации, анализирующие орнитофауну Кунцевского (ныне – Одинцовского)

района и окрестностей (Птушенко, 1962), а также всей Московской области (Птушенко, Иноземцев, 1968).

В последующие десятилетия орнитологические исследования в данном районе практически прекратились. И только с середины 1980-х гг. изучение населения птиц окрестностей Глубокого озера временами становилось темой курсовых работ студентов, проходящих полевую практику на Звенигородской биостанции МГУ. Например, в ходе краткосрочных наблюдений в 1988 г. студентами здесь были зарегистрированы 57 видов птиц (Беньковский и др., 1988), а в 1998 г. – 64, из которых 56 гнездящихся (Беляева и др., 1998). Материалы некоторых студенческих работ были приняты во внимание при анализе долговременных изменений природной среды окрестностей Глубокого озера (Воронецкий, 2002).

Таким образом, спустя столетие после начала первых орнитологических наблюдений на Глубоком озере, птицы все еще остаются недостаточно изученной группой животных данного района.

Методика

В настоящем сообщении предпринимается попытка обобщить сведения о репродуктивной части орнитофауны озера Глубокого и его ближайших окрестностей на основе известных публикаций, доступных архивных рукописных материалов и результатов собственных полевых наблюдений авторов: В. И. Воронецкого за 1986 - 2004 гг. и А. Н. Решетникова за 1991 - 2004 гг. Специальных наблюдений за составом пролетных видов не проводили. Для характеристики плотности отдельных видов мы использовали методику экспертных оценок. Такой подход, во-первых, предпочтителен для сравнения данных разных авторов, использовавших разные методы учетов в разные десятилетия XX века. Во-вторых, экспертные оценки удобны для анализа населения птиц на неоднородной территории в течение продолжительного периода времени. Действительно, по нашим многолетним наблюдениям колебания абсолютной численности в популяциях некоторых видов даже в сопредельные сезоны имеют широкий размах, который к тому же усиливают различия численности в разных биотопах. В качестве основы для оценки плотности мы использовали шкалу А. П. Кузякина (1962), особенно эффективную в приложении к мелким птицам (Табл. 1).

Таблица 1. Шкала оценок плотности населения птиц по А. П. Кузякину (1962)

оценки по шкале А. П. Кузякина	плотность населения птиц (особей/км ²)
“весьма многочисленные”	свыше 100
“многочисленные”	от 10 до 100
“обычные”	от 1 до 10
“редкие”	от 0,1 до 1 усл. ос/км ²
“очень редкие”	менее 0,1 усл. ос/км ²

Оценка плотности проводилась в каждом конкретном случае для биотопа, в котором был встречен соответствующий вид. Для видов, которым свойственно занимать при гнездовании значительную территорию или распространенных спорадично (например, тетеревятник, журавль, серая неясьть), такие оценки были скорректированы. Латинские названия птиц и последовательность перечисления приведены в соответствии с номенклатурой, предложенной Л. С. Степаняном (2003).

Результаты

Ниже приведен обобщенный список птиц, отмеченных разными авторами с 1891 по 2004 гг. в заказнике «Озеро Глубокое» и в его окрестностях (Табл. 2). Под “окрестностями заказника” авторы подразумевают территорию площадью примерно 50 км², включающую непосредственно заказник и примыкающие к нему лесные угодья, условно ограниченные полями Ново-Горбовским (с юга от озера), Петровским (с запада), Ординским (с северо-запада), Огарковским болотом (с севера), а также полями Андреевским (с северо-востока) и Тереховским (с юго-востока). В эту территорию также входят все перечисленные открытые биотопы, за исключением поля у с. Андреевское, которое с 1995 г. подверглось дачной застройке. Территория с. Ново-Горбово нами не рассматривается и, в конечном счете, в обследованном районе из населенных пунктов присутствует только поселок гидробиологической станции. Биота очерченной выше территории за пределами формальных границ заказника тесно связана с озером и традиционно включается в сферу внимания исследователей, работавших и продолжающих работать на станции (напр., Воронков, 1907; Воронков и др., 1907; Мантейфель и др., 1989; Решетникова, 1997; Решетников, 2001; Решетников, Решетникова, 2002).

Таблица 2. Виды птиц, отмеченных в окрестностях озера Глубокого с 1891 по 2004 гг.

Русское название	Латинское название	1891-1910	1949	1986-2004
всего видов		{ {98} }	79+19	105+31
Отряд Гагарообразные Gaviiformes				
гагара чернозобая	<i>Gavia arctica</i>	+	<u>оч. ред</u>	<u>оч. ред?</u>
Отряд Поганкообразные Podicipediformes				
поганка большая (чомга)	<i>Podiceps cristatus</i>	+	оч. ред	<u>оч. ред</u>
Отряд Аистообразные Ciconiiformes				
выпь большая	<i>Botaurus stellaris</i>	+		<u>оч. ред</u>
шапля серая	<i>Ardea cinerea</i>	+	<u>ред</u>	<u>об</u>
аист белый	<i>Ciconia ciconia</i>			<u>оч. ред</u>
Отряд Гусеобразные Anseriformes				
гусь (sp?)	<i>Anser sp.</i>	(+)	<u>об</u>	<u>об</u>
лебедь-кликун	<i>Cygnus cygnus</i>	?		
кряква	<i>Anas platyrhynchos</i>	+	<u>об</u>	<u>об</u>
чиrok-свистунок	<i>Anas crecca</i>		<u>ред</u>	<u>оч. ред</u>
чиrok-трескунок	<i>Anas querquedula</i>		<u>ред</u>	<u>оч. ред</u>
свиязь	<i>Anas penelope</i>		<u>ред</u>	
шилохвость	<i>Anas acuta</i>	+	<u>ред</u>	
нырок красноголовый	<i>Aythya ferina</i>			<u>оч. ред</u>
чернеть хохлатая	<i>Aythya fuligula</i>	+	<u>ред</u>	<u>оч. ред</u>
гоголь	<i>Bucephala clangula</i>		<u>ред</u>	<u>ред</u>
луток	<i>Mergus albellus</i>		<u>ред</u>	
крохаль большой	<i>Mergus merganser</i>		<u>оч. ред</u>	
Отряд Соколообразные Falconiformes				
скопа	<i>Pandion haliaetus</i>	<u>часто</u>		<u>оч. ред</u>
коршун черный	<i>Milvus migrans</i>	часто		<u>ред</u>
лунь полевой	<i>Circus cyaneus</i>	+		<u>ред</u>
лунь луговой	<i>Circus pygargus</i>			<u>ред</u>
лунь болотный	<i>Circus aeruginosus</i>	+		
ястреб-тетеревятник	<i>Accipiter gentilis</i>	+	<u>ред</u>	<u>об</u>
ястреб-перепелятник	<i>Accipiter nisus</i>	+	<u>ред</u>	<u>ред</u>
канюк	<i>Buteo buteo</i>	<u>оч. часто</u>	<u>об</u>	<u>об</u>
подорлик большой	<i>Aquila clanga</i>	+		<u>оч. ред</u>
орлан-белохвост	<i>Haliaetus albicilla</i>	+		
чеглок	<i>Falco subbuteo</i>	+		<u>оч. ред</u>
кобчик	<i>Falco vespertinus</i>	+		
пустельга	<i>Falco tinnunculus</i>	+	(об)	<u>оч. ред</u>
Отряд Курообразные Galliformes				
тетерев-косач	<i>Lyrurus tetrix</i>	часто	<u>об</u>	<u>ред</u>
глухарь	<i>Tetrao urogallus</i>		<u>ред</u>	<u>оч. ред</u>
рябчик	<i>Tetrastes bonasia</i>	+	<u>об</u>	<u>об</u>
перепел	<i>Coturnis coturnix</i>		<u>об</u>	<u>ред</u>
Отряд Журавлеобразные Gruiiformes				
серый журавль	<i>Grus grus</i>	<u>часто</u>	<u>ред</u>	<u>об</u>

погоныш	<i>Porzana porzana</i>			оч. ред
коростель	<i>Crex crex</i>	+	ред	об
камышница	<i>Gallinula chloropus</i>		оч.ред	оч. ред
лысуха	<i>Fulica atra</i>	+		оч. ред
Отряд Ржанкообразные Charadriiformes				
зуек малый	<i>Charadrius dubius</i>	+		оч. ред
чибис	<i>Vanellus vanellus</i>	часто	ред	об
черныш	<i>Tringa ochropus</i>	+	об	ред
перевозчик	<i>Tringa hypoleucos</i>	оч. часто	об?	ред
бекас	<i>Gallinago gallinago</i>	часто	об	об
дупель	<i>Gallinago media</i>		оч. ред	
вальдинеп	<i>Scolopax rusticola</i>	+	ред	ред
гаршинеп	<i>Lymnocryptes minimus</i>		оч. ред	
кроншинеп большой	<i>Numenius arquata</i>	+	оч. ред	оч. ред
чайка озерная	<i>Larus ridibundus</i>	+	ред	ред
чайка сизая	<i>Larus canus</i>			оч. ред
крачка речная	<i>Sterna hirundo</i>	+		об
Отряд Голубеобразные Columbiformes				
вяхирь	<i>Columba palumbus</i>	+		об
клинтух	<i>Columba oenas</i>			оч. ред
голубь сизый	<i>Columba livia</i>	много		оч. ред
горлица обыкновенная	<i>Steptopelia turtur</i>			ред
Отряд Кукушкообразные Cuculiformes				
кукушка	<i>Cuculus canorus</i>	часто	об	об
кукушка глухая	<i>Cuculus saturatus</i>			оч. ред
Отряд Совообразные Strigiformes				
совы ушастая	<i>Asio otus</i>	+		об
совы болотная	<i>Asio flammeus</i>			оч. ред
сыч мохноногий	<i>Aegolius funereus</i>			оч. ред
сыч воробьиный	<i>Glaucidium passerinum</i>			об
неясыть серая	<i>Strix aluco</i>			об
неясыть длиннохвостая	<i>Strix uralensis</i>			оч. ред
сплюшка	<i>Otus scops</i>	+		
Отряд Козодоеобразные Caprimulgiformes				
козодой обыкновенный	<i>Caprimulgus europeus</i>	+	ред	оч. ред
Отряд Стрижеобразные Apodiformes				
стриж черный	<i>Apus apus</i>	часто	ред	ред
Отряд Ракшеобразные Coraciiformes				
зимородок	<i>Alcedo atthis</i>	однажды	оч. ред	оч. ред
Отряд Дятлообразные Piciformes				
вертишайка	<i>Junco torquilla</i>	+		оч. ред
дятел зеленый	<i>Picus viridis</i>	+		ред
дятел седой	<i>Picus canus</i>			оч. ред
желна	<i>Dryocopus martius</i>		оч. ред	об
дятел пестрый	<i>Dendrocopos major</i>	+	об	об
дятел белоспинный	<i>Dendrocopos leucotos</i>			об

дятел малый	<i>Dendrocopos minor</i>		ред	ред
дятел трехпалый	<i>Picoides tridactylus</i>		оч. ред	ред
Отряд Воробьинообразные Passeriformes				
ласточка береговая	<i>Riparia riparia</i>	часто		
ласточка деревенская	<i>Hirundo rustica</i>	часто	(об)	об
ласточка городская	<i>Delichon urbica</i>	+	(ред)	ред
жаворонок полевой	<i>Alauda arvensis</i>	повсюду	(об)	об
конек лесной	<i>Anthus trivialis</i>	+	мног	мног
конек луговой	<i>Anthus pratensis</i>	чр. часто		
трясогузка желтая	<i>Motacilla flava</i>	+	(ред)	оч. ред
трясогузка желтоголовая	<i>Motacilla citreola</i>			оч. ред
трясогузка белая	<i>Motacilla alba</i>	+	ред	об
сорокопут-жулан	<i>Lanius collurio</i>	+	ред	об
иволга	<i>Oriolus oriolus</i>	часто	об	об
скворец	<i>Sturnus vulgaris</i>	+	об	оч. ред
сойка	<i>Garrulus grandarius</i>	часто	об	об
сорока	<i>Pica pica</i>	оч. часто	(об)	ред
кедровка	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	часто	об	об
галка	<i>Corvus monedula</i>	часто	(об)	
грач	<i>Corvus frugilegus</i>	оч. часто	(об)	
ворона серая	<i>Corvus cornix</i>	+	(об)	оч. ред
ворон	<i>Corvus corax</i>	+	ред	об
крапивник	<i>Troglodytes troglodytes</i>		мног	об
завишка лесная	<i>Prunella modularis</i>			об
сверчок речной	<i>Locustella fluviatilis</i>		об	об
сверчок обыкновенный	<i>Locustella naevia</i>		оч. ред	ред
камышевка садовая	<i>Acrocephalus dumetorum</i>		ред	ред
камышевка-барсучок	<i>A. schoenobaenus</i>		мног	об
камышевка болотная	<i>Acrocephalus palustris</i>		ред	мног
к. дроздовидная	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>			оч. ред
пересмешка зеленая	<i>Hippolais icterina</i>	+	оч. ред	ред
боромотушка северная	<i>Hippolais caligata</i>	+		
славка ястребиная	<i>Sylvia nisoria</i>			оч. ред
славка-черноголовка	<i>Sylvia atricapilla</i>	+	ред	мног
славка садовая	<i>Sylvia borin</i>			об
славка серая	<i>Sylvia communis</i>		оч. ред	об
славка-завишка	<i>Sylvia curruca</i>			ред
? славка певчая	? <i>Sylvia hortensis</i>	+		
пеночка-весничка	<i>Phylloscopus trochilus</i>		об	мног
пеночка-теньковка	<i>Phylloscopus collybita</i>		об	об
пеночка-трещотка	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	оч. часто	мног	об
пеночка зеленая	<i>Phylloscopus trochiloides</i>			ред
королек желтоголовый	<i>Regulus regulus</i>		об	мног
мухоловка-пеструшка	<i>Ficedula hypoleuca</i>	+	ред	об
мухоловка малая	<i>Ficedula parva</i>		ред	об
мухоловка серая	<i>Muscicapa striata</i>	+	об	об

			часто	об	об
чекан луговой	<i>Saxicola rubetra</i>				
каменка обыкновенная	<i>Oenanthe oenanthe</i>			<i>оч. ред</i>	<i>оч. ред</i>
горихвостка	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	+		ред	оч. ред
зарянка	<i>Erithacus rubecula</i>	+		мног	мног
соловей	<i>Luscinia luscinia</i>			об	ред
варакушка	<i>Luscinia svecica</i>				<i>оч. ред</i>
дрозд-рябинник	<i>Turdus pilaris</i>		оч. часто	об	ред
дрозд черный	<i>Turdus merula</i>	+		ред	об
дрозд-белобровик	<i>Turdus iliacus</i>	+		об	об
дрозд певчий	<i>Turdus philomelos</i>	+		ред	об
дрозд-деряба	<i>Turdus viscivorus</i>	+			<i>оч. ред</i>
длиннохвостая синица	<i>Aegithalos caudatus</i>	+		ред	об
гайчка буроголовая	<i>Parus montanus</i>	+			ред
гайчка черноголовая*	<i>Parus palustris</i>		чр. часто	мног	
синица хохлатая	<i>Parus cristatus</i>	+		ред	<i>оч. ред</i>
московка	<i>Parus ater</i>			ред	ред
лазоревка обыкновенная	<i>Parus caeruleus</i>			ред	ред
лазоревка белая	<i>Parus cyanus</i>	(+)			<i>оч. ред</i>
синица большая	<i>Parus major</i>	+		об	об
поползень обыкнов.	<i>Sitta europaea</i>			об	об
пищуха обыкновенная	<i>Certhia familiaris</i>	+		об	об
воробей домовый	<i>Passer domesticus</i>		часто	(мног)	
воробей полевой	<i>Passer montanus</i>			(мног)	
зяблик	<i>Fringilla coelebs</i>		оч. часто	мног	мног
зеленушка обыкновенная	<i>Chloris chloris</i>	+			ред
чиж	<i>Spinus spinus</i>	+		ред	об
щегол черноголовый	<i>Carduelis carduelis</i>	+		(об)	ред
коноплянка	<i>Acanthis cannabina</i>	+		ред	<i>оч. ред</i>
чечетка обыкновенная	<i>Acanthis flammea</i>	+			<i>оч. ред</i>
чечевица обыкновенная	<i>Carpodacus erythrinus</i>	+		ред	об
щур	<i>Pinicola enucleator</i>				ред
клест обыкновенный	<i>Loxia curvirostra</i>				об
снегирь обыкновенный	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>			ред	ред
дубонос обыкновенный - <i>Coccothraustes coccothraustes</i>		+			<i>оч. ред</i>
овсянка обыкновенная	<i>Emberiza citripella</i>	+		(мног)	об
овсянка тростниковая	<i>Emberiza schoeniclus</i>				об
овсянка садовая	<i>Emberiza hortulana</i>				<i>оч. ред</i>
пуночка**	<i>Plectrophenax nivalis</i>				<i>оч. ред</i>

Сокращения: Для данных 1891-1910 гг. оценки численности видов даны в терминах, которые указаны в первоисточнике (Воронков, 1903б): “чр. часто” – чрезвычайно часто; “оч. часто” - очень часто и пр.. Для данных 1949 и 1986-2004 гг.: “мног” – многочисленный; “об” – обычный; “ред” - редкий; “оч. ред” - очень редкий.

Примечания:

* - возможно, в действительности здесь приведены данные по буроголовой гаичке *Parus montanus*.

** - пуночка внесена в список на основании наблюдений В. А. Никулина и Е. В. Николаевой от 1-3.01.2001 (Калякин, 2003). В следующем выпуске этого бюллетеня (Калякин, 2004) многочисленные виды птиц (по наблюдениям В. А. Никулина от 16-18.03.2002) указаны для озера Глубокого необоснованно, как следствие технической ошибки (Г. С. Ерёмин /редактор/, В. А. Никулин, письменное сообщение).

Полужирным шрифтом выделены названия видов, внесенных в Красную книгу Московской области (1998).

Подчеркнуты названия видов, внесенных в Красную книгу Российской Федерации (2001).

Курсивом в ячейках таблицы даны сведения о видах, гнездование которых на изученной территории маловероятно (в столбце для 1891-1910 гг. негнездящиеся виды не выделены в соответствии с данными в первоисточниках).

(В скобки) в столбце для 1891-1910 гг. заключены данные, которые не вошли в публикации Н. В. Воронкова и Д. С Волнухина: *Anser* sp. (по Зограф, 1891); *Parus cyaneus*, упоминаемая под названием “белой синицы” в статье Е. Д. Поповой (1900). В столбце для 1949 г. (в скобки) заключены данные по птицам открытых пространств, гнездование которых Е. Е. Сыроечковский (1950) наблюдал в непосредственной близости от границ заповедника, то есть на полях населенных пунктов Терехово, Ново-Горбово, Петрово и Ордино, которые и Н. В. Воронковым и нами рассматривались в качестве “ближайших окрестностей озера Глубокого”.

Комментарии к списку

По результатам наших многолетних наблюдений в 1986 – 2004 гг. на территории заказника «Озеро Глубокое» и в его ближайших окрестностях отмечено 135 видов птиц. Репродуктивная часть орнитофауны представлена не менее чем 105 видами. Основой всего населения птиц служат птицы леса, представленные приблизительно 70 видами, гнездящимися на изученной территории. Сравнительно большое число отмеченных нами лесных видов птиц, возможно, связано с разнообразием лесных биотопов, которые различаются по составу пород (от широколиственных до хвойных древостоев), по возрасту (вырубки разного времени), и, наконец, по увлажненности (включая сырье березняки и перестойные черноольшанники). Участки разреженных древостоев, болотины и опушки заброшенных полей создают дополнительные условия для богатой и устойчивой по видовому составу фауны.

Разнообразие лесных птиц (около 70 видов) в окрестностях озера Глубокого сравнимо с аналогичными показателями для наиболее сложных по структуре и составу лесов южной тайги, где исследователи регистрируют на гнездовании от 73 до 81 вида. Всего же в лесах Центрального региона России размножается до 122 видов (Бутьев, 1977; 1985). В Московской области размножаются приблизительно 96 видов лесных птиц (Птушенко, 1962). Разнообразием птиц изученный нами лесной массив выгодно отличается от лесов сопредельных территорий. Так, например, во фрагментированных хвойных, смешанных и лиственных лесах окрестностей агробиостанции МПГУ «Павловская Слобода» (Красногорский р-н Московской обл.) насчитывали 51 гнездящийся вид при 63 в общем списке зарегистрированных (Бутьев, Орлов, 1964). Аналогичные данные приводит и В. С. Шишkin (1993) для ельников окрестностей Звенигородской биостанции МГУ, где также гнездится 51 вид.

Как видно из таблицы 2, видовой состав птиц, зарегистрированных в разные периоды изучения местной орнитофауны, несколько различен. Некоторые наиболее существенные факторы, которые могли привести к изменению населения птиц данного района, обсуждаются ниже.

На населении птиц не могло не сказаться исчезновение близко расположенных к озеру деревень Терехово, Велькино, Петрово, Ордино и хутора на Демидковском бугре. Вместе с исчезновением населенных пунктов из ландшафта “выпали” сады, огороды и посевы зерновых культур, существенно повышавшие мозаичность биотопов и продуктивность наземных биоценозов. Вероятно, именно с последствиями ликвидации поселений человека связано исчезновение не только типичных синантропных видов (галка, грач, сизый голубь, домовый воробей), многочисленных в начале XX в., но и некоторых птиц открытого ландшафта, таких как луговой конек и северная бормотушка, отмечаемых в прошлом Н. В. Воронковым (1903б; 1907), а также заметное падение численности желтой трясогузки и полевого жаворонка. Снижение продуктивности биоценозов в сочетании со сплошными рубками спелых лесов (рубки такого типа проводились до 1941 г.) могли привести к исчезновению или снижению плотности популяций хищных птиц: кобчика, чеглока, скопы, большого подорлика, черного коршуна и некоторых других. В отсутствие деревень снизилась антропогенная нагрузка на леса, которые в послевоенное время использовались менее интенсивно и к концу XX века заметно “постарели”, стали менее изреженными. Возможно, этот фактор определил изменения в соотношении численности дроздов: снижение доли рябинника в населении птиц и увеличение доли черного и певчего (Таблица 2).

На местную орнитофауну, несомненно, оказали влияние последствия мелиоративных работ, проведенных в 1963 - 1965 гг., в ходе которых часть вод с окружающих болот была направлена по системе канав в спрямленное русло р. Малая Истра. Частичному осушению подверглись покрытые лесом Казенное и Огарковское болота. Значение подобной трансформации естественной среды для существования некоторых видов птиц, связанных с водными биоценозами, можно проиллюстрировать на примере береговой ласточки. После мелиорации уровень грунтовых вод снизился, и поступление биогенов с болот в озеро Глубокое сократилось. Прозрачность воды в озере возросла, что отразилось в увеличении глубины произрастания большинства водных растений (Бойкова, 1990). Как следствие, увеличилась и площадь прибрежных зарослей (Решетникова, Купцов, 2002: сравнить рис. 2 и 3 на стр. 61 и 62), защищающих восточный высокий берег от прибоя. Очевидно, это способствовало зарастанию обрывистых эрозийных участков берега, необходимых для устройства гнезд береговой ласточки. Подобный невысокий обрыв виден на старинной гравюре Глубокого озера (Ламперт, 1900), но в наше время он более пологий и закрыт дерном. Таким образом, мелиоративные работы могли привести к исчезновению береговой ласточки из состава местной фауны. Возможно, та же причина привела к угнетению популяций куликов, в первую очередь – малого зуйка.

Некоторое влияние на состав залетных видов окрестностей озера Глубокого могла оказать ликвидация во второй половине 1990-х гг. рыбхоза «Малая Истра», расположенного в 5 - 6 км к северо-востоку от Глубокого озера. Наличие заполняемых прудов поддерживало на небольшой площади высокое видовое разнообразие и обилие птиц, включая водоплавающих, околоводных и хищных. Спуск прудов привел к катастрофе локального орнитоценоза. Часть прежде массовых видов исчезла, переместившись на гнездование в другие районы, численность других на этой территории снизилась на 1 - 2 порядка. В окрестностях бывшего рыбхоза пришла в упадок колония серой цапли, некоторые хищные птицы исчезли на гнездовании (болотный лунь, коршун и чеглок), заметно сократилось число жилых гнезд канюка. В последующий период участились кормовые визиты в окрестности Глубокого озера серых цапель и речных крачек, однако существенных изменений в составе гнездящихся и залетных птиц озера не отмечено.

Наряду с исчезновением отдельных видов, наблюдается обратное явление - окрестности озера Глубокого стали осваивать ранее негнездившиеся здесь виды: зеленая пеночка, дроздовидная камышевка, желтоголовая трясогузка, кедровка, дубонос. В целом, видовой состав птиц окрестностей Глубокого озера достаточно стабилен. Это особенно заметно, если

принять во внимание существенные изменения в населении птиц на хорошо изученных соседних территориях, в том числе в районе Звенигородской биостанции МГУ (Шишkin, 1993; Воронецкий, 1995а; 1995б; 1998а; 1998б; 2002; Воронецкий, Поярков, 1996).

Итак, современная фауна птиц заказника «Озеро Глубокое» и его ближайших окрестностей представлена приблизительно 105 гнездящимися видами. Это значительная доля от орнитофауны гораздо более обширного, так называемого Звенигородского края, включающего район данного заказника. В 1990-е гг. на территории этого края гнездились до 136 - 138 видов (Воронецкий, неопубл. данные). Для всей Московской области в середине XX века отмечали 130 гнездящихся видов и подвидов птиц (Птушенко, 1962), а за всю историю изучения орнитофауны по предварительным данным Фаунистической комиссии, организованной при программе «Птицы Москвы и Подмосковья», в Московской области зарегистрированы на гнездовании 194 вида (М. В. Калякин, личное сообщение). Исходя из всех приведенных выше оценок, можно заключить, что в окрестностях озера Глубокого гнездится более половины из списка видов птиц всей Московской области, превышающей по площади изученную нами территорию на три порядка. Таким образом, приведенный нами список видов отражает значительное видовое разнообразие птиц на относительно небольшой территории окрестностей озера Глубокого.

В заключение необходимо отметить, что в окрестностях Глубокого озера в 1986 – 2004 гг. нами были встречены 18 видов птиц, входящих в список редких и подлежащих охране: чернозобая гагара, белый аист, скопа, полевой и луговой луны, большой подорлик, серый журавль, большой кроншнеп, длиннохвостая неясыть, обыкновенный зимородок, зеленый, седой, белоспинный и трехпалый дятлы, кедровка, ястребиная славка, белая лазоревка и садовая овсянка (Красная книга Московской области, 1998). Среди особо редких можно выделить чернозобую гагару, скопу, большого подорлика, большого кроншнепа и европейскую белую лазоревку, включенных в Красную книгу Российской Федерации (2001). Эти пять редчайших видов и подвидов известны для окрестностей Глубокого озера, по крайней мере, с начала XX века.

Авторы благодарны Н. М. Коровчинскому и С. Кузьменко за содействие в поиске литературы, Г. С. Ерёмину и В. А. Никулину за уточнение ранее опубликованных данных (Калякин, 2003, 2004), а также И. Р. Бёме и М. В. Калякину за консультации и замечания по тексту.

Л и т е р а т у р а

- Беляева М., Богомолова Е., Прудковский А., Ушакова М.* Количественная характеристика населения птиц заказников «Звенигородская биостанция МГУ», «Озеро Глубокое» и их окрестностей (Самост. студ. раб., выполн. под рук. В. И. Воронецкого) // Рукопись, хран. в архиве ЗБС МГУ. - 1998. - 59 с.
- Беньковский А., Колосова Н., Кузьмина Е., Мочалова О., Орлова М.* Список видов птиц, зарегистрированных в районе оз. Глубокое с 12 по 18 июня 1988 г. (Самост. студ. раб. выполн. под рук. К. В. Авиловой) // Рукопись, хран. в архиве биостанции «Глубокое озеро», - 1988. – 2 с.
- Бойкова О. С.* Влияние гидромелиоративных работ на экосистему небольшого лесного озера // Заповедники СССР – их настоящее и будущее: Тезисы докл. Всесоюзн. конф. – Новгород, 1990. – Ч. 1. – С. 332 - 334.
- Бутьев В. Т., Орлов В. И.* Количественная характеристика авиауны лесов юго-востока Истринско-Московецкого водораздела // Материалы по фауне и экологии животных. Ученые записки МГПИ им. Ленина. - М., 1964. - С. 291 - 300.
- Бутьев В. Т.* Структура и динамика населения птиц лесов Центра Европейской территории СССР // Автореф...канд. дисс. - М., 1977. - 16 с.
- Бутьев В. С.* Некоторые общие закономерности структуры населения птиц лесов Европейского Центра СССР // Фауна и экология наземных позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. - М.: МПГУ, 1985. - С. 82 - 98.
- Волнухин Д. С.* Список птиц // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1910. - Т. 3. - С. 228 - 229.
- Воронецкий В. И.* Авиауна хищных птиц и сов Московецко-Истринского водораздела // Орнитология. - 1995а. - Вып. 27. - С. 148 - 159.
- Воронецкий В. И.* Редкие виды птиц ЗБС МГУ и ее окрестностей // Редкие виды птиц Нечерноземного Центра России. Матер. совещ. 25-26 января 1995 г. - М.: МПГУ, 1995б. - С. 81 - 85.
- Воронецкий В. И., Поярков Н. Д.* Материалы к авиауне Звенигородской биостанции МГУ. Ч. 1 // Орнитология. - 1996. - Вып. 27. - С. 127 - 135.
- Воронецкий В. И.* Материалы к авиауне Звенигородской биостанции МГУ и ее окрестностей: изменения авиауны воробьиных птиц открытых биотопов // Орнитология. – 1998а. – Вып. 28. - С.76 – 81.

- Воронецкий В. И.* Редкие виды птиц Звенигородской биостанции и ее окрестностей // Редкие виды птиц Нечерноземного Центра России. – М, 1998б. - С. 59 - 64.
- Воронецкий В. И.* Природа Глубокого озера и его окрестностей (к столетию публикации одноименной заметки Н. В. Воронкова). Сообщение I // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. - 2002. - Т. 8. - С. 199 - 208.
- Воронков Н. В.* Природа Глубокого озера и его окрестностей // Труды студ. кружка по исслед. русской природы, состоящ. при Моск. Импер. ун-те. - М., 1903а. - Кн. 1. - С. 61 - 70.
- Воронков Н. В.* Прибавления к статье «Природа Глубокого озера». 1. Список птиц Глубокого озера // Труды студ. кружка для исслед. русской природы, состоящ. при Моск. Импер. ун-те. - М., 1903б. - Кн. 1. - С. 173 - 174.
- Воронков Н. В.* Список птиц (на основании прибавления к заметке Н. В. Воронкова «Природа Глубокого озера») // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. - 1907. - Т. 2. - С. 406 - 407.
- Воронков Н. В., Новиков А. В., Удальцов А. Д.* Очерк прудов окрестностей Глубокого озера // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. - 1907. - Т. 2. – С. 22 - 46.
- Гиндце Б. К.* Ранняя весна на Глубоком озере // Дневник отдела Ихтиологии Импер. Русского общ-ва акклиматизации животных и растений. - 1903. - Книга 2-я, Вып. 2. - С. 46 - 51.
- Грацианов В. И.* На Глубоком озере // Естествознание и география. - 1902. – С. 24 - 45.
- З-р-ъ (Зограф Н. Ю.) Глубокое озеро // Царь-Колокол. - 1891. - № 40. - С. 648.
- Калякин М. В.* (составитель) Птицы Москвы и Подмосковья - 2001. – М: КМК, 2003. – 221 с.
- Калякин М. В.* (составитель) Птицы Москвы и Подмосковья - 2002. – М: ПК ГЕОС, 2004. – 268 с.
- Кожевников Г. А.* Что могут сделать любители птиц для исследования Подмосковной фауны. - М., 1904. - 11 с.
- Красная книга Московской области / Под ред. В. А. Зубакина и В. Н. Тихомирова. – М: Аргус, 1998. – 558 с.
- Красная книга Российской Федерации (животные). – М: Астрель, 2001. – 862 с.
- Кузякин А. П.* Зоогеография СССР // Ученые записки МОПИ. - 1962. - Т. СIX (биогеография), Вып. 1. – С. 3 - 182.
- Ламперт К.* Жизнь пресных вод. – С-Пб: Издание А. Ф. Девриена, 1900. – 880 с.
- Мантейфель Ю. Б., Бастаков В. А., Киселева В. И., Марголис С. Э.* Амфибии района заказника «Озеро Глубокое»: краткий очерк состояния популяций, нейроэтология и сенсорная экология // Бюллетень МОИП. - 1991. – Т. 96, Вып. 2. – С. 103 - 110.

Попова Е. Д. Паразиты птиц, встреченных на Глубоком озере в 1898 году // Работы гидробиологической станции, учрежденной на Глубоком озере отделом Ихтиологии. - 1900. - Книга 1-ая. – С. 35 - 39.

Птушенко Е. С. Сравнительный список птиц западной части Кунцевского района Московской области // Природа Звенигородской биологической станции МГУ (Методическое пособие). - М.: Изд-во МГУ, 1962. - Вып. 3 (Позвоночные животные). - С. 1 - 48.

Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. - М.: Изд-во МГУ, 1968. - 460 с.

Решетников А. Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журнал общей биологии. - 2001. - Т. 62, № 4. – С. 352 - 361.

Решетников А. Н., Решетникова Н. М. Чужеродные виды в заказнике «Озеро Глубокое» // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. – Тула: Гриф и К, 2002. - Т. 8. – С. 172 - 193.

Решетникова Н. М. Список сосудистых растений окрестностей Глубокого озера // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. - М.: Аргус, 1997. - С. 128 - 178.

Решетникова Н. М., Купцов С. В. Анализ изменения флоры сосудистых растений озера Глубокого за столетие // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. – Тула: Гриф и К, 2002. - Т. 8. – С. 36 - 67.

Список птиц и зверей, убитых на станции и сохраненных в виде шкурок за лето 1898 года // Работы гидробиологической станции, учрежденной на Глубоком озере отделом Ихтиологии. – 1900. - Книга 1-ая. – С. 41.

Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). - М.: Наука, 2003. - 808 с.

Сыроечковский Е. Е. Материалы к познанию фауны птиц Глубоко-Истринского заповедника (курсовая работа) // Рукопись, хран. в архиве каф. зоологии позвоночных биофака МГУ. - 1950. - 39 с.

Фомин В. А. Прибавление к статье Е. Д. Поповой «Паразиты птиц, встреченных на Глубоком озере в 1898 году» // Работы гидробиологической станции, учрежденной на Глубоком озере отделом Ихтиологии. - 1900. - Книга 1-ая. - С. 40.

Шишкин В. С. Группировки птиц звенигородских ельников // Орнитология. - 1993. - Вып. 27. – С. 114 - 126.

Bird list for “Lake Glubokoe” natural reserve and nearest vicinity

V. I. Voronetsky, A. N. Reshetnikov

S u m m a r y

The current list of birds nesting in “Lake Glubokoe” natural reserve (Moscow Province, Russia) and vicinity comprises 105 species. The majority of these are forest species. In spite of the small size of the area, species diversity is high and approximately twice that of other well-studied neighboring sites. More than a half of the bird species nesting in Moscow Province ($47\ 000\ km^2$) is found in the “Lake Glubokoe” natural reserve and its surroundings (an area of $50\ km^2$). We also registered 18 especially rare for Moscow Province bird species here: *Gavia arctica*, *Ciconia ciconia*, *Pandion haliaetus*, *Circus cyaneus*, *Circus pygargus*, *Aquila clanga*, *Grus grus*, *Numenius arguata*, *Strix uralensis*, *Alcedo atthis*, *Picus viridis*, *Picus canus*, *Dendrocopos leucotos*, *Picoides tridactylus*, *Nucifraga caryocatactes*, *Sylvia nisoria*, *Parus cyanus* and *Emberiza hortulana*.

**Некоторые данные по образу жизни ротана *PERCCOTTUS GLENII* DYB.
(ODONTOBUTIDAE, PISCES) озерной и прудовой популяций**
Ю. Ю. Дгебуадзе, М. О. Скоморохов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Биологические инвазии чужеродных видов – весьма распространенное явление, помогающее узнать много нового как об адаптивных возможностях отдельных видов, так и о структуре и функционировании сообществ. Кроме того, виды-вселенцы, вступая в контакты с популяциями видов-аборигенов, часто существенно преобразуют структуру биоценозов.

Многолетние наблюдения на озере Глубоком, выполненные на биостанции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, показали, что и этот относительно изолированный водоем не избежал инвазий чужеродных видов. В частности, анализ динамики рыбного населения озера за длительный промежуток времени позволил сделать вывод о том, что вселение и натурализация новых видов в основном происходят в тех случаях, когда экосистема-реципиент претерпевает значительные изменения. Новые виды пополняли его ихтиофауну именно при экосистемных трансформациях и климатических переменах (Дгебуадзе, Скоморохов, 2002).

Одним из видов-вселенцев, натурализовавшихся в озере в 1960-х годах, является представитель амурской ихтиофауны – ротан, *Perccottus glenii* (Бойкова, 1987; Дгебуадзе, Скоморохов, 2002; Manteifel, Bastakov, 1986). Следует отметить, что среди рыб Евразии ротан является «кинвазийным видом номер один», успешно вселившимся во многие водоемы (Miller, Vasil'eva, 2003; Reshetnikov, 2004). Несмотря на то, что исследованиям ротана в ходе его успешной инвазии уделялось достаточно много внимания, многие аспекты его образа жизни остаются исследованными не в полной мере. В частности, в литературе не так много данных по распределению, питанию, жизненным стратегиям и росту этого вида в относительно крупных естественных водоемах-реципиентах с богатой ихтиофауной. Настоящее исследование является одной из попыток восполнить существующий пробел в исследованиях инвазии ротана и поможет прогнозированию хода этого процесса и оценке его последствий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в прибрежной части озера Глубокого и в одном из близлежащих прудов, расположенных примерно в 700 м к северо-востоку от деревни Ново-Горбово (Рузский район Московской области).

Озеро Глубокое характеризуется относительно узкой зоной прибрежных мелководий. В прибрежье озера можно выделить две группы местообитаний: (1) участки с глубиной у самого берега (часто заболоченного) не менее 20 - 30 см, с относительно негустой, преимущественно подводной и плавающей прибрежной растительностью; (2) пологие участки с постепенным ростом глубины, с густой как подводной (роголистник, уруть, элодея, водяные мхи), так и надводной (хвош, тростник, редко рогоз) растительностью, местами с плавающей (кубышка, лилия) и погруженной отмершей водной растительностью.

Пруд представляет собой искусственный водоем площадью около 1600 м², с максимальной глубиной 1,5 м. Заросли макрофитов (в основном рдестов) занимают до 50% его площади. В прибрежной зоне преобладают манник и нитчатка. Последняя в местах с подводной растительностью образует на поверхности воды слой толщиной 5 - 10 см. Ихиофауна пруда представлена ротаном, серебряным карасём (*Carassius auratus*) и золотым карасём (*C. carassius*).

В июле 2002 и 2003 гг. ротанов отлавливали только в озере. В 2004 г. пробы брали как в озере, так и в пруду с разницей в одни сутки в июне (2 пробы), июле и августе (по одной пробе). Для отлова ротана использовалась сетка Кинаleva, которая оказалась наиболее эффективным орудием лова по сравнению с сачком, жаберной сетью, неводом и крючковой снастью, использовавшимися на начальных этапах работы. В связи с тем, что, по предварительным данным, полученным при использовании крючковой снасти, интенсивный откорм ротана приходится на вечернее время, лов рыб производили с 19 до 21 часа. После поимки для остановки процесса переваривания все рыбы замораживались. Все отловленные рыбы измерялись (стандартная длина) с точностью до 0,5 мм и взвешивались с точностью до 0,01 г., у них определяли пол и стадию зрелости. Возраст определяли по отолитам.

Кроме того, в работе использовались материалы по питанию ротанов в пруду, собранные в дневное время (13 – 14 часов) в июне и июле 2001 г. и в июле 2002 г. и любезно предоставленные А.Н. Решетниковым.

При изучении питания ротанов просматривалось содержимое всего желудочно-кишечного тракта. Для характеристики питания во все годы наблюдений вычислялась частота встречаемости кормовых организмов разных таксономических групп (% к общему

количеству рыб с пищей), а в 2004 г. также и доля (%) организмов по массе - весовой метод с использованием фактических масс (Методическое пособие ..., 1974).

Всего проанализировано питание и рост 177 экземпляров ротана из пруда и 134 - из озера Глубокого. При рассмотрении питания материал представлен для отдельных возрастных групп, так как они, как правило, соответствуют четко различающимся по размеру совокупностям. Рассматривались особи в возрасте 1+ (двуухгодовики) и старше.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение в водоеме

Многолетние наблюдения показали, что ротан озера Глубокого в весенне-летний период (с конца мая по сентябрь) держится в прибрежных участках, относящихся к описанной выше второй группе местообитаний. При этом большая часть рыб держится на глубине 5 - 15 см среди густой живой и отмершей водной растительности. Часть ротанов встречалась на глубине до 40 - 50 см, но только под плотными скоплениями плавающей на поверхности отмершей растительности. В аналогичных даже сильно заросших местах, но без отмершей растительности, ротаны обнаружены не были.

В пруду во все годы наблюдений ротаны практически одинаково ловились на всех прибрежных участках до глубины 0,6 м. Глубже отлов не производился.

Питание

Наблюдения за питанием ротана как на основе одноразовых (2001 и 2002 гг.) проб, так и сезонных наблюдений показали, что спектр питания вида очень широк и включает 45 групп организмов. При этом и в озере, и в пруду хорошо выражены различия в питании двухгодовиков и рыб более старших возрастов.

Так, по частоте встречаемости в начале июня 2004 г. в питании двухлеток в озере преобладали Cladocera (66,7%) и головастики (33,3%), а в пруду – личинки поденок (42,9%), хирономид (85,7%), мокрецов (57,1%), Cladocera (85,7%) и Copepoda (42,9%) раки. В питании ротана старших возрастных групп в озере чаще встречались личинки ручейников (42,9 - 60,0%), Cladocera (42,9%), головастики (40,0 - 71,4%), брюхоногие моллюски (20,0 - 28,6%) и пиявки (40,0%); а в пруду – личинки поденок (42,9 - 84,2%), хирономид (33,3 - 89,5%), мокрецов (33,3 - 63,2%), куколки хирономид (16,7 - 57,9%) и Cladocera (33,3 - 78,9%).

По массе двухлетки ротана в озере в начале июня 2004 г. потребляли главным образом головастиков и Cladocera (рис. 1а). У рыб старшего возраста в это же время в озере земноводные отмечены в меньшем количестве, большую часть пищевого комка по массе составляли Cladocera, пиявки, личинки стрекоз, ручейников, поденок (рис. 1а); в пруду по массе преобладали жуки, водяные скорпионы, личинки поденок, стрекоз, хирономид и головастики (Рис.1б).

рис.1а

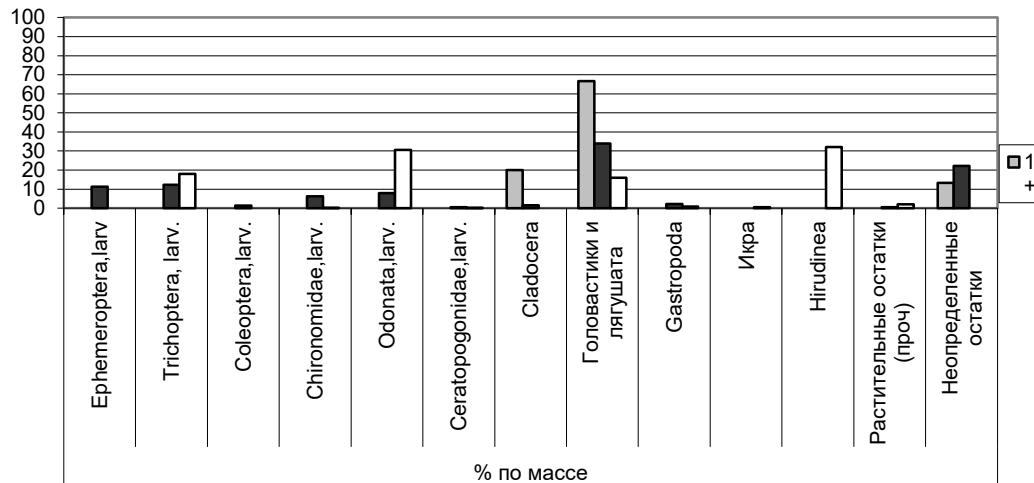
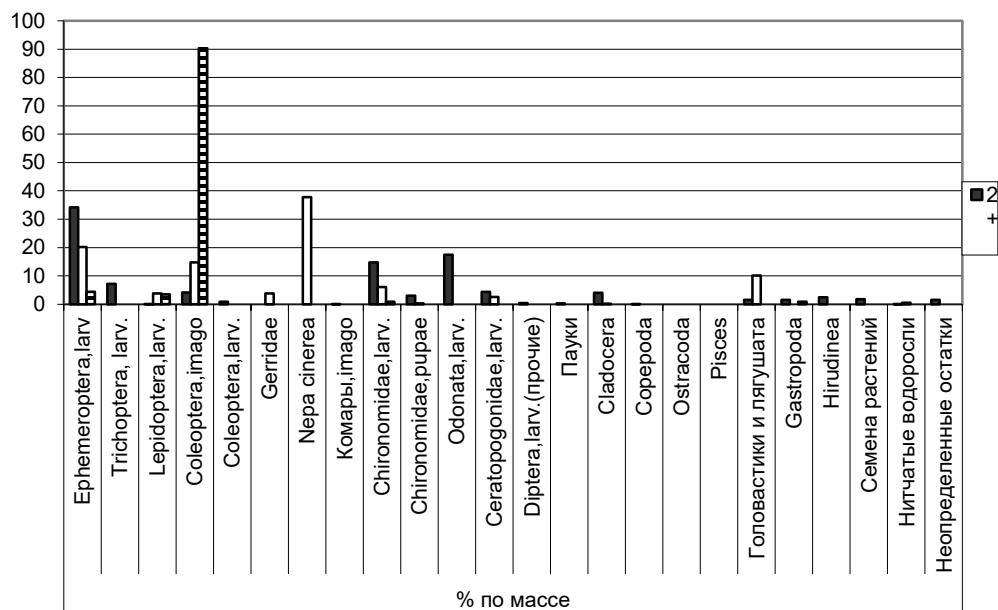


рис.1б



В конце июня 2004 г. в питании двухлеток в озере по частоте встречаемости преобладали личинки хирономид (73,3%), мокрецов (33,3%) и других двукрылых (33,3%), а также Cladocera (66,7%) и личинки жуков (53,3%), а в пруду – личинки поденок (55,6%), ручейников (33,3%), хирономид (44,4%), стрекоз (66,7%), мокрецов (33,3%), Cladocera

(100,0%), Ostracoda (55,6%), брюхоногие моллюски (33,3%) и семена растений (44,4%). В питании ротана старших возрастных групп в озере в это время чаще встречались брюхоногие моллюски (37,5 - 81,8%), личинки хирономид (12,5 - 45,5%), мокрецов (27,3%), жуков (27,3 - 50,0%) и Cladocera (25,0 - 27,3%); в пруду чаще встречались личинки поденок (60,0 - 100,0%), ручейников (24,0 - 50,0%), бабочек (4,0 - 50,0%), жуков (36,0%), хирономид (50,0 - 76,0), мокрецов (68,0%) и стрекоз (48,0 - 100,0%), имаго жуков (12,0 - 100,0%), пауки (50,0%), Cladocera (76,0%), Ostracoda (36,0%) и семена растений (40,0%). При весовых оценках двухлетки ротана в озере в конце июня потребляли в основном личинок жуков и головастиков (рис. 2а), а в пруду - личинок поденок, стрекоз и хирономид (рис. 2б). В питании старших возрастов озера преобладали личинки стрекоз, рыба, головастики и, в меньшей степени, брюхоногие моллюски и пиявки (рис. 2а), а в пруду – жуки, личинки поденок, ручейников, хирономид и стрекоз (рис. 2б).

рис.2а

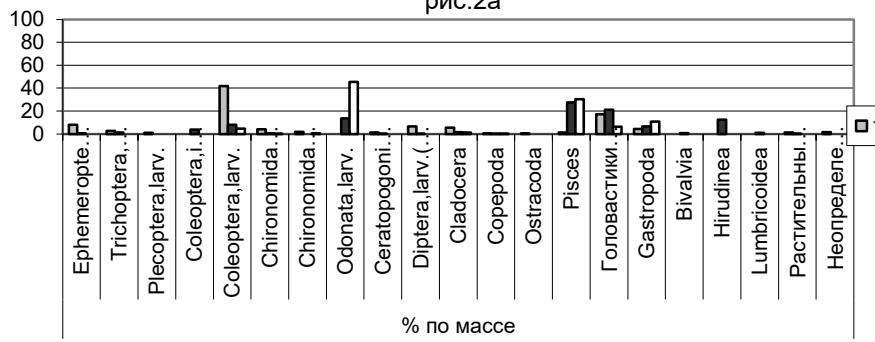
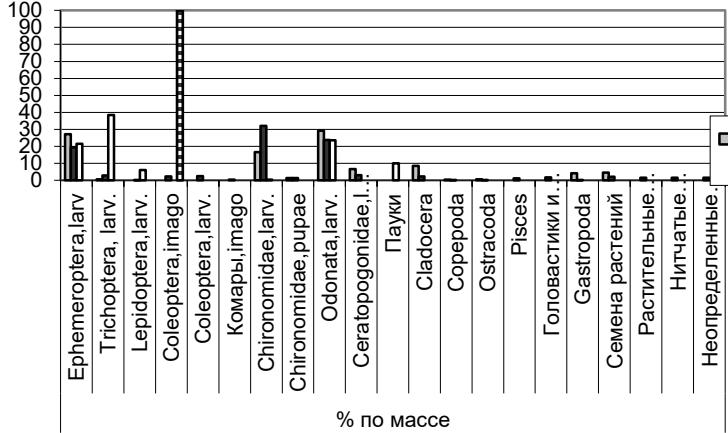


рис.2б



В июльской пробе 2004 г. основу питания двухлеток в озере по массе составляли «прочие личинки двукрылых» (рис.3а). Кроме них, часто встречались личинки жуков (54,2% по частоте встречаемости), хирономид (50,0%) и Cladocera (75,0%), а в пруду по массе преобладали дождевые черви и личинки жуков (рис. 3б), а по частоте встречаемости – личинки жуков (70,6%), хирономид (76,5%), поденок (29,4%), Cladocera (58,8%) и Copepoda

(47,1%). Основу питания ротана старших возрастов в озере также составляли «прочие личинки двукрылых», заметно возросла роль поденок и брюхоногих моллюсков (рис. 3а), по частоте встречаемости преобладали личинки хирономид (50,0%) и прочих двукрылых (50,0-67,7%), а также Cladocera (50,0%) и брюхоногие моллюски (33,3%); в пруду в это время основу питания по массе составляли головастики и метаморфизирующие серые жабы, существенную роль играли дождевые черви, по частоте встречаемости доминировали также серые жабы (75,0 - 100,0%), «прочие личинки двукрылых» (12,5 - 75,0%) и личинки жуков (37,5%).

рис.3а

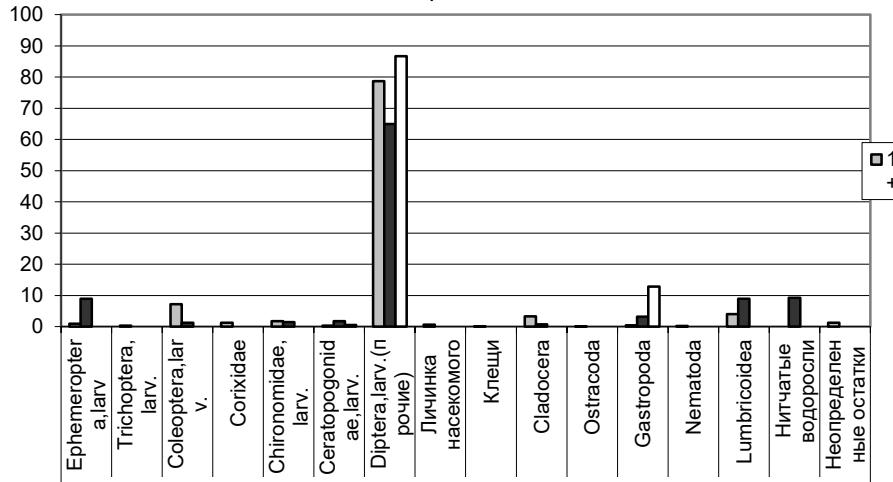
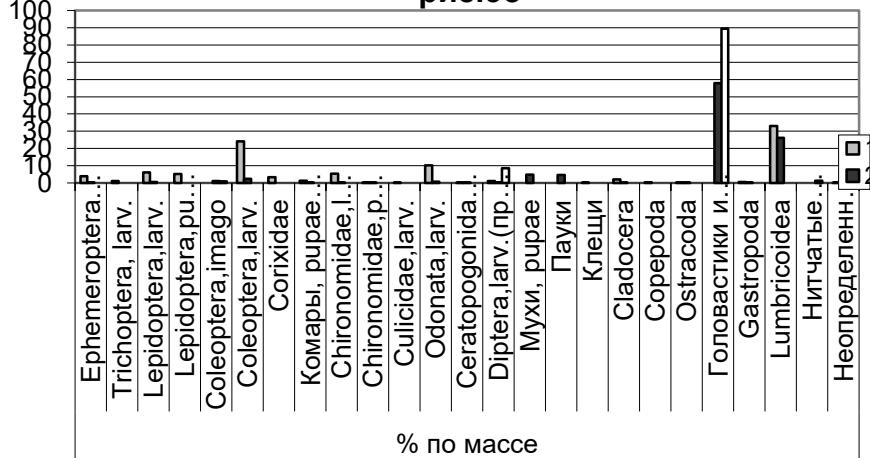


рис.3б



В августе 2004 г. в питании двухлеток ротана озерной популяции преобладала рыба, существенную роль играли также пауки, пиявки и брюхоногие моллюски (рис. 4а); по частоте встречаемости в это время преобладали Cladocera и брюхоногие моллюски (по 30,8%); в пруду в питании преобладали личинки поденок (рис. 4б), а по частоте – также личинки поденок (86,7%), хирономид (73,3%), мокрецов (33,3%), Cladocera (53,3%), Ostracoda (67,7%)

и брюхоногие моллюски (33,3%). В питании ротана старших возрастных групп в озере по массе доминировали личинки стрекоз (рис.4а), по частоте встречаемости – они же (67,7%), а также брюхоногие и двустворчатые моллюски (по 33,3%). В пруду по массе преобладали личинки поденок, стрекоз, рыба (молодь ротана) и жуки (рис. 4б); по частоте встречаемости большое значение имели личинки поденок (75,0 - 100,0%), хирономид (50,0 - 70,6%), стрекоз (17,6 - 100,0%) и мокрецов (25,0 - 29,4%), а также жуки (25,0 - 58,8%), Corixidae (50,0%), Cladocera (35,3%), Ostracoda (58,8%) и брюхоногие моллюски (25,0 - 35,3%).

рис.4а

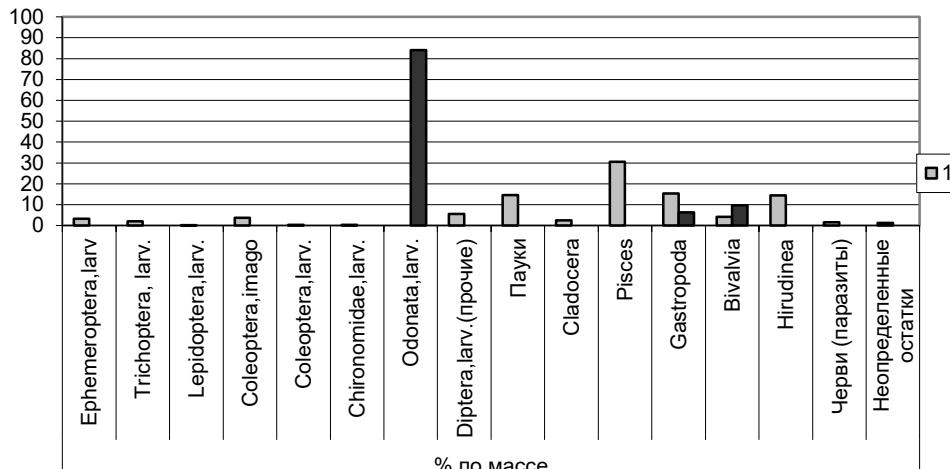
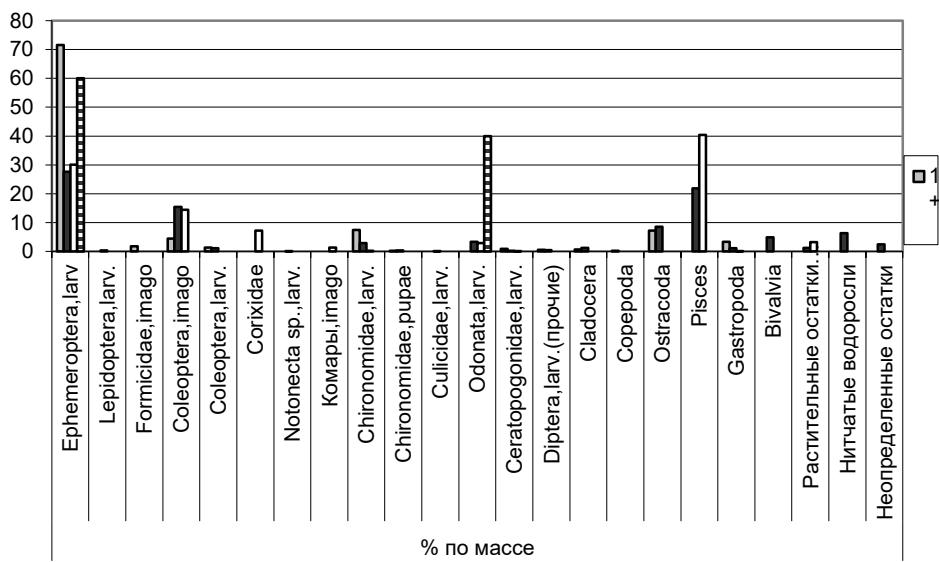


рис.4б



В пруду двухлетки ротана в середине июня 2001 г. питались главным образом личинками поденок (50,0% по частоте), и хирономид (100,0%), Cladocera (33,3%) и брюхоногими моллюсками (50,0%). У трехлеток в это же время ракообразные не отмечены, но зато появляются головастики (50,0%), пауки и личинки мокрецов (по 25,5%). К июлю двухлетки подрастают и в их питании также встречаются головастики и метаморфизирующие

земноводные (50,0%), и пиявки (25,0%); у трехлеток спектр питания уже, но появляются жуки (50,0%). Примерно такая же картина наблюдалась и в начале июля 2002 г., но у двухлеток в питании отсутствуют земноводные, а у трехлеток их встречаемость составляет 100,0%).

Питание ротанов в озере в июле 2003 и 2004 гг. был сходным.

Таким образом, в питании прудовых и озерных ротанов младших и старших возрастных групп при сходстве в качественном составе питания наблюдается тенденция к повышению роли крупных пищевых организмов по мере роста рыб.

Сопоставление данных по интенсивности питания ротана в озере и пруду на основе индекса наполнения показало, что почти во всех случаях ротаны из озера питались интенсивнее своих сверстников из пруда (таблица).

Таблица. Индексы наполнения желудочно-кишечных трактов
ротанов в пруду и Глубоком озере в 2004 году

Глубокое озеро				
дата	возраст, годы			
	1+	2+	3+	4+
04.06.04	9,83	10,39	26,83	-
22.06.04	6,77	8,14	5,57	-
06.07.04	19,51	22,34	6,10	-
25.08.04	10,55	7,20	-	-
Пруд				
дата	возраст, годы			
	1+	2+	3+	4+
03.06.04	-	10,70	2,03	2,14
21.06.04	7,01	6,81	5,25	2,72
07.07.04	9,71	10,36	12,60	-
24.08.04	4,16	6,17	7,27	0,29

Рост и достижение половой зрелости

Рассмотрение линейного роста ротана из озера и пруда показало большую близость размеров у особей из обоих водоемов на втором году жизни. Начиная с третьего лета жизни намечается тенденция в опережении в росте озерных ротанов прудовыми (Рис. 5, 6). К сожалению, достоверность этих различий оценить не удалось из-за малого числа особей в возрасте 2+ в озере и 3+ и 4+ в пруду.

В пруду ротан достигает половой зрелости на третьем году жизни при стандартной длине 58 мм. В озере ротан также созревал на третьем году жизни при длине 54 мм.

Рис.5. Рост ротана в оз. Глубокое и пруду, конец июня 2004 г.

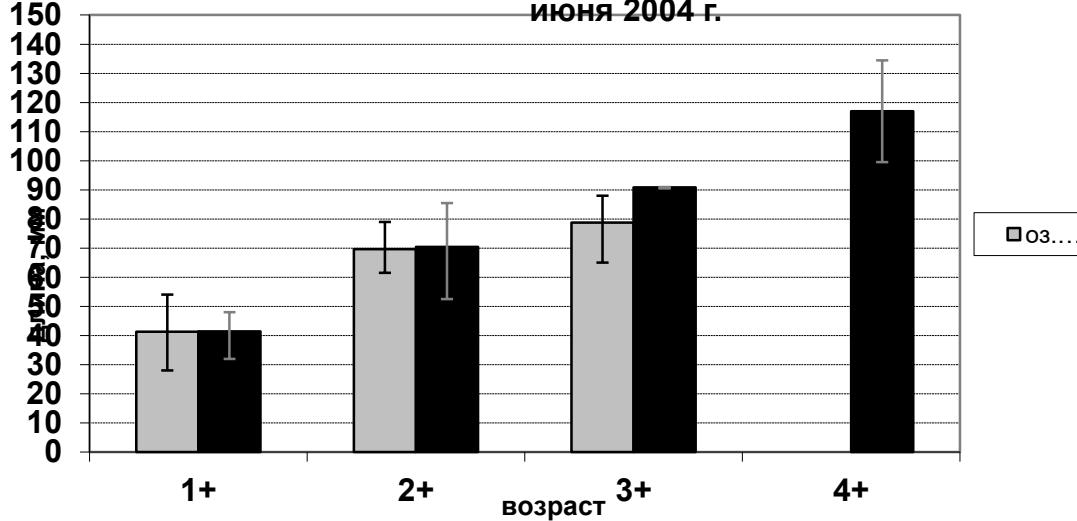
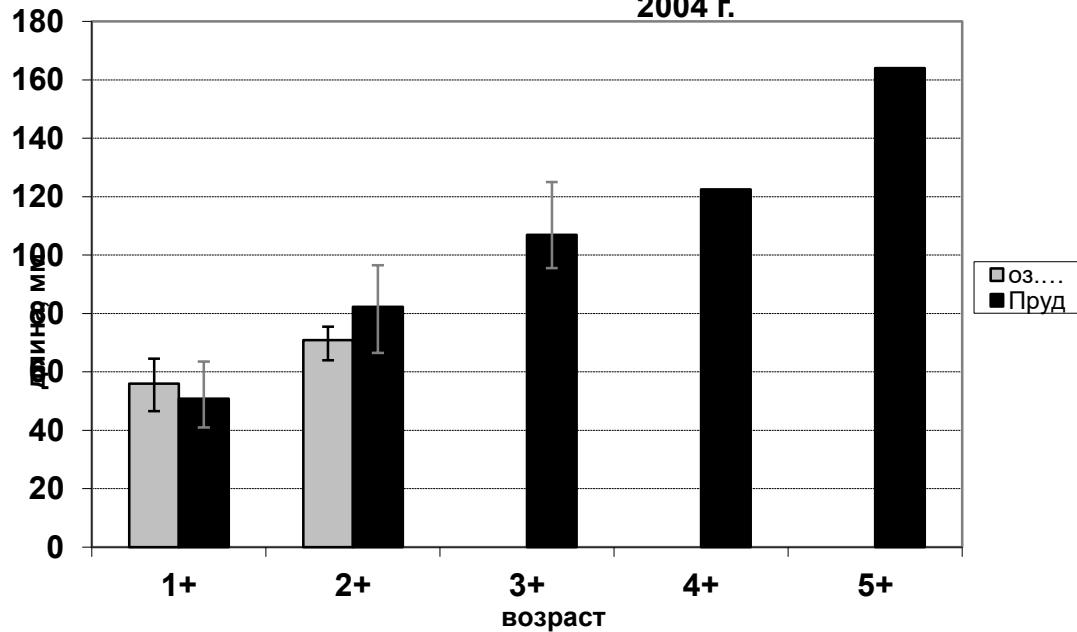


Рис.6. Рост ротана в оз. Глубокое и пруду, август 2004 г.



ОБСУЖДЕНИЕ

Образ жизни ротана, несмотря на его стремительное распространение по водоемам Евразии, все еще остается недостаточно изученным. В частности, подробно не рассмотрены особенности популяций этого вида, освоившие относительно крупные естественные водоемы. Из литературы можно получить лишь весьма скучную информацию о популяциях ротана из озер. Так, в работе Залозных (1984), в которой рассматриваются пойменные водоемы р. Сарма, отмечалось, что в больших водоемах с богатой ихтиофауной численность

ротана невысока. Попав в озеро Байкал и озера его бассейна, ротан придерживается лишь прибрежий (Шашуловский и др., 1992; Пронин и др, 1998; Litvinov, O'Gorman, 1996). Наблюдения на озере Глубоком подтверждают эти данные. Ротан предпочитает мелководья с отмершей водной растительностью, которую он, видимо, использует как укрытие от хищников - щуки и окуня.

Все исследователи, изучавшие питание ротана, отмечали исключительное разнообразие и большую изменчивость спектра его питания (Кирпичников, 1945; Никольский, 1956; Спановская и др., 1964; Еловенко, 1985; Шашуловский и др., 1992; Бакланов, 2001; Litvinov, O'Gorman, 1996). Крайне разнообразно его питание и в озере Глубоком. Сравнение питания ротана этого озера и близлежащего пруда показало большое сходство в спектрах питания исследованных рыб. По интенсивности питания озерные рыбы обычно превосходили прудовых. В то же время темп роста ротана в пруду был выше, чем в озере. Можно предположить, что это связано с тем, что прудовые ротаны в большей степени потребляют энергетически более выгодный корм - головастиков. Ранее отмечалось, что ротаны инвазийных популяций в прудах интенсивно потребляют головастиков и оказывают существенное влияние на их численность (Решетников, 2001; Reshetnikov, 2003). В озере Глубоком и рассмотренном пруду откладывают икру 4 вида земноводных: серая жаба (*Bufo bufo*), травяная лягушка (*Rana temporaria*), остромордая лягушка (*R. arvalis*) и прудовая лягушка (*R. lessonae*). По данным А.Н. Решетникова головастики всех видов лягушек в пруду полностью выедаются. Головастиков жаб ротаны хотя и потребляют, но в меньшей степени (Решетников, 2001). Безусловно, наличие в озере хищников может осложнять ротану охоту за головастиками, что сказывается на темпе роста особей старших возрастных групп. Кроме того, по устному сообщению А. Н. Решетникова, температура воды в пруду на 1,5 - 2,0°С выше, чем в прибрежной зоне озера, что также может объяснить более высокий темп роста ротана в пруду.

Вполне возможно также, что в связи с прессом хищников размерный состав озерных ротанов определяется отчасти селективной гибелью крупных особей, выходящих за пределы прибрежных мелководий. Требуется продолжение исследований прибрежных сообществ озер, чтобы оценить как последствия интродукции в них ротана, так и риск последующей инвазии этого вида в другие водоемы.

Авторы выражают признательность сотрудникам Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Н.Н. Смирнову и Н.М. Коровчинскому за поддержку исследований и ценные замечания к статье, А.Н. Решетникову за предоставленный материал, консультации

и ценные замечания по рукописи статьи, и Т.Н. Сидоровой за помощь при подготовке рукописи к печати.

Литература

- Бакланов М. А.* Головешка-ротан *Percottus glenii* Dyb. в водоемах г. Перми // Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. - Ижевск. 2001. - № 5. - С. 29 - 41.
- Бойкова О. С.* Питание рыб и их влияние на некоторые элементы экосистемы мезотрофного озера Глубокого // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1987 – 22 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Скоморохов М. О.* Ихтиологические исследования на озере Глубоком: некоторые итоги и перспективы // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. - Москва-Тула, 2002. - Т.8. - С. 142 - 149.
- Еловенко В. Н.* Морфо-экологическая характеристика ротана *Percottus glehni* Dyb. в границах естественного ареала и за его пределами // Автореферат ... дисс. канд. биол. наук. - М., 1985. - 25 с.
- Залозных Д. В.* Ротан в выростных прудах Горьковской области и борьба с ним. // Сб. научн. Тр. ГосНИОРХ. - 1984. - Вып. 217. - С. 95 - 102.
- Кирпичников В. С.* Биология *Percottus glehni* Dyb. (Eleotridae) и перспективы его использования в борьбе против японского энцефалита и малярии // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы., Отд. биол.. - 1945. - Т. 50, Вып. 5 - 6. - С. 14 - 26.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. - М.: Наука, 1974. - 253 с.
- Никольский Г. В.* Рыба Амура. - М.: Изд-во АН СССР, 1956. - 551 с.
- Пронин Н. М., Селгеби Д. Х., Литвинов А. Г., Пронина С. В.* Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки (*Percottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее// Сибирский экологический журнал. - 1998. – Т. 5. - С. 397 - 406.
- Решетников А. Н.* Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (ODONTOBUTIDAE, PISCES) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Ж. общ. биол. - 2001. - Т. 62, № 4. - С. 352 - 361.
- Спановская В. Д., Савваитова К. А., Потапова Т. Л.* Об изменчивости ротана (*Percottus glehni* Dyb./ fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиол. - 1964. - Т. 4, вып. 4 (33). - С. 632 - 643.

Шашуловский В. А., Литвинов А. Г., Кильдюшкин В. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Гусиное (Бурятия). // Сб. научн. Тр. ГосНИОРХ. С.- П. 1992.- Вып. 322. - С. 156 - 166.

Litvinov A. G., O'Gorman R. Biology of Amur Sleeper (*Percottus glehni*) in the Delta of the Selenga River, Buryatia, Russia.// J. Great Lakes Res. - 1996. -Vol. 22 (2). - P. 370 - 378.

Manteifel Yu. B., Bastakov V. A. *Percottus glehni* Dybowski – a new colonizer in the ichthyofauna of Lake Glubokoe. // Hydrobiologia. - 1986. – Vol. 141. - P. 133 - 134.

Miller P. J., Vasil'eva E. D. *Percottus glenii* Dybowsky 1877 // The Freshwater Fishes of Europe. - AULA-Verlag. - 2003. Vol. 8/1. P.134 - 156.;

Reshetnikov A. N. The introduced fish, rotan (*Percottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish) // Hydrobiologia. – 2003. - Vol. 510. - P. 83 - 90.

Reshetnikov A. N. The fish *Percottus glenii*: history of introduction to western regions of Eurasia.// Hydrobiologia. - 2004. – Vol. 522. - P. 349 - 350.

Some data on habit of life of *Percottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) of lake and pond populations

Y. Y. Dgebuadze, M. O. Skomorokhov

S u m m a r y

The Amur Sleeper, *Percottus glenii*, invaded Lake Glubokoe and its vicinities in 1960s. In spite of the previous investigations of the species, some aspects of its biology remained to be studied. The present study conducted in 2002 – 2004 was focused on feeding and growth of two populations of *P. glenii* inhabited Lake Glubokoe and an artificial pond situated about 4,5 km away. Spectrum of feeding of the species is wide including 45 groups of organisms, among which fish, tadpoles, mollusks, larvae of Ephemeroptera, Odonata, Diptera, Lepidoptera, Coleoptera as well as leeches and crustaceans - Cladocera, and Copepoda predominated. The differences in feeding of fingerlings 1+ and older specimens were pronounced both in lake and pond. The lake specimens fed more intensively while growth rate of pond specimens (2+ and older) was higher. This discrepancy may be solved by observation of predominate feeding of the latter specimens on tadpoles – more energetically profitable food and higher temperature of the pond's water. On the other hand, higher predation pressure in the lake may eliminate large specimens of *P. glenii* which needs further detailed investigation.