

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

Т р у д ы
Гидробиологической станции
на
Глубоком Озере
имени Николая Юрьевича Зографа

Том 8

МОСКВА

2002



Гидробиологическая станция на Глубоком озере: Труды / под ред. д.б.н. Н. М. Коровчинского и д.б.н. Н. Н. Смирнова. – 2002. – Т. 8 (Надзаг.: Российская Академия наук. Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова)

Сборник содержит результаты исследований последних лет и посвящён 110-летию научной деятельности станции. В него включены статьи по историко-научной роли биостанции, химии воды и донных отложений, макрофитам, биологии планктонных ракообразных, фауне нематод, ихтиофауне, обзор исследований по хемосенсорной экологии и этологии амфибий, мониторингу их популяций в окрестностях озера Глубокого, видам - вселенцам, а также по долговременным изменениям местной авифауны.

Публикации отвечают актуальным задачам экологического мониторинга и изучения биоразнообразия. Данный том представляет интерес для зоологов, гидробиологов и экологов.

ISBN 5-8125-0265-X

На задней обложке:

**PROCEEDINGS
of Hydrobiological Station “Lake Glubokoe”
Volume VIII**

The 8th volume of collected papers presents the results of recent investigations and is dedicated to the 110th anniversary of research activities of the Hydrobiological Station “Lake Glubokoe”. It comprises the articles on historical and scientific role of the station, chemistry of water and bottom deposits, macrophytes, planktonic crustaceans, the fauna of nematods, the ichthyofauna, a review of investigations on chemosensory ecology and ethology of amphibia, on monitoring of their populations in the vicinities of Lake Glubokoe, new invaders, and on long-term changes in the local avifauna.

The articles meet urgent tasks of ecological monitoring and of investigations in biodiversity. The present volume is of current interest for zoologists, hydrobiologists, and ecologists.

СОДЕРЖАНИЕ

- Академик Павлов Д. С.* 110 лет гидробиологической станции на Глубоком озере.....
- Коровчинский Н. М.* Биологическая станция на озере Глубоком в контексте развития гидробиологии
- Мартынова М. В.* Изменения некоторых свойств донных отложений с увеличением глубины озера.....
- Клюев Н. А.* Химический анализ воды озера Глубокого
- Решетникова Н. М., Купцов С. В.* Динамика флоры сосудистых растений озера Глубокого за столетие.....
- Решетникова Н. М.* Дополнения к списку сосудистых растений окрестностей озера Глубокого.....
- Гагарин В. Г., Колосова Н. В., Чесунов А. В.* Свободноживущие нематоды (Nematoda) озера Глубокого.....
- Бойкова О. С.* Экспериментальное исследование индивидуального роста и основных характеристик жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievins) (Crustacea, Branchiopoda, Sididae) озера Глубокого.....
- Котов А. А.* Образование головных шипиков у молоди дафний в пелагиали и прибрежье озера Глубокого.....

Дгебуадзе Ю. Ю., Скоморохов М. О. Ихтиологические исследования на озере Глубоком: некоторые итоги и перспективы.....

Мантейфель Ю. Б., Киселева Е. И., Решетников А. Н. Хемосенсорная экология и этология амфибий: исследования на гидробиологической станции “Глубокое озеро”.....

Решетников А. Н., Решетникова Н. М. Чужеродные виды в заказнике «Озеро Глубокое».....

Решетников А. Н. Динамика системы малых водоемов окрестностей озера Глубокого в XX веке.....

Воронецкий В. И. Природа Глубокого озера и его окрестностей (к столетию публикации одноименной заметки Н.В. Воронкова). Сообщение 1.
.....

CONTENTS

<i>Academician Pavlov D. S.</i> 110 years of activities of the Hydrobiological station “Lake Glubokoe”.....
<i>Korovchinsky N. M.</i> Biological Station “Lake Glubokoe” in the course of development of hydrobiology.
<i>Martynova M. V.</i> Alterations of some sediment’s properties with the increase of lake’s depth
<i>Khuev N. A.</i> Chemical analysis of water of Lake Glubokoe
<i>Reshetnikova N. M., Kuptsov S. V.</i> Dynamics of flora of vascular plants of Lake Glubokoe during a century.....
<i>Reshetnikova N. M.</i> Supplements to the list of vascular plants of the vicinities of Lake Glubokoe.....
<i>Gagarin V. G., Kolosova N. V., Tchesunov A. V.</i> Free-living Nematoda of Lake Glubokoe
<i>Boikova O. S.</i> Experimental study of the individual growth and primary life history characteristics of <i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin) (Crustacea, Branchiopoda, Sididae) of Lake Glubokoe.....

Kotov A. A. Formation of neck teeth in *Daphnia* from the pelagic and littoral zones of Lake Glubokoe.....

Dgebuadze Yu. Yu., Skomorohov M. O. Ichthyological studies in Lake Glubokoe: some results and perspectives.....

Manteifel Yu. B., Kiseleva E. I., Reshetnikov A. N. Chemical sensory ecology and ethology of amphibians: studies at the Hydrobiological station “Lake Glubokoe”
.....

Reshetnikov A. N., Reshetnikova N. M. Alien species registered in the natural reserve “Lake Glubokoe”

Reshetnikov A. N. Dynamics of system of small water bodies in the vicinities of Lake Glubokoe in XX century.....

Voronetsky V. I. Nature of Lake Glubokoe and of its vicinities (100 years of publication of a note under the same name by N. V. Voronkov). Communication 1

ПРЕДИСЛОВИЕ

Восьмой, том «Трудов» составляет продолжение данных публикаций, начатых в 1900 году. Этот том издаётся в связи с исполнившимся 110-летним юбилеем станции, которая продолжает работать ныне при значительных изменениях общественных и хозяйственных отношений. За несколько прошедших лет произошли также достаточно существенные изменения в составе научных сотрудников и технического персонала станции. Основная тематика научных исследований остается прежней, в сфере гидробиологии преобладающими являются мониторинговые наблюдения и аутэкологическое изучение отдельных доминирующих видов. Интенсивно развиваются исследования биоразнообразия гидробионтов, прежде всего ветвистоусых ракообразных, их морфологии, систематики, индивидуального развития, имеющие немалое значение для познания эволюционного развития этой доминирующей группы пресноводных беспозвоночных.

Биостанция принимает для работы отечественных специалистов из других учреждений, иностранных ученых, а также студентов для выполнения самостоятельных, курсовых и дипломных работ.

Происходит развитие материальной базы биостанции. Построен новый деревянный жилой дом, происходит ремонт лабораторных, жилых и хозяйственных помещений. В автопарке появилась полугрузовая машина марки УАЗ, приобретены две новые пластиковые весельные лодки, установлена телефонная связь.

На базе Гидробиологической станции «Глубокое озеро» постоянно работает Группа «Экология пресноводных сообществ» в составе научного руководителя станции и заведующего лабораторией доктора биологических наук Н. Н. Смирнова, ведущего научного сотрудника Н. М. Коровчинского, старшего научного сотрудника О. С.

Бойковой, научного сотрудника А. А. Котова., ведущего инженера и аспиранта М. А. Беляевой.

Постоянную работу ведут здесь также сотрудники Лаборатории сравнительной нейробиологии позвоночных в составе заведующего лабораторией Ю. Б. Мантейфеля, старшего научного сотрудника Е. И. Киселевой, младшего научного сотрудника А. Н. Решетникова и ведущего инженера Н. К. Зверевой.

В хозяйственном штате биостанции настоящее время состоят: заведующая Н. И. Зимникова., рабочие Б. Г. Гавриков, Ю. В. Мастаков и С. В. Цадровский. Общее руководство хозяйственной деятельностью осуществляется главным специалистом Г. С. Давыдовым

Биостанция пользуется большим вниманием руководства Института проблем экологии и эволюции. Важную поддержку ей и заказнику «Глубокое озеро» оказывает Министерство экологии и природопользования Московской области в лице министра Правительства Московской области А. С. Кочан, Н. В. Зеркова, В. С. Сокурова. Постоянную хозяйственную помощь и моральную поддержку биостанция имеет также со стороны Администрации Рузского района Московской области в лице Главы администрации района Ю. А. Щербаковой и Главы администрации Барынинского округа А. И. Хохлова.

Неоценимую помощь в подготовке данного сборника трудов оказала Т. М. Корнеева (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН).

110 ЛЕТ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ НА ГЛУБОКОМ ОЗЕРЕ

Академик Д. С. Павлов

Гидробиологическая станция «Глубокое озеро» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН отметила свой 110 – летний юбилей. Это первая в России биологическая озёрная станция и одна из первых в мире. За длительный период её научной деятельности были получены данные, способствовавшие формированию основ гидробиологии как науки, а также ряды многолетних наблюдений биоты естественного и хорошо сохранившегося природного водоема.

Озеро Глубокое было удачно выбрано для основания станции и оказалось по своим размерам и другим показателям лучшим модельным водоёмом Московской области. На этом озере стало возможным изучать многие типичные для озёр процессы и явления, в том числе связанные со стратификацией абиотических и биотических факторов.

Нужно специально отметить, что на глубоководной станции впервые изучался целый ряд лимнологических и биологических явлений. Здесь начинали свою деятельность молодые исследователи, которых не пугали трудоемкие полевые исследования и бытовая неустроенность. Впоследствии многие из них стали крупными специалистами, развившими новые научные направления и основавшие самостоятельные научные школы. Здесь уместно вспомнить хорошо известные имена академика С. А. Зернова, Д. П. Филатова, А. С. Серебровского, В.В. Васнецова, Н. В. Воронкова, М. М. Завадовского, А. В. Румянцева, С. Д. Муравейского, С. И. Кузнецова, Г. С. Карзинкина, Г. Г. Винберга, Л. Л. Россолимо, С. Г. Крыжановского, В. В. Васнецова, Н. Н. Дислера

В настоящее время биологическая станция на Глубоком озере продолжает привлекать для работы представителей разных специальностей. Здесь работают гидробиологи, ихтиологи, гидрологи, специалисты по поведению низших позвоночных. К настоящему времени накоплен большой объём многолетних данных. Биостанция и ее окрестности очень удобны для продолжения многолетних мониторинговых наблюдений, поскольку местный природный комплекс хорошо изучен и сохранился в сравнительно нетронutom виде, несмотря на близость к столице. Они удобны и для экспериментальных

исследований, для которых имеется необходимая лабораторная база, а окружающая природа щедро предоставляет обильный живой материал.

Гидробиологическая станция «Глубокое озеро» начала свою деятельность в период возникшей тревоги за сохранение водных и рыбных ресурсов. Теперь она продолжает работы в условиях обширного нарушения природной среды, включая как качество вод, так и состояние промысловой фауны и кормовых ресурсов.

Гидробиологическая станция пользуется заслуженной международной известностью, здесь работают иностранные ученые, некоторые полученные на озере Глубоком данные вошли в фундаментальные монографии, изданные за рубежом.

В последние десятилетия удалось укрепить материальную базу биостанции, а само озеро вместе с небольшим участком земли под биостанцией и рядом с ней были переданы государственным актом Институту проблем экологии и эволюции РАН в бессрочное пользование в научных целях. На очереди стоит вопрос о восстановлении Глубоко-Истринского заповедника, что могло бы стать серьезной гарантией сохранения озера Глубокого и окружающей его природной территории.

Гидробиологическая станция на Глубоком озере отметила своё 110-летие в обстановке успешного развития научной программы, контактов с другими, в том числе зарубежными, исследовательскими и учебными учреждениями, укрепляется ее хозяйственная база. Основные направления работ на биостанции актуальны, поскольку находятся в русле экологического мониторинга и изучения биоразнообразия. Биостанция безусловно имеет дальнейшие перспективы развития своих комплексных исследований.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ НА ОЗЕРЕ ГЛУБОКОМ В КОНТЕКСТЕ РАЗВИТИЯ ГИДРОБИОЛОГИИ

Н. М. Коровчинский

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

Не раз отмечалось, что гидробиология как наука сравнительно молода. Более или менее отчетливое формирование ее как сложной комплексной дисциплины началось лишь рубеже 19 – 20-го столетий. В то время, когда биота суши, особенно в лице ее заметных и хозяйственно важных представителей была уже в основных чертах описана, жизнь континентальных водоемов оставалась, за исключением, очевидно, ихтиофауны и немногих других групп, почти неисследованной. До 70 - 80-х годов XIX столетия на берегах озер можно было видеть лишь единичных натуралистов, собирающих и исследующих их флору и фауну с помощью весьма несовершенных орудий лова. Одним из таких энтузиастов был молодой естествоиспытатель Анатолий Федченко, в будущем известный исследователь Средней Азии (Туркестана), собравший в озере Глубоком в 1869 году первую коллекцию водных организмов (Ульянин, 1874).

Во второй половине XIX столетия внимание биологов к пресным водам существенно увеличилось, что было связано как с чисто научными интересами, так и хозяйственными проблемами - падением уровня рыболовства и загрязнением вод. В 1880-х годах предпринимается первое сколько-нибудь детальное биологическое обследование реки Москвы и ряд деятелей Отдела ихтиологии Императорского русского общества акклиматизации животных и растений, воодушевленные успехами этой экспедиции, образовали Комиссию для исследования подмосковных вод. Именно под эгидой этого общества организуется первая сначала временная (летучая), а вскоре в 1891 году постоянная пресноводная биологическая станция на берегу озера Глубокого Рузского уезда Московской губернии. Непосредственным основателем станции стал председатель Отдела ихтиологии профессор зоологии Московского университета Николай Юрьевич Зограф.

Появление такого рода научного учреждения – лаборатории в природе, в «чистом поле» было тогда совершенно новым начинанием для пресноводной биологии. Незадолго до этого начали появляться морские биологические станции и в том же 1891 году была открыта другая пресноводная станция на Большом Пленском озере в Германии (Зограф, 1896).

Все было мало известно или ново в изучении пресных вод в то время: объекты, подходы, методы. Достаточно сказать, что только в 1887 - 90 гг появились такие понятия как планктон и планктонология (В. Гензен – Э. Геккель). И с первых шагов на озере Глубоком взялись за изучение состава и количественного развития этого, если можно так сказать, только что открытого природного сообщества, успехи в изучении которого во многом определили формирование гидробиологии как самостоятельного научного направления. Данное исследование было выполнено первым заведующим глубоководной биостанцией, тогда еще студентом, С. Зерновым. С самого начала такого рода фаунистико - гидробиологические исследования мыслились как важные в практическом отношении, поскольку преследовали цель определить роль планктона и других компонентов озерной биоты в питании рыб. Озеру Глубокому отводилась роль модельного водоема, где бы фауна беспозвоночных и прочие компоненты биоты были исследованы во всех деталях и по их отношению к рыбному населению и потом эти знания были бы перенесены на другие водоемы. Более того, биостанции отводилась роль экспериментально - акклиматизационной базы: в озеро выпускались мальки сигов, планировалось устройство рыбопродуктивных прудов. К сожалению или нет, собственно рыбохозяйственные эксперименты или не были осуществлены или достаточно быстро и безрезультатно прекратились, но в рамках поставленной проблемы было выполнено одно из первых в России исследований по питанию рыб (Н. Семенов) и первое исследование бактериопланктона (В. Воронин) (Зограф, 1897).

Уже тогда на первом этапе работы станции ее основатель и другие работающие задумывались над проблемой изучения «общей жизни водных бассейнов», связях отдельных составляющих ее компонентов, круговороте биогенных элементов. Все это перекликалось с только входящими тогда в обиход общими представлениями об озерах как целостных системах, микрокосмах.

Практическое осуществление широкого комплексного изучения озера Глубокого началось лишь с 1905 года, когда первым штатным заведующим станцией стал деятельный молодой зоолог Н. В. Воронков и было построено новое большое здание лаборатории, где научный коллектив биостанции работает и поныне. С этого времени стали планомерно исследоваться морфометрия, батиметрия, температурный режим, гидрохимия, грунты, макрофиты, зоопланктон, зообентос, зарослевая фауна, причем последние не только качественно, но структурно и количественно. Исследования температурного и кислородного режима озера Глубокого по степени своей систематичности и полноты явились первыми для среднерусских озер. В 1900 году вышел первый выпуск трудов глубоководной биостанции и затем они стали появляться регулярно, став наряду с публикациями Никольского рыбоводного завода первыми российскими периодическими изданиями по пресноводной гидробиологии. В Московском университете и на биостанции также впервые в России, если не считать небольшого курса лимнологии, читанного на рубеже веков в университете приват-доцентом В. П. Зыковым, читались лекции и проводились практические занятия по гидробиологии.

С трудом пережив тяжелейшее время первой мировой войны и революции, биостанция в 20-е годы вступила в новый этап своей деятельности. Кардинально изменился состав научного коллектива, масштаб лимнологических и гидробиологических работ существенно снизился, но продолжались гидрохимические исследования и в рамках нового тогда биоценологического направления, которым весьма увлекались, проводилось интенсивное изучение перифитона (С. Дуплаков, Г. Карзинкин). Также были начаты новые очень детальные исследования бактериального населения толщи воды и грунта и его роли в жизнедеятельности водоема (С. Кузнецов, Г. Карзинкин). На основании новой методики количественного учета было впервые показано, что численность бактерий и их роль в круговороте вещества и энергии в пресных водах огромны.

В 1930-е годы, когда биостанция перешла в подчинение Гидрометеослужбы и была объединена в единое учреждение с Косинской лимнологической станцией, можно назвать временем расцвета здесь гидробиологических исследований, объединенных общим принципом балансового изучения водоемов, выдвинутого Л. Л. Россолимо. Тогда только наметились первые шаги в новом продукционно - биологическом направлении, только начинали вырабатываться понятия и методы данной области исследований. В ходе их развития первенство в определении первичной продукции оказалось принадлежащим Г. Г. Винбергу, проводившему опыты на Белом озере в Косине и озере Глубоком.

Чудом сохранившись при оккупации в период Отечественной войны, биостанция возобновила гидробиологические исследования с 1946 года при назначении ее руководителем и одновременно единственным штатным научным сотрудником А. П. Щербакова. Было налажено тесное взаимодействие с начавшей работать тогда гидрометеостанцией Глубоко - Истринского заповедника, проводившей гидрологические и палеолимнологические исследования (Л. Л. Россолимо). Время с конца 40-х по начало 60-х годов было практически целиком посвящено проведению серии детальных работ по изучению продуктивности отдельных биоценозов озера Глубокого: прибрежных макрофитов, перифитона, фито- и зоопланктона, зообентоса, зарослевой фауны и связанных с этим других показателей (кислородный режим, динамика железа и пр.). В результате стало возможным сделать предварительные выводы о биотическом балансе водоема и его типологическом статусе (Щербаков, 1967). Большое место в работе биостанции занимали также исследования по морфологии, росту, развитию и питанию рыб (С. Г. Крыжановский, Н. Н. Дислер, В. В. Васнецов и их сотрудники).

В 60-х годах XX столетия интересы в гидробиологии стали в значительной мере смещаться в сторону популяционно - экологических, биоценологических исследований, синэкологический подход стал одним из доминирующих. Именно в рамках этих направлений стала проходить работа сотрудников группы экологии сообществ пресноводных животных (ныне лаборатория экологии пресноводных сообществ) Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук и сотрудничающих с ними исследователей других учреждений (Биологический факультет МГУ, Зоологический институт РАН и др.), начавшаяся на биостанции с начала 70-х годов. Структура и динамика численности популяций планктонных и фитофильных организмов, их миграции, механизмы регуляции численности (конкуренция, пресс хищничества), влияние рыб на разные элементы озерной экосистемы, изучение истории формирования этой экосистемы по донным отложениям – вот примерный круг основных изучаемых проблем. В связи с изменениями в озере, вызванными

гидромелиорацией на его водосборе, были начаты также стандартные мониторинговые наблюдения. Продолжились продукционные и гидрохимические исследования, ихтиологические лаборатории Института начали детальное изучение пространственного распределения и миграций рыб в озере Глубоком. Результаты большинства проводившихся тогда работ были обобщены в двух тематических сборниках (1978, 1983) и в специальном выпуске известного европейского журнала *Hydrobiologia* (Smirnov, 1986). Вероятно не будет ошибочным утверждение, что в то время это был первый или один из первых опытов подобного рода, знакомящий международное научное сообщество с результатами отечественной лимнологии.

Из предыдущего видно, что с начала XX века по 70-годы исследования озера Глубокого были в основном направлены на изучение его функционирования («физиологии») как целостной системы, в последующем же наибольшее внимание стало обращать на частные элементы этой системы - популяции отдельных видов, их взаимодействия (синэкологический редукционизм). Эта смена направлений дала почувствовать слабость того основополагающего звена в системе гидробиологических знаний, о котором, к сожалению, мало задумываются. Дело в том, что нам нередко плохо известен видовой состав водных сообществ, притом давно и подробно изучаемых водоемов. И озеро Глубокое давало тому яркий пример: состав его фауны и флоры, хотя и изучался, особенно в первые десятилетия, но сравнительно слабо и непоследовательно. Только отдельные группы (коловратки, моллюски, олигохеты, хирономиды и некоторые другие насекомые) были изучены в большей или меньшей степени специалистами – систематиками. Сведений об остальных не имелось или наличествовали не более чем старые безликие видовые списки, составленные на уровне знаний примерно вековой давности. Ни один представитель, например, зоопланктонного сообщества озера Глубокого, особенно популярного у исследователей, не был изучен морфологически сколько-нибудь детально, описан или зарисован (если не считать карандашных рисунков трех видов дафний, сделанных А. П. Щербаковым и ныне хранящихся в архиве биостанции), не сохранились и старые пробы, переисследование которых могло бы значительно помочь в уточнении качественного состава зоопланктона прошлых лет, надежно проследить его изменения.

Конечно, данное положение дел касается не только озера Глубокого, оно характерно для пресноводной гидробиологии в целом. Рано проявившийся и доминировавший долгое время целостный подход в изучении континентальных водоемов не оставлял или оставлял мало места для развития основополагающих детальных исследований состава пресноводных беспозвоночных и биологии конкретных видов, что не могло не сказаться отрицательно на широком спектре проводимых ныне гидробиологических работ. По этой причине гидробиологи - зоологи, работающие в последнее время на Глубоком озере, не могли не уделить постоянного и пристального внимания морфолого - систематическому и фаунистическому изучению водных беспозвоночных, преимущественно ракообразных и насекомых, биологии, в том числе индивидуального развития, отдельных массовых видов этих групп, составляющих основу сообществ. Ветвистоусые ракообразные (*Cladocera*), которые являются одними из наиболее обычных и массовых беспозвоночных пресных вод, изучаются в объеме фауны мира. По многим их группам проведены детальные ревизии, опубликованы определители (Smirnov, 1992, 1996; Kogovchinsky, 1992; Коровчинский и др., 1995; Orlova – Bienkowskaja, 2001). Именно такой подход к изучению ветвистоусых позволяет гораздо более обоснованно подойти к и решению региональных проблем, более точно исследовать состав местных фаун.

В рамках данного направления озеру Глубокому отводится роль типового водоема, где бы виды ракообразных, прежде всего ветвистоусых, были изучены детально с морфолого-систематической точки зрения, в том числе в сравнении с типовыми европейскими материалами, и были в дальнейшем использованы для продолжения и расширения подобных исследований на других территориях России. Ниже в приложении, после цитированной литературы, дается список морфолого – систематических и фаунистических работ, выполненных в последние годы на биостанции «Глубокое озеро».

Гидробиологической станции на озере Глубоком выпала уникальная и счастливая судьба быть живым и продолжающим действовать памятником науки, чудесным образом сохранившимся в бурном ходе более чем вековой истории. Обозревая длительный цикл работ, выполненных здесь, видишь, насколько точно они отражали и нередко в прямом смысле определяли ход развития гидробиологии, охватывая новые объекты или предлагая принципиально новые подходы и методы исследований. Многие из полученного здесь вошло в международные сводки по лимнологии, учебники. В то же время, при возможно беспристрастной

оценке содеянного видны многие пробелы, упущения и неразрешенные проблемы. Все это позволяет иметь надежду, что биостанция в определенной мере выполнила поставленные перед ней задачи и имеет дальнейшие перспективы в своей работе.

Л и т е р а т у р а

Зограф Н. Ю. Гидробиологическая станция на Пленском озере в Голштинии и на Глубоком озере Рузского уезда Московской губернии // Естествознание и география. - 1896. - Т. 2. № 9 – 10. - С. 945 – 954.

Зограф Н. Ю. Что сделала и что должна сделать гидробиологическая станция на Глубоком озере // Тр. Отд. Иктиол. Русск. Общ. акклиматизации животных и растений. - 1897. - Т. 2. - С. 201 – 206.

Ульянин В. Н. Cladocera и Serepoda некоторых озер Средней полосы России // Изв. ОЛЕАЭ. - 1874. - Т. 10. В. 2. - С. 78 – 81.

Щербаков А. П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. - М.: Наука. 1967. - 379 с.

Smirnov N. N. (ed.). Lake Glubokoe. Hydrobiologia // Vol. 141. – 1986. - P. 1 – 164.

Biological Station “Lake Glubokoe” in the course of development of hydrobiology

N. M. Korovchinsky

Summary

Biological station “Lake Glubokoe”, organized in 1891, often served as a place where many pioneer limnological and hydrobiological studies have been performed, especially in the fields of hydrochemistry, microbiology, and productivity. Present studies mainly focus on long-term monitoring observations, morphology, taxonomy, embryology, and ecology of dominant species.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

(список публикаций по морфологии, систематике и индивидуальному развитию Cladocera озера Глубокого и его окрестностей, выполненных в 1976 – 2002 гг.)

В данный список включены как работы полностью выполненные на материале из данного района, так и использующие его частично.

1976

Смирнов Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные, Т. 1, вып. 3. – Л.: Наука. – 236 с. (*Drepanothrix dentata*).

1978

Коровчинский Н. М. Изменчивость *Sida crystallina* и *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) озера Глубокого // Зоол. ж. – Т. 57, вып. 9 – С. 1330 – 1342.

1979

Коровчинский Н. М. О внутривидовой систематике *Sida crystallina* (Crustacea, Cladocera) Голарктики // Зоол. ж. – Т. 58, вып. 12 – С. 1778 – 1789.

1983

Глаголев С. М. Структура поверхности эфиппиума Daphniidae (Crustacea, Cladocera) по данным сканирующей электронной микроскопии // Зоол. ж. – Т. 62. - № 9. – С. 1422 – 1424 (*Ceriodaphnia pulchella*).

1986

Glagolev S. M. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species // Hydrobiologia. – Vol. 141. – P. 55 – 82.

1991

Коровчинский Н. М. Насколько нам известен видовой состав зоопланктона «хорошо изученного» озера? // Бюлл. МОИП, сер. биол. – Т. 96, вып. 2. – С. 17 – 29.

Орлова М. Я., Коровчинский Н. М. Популяционно – систематические исследования *Simoccephalus vetulus* (Crustacea: Daphniiformes) из озера Глубокого и его окрестностей // Бюлл. МОИП, сер. биол. – Т. 96, вып. 2. – С. 63 – 78.

1992

Smirnov N. N. The Macrothricidae of the world. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Vol. 1. – The Hague: SPB Acad. Publ.. – 143 pp (*Acantholeberis curvirostris*).

Korovchinsky N. M. Notes on the morphology and ecology of *Daphnia cristata* Sars, 1862 males (Crustacea, Daphniiformes) // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 1, N 3. – P. 77 – 81.

Korovchinsky N. M. Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Vol. 3. – The Hague: SPB Acad. Publ. – 82 pp. (*Sida crystallina crystallina*).

1993

Орлова – Беньковская М. Я. Сравнительная морфология торакальных конечностей ветвистоусых ракообразных рода *Simocephalus* (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae) северной Палеарктики // *Зоол. ж.* – Т. 72, вып. 3. – С. 35 – 44.

1994

Орлова – Беньковская М. Я. Механизм прикрепления *Simocephalus* (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae) к субстрату // *Зоол. ж.* – Т. 73, вып. 9. – С. 24 – 32.

1995

Boikova O. S., Korovchinsky N. M. On the intrapopulation polymorphism of *Daphnia cristata* Sars, 1862 (Crustacea Daphniiformes): a new approach to the cyclomorphosis of the species // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 4, N 2. – P. 25 – 32.

Коровчинский Н. М., Глаголев С. М., Орлова – Беньковская М. Я., Смирнов Н. Н., Котов А. А. Ветвистоусые раки - Daphniiformes. Том 2. Ракообразные. - С.- Петербург: Зоологический ин-т – С. 33 – 68 (*Sida crystallina*, *Scapholeberis mucronata*, *Ceriodaphnia setosa*, *C. megops*, *C. reticulata*, *C. quadrangula*, *C. rotunda*, *C. pulchella*, *C. laticaudata*).

Котов А. А. Развитие головных и торакальных придатков в позднем эмбриогенезе *Eurycercus lamellatus* (Daphniiformes, Chydoridae) // *Зоол. ж.* – Т. 74. - № 9. – С. 39 – 50.

Kotov A. A. Structure of the thoracic limbs in *Bosmina* Baird, 1845 (Crustacea Anomopoda) // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 4. - № 3-4. – P. 41 – 50.

Орлова – Беньковская М. Я. Ревизия группы видов *Simocephalus (serrulatus)* (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) // *Зоол. ж.* – Т. 74, вып. 8. – С. 57 – 71.

1996

Smirnov N. N. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Vol. 11. – Amsterdam: SPB Acad. Publ. – 197 pp (*Picripleuroxus denticulatus*, *Pleuroxus trigonellus*, *P. truncatus*, *Alonella exigua*).

Котов А. А. Фронтальная головная пора у примитивных представителей семейств Chydoridae и Macrothricidae (Crustacea, Anomopoda) // *Зоол. ж.* – Т. 75. - № 11. – С. 1603 – 1607.

Kotov A. A. Fate of the second maxilla during embryogenesis in some Anomopoda Crustacea (Branchiopoda) // *Zool. J. Linn. Soc.* – Vol. 116. – P. 393 – 405.

Korovchinsky N. M., Boikova O. S. The resting eggs of the Ctenopoda (Crustacea: Branchiopoda): a review // *Hydrobiologia*. – Vol. 320. – P. 131 – 140 (стойкие яйца *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*).

1997

Бойкова О. С., Котов А. А. Эмбриональные линьки у *Sida crystallina* (O. F. Müller, 1776) и *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea, Branchiopoda, Ctenopoda) // *Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере.* – Т. 7. С. 30 – 39.

Котов А. А. Обрастание эпибионтными микроорганизмами зародышей в выводковых сумках рачков отрядов Anomopoda и Ctenopoda (Branchiopoda, Crustacea) и значение обрастания для их биологии // *ДАН.* – Т. 354. - № 3. – С. 413 – 415.

Kotov A. A. A special moult after the release of the embryo from the brood pouch of Anomopoda (Branchiopoda, Crustacea): a return to an old question // *Hydrobiologia*. – Vol. 354. – P. 83 – 87.

Sinev A. Yu. Review of the *affinis* –group of *Alona* Baird, 1843, with the description of a new species from Australia (Anomopoda Chydoridae) // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 6, N 3-4. - P. 47 – 58.

1998

Котов А. А. Строение жевательных пластинок и анализ работы мандибул *Eurycercus lamellatus* (Anomopoda, Crustacea) // *Зоол. ж.* – Т. 77. - № 5. – С. 548 – 557.

Sinev A. Yu. *Alona ossiani* sp. n., a new species of the *Alona affinis* complex from Brazil, deriving from the collection of G. O. Sars (Anomopoda: Chydoridae) // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 7, N 2. – P. 103 – 110 (описание самца *Alona affinis*).

Kotov A. A., Boikova O. S. Comparative analysis of the late embryogenesis of *Sida crystallina* (O. F. Müller) and *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Ctenopoda) // Hydrobiologia. – Vol. 380. – P. 103 – 125.

Smirnov N. N. A revision of the genus *Camptocercus* (Anomopoda, Chydoridae, Aloninae) // Hydrobiologia. – Vol. 386. – P. 63 – 83 (*C. rectirostris*, *C. fennicus*).

Orlova – Bienkowskaja M. J. A revision of the cladoceran genus *Simocephalus* (Crustacea, Daphniidae) // Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.). – Vol. 64, N 1. – P. 1 – 62.

1999

Kotov A. A. Morphology and variability of *Ilyocryptus agilis* Kurz, 1878 and *I. cuneatus* Stifter, 1988 from Lake Glubokoe, Moscow Area, Central Russia (Anomopoda: Branchiopoda) // Arthropoda Selecta. – Vol. 8, N 1. – P. 3 – 22.

Sinev A. Yu. *Alona costata* Sars, 1862 versus related palaeotropical species: the first example of close relations between species with a different number of main head pores among Chydoridae (Crustacea: Anomopoda) // Arthropoda Selecta. – Vol. 8, N 3. – P. 131 – 148.

2000

Dumont H. J., Silva-Briano M. *Karualona* n. gen. (Anomopoda: Chydoridae), with a description of two new species, and a key to all known species // Hydrobiologia. – Vol. 435. – P. 61 – 82 (морфология *Acroperus harpae*).

Kotov A. A. Morphology and variability of *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller, 1776) (Branchiopoda: Anomopoda: Eurycercidae) from Lake Glubokoe, Moscow Area, Central Russia // Arthropoda Selecta. – Vol. 9, N 3. – P. 159 – 173.

2001

Berner D. B., Rakhmatullaeva G. A new species of *Ceriodaphnia* from Uzbekistan and Kazakhstan // Hydrobiologia. – Vol. 442. – P. 29 – 39 (краткое описание *C. reticulata*).

Kotov A. A., Boikova O. S. Study of the late embryogenesis of *Daphnia* (Anomopoda, 'Cladocera', Branchiopoda) and a comparison of development in Anomopoda and Ctenopoda // Hydrobiologia. – Vol. 442. – P. 127 – 143.

Orlova - Bienkowskaja M. Y. Cladocera: Anomopoda. Daphniidae: genus *Simocephalus*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Vol. 17. – Leiden: Backhuys Publ. – 130 pp (*S. vetulus*, *S. serrulatus*, *S. congener*).

2002

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. Vol. 19. – Leiden: Backhuys Publ. – 398 pp (морфология *Eurycercus lamellatus*, эмбриогенез *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia hyalina*).

Синев А.Ю. Ключ для определения видов рода *Alona* (Anomopoda, Chydoridae) Европейской части России и Сибири // Зоол. ж. – Т. 81. – В. 8. – С. 926 – 939.

ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ С УВЕЛИЧЕНИЕМ ГЛУБИНЫ ОЗЕРА

М. В. Мартынова

Институт водных проблем РАН

Важнейшим свойством донных отложений, как и водной среды, является пространственно - временная неоднородность распределения их характеристик. Глубина водоема – один из факторов, «организующих» эту неоднородность. Ее увеличение обычно совпадает с уменьшением температуры придонной воды, снижением концентрации в ней кислорода, уплотнением газовой фазы (главным образом вследствие увеличения гидростатического давления), увеличением дисперсности отложений. Это приводит к относительному уменьшению значимости биологических процессов трансформации вещества в отложениях и усилению химических (в первую очередь сорбционно-обменных) процессов. Выбор оз. Глубокого в качестве объекта изучения изменения некоторых химико-биологических свойств донных отложений по мере роста глубины водоема обусловлен тем, что:

- озеро – достаточно хорошо изученный объект, что значительно облегчает трактовку полученных данных;
- при небольшой площади зеркала (0.59 км²) озеро имеет значительную максимальную глубину (32 м), что позволяет выявить ряд процессов, слабо проявляющихся в неглубоких водоемах;
- наличие биостанции на берегу существенно облегчает организацию и выполнение полевых работ.

Пресноводная биологическая станция на Глубоком озере непрерывно работает с 1891 г. Значительный объем исследований выполнен в период, когда природные условия озера не нарушались вмешательством хозяйственной деятельности человека. С 1965 г. часть вод, поступавших в озеро с болот, с помощью системы каналов стала отводиться в вытекающую из озера р. Малую Истру. В результате увеличилась прозрачность воды озера, изменилась ее цветность, увеличилась площадь, занятая погруженной высшей водной растительностью (Смирнов, 1997).

Несмотря на значительный объем работ по изучению отложений оз. Глубокого, выполненных Л. Л. Россолимо, содержание форм фосфора и газовый состав отложений не исследовались. Между тем, накопление подвижных соединений фосфора в водоеме ведет к его эвтрофированию, а накопление СО₂ и СН₄ – к превращению водоема в дополнительный источник газов, создающих парниковый эффект.

Материал и методы исследования

Работы по изучению форм фосфора в донных отложениях были выполнены совместно с Е. И. Козловой при активной помощи сотрудника биостанции Н. М. Коровчинского в 1987 г., газовый состав отложений исследовался в 1992-93 г.г. Пробы донных отложений отбирались дночерпателем Экмана-Берджа по поперечнику от района биостанции до участка максимальных глубин озера (Рис. 1).

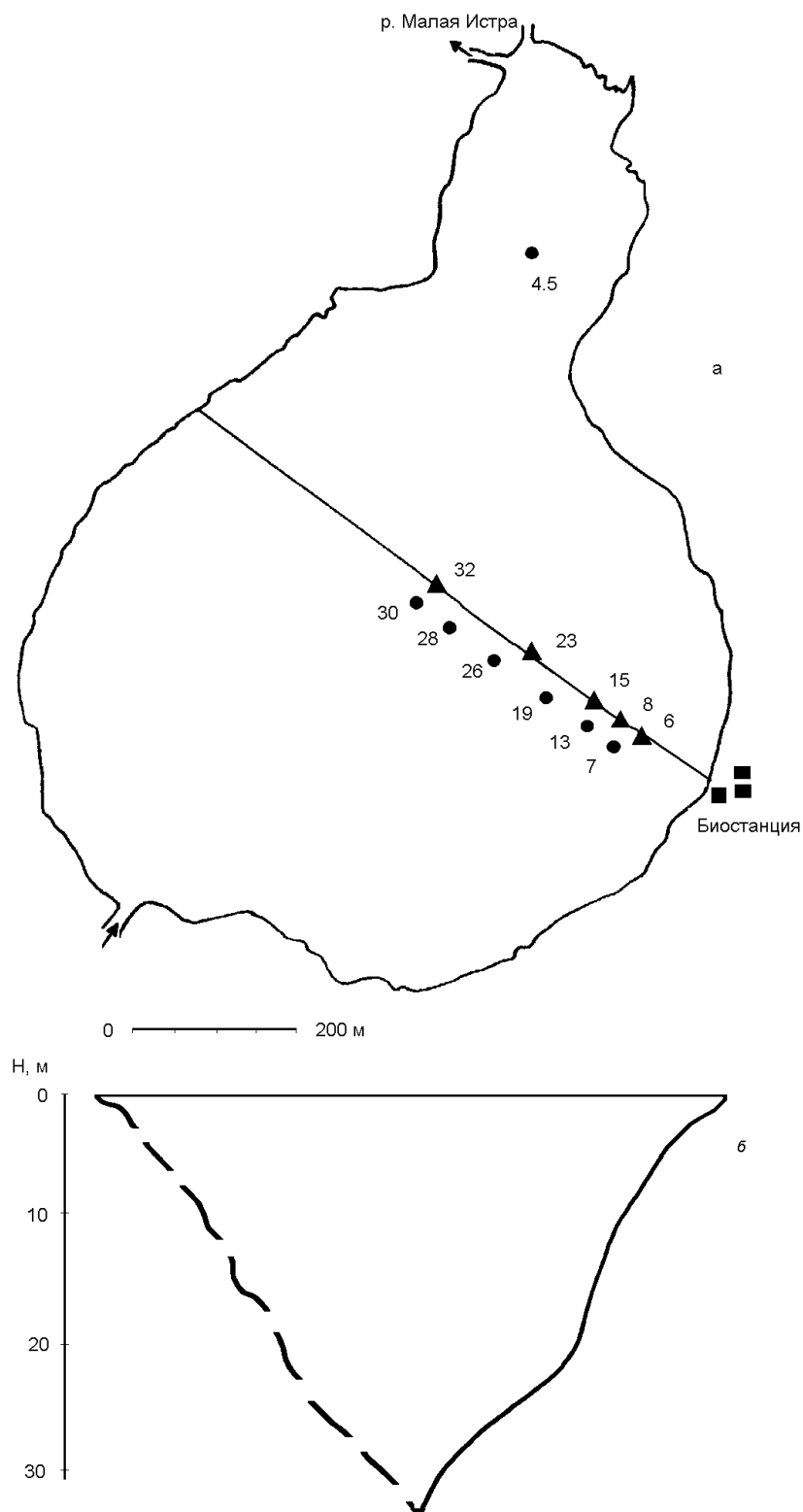


Рис.1. Схема расположения станций отбора проб ила - *а* (● - для определения газового состава, ▲ - для определения форм фосфора); поперечный профиль дна в районе исследований - *б*.

При изучении форм фосфора пробы были отобраны на станциях с глубинами 6, 8, 15.5, 23, 32 м, при изучении газового состава отложений – на станциях с глубинами 4.5, 7, 13.5, 19, 26, 28.5 и 30 м. Верхние 20 - 25 см отложений отбирались послойно: 0-2, 2-5, 5-10 см и т.д., каждый слой обрабатывался отдельно. При обработке проб применялись общепринятые методы исследования (Мартынова, Козлова, 1987; Мартынова и др., 1996).

Результаты и их обсуждение

Содержание в отложениях большинства исследованных соединений резко возрастает на станциях с глубинами 28 -32 м (Рис. 2, 3).

Известно, что основные механизмы процессов преобразования донных отложений связаны с жизнедеятельностью микроорганизмов, плотность распределения которых в илах на 2 - 3 порядка выше, чем в воде. В условиях пресноводных экосистем главным источником энергии для них является детрит – полуразложившиеся части растительных и животных организмов. Увеличение содержания органического вещества в донных отложениях сопровождается интенсификацией протекающих в них процессов трансформации различных соединений. Среднее содержание органического вещества в отложениях озера Глубокого можно назвать умеренным (24 % от веса сухого ила). Наиболее резкое увеличение накопления органического вещества в илах озера отмечено в районе глубин около 20 м, (Рис. 1 б, 3 а), где уклон дна заметно уменьшается. Если на глубинах 5 - 8 м содержание органического вещества составляет 14 -15 %, то на глубине свыше 20 м оно превышает 30 %, а на глубине 32 м – достигает 40 % от веса сухого ила. Подобное распределение представляется на первый взгляд парадоксальным, так как известно, что отмерший фитопланктон успевает минерализоваться на 90 %, опустившись до глубины 10 - 12 м (Кузнецов, 1970). В озере Глубоком значительным источником органического вещества является высшая водная растительность, в том числе – ее погруженные виды, занимающие большую часть литорали. Поскольку остатки высшей водной растительности обычно не только медленнее разлагаются в воде, но и быстрее, чем фитопланктон, достигают дна, доля макрофитного углерода в составе органического вещества неглубоких водоемов обычно увеличивается в 1.5 – 2.5 раза по сравнению с таковой в составе первичной продукции (Мартынова, 1984). В глубоководных отложениях макрофиты могут стать основным источником органического вещества.

Еще одной причиной увеличения содержания органического вещества в илах более глубоких участков озера может быть эффект «загущения сестона ко дну» (Глуценко, 1988) или «эффект воронки». Он обеспечивается увеличением ко дну концентрации седиментирующегося органического вещества в водоемах, где, благодаря большим уклонам дна, их поперечный профиль приобретает форму воронки (Рис.1б).

Другим парадоксом озера Глубокого является увеличение минеральных соединений фосфора на 2 порядка в илах на глубинах свыше 20 м (Рис. 2 г).

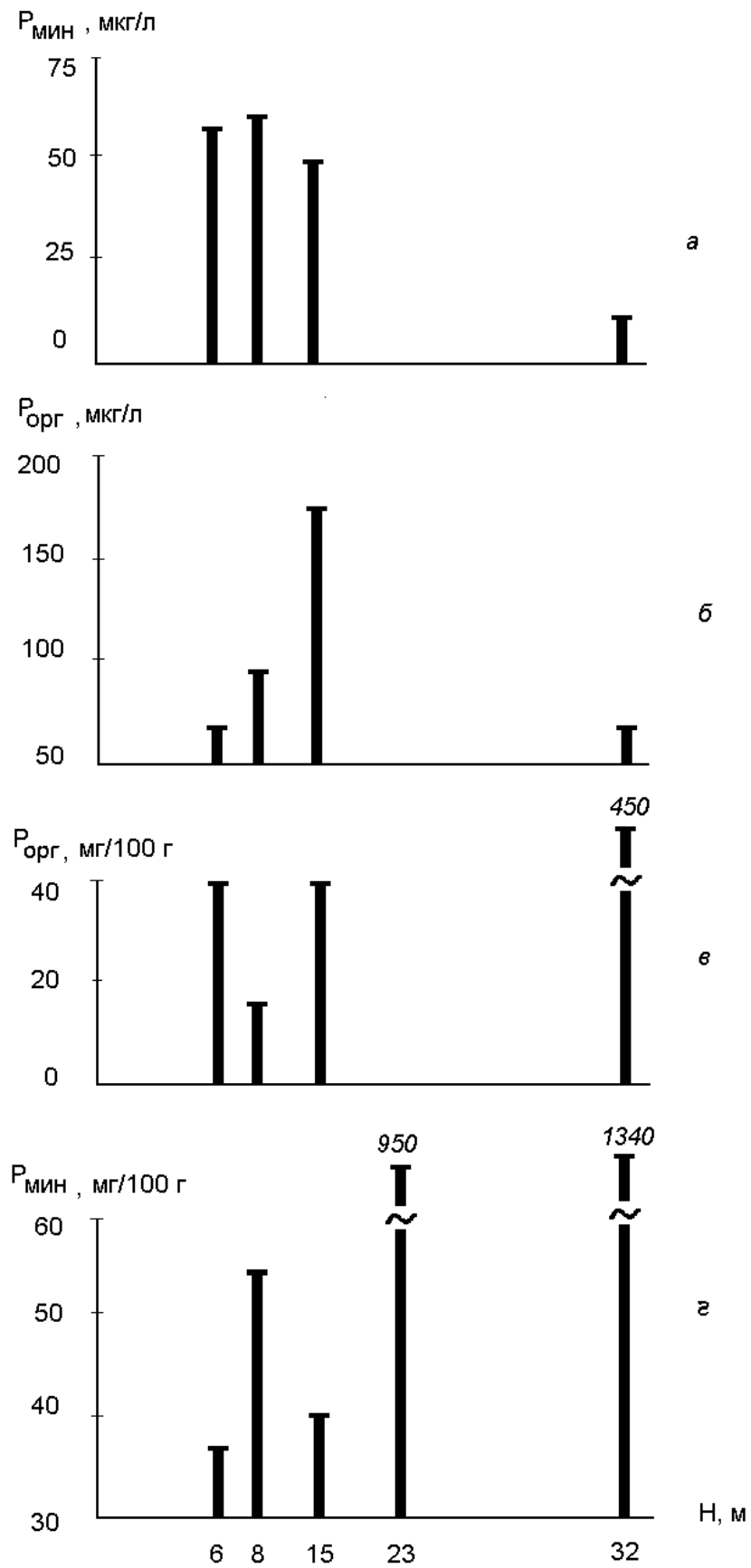


Рис.2. Содержание форм фосфора в верхних 2 см ила на разных глубинах озера: а, б – в поровом растворе; в, г – в твердой фазе

При этом весовое отношение С / Р в органическом веществе отложений изменяется от 200 - 300 (что обычно) до 44. Здесь, как и в случае с накоплением органического вещества, происходит сложение нескольких однонаправленных процессов. Среди них:

- скопление наиболее мелкодисперсных фракций вещества, которые обычно обогащены соединениями фосфора, в районе максимальных глубин вследствие дифференциации частиц по крупности с удалением от берега;
- периодическое массовое отмирание некоторых видов высшей водной растительности, отмеченное А. П. Щербаковым (1967), и наблюдавшееся в середине 80-х годов Н. М. Коровчинским;
- активизация процессов трансформации соединений фосфора высокими концентрациями аморфных соединений железа и жизнедеятельностью фосфат - аккумулирующих бактерий.

Характерным свойством илов озера Глубокое является последовательное увеличения содержания в них железа от 1.7 % на глубине 8 м до 8.2 % на 30 м. По-видимому это связано с закономерностями перераспределения и аккумуляции коагулирующихся в воде железо-гумусовых соединений, поступающих с заболоченного водосбора. Судя по оливковому оттенку илов, распространенных в озере и залегающих в слоях, глубже 5 см от дна, значительная часть железа представлена ферроферригидратом – коллоидом, обладающим высокой сорбционной способностью (Жуховицкая и др., 1998), в частности, по отношению к фосфатам. Известно, что большая часть фосфатов, освобождающихся при деструкции органического вещества донных отложений, сорбируется. В районе максимальных глубин хемосорбция фосфатов резко возрастает – их концентрация в поровом растворе уменьшается примерно вчетверо при уменьшении деструкции органического вещества в илах в 1.5 раза (рис. 2 а, табл.). Одновременно повышается содержание минерального фосфора в твердой фазе отложений (Рис. 2 г).

Есть сведения о низкой микробиологической активности илов озера в 30-х годах прошлого века (Кузнецов, Кузнецова, 1935). Ныне она не наблюдается. Деструкция органического вещества в отложениях достаточно интенсивна для мезотрофного водоема с детритными илами, каким является озеро Глубокое. Она близка к средней величине первичной продукции планктона, измеренной ранее (Щербаков, 1967) и уменьшается лишь на глубине 32 м, где аэробная деструкция органического вещества отсутствует (Табл.1). Это совпадает с экстремально высоким содержанием органического фосфора в илах (Рис. 2 в), близким к таковому в некоторых видах высшей водной растительности (Довбня, 1979).

Нельзя исключить участия фосфат - аккумулирующих бактерий в накоплении фосфора в районе максимальных глубин. Согласно С. М. Чикину (1998), эти бактерии наиболее активно развиваются в аэрируемых, богатых питательными веществами средах с рН = 7.1-9.4. Механизм их геохимической деятельности состоит в накоплении внутриклеточных полифосфатов в фазе замедленного роста и агрегировании микроорганизмов в осаждающийся органо-минеральный комплекс при отмирании.

Таблица 1. Деструкция органического вещества в илах, отобранных с разных глубин водоемов

Озеро	Трофический статус	Глубина, м	Общая деструкция	Аэробная деструкция
			мг С/ (м ² сут)	
Глубокое	Мезотрофный	6	287	140
		8	242	121
		15.5	251	146
		32	91	0
Белое	Эвтрофный	6.2	270	170
		7.0	167	117
		4.5	143	98
Черное	Эвтрофный	3.5	227	143
		3.0	410	246
Нарочь	Мезотрофный	16	284	135
Баторин	Эвтрофный	6	121	86

В летние месяцы рН придонной воды озера достигает 7.0-7.2, что при высоком содержании органического вещества создает благоприятные условия для развития этих микроорганизмов в аэробной зоне контакта воды и ила, откуда они могут выноситься в более глубоководные районы озера. Если принять, что содержание Р в захораниваемом органическом веществе близко к такому в погруженных гидрофитах и составляет около 0.5 %, то ориентируясь на содержание общего фосфора в глубоководных илах (около 2%), можно утверждать, что сорбция фосфатов гелевым комплексом железа плюс эффект жизнедеятельности фосфат - аккумулярующих бактерий повышает концентрацию фосфора как минимум в 4 раза.

В особенностях распределения газов в отложениях озера Глубокого тоже кроется загадка. Резкий всплеск их концентрации в районе глубин 28 - 30 м, в частности – увеличение содержания газообразного азота (рис. 3 б - г), трудно объяснить. До сих пор исследователи газового состава пресноводных отложений основное внимание уделяли и уделяют процессам метанообразования. Относительно газообразного азота обычно полагают, что большая часть его – атмосферного происхождения, меньшая – образуется в зоне контакта воды и ила и в верхних окисленных мм отложений в результате процессов денитрификации (Fleischer, 1998). Увеличение содержания N_2 в глубоководных отложениях озера на порядок по сравнению с таковым на мелководье едва ли может быть обеспечено процессом денитрификации, учитывая анаэробные условия в придонной воде в течение большей части года (Щербаков, 1967). Есть сведения, что газообразный азот может образоваться в анаэробных условиях в отсутствие

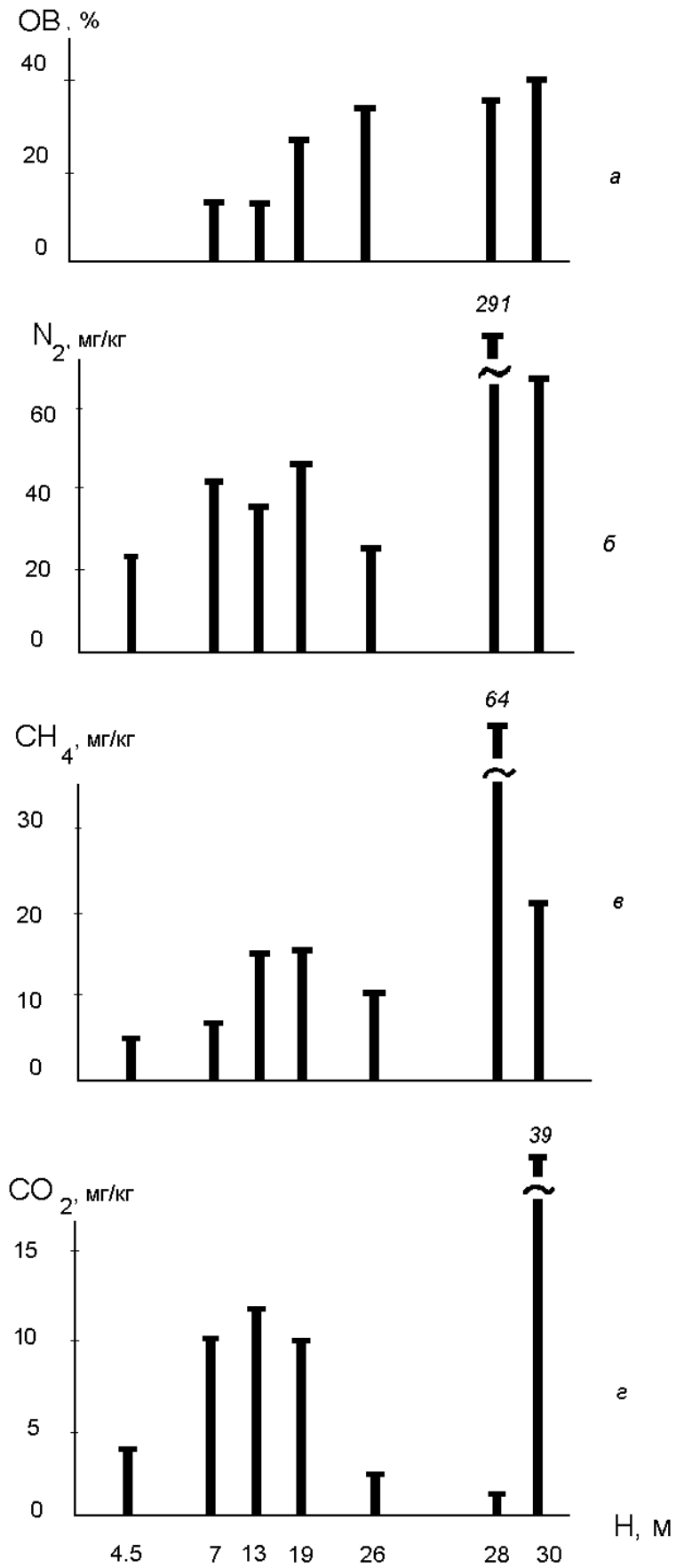


Рис.3. Содержание органического вещества (а) и газов (б-г) в верхних 2 см ила, отобранного на разных глубинах озера (см. рис. 1а)

нитратов, однако механизм его образования – неясен (van Luij et al., 1998). Еще в 30-х годах прошлого века С. И. Кузнецов предположил, что N_2 образуется в илах в результате глубокого распада белка одновременно с CH_4 (Кузнецов, 1970). Значительно позже R. Vargens (1980) высказал предположение о возможности образования N_2 при деструкции органических соединений азота. Однако стехиометрия самой реакции и ее промежуточные продукты остаются неясными. Van de Graaf с сотрудниками (Van de Graaf et al., 1995) продемонстрировал возможность биологического превращения аммония в газообразный азот в анаэробных условиях в присутствии нитратов. В нашем случае, как и в опытах van Luij нитраты в анаэробных илах по-видимому отсутствуют. Вопрос о механизме образования N_2 , равно как и причина резкого увеличения концентрации газов на глубинах 28 - 30 м остаются неясными. Однако представляется очевидным, что они связаны с резким увеличением в илах концентрации ряда соединений, в первую очередь – минерального фосфора, возможно – окислов Fe, Mn.

Наконец, еще одной весьма интересной особенностью процессов газообразования в отложениях озера: установлены обратная связь между содержанием CH_4 и CO_2 в слоях ила глубже 5 см на станциях с глубинами 19 м и более, и прямая – в мелководных отложениях и верхнем слое глубоководных (рис. 4). Известно, что процесс газообразования протекает двумя путями – ферментацией ацетата: $CH_3COOH + H_2O = CH_4 + HCO_3^-$ и редукцией углекислого газа: $4H_2 + CO_2 = CH_4 + 2H_2O$. В океанических отложениях рост и убыль обоих газов обычно синхронны, что согласуется с ацетатным путем газообразования (Галимов, Козина, 1982). Распределение CH_4 и CO_2 в колонках ила, отобранного на станциях глубиной 4,5, 7 и 13 м, а также в верхних 2 - 5 см отложений станций с большей глубиной также соответствует ацетатной модели метаногенеза (рис. 4 а). Противоположное распределение содержания газов в слоях ила 5 - 25 см глубоководных станций характерно для реакции образования CH_4 путем редукции CO_2 . Осуществление этой реакции возможно лишь при достаточном количестве H_2 , образующегося при деструкции органического вещества. В соленых водах главным претендентом на водород являются сульфаты, содержание которых в водах озера Глубокого невелико – около 3 мг/л (Щербаков, 1967). В мелководных отложениях озера и в верхних см глубоководных отложений значительная часть H_2 тратится по-видимому на восстановление окислов железа и марганца. В слоях ила, где генерируется еще достаточно много водорода, но значительная часть окислов – восстановлена, основным путем метанообразования становится водородотрофный путь.

Таким образом, выявлен целый комплекс своеобразных процессов в глубоководных отложениях озера, а именно – резкое увеличение концентрации органической и минеральной форм фосфора в твердой фазе, всплеск увеличения содержания газов (в том числе – азота), и изменение основного механизма метанообразования.

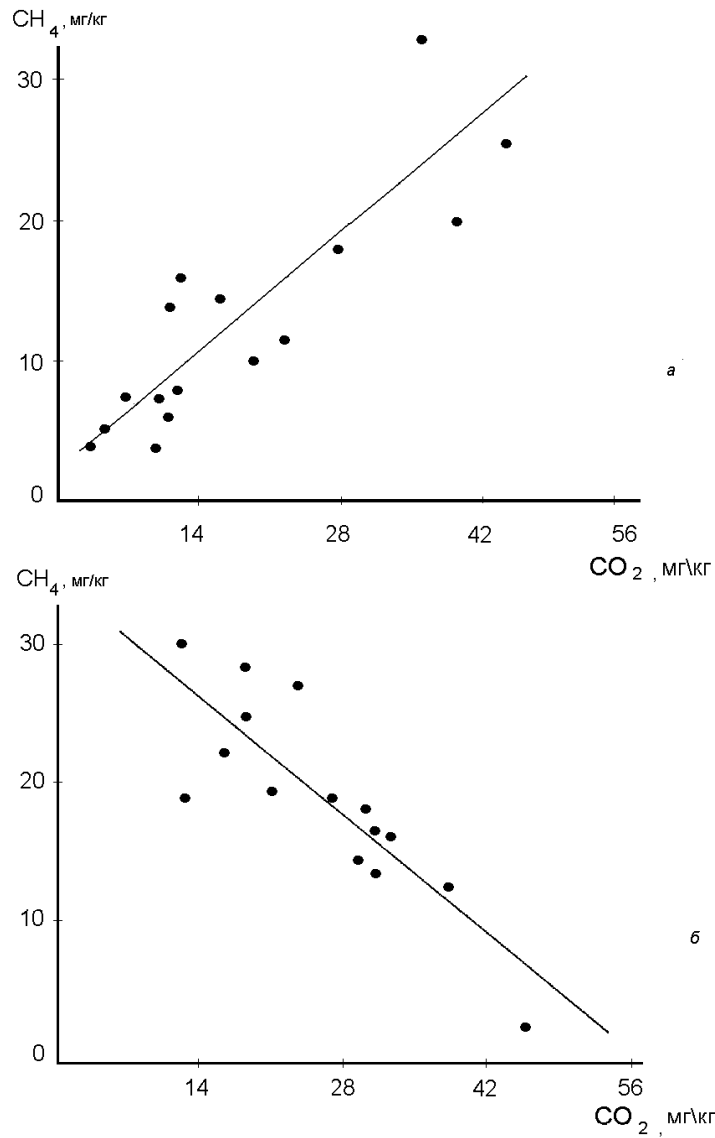


Рис.4. Связи между содержаниями в илах метана и углекислого газ для мелководных (а) и глубоководных (б) станций

Автор признателен сотрудникам Гидробиологической станции "Глубокое озеро" за содействие при организации и помощь при выполнении полевых работ.

Л и т е р а т у р а

- Галимов Э. М., Козина Л. А. Исследование органического вещества и газов в осадочных толщах Мирового океана. – М.: Наука, 1982 – 227 с.
- Глуценко Л. О. Структура и функциональная роль сестона в экосистеме озера Севан. /Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Минск, 1988. - 24 с.
- Довбня И. В. Значение гидрофильной растительности Волжских водохранилищ в круговороте веществ.// Флора и растительность водоёмов бассейна верхней Волги.- Рыбинск, 1979. - С. 155 - 167.
- Жуховицкая А. Л., Власов Б. П., Курзо Б. В., Кузнецов В. А. Озёрный седиментогенез в голоцене Беларуси. Геохимические и биологические аспекты. – Минск: НАНБ, 1998. - 280 с.
- Кузнецов С. И. Микрофлора озёр и её геохимическая деятельность.- Л.: Наука, 1970. - 440 с.
- Кузнецов С. И., Кузнецова З. И. Бактериологические и химические исследования озёрных илов в связи с донным газоотделением.// Тр. Лимнол. ст. в Косине.- 1935.- Вып. 19.- С. 127-144.
- Мартынова М. В. Об участии макрофитов в обмене соединениями азота и фосфора между донными отложениями и водой.// Водные ресурсы. – 1985, № 1.- С.115-120.
- Мартынова М. В., Козлова Е. И. Фосфор в донных отложениях двух озёр// Водные ресурсы.- 1987, № 2.- С. 103-112.

- Мартынова М. В., Попов Л. И., Мурогова Р. Н.* Газовый состав донных отложений озера Глубокого. // Водные ресурсы.- 1996.- Т.23, № 2. - С. 224-229.
- Смирнов Н. Н.* О деятельности биостанции “Глубокое озеро” в 1930-1997 г. // Тр. Гидробиол. Ст. на Глубоком озере им. Н. Ю. Зографа. - М.: Аргус, 1997. - Т.7.- С.5-8.
- Чикин С. М.* Фосфат-аккумулирующие бактерии природных и сточных вод. // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Пермь, 1998. - 24 с.
- Щербаков А. П.* Озеро Глубокое. - М.: Наука, 1967. - 379 с.
- Barnes R. O.* Nitrogen diagenesis in marine sediments: evidence for suboxic and anoxic conversion of organic - N to N₂ - gas. // Biogeochemistry of ancient and modern environments// Ed. P.A.Trundinger, M.R. Walter. - New York, 1980. - P.299- 309.
- Fleischer S., Pansar J., Gahnstrom G.* Origin of N₂ and N₂O released from the aquatic environment.// Verh. Internat. Verein. Limnol. – 1998. – Vol. 26. Pt. 3. – P. 1334-1336.
- Van Luij F., Boers P. C. M, Lijklema L.* Anoxic N₂ fluxes from freshwater sediments in the absence of oxidized nitrogen compounds. //Water Res. - 1998. - V.32, No. 2. - P. 407-409.
- Van de Graaf A. A., Mulder A., De Bruijn P.* Anaerobic oxidation of ammonium is a biologically mediated process.// Environ. Microbiol. - 1995. - P.1246 -1251.

Alterations of some sediment's properties with the increase of lake's depth

M. V. Martynova

S u m m a r y

In the region of great depths of lake Glubokoe I discovered an extreme by high concentrations of mineral phosphorus (to 1.3% of dry silt weight) and gaseous nitrogen (to 0.03 % of the wet silt weight). This phenomenon I explain by identical direction of processes of matter accumulation and transformation. The important source of organic matter in these processes is periodical rapid decline of some submerged aquatic plants.

ХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВОДЫ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

Н. А. Клюев

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

Предыдущие гидрохимические исследования на озере Глубоком проводились в начале 1980-х годов (Yanin и др., 1986). Целью данного анализа является проверка современного состояния качества воды озера как эталонного природного водоема.

Методика анализа

Для анализа была взята проба озерной воды объемом 3 литра. 0,8 л воды после добавления смеси внутренних стандартов (по 1 мкг 4-фторфенола, 4-бромфенола, 1-фторнафталина, 4,4-дибромбифенида, 1-фенилдекана в 20 мкл ацетона), экстрагировали в делительной воронке дихлорметаном при pH 7 (20 мл), pH 2 (20 мл) и pH 13 (20 мл). Экстракты объединяли, упаривали до 50 мкл и анализировали на хроматомасс-спектрометрической системе, включающей газовый хроматограф Varian 3400 и масс-спектрометрический детектор «ионная ловушка» ITD-700 (FINNIGAN MAT). Условия анализа были следующими: кварцевая капиллярная колонка 30 м x 0,32 мм с неподвижной фазой HP-5, программирование температуры от 50° С (выдержка 2 мин) до 280° С со скоростью 10° С/ мин; температура инжектора 240° С, интерфейса - 200° С, ионизация электронным ударом при энергии электронов 70 эВ, сканирование масс-спектров от 45 до 450 а.е.м. со скоростью 1 спектр в 1 сек. Вводили 1 мкл раствора в режиме без деления потока, начиная продувку инжектора через 0,1 мин. Перед анализом добавляли 10 мкл (1 мкг) а-Ф-нафталина (m/z 146).

Идентификацию обнаруженных компонентов осуществляли методом экспертной оценки по спектро-структурным корреляциям с использованием библиотечного поиска. Оценку концентраций проводили по методу внутреннего стандарта, используя стандарт близкий по времени удерживания.

Результаты и заключение

Результаты проведенных анализов приведены в следующих таблицах:

Таблица 1. Состав органических соединений

Компонент	Концентрация, мкг/л
Нафталин	0,1
Фенантрен	0,3
Метилфенантрены	1,1
Диметилфенантрены	1,3
Кислота С-6, М = 116	0,6
Кислота С-7, М = 130	0,6
Кислота С-8, М = 144	2,5
Кислота С-9, М = 158	12,4
Кислота С-9, М = 172	7,2
Кислота С-9, М = 186	2,4
Кислота С-12, М = 200	2,4
Кислота С-16, М = 256	29,1
Диметилфталат	7,2
Диэтилфталат	8,3
Диизобутилфталат	3,7
Дибутилфталат	5,5
Ди(2-этилгексил)фталат	14,1

Ди(2-этилгексил)адипинат	4,5
Нефтепродукты	366

Хлорсодержащие пестициды, полихлорированные бифенилы, ПАУ и фенолы не обнаружены (предел обнаружения – 0,01 мкг/л). Концентрация всех перечисленных соединений намного ниже ПДК.

Таблица 2. Содержание тяжелых металлов

Тяжелые металлы	Концентрация, мг/л
Медь (Cu)	0
Кадмий (Cd)	0
Цинк (Zn)	0,161
Мышьяк (As)	0
Свинец (Pb)	0
Никель (Ni)	0
Сурьма (Sb)	0
Хром (Cr)	0
Марганец (Mn)	0,002
Железо (Fe)	0,213

Как показывают приведенные данные, тяжелые металлы практически отсутствуют в воде озера Глубокое, концентрация железа ниже, а цинка и марганца намного ниже ПДК (0,3, 1,0 и 0,1 мг/л соответственно). По сравнению с данными двадцатилетней давности (Yanin и др., 1986), содержание цинка заметно понизилось.

Все полученные данные подтверждают, что вода озера Глубокое продолжает оставаться несравненно чистой и водоем в этом отношении вполне может служить примером эталонного природного объекта для обширного Подмосковного региона.

Л и т е р а т у р а

Yanin, E. P., Kashina L. I., Sayet Yu. E. Hydrochemistry of Lake Glubokoe // Hydrobiologia. – 1986. – V. 141. – P. 11 – 23.

Chemical analysis of water of Lake Glubokoe

N. A. Kluev

S u m m a r y

Water of Lake Glubokoe was analysed in respect of organic matter and heavy metals. The concentration of all elements appeared to be negligible which certifies the lake as excellently preserved natural water body.

~ 30 ~ ДИНАМИКА ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО ЗА СТОЛЕТИЕ

*Н. М. Решетникова**, *С. В. Купцов***

*Главный Ботанический сад РАН, **Биологический факультет
МГУ им. М. В. Ломоносова

Динамика состояния популяций отдельных видов растений всегда представляет интерес для ботаников. Эти данные интересны сами по себе и позволяют предсказать поведение того или иного вида в аналогичных условиях. Поскольку озеро Глубокое – это характерный водоем Московской области, сохранившийся почти без антропогенных нарушений, исследования изменений его флоры, представляют особый интерес. На этом озере более 100 лет осуществлялись наблюдения как за флорой и растительностью, так и за гидрологическими характеристиками. Имеются опубликованными или в архивном виде пять карт растительности озера и несколько списков флоры. Все это вместе позволяет анализировать динамику флоры гидрофитов озера Глубокое в связи с характерными особенностями этого водоема и изменениями его гидрологического режима.

Общие сведения об озере Глубоком.

Условия для развития водных и прибрежно-водных растений в Глубоком озере на сравнительно небольшой площади весьма разнообразны. В первую очередь это объясняется различиями прибрежных грунтов. Значительная часть дна у восточного и средняя часть у западного берегов - это пологие склоны, образованные суглинками, местами супесями, реже глинами. Весь западный и южный берега сформированы обрывающимися в воду торфяниками, зачастую подмытыми и образующими полости под сплавиной. Дно здесь покрывает довольно мощный слой переотложенного верхового и древесного торфа. Наконец, северную и северо-восточную части озера, а также некоторые места у восточного берега занимают пологие участки со слабоподмытым берегом и мощным слоем сильно разложившегося заиленного торфа, который возник вследствие разложения болотной растительности, а не является результатом размывания берегового торфяника. Таким образом, в районе развития берегового торфяника в прибрежной зоне озера могут идти процессы дистрофикации, а у полого берега, в обширных прибрежных зарослях – эвтрофикации. В целом же озеро в настоящий момент характеризуется как мезотрофное, β-мезосапробное.

На развитие растительности большое влияние оказывает прозрачность и цветность воды. Эти показатели существенно изменились в последние десятилетия: первый возрос, второй уменьшился в результате сооружения гидромелиоративных канав глубиной до 1,5 м, по которым происходит основной сток с водозбора непосредственно в реку Малая Истра, минуя Глубокое озеро. До гидромелиоративных работ и приток и расход воды были выше, чем в настоящее время. Летний период и до гидромелиорации, и после нее в целом характеризуется снижением уровня воды, в отдельные годы достигающим 50-60 см.

История изучения флоры Глубокого озера.

Первым ботаником, собиравшим гербарный материал на Глубоком озере, был А. Н. Петунников, его сборы 1897-98 года хранятся в гербарии МГУ. На озеро приезжали также такие выдающиеся ботаники как И. Н. Горожанкин и О. И. Горожанкина, Б. А. Федченко, И. Д. Чистяков. Некоторые указания на их сборы и сборы А. Н. Петунникова из окрестностей Глубокого озера имеются в "Московской флоре" Д. П. Сырейщикова (1906, 1907, 1910, 1914). В 1902 году Н. В. Воронковым, бывшим в то время членом "Студенческого кружка для исследования русской природы", был составлен список видов растений Глубокого озера и окрестностей (Воронков, 1903а). В 1906 г. была проведена батиметрическая съемка озера и составлена детальная карта растительности (Воронков, Троицкий, 1907). На ней обозначены даже небольшие заросли водных растений. Позднее, в 1909 г. Ю. Филипповым была сделана схематизированная карта растительности озера (Филиппов, 1910), которая почти не несет информации об отдельных видах и дает лишь общее представление о распределении растительности.

<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.		+	+	+	+	+	?	+	+	+	+
<i>Potamogeton praelongus</i> Wulf.		-	+	+	+	+	?	?	+	+	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.		+	+	+	+	+	+	?	+	+	+
<i>Elodea canadensis</i> Michx.		-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hydrocharis morsus – ranae</i> L.		Б	Б	-	-	+	+	?	+	+	+
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.		-	-	-	-	-	+	?	+	+	+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.		+	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Carex acuta</i> L.		+	+	+	+	?	?	?	+	+	+
<i>Carex acutiformis</i> Erch.		?	?	?	?	?	?	?	?	+	+
<i>Carex rostrata</i> Stokes		?	?	?	?	+	?	?	+	+	+
<i>Lemna minor</i> L.		-	?	?	?	?	?	?	+	+	+
<i>Lemna trisulca</i> L.		?	?	?	?	?	?	?	+	+	-
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.		Б	Б	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Iris pseudacorus</i> L.		-	-	-	-	?	?	?	+	+	+
<i>Polygonum amphibium</i> L.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nymphaea candida</i> J. et C.Presl		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nymphaea hybrida</i> hort.		-	-	-	-	?	+	?	+	+	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.		-	+	-	-	+	+	?	+	+	+
<i>Batrachium divaricatum</i> (Schrank) Wimm.		-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach		-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elatine hydropiper</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.		+	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.		+	+	+	+	+	+	?	+	+	+

Всего в таблицу включено 33 вида, сведения о которых взяты из следующих источников (в хронологическом порядке):

Для 1898 года мы приводим гербарные сборы А. Н. Петунникова (MW), если сборов нет, то ячейка оставлена пустой; 1902 – список Н. В. Воронкова (1903а); 1909 – карты растительности Н. В. Воронкова и В.В. Троицкого (1907) и Ю. Филиппова (1910); 1946 – карта растительности А. П. Щербакова (1967); 1955 – список А. П. Щербакова (1967); 1981 – карта растительности озера (В. Недошивин и др.); 1985 – список Н. Н. Смирнова (1987); 1988 – схематизированная карта растительности озера (1988); 1992 – наблюдения и список Н. М. Решетниковой; 1997 – карта растительности С. В. Купцова; 2000 – наблюдения Н. М. Решетниковой.

Обозначения:

“+” – вид отмечен в списке или на карте; “-” – вид отсутствует в списке или на карте; “?” – название вида отсутствует, но его произрастание представляется нам весьма вероятным; “Б” – вид встречен лишь в бочагах Малой Истры. «+?» название вида упоминается, но определение представляется сомнительным.

Для сравнения изменения площади, занимаемой макрофитами в начале, середине и конце века мы приводим с некоторым упрощением пять схем растительности озера (Рис. 1 - 5) **1906, 1946, 1981, 1995 и 1997 годов.**

На основании литературных данных, архива биостанции и гербарного материала, мы даем характеристику отдельных видов. В скобках указаны известные нам годы сборов гербарных образцов и места их хранения (МГУ – MW и ГБС – МНА).

Данные о регистрации видов в разное время (Табл.1) и анализ материалов по картированию растительности озера позволяют выделить три группы видов:

1. виды, которые почти не меняют или медленно меняют площадь обитания, постоянно присутствуют в озере (стабильные виды);
2. интродуцированные или случайно занесенные виды, более или менее прочно закрепившиеся на местах произрастания; мало подверженные колебаниям численности;
3. виды, меняющие свою численность, местоположение и площадь зарослей, в том числе иногда и вовсе исчезающие или не регистрировавшиеся в озере.

Группа 1. Виды, которые почти не меняют или медленно меняют площадь обитания, постоянно присутствующие в озере:

Equisetum fluviatile L. – Хвощ приречный (1951, 1979, 1983, МНА). Постоянно произрастает вдоль всех берегов, за исключением северо-западного, полосой шириной до 60 - 70 м. В бухте перед биостанцией его регулярно выкашивают.

Typha latifolia L. – Рогоз широколистный (1951, 1979, МНА). Был сравнительно мало распространен в озере: в 1902 и 1906 гг. отмечался только в заливе, в 1946 г. отмечались отдельные экземпляры и вдоль северной части восточного берега основного плеса, а с 1981 г. лишь небольшие заросли в заливе и перед биостанций. К 2000 г. вид гораздо шире распространился у восточного берега, особенно в заливе и перед биостанций. Вероятно, это связано с существенным летним падением уровня озера в последние несколько лет, и появлением эвтрофированных неглубоких участков периодически осушающейся литорали, необходимых для семенного возобновления рогозов (Sculthorpe, 1967).

Sparganium angustifolium Michx (*S. affine* Schnizl.) – Ежеголовник узколистный (Петунников 1897, MW, 1947, 1979, 1994, МНА) и *Sparganium gramineum* Georgi (*S. friesii* Beurl) – Ежеголовник злаковый (1994, 1997 МНА, MW) целесообразно рассмотреть вместе. Д. П. Сырейщиков (1914) считал, на основании мнения В. Роттерта, изучившего сборы из озера, что в озере существует лишь гибрид *S. affine* x *S. friesii* Rottert: "Самая трудная для распознавания помесь вследствие своей изменчивости и незначительности разграничивающих эти два вида признаков". В озере, по-видимому, существуют оба родительских вида, и гибриды, морфологически более близкие к одному из родителей. На основании большого числа отклонений в развитии плодов, мы пришли к выводу, что клоны, внешне сходные с *S. angustifolium*, преимущественно представляют собой гибриды. Клоны сходные со *Sparganium gramineum* имеют внешне нормально развитые плоды (определение собранных нами экземпляров (МНА, MW) было подтверждено А. В. Щербаковым (МГУ)). При картировании озера вплоть до 1997 г. ежеголовники указывались как один вид (*S. affine*). Н. В. Воронков и В. В. Троицкий (1907) отмечали "кольцевидность зарослей ежеголовки" (сейчас она не всегда бросается в глаза). Распределение ежеголовников в озере постоянно во времени – так, в 1906 г. имелись значительные заросли у восточного и западного берегов большого плеса, сократившиеся к 1946 г. В 1981 и 1995 г.г. *S. affine* произрастал там же. Нами отмечены довольно крупные заросли вдоль восточного берега большого плеса (преимущественно *Sparganium angustifolium*) и в северо-восточной части залива и западной части большого плеса (преимущественно *Sparganium gramineum*) при сохранении местоположения зарослей, отмеченных ранее. Вероятно, постоянство мест произрастания ежеголовников во времени объясняется активным вегетативным возобновлением и почти полным отсутствием семенного размножения. Эти два вида экологически близки, приурочены к олиго - мезотрофным водоемам с песчаным дном. Наличие ежеголовника в озере свидетельствует о чистоте воды Глубокого озера. Нигде более в Московской области *S. angustifolium* не отмечен. Озера, в которых встречаются эти ежеголовники, заслуживают специального внимания и охраны (Определитель растений Мещеры, 1986).

Potamogeton praelongus Wulf. – Рдест длиннейший (1946, 1947, 1957, 1960, 1997 MW, 1960, 1961, 1083, 1994 МНА). Регистрируется в озере лишь с 1909 г. (Филиппов, 1910) однако, из-за значительной глубины произрастания (до 3 - 3,5 м), прежде мог быть не замечен. Кроме того,

Воронков и Троицкий (1907) производили картирование озера в августе, когда, по нашим наблюдениям, побеги данного растения уже отмирают. Вид произрастает у восточного берега озера (в 1909 г. – отмечался лишь напротив мыса), встречается в небольшом числе у западного и у южного, занимая самые глубокие участки эвфотической зоны.

Potamogeton perfoliatus L. – Рдест пронзеннолистный (около 1910, 1961 MW 1951, 1960, 1977, 1994 МНА). Регистрируется постоянно, хотя в начале века в небольшом числе. В настоящее время произрастает вдоль всех берегов озера, преимущественно на глубине 1 - 2 м, однако до 1981 г. не был зарегистрирован у южного и юго-западного берегов.

Potamogeton natans L. – Рдест плавающий (ок. 1910, 1951, 1960, 1961, 1997 MW, 1951, 1994 МНА). Регистрируется в озере постоянно. Приурочен к внешнему краю зарослей хвоща на илистых грунтах северной и юго-восточной частей акватории, но конкретные места его произрастания непостоянны и их площадь незначительно меняется во времени.

Sagittaria sagittifolia L. – Стрелолист обыкновенный (1951, 1979, МНА) Регистрируется в озере постоянно, однако его местообитания год от года менялись. Лишь вблизи биостанции регистрируется при всех наблюдениях с 1902 года. Этот факт можно было бы отнести на счет недостаточно точного картирования зарослей различными авторами, тем более что неоднократно указывалось (Довбня, Артеменко, 1987) на значительную устойчивость местообитаний вида во времени. Однако, смена стрелолистом местообитаний все же возможна. В озере встречается в основном форма с погруженными и плавающими листьями, спорадически произрастающая и успешно плодоносящая на глубине до 1,2 м на обнаженных илистых грунтах (которых в озере немного) преимущественно по внешнему краю зарослей хвоща.

Phragmites australis (Cav.) Trin. et Steud. – Тростник южный или обыкновенный (1979, 1994 МНА). Постоянно присутствует у восточного и центральной части западного берега большого плеса (до глубины 1,6 м), а также у северного берега залива, – на пологих отмелях, местами образует большие заросли шириной до 20-25 м.

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult. – Ситняг обыкновенный. Приводится Н. В. Воронковым (1903а); наблюдается нами с 1992 г. на берегу озера вблизи биостанции и у восточного берега залива. Популяция его невелика по площади (около 5 м²), чем, возможно, объясняется отсутствие его на картах растительности озера. В сухие годы и при понижении уровня воды, популяция оказывается на берегу, в сырые годы основания побегов ситняга погружены в воду глубиной до 20 см.

Виды рода *Carex*: *Carex acuta* L. – Осока острая (в окрестностях озера: 1951, 1954, 1979, 1994 МНА), *Carex acutiformis* Ehrh. – Осока заостренная (в окрестностях озера: 1983, 1994 МНА), *Carex rostrata* Stokes. – Осока вздутая (в окрестностях озера: 1951, 1979, 1983, 1994 МНА), Трудно предполагать, что в озере до 1992 встречалась лишь *C. acuta*, как то отмечено в списках флоры озера. Вероятно, такая ситуация в регистрации видов осок возникла в связи с трудностями в их определении. В целом, виды этого рода постоянно обитают на восточном и северо-восточном берегах озера и в южной части западного – то есть на маломощных, вероятно, эвтрофных торфяниках и плотных илах. *C. acuta* – основной ценозоообразователь восточного побережья залива на глубине до 0,3 м. *C. acutiformis* встречается по восточному берегу озера и в центральной части западного до глубины 0,5 м. Глубже всех произрастает *C. rostrata*, заходя в озеро иногда до глубины 1 м, встречаясь в массе там же, часто совместно с *C. acutiformis* Ehrh. и хвощем.

Polygonum amphibium L. – Горец земноводный (1979, 1983 1994 МНА). Регистрировался во всех списках. Постоянно отмечался в заливе. Сопутствует кубышке, но пространственное размещение его зарослей с течением времени сильно меняется. Сейчас произрастает почти вдоль всех берегов, но в наибольшем количестве вдоль северо-западного и юго-восточного, на глубинах до 1,8 м на торфяном, реже илистом грунтах.

Nuphar lutea (L.) Smith – Кубышка желтая (ок. 1910, 1947, 1951 MW, 1951, 1979, 1994 МНА). Постоянно и в большом количестве регистрировалась в озере, доминирует в его южной, северной и северо-западной частях (вдоль болотистых берегов).

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb. – Наумбургия или Кизляк кистицветный (1951, 1994 МНА) на протяжении последних ста лет произрастает в воде на глубине до 0,5 м вдоль торфянистого западного берега и в зарослях хвоща близ берегов.

Группа 2. Интродуцированные или случайно занесенные виды, подверженный слабым колебаниям численности:

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. – Ситняг игольчатый (1994 МНА). По словам Н. Н. Смирнова, ситняг игольчатый впервые отмечен в 1985 г. против биостанции на глубине 30 см под водой, определен В. Н. Тихомировым (МГУ). С тех пор постоянно отмечался на том же месте, а в 1997 г. – и в восточной части залива (в обоих случаях на минеральном грунте – на суглинке и на супеси). Численность популяции перед биостанцией, по нашим наблюдениям, несколько меняется от года к году, иногда ситняг игольчатый покрывает сплошные участки на мелководье и на глубине до 1,6 м, иногда встречается в меньшем числе. В сухие годы, оказываясь на берегу, цветет и плодоносит, в основном же размножается вегетативно.

Iris pseudacorus L. – Ирис ложноаировидный. Отмечался Н. В. Воронковым (1903б) в окрестностях озера “на канаве близ лесной сторожки”, – у озера, по-видимому, отсутствовал. Приблизительно в 1977 - 78 гг. сотрудниками биостанции был пересажен на берег у биостанции и у могилы проф. С. Д. Муравейского на северо-восточном берегу озера. С тех пор произрастает в местах посадки, регулярно цветет. В 1992 г. два клона ириса насчитывали около 20-30 побегов у могилы С. Д. Муравейского и около 5 – у биостанции. На протяжении 8 лет наблюдений состояние обоих клонов сохраняет те же тенденции: клон у северо-восточного берега разрастается, клон у биостанции же регулярно нарушается лодками у берега, вытаптыванием, поэтому, хотя и сохраняется, но не увеличивается в размерах. Оба клона нормально плодоносят, но проростки нами не наблюдались.

Nymphaea sp. (1994 МНА) – Кувшинка. В озеро успешно интродуцирован розовый культивар кувшинки, называемый А. П. Щербаковым (1967) *Nymphaea odorata* Ait. var. *rosea* Pursh. – Кувшинка душистая. У нас это определение вызывает сомнение. Так, Е. В. Ключков (Ботанический сад МГУ) считает произрастающую его садовым гибридом “*Marliacea Rosea*”. В пользу этого говорит форма лепестков, ширина которых у типичной (белой) формы *N. odorata* соотносится с длиной как 1: 4 - 5,5, а у данного клона – как 1: 2,5 - 4. Кроме того, цветки этой розовой кувшинки полностью стерильны, что типично для садовых полигибридов серии “*Marliacea*”.

Согласно А. П. Щербакову (1967),” в середине июля 1960 года научная сотрудница Ботанического сада Московского университета Т. М. Клевенская в нескольких местах бросила в озеро у края зарослей корневища розовой кувшинки, взятые из Ботанического сада МГУ. В середине июля того же года у восточного берега близ края заросли хвоща против Биостанции появились листья розовой кувшинки, а в конце июля и цветы.)...Розовая кувшинка все эти годы находилась под охраной и на время цветения огораживалась”. Эта популяция существует и в настоящее время (2000 г.). С 70-х годов она разрослась и не огораживается, обильно цветет (но семян не образует) и медленно, но постоянно, увеличивает занимаемую территорию. Сейчас розовая кувшинка занимает площадь около 20 - 30 кв. м на глубине 0,4 – 1,0 м.

3. Виды, подверженные резким колебаниям численности.

Sparganium emersum Rehm. (*S. simplex* Huds.) – Ежеголовник простой. Существование этого вида в озере сомнительно, ни в одном из списков он не отмечен, в гербарии МГУ хранится образец 1960 г., определение которого стоит под вопросом (М.С. Nicholls определил его как “*S. simplex* x *S. affine*(?)”). Возможно, его следует отнести к гибридам *S. angustifolium*. При этом, *S. emersum* достоверно произрастает в нескольких десятках метров от берега озера в канавах (сбор – Н. Решетниковой 1994 года).

Sparganium emersum x *S. gramineum* Этот гибрид приводится для Глубокого озера у Д. П. Сырейщикова (1914) на основании определения Роттерта (обозначен как *S. affine* x *S. simplex*). У нас это определение вызывает сомнение. Впоследствии никто из посещавших озеро ботаников не отмечал подобный гибрид.

Potamogeton gramineus L. – Рдест злаковый. Указывается у Д. П. Сырейщикова (1914) в Глубоком озере на основании сбора И. Д. Чистякова. Гербарный образец нами не найден. Впоследствии в озере не произрастал.

Potamogeton obtusifolius Mert. et Koch – Рдест туполитный (1997, MW). В 1997 г. впервые собран А. В. Щербаковым в бочагах Малой Истры, где он, по-видимому, произрастает давно, но был пропущен при исследованиях флоры озера. В 1998 - 2000 гг. отмечался там же и в также в большом числе.

Potamogeton crispus L. – Рдест курчавый (1947, 1997 MW, 1951, 1954, 1994 МНА). Впервые упомянут Н. В. Воронковым (1903а): “под водой стелятся длинные и мягкие стебли *Potamogeton crispus*”. Возможно, что это ошибочное описание, более подходящее для *P.*

praelongus. Затем, при детальном обследовании озера он не регистрировался. По замечанию А. П. Щербакова, “с 1946 года в небольшом числе растущий на свободных от других макрофитов участках песчаного дна на глубине 20-40 см и, в частности, против Биостанции”. В 1988 и 1992 гг. не встречен. В количестве менее десятка экземпляров он появился на глубине около 50 см перед биостанцией в 1994 - 95 гг. В 1996 году количество побегов рдеста значительно увеличилось – они произрастали на площади нескольких квадратных метров и цвели. При картировании озера в 1997 г. обнаружено еще одно местообитание вида в юго-западной части большого плеса и в восточной части залива площадью 10 - 15 м² на глубине около 2,5 м. Вид образовывал одновидовое сообщество, строго приуроченное к минеральному грунту. В 1998 - 1999 гг. площадь популяции перед биостанцией сократилась, а в 2000 г. этот вид нигде в озере не был зарегистрирован.

Potamogeton berchtoldii Fieb. – Рдест Берхтольда. Отмечался в озере лишь в 1997 г. у биостанции рядом с хозяйственными мостками. Произрастал в числе нескольких небольших экземпляров, не цвел. Сотрудники лаборатории, которые пользовались этими мостками, переносили икру амфибий из окрестных прудов в садки, расположенные в озере. Вероятно, при этом были занесены семена или побеги этого растения. В 1999 и 2000 гг. на этом месте побеги рдеста не встречены.

Elodea canadensis Michx. – Элодея канадская (1951, 1979, 1983, 1994 МНА), занесена в озеро в 1946 г. Отмечена А. П. Щербаковым (1967): “Элодея до 1946 года никогда в озере не встречалась, а в 1946 году впервые появилась в виде очень небольшой куртинки на песчаном дне против биостанции. В последующие годы элодея быстро расселилась вдоль всех отмельных берегов озера и образовала кое-где небольшие чистые заросли”. На карте 1981 г. вид образует обширные сплошные заросли вдоль всех берегов. Затем в 1988 г., согласно журналу фенологического учета (Н. М. Коровчинский, архив биостанции), произошло “почти полное исчезновение элодеи, по крайней мере у восточного берега, где она еще в прошлом году была в массе”. В 1992 г. зарослей элодеи не встречено, однако отдельными экземплярами она встречалась как по западному, так и по восточному берегу по мелководьям. В 1997 г. обнаружены довольно крупные заросли в восточной части залива (на глубине до 3 м) и в юго-восточной части большого плеса (на глубине до 2,5 м). В 1999 - 2000 гг. заросли элодеи по сравнению с предыдущими годами несколько увеличились. Заметим, что элодея относится к растениям, активно распространяющимся в водоемах с гидрокарбонатными водами, и колебания ее численности могут быть связаны, в числе прочего, и с колебаниями жесткости воды.

Hydrocharis morsus-ranae L. – Водокрас лягушачий (1951, 1979, 1994 МНА). Как видно из табл.2, возможно, переместился в озеро из бочагов малой Истры в середине 20-го века, позднее, возможно, не был принят во внимание по причине своей второстепенной роли в сообществах. Вероятно, его отсутствие в начале века можно связать с малой площадью прибрежных зарослей и уменьшением степени дистрофикации (см. обсуждение).

Lemna minor L. – Ряска малая. Встречается среди зарослей прибрежно - водных растений. Не отмечалась в озере до 1970-х гг., возможно, из-за затруднений связанных с картированием этого свободноплавающего гидрофита. Увеличение численности данного вида в озере, связано, во-первых, с уменьшением степени дистрофикации, а во-вторых, с увеличением зарослей и появлением эвтрофирующихся участков у берега. В последние годы (1998 - 2000) численность этого вида, особенно вблизи биостанции, возросла.

Lemna trisulca L. – Ряска трехдольная (в бочагах 1951, МНА) Встречена в зарослях хвоща в том же году, что и *Potamogeton berchtoldii* Fieb. (в 1997) вероятно, так же и занесена в озеро. В последующие годы (1998 – 2000) нами не отмечена.

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. – Многокоренник обыкновенный. Отмечался в начале века (Воронков, 1903б, Филиппов, 1910) в бочагах Малой Истры, в 1992 г. наблюдался нами там же, в массе, и в очень небольшом числе в озере у хозяйственных мостков биостанции. Впоследствии в озере не регистрировался, но, возможно, был пропущен, в бочагах сохраняется.

Nymphaea candida J. et C.Presl – Кувшинка белоснежная (1947, 1951 MW, 1951, 1977, 1994 МНА). Отличается выраженной пульсацией численности и сменой местообитаний. Так, в 1906 г. этот вид был встречен в небольшом количестве у южного берега, в 1910 – у юго-западного берега, в 1946 г. – у западного (и при этом исчез у южного), начиная с 1981 г. – у северо-восточного, а с 1994 и у восточного, где в настоящее время существует самая крупная популяция в озере. Единично кувшинка встречается и вдоль юго-западного берега.

Сравнительно резкая смена местообитаний для многолетнего вида возможна при условии активного генеративного и подавленного вегетативного размножения в сочетании с гибелью

взрослых особей, уничтожение которых в Глубоком озере происходит по вине туристов. Активность вегетативного размножения близкого вида *Nymphaea alba* L. прямо связана с глубиной произрастания – на мелководьях вид активно образует ползучие корневища, а на большой глубине размножается почти исключительно генеративно (Hejny, 1960). Если это справедливо и для *N. candida*, то в Глубоком озере этот вид размножается преимущественно семенами, так как его произрастание в прибрежных зарослях хвоща связано с сильным конкурентным подавлением со стороны последнего. Купцовым в 1997-2000 гг. наблюдалось массовое семенное возобновление кувшинки лишь на глубине 1,5 - 2,5 м.

Ceratophyllum demersum L. – Роголистник погруженный (1946, 1997 MW).

Регистрируется в озере не постоянно (см. Табл. 1). Вероятно, это связано, во-первых, с приуроченностью вида к более глубоким участкам озера, а во-вторых, с тем, что после увеличения прозрачности количество его стало значительно больше (в большинстве работ до 1950 годов его не регистрировали), а сборы Н. С. Смирнова проводились в бочагах истока Малой Истры). Роголистник относится к выражено кальцефильным растениям, возможно изменение его численности связано с изменением гидрохимических характеристик озера.

В настоящее время встречается только в придонная форма роголистника, обитающая на илистых (очень редко торфяных) грунтах до глубины 3,5 м. Наиболее крупные заросли образует в восточной и северной частях залива. В 1999-2000 г. его численность в озере существенно возросла по сравнению с 1997 г., что, с нашей точки зрения, связано с исчезновением урути (см. также ниже).

Виды рода *Batrachium* - *B. circinatum* – Водяной лютик или Шелковик жестколистный (Sibth.) Spach (ок. 1914, MW, опр. А. В. Щербаков) и *B. divaricatum* (Schrank) Wimm. (syn. *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch s.l.) – Шелковик расходящийся; (1951, 1954, 1977 МНА, 1948 MW) демонстрируют чрезвычайно интересный пример как резкой пульсации численности, так и смены видов в одной экологической нише. В начале века ни один из этих видов не был отмечен. Впервые *B. circinatum* обнаружен в 1911 г. близ биостанции (Воронков, 1913). “За последующие два года чрезвычайно размножился и образовал огромные заросли вдоль восточного берега. Эти заросли настолько велики, что представляют известное неудобство для рыбака, ловящего рыбу сетью” (Воронков, 1903а). Согласно А. П. Щербакову, “...в 1946 году лютика не оказалось, но в 1949 году против биостанции было замечено несколько кустиков этого растения”... И это, по всей видимости, был уже другой вид - *B. divaricatum*! “...Очень быстро, за какие-нибудь 3 - 4 года, лютик распространился вдоль восточного берега озера, кое-где образуя чистые заросли, а главным образом заполняя пространства свободной воды среди редких зарослей хвоща, и, в меньшей степени, тростника. Вспышка развития лютика в озере длилась недолго, и уже к 1955 - 56 г. он стал редок, а к 1960 г. окончательно исчез из озера”. Затем в течение почти трех десятилетий лютик в озере не наблюдался. В 1988 г. отмечен на схеме у западного берега альгологами, бравшими с этого растения пробы водорослей. В 1992 - 1993 г., несмотря на тщательные поиски, не был нами обнаружен. Вновь в небольшом количестве лютик появился в 1995 г. у восточного берега близ биостанции. В 1997 - 1998 году площадь популяции несколько увеличивалась, особи обильно цвели на глубине около 1 м. В 1999 - 2000 г. вновь наблюдается уменьшение численности популяции, встречаются лишь отдельные редкие побеги на небольшой глубине перед биостанцией.

Elatine hydropiper L. – Повойничек перечный. Был собран в 1898 г. А. Н. Петунниковым (MW) у биостанции “под водой на глубине полуаршина”. Указывался Д. П. Сырейщиковым (1910) со ссылкой на данные О. И. Горожанкиной и Б. А. Федченко. Впоследствии никем не встречен, вероятно, был вытеснен из озера элодеей или исчез по другим причинам.

Myriophyllum spicatum L. – Уруть колосистая (ок 1910, 1960/1997, MW) (1994 МНА).

Уруть демонстрирует наиболее яркий пример колебаний численности. Этот вид был отмечен в 1902 г. Н. В. Воронковым (1903б) в качестве одного из зарослеобразователей (определена им ошибочно как *Myriophyllum verticillatum* L., но гербарный образец не вызывает сомнений). Затем по 1927 г. нет упоминаний о его произрастании в озере. В 1927 г. Г. С. Карзинкин (по Щербакову, 1967) описал заросли урути “в юго-восточном углу главного плеса”. После этого в 40-х 50-х годах уруть в озере не регистрировалась, и лишь в 1988 г. (Н. М. Коровчинский, журнал фенологического учета) “в заливе массово разрослась уруть (особенно у восточного берега), ранее в озере не отмечавшаяся. Один ее кустик замечен около биостанции”. К 1992 г. вид образовывал многочисленные “поля” площадью до 100 кв. м вдоль всего восточного берега в юго-западной и западной части озера на глубинах 2 - 4 м. На карте 1995 г. Н. М. Коровчинский и А. О.

Беньковский приводят крупные заросли урути. С 1997 г. численность урути в озере начала сокращаться, крупных зарослей не отмечено, хотя она встречалась на месте прежних зарослей небольшими группами. В 2000 г. нами регистрируются лишь отдельные экземпляры урути на дне озера в сенильном состоянии (много остатков погибших особей, сохранившиеся дают лишь немногочисленные побеги), цветение ее практически не наблюдалось.

Подобная ситуация резкой пульсации численности урути известна из литературы: Е. И. Федорова (1976) для Валдайского озера отмечает, что *Myriophyllum spicatum* L. в отдельные годы формирует крупные (до 0,03 км²) одновидовые заросли, а в последующие годы не обнаруживается вовсе; Л. В. Березина (1977) для Западной Сибири описывает существование зарослей урути со 100% проективным покрытием в течение 5 - 8 лет, затем они исчезают (в результате подъема уровня воды) на 3 года, после чего возникают вновь, вероятно, из донного банка семян.

Обсуждение и выводы

I. О биологических причинах стабильности и динамичности видов сосудистых растений.

Рассматривая флору озера, можно заметить, что стабильность произрастания тех или иных видов в озере зависит от способа перенесения ими неблагоприятных условий, прежде всего – морфологической формы зимнего покоя. Стабильные во времени виды зимуют при помощи специализированных корневищ и их производных, а виды, подверженные колебаниям численности – другими способами: почками, зимнезелеными побегами, при помощи семян и пр.

1. Стабильные во времени виды. *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*, *Sparganium angustifolium*, *S. gramineum*, *Potamogeton natans*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Phragmites australis*, *Carex rostrata*, *Polygonum amphibium*, *Nuphar lutea*, (?) *Nymphaea odorata*, *Naumburgia thyrsoiflora*, – преимущественно размножаются и зимуют при помощи многолетних корневищ. Исключением является *Sagittaria sagittifolia*, типичный вегетативный однолетник, но вегетативное размножение при помощи довольно крупных клубней весьма способствует удержанию им “захваченных” участков (Жмылев и др., 1996), что делает его клубни аналогичными участку многолетнего корневища. Семенное размножение стрелолиста в озере затруднено из-за наличия сомкнутых водных сообществ в местах его произрастания. Принципиально по-другому зимует лишь *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., относящийся к вегетативным корневищным малолетникам, его подводная форма – зимнезеленая и длительно вегетирующая (Алексеев, 2000).

2. Виды, подверженные колебаниям численности. Следует подчеркнуть иную форму их перезимовки и размножения. *Ceratophyllum demersum* зимует зимнезелеными побегами, *Elatine hydropiper* размножается и переживает зиму семенами, *Elodea canadensis* зимует зимнезелеными побегами и частями побегов. *Hydrocharis morsus-ranae* зимует при помощи погружающихся турионов, количество которых (с учетом летнего вегетативного размножения плавающих розеток) может достигать за сезон 50 -70 на одной особи (Жмылев и др., 1995а), но, как и все свободно плавающие виды, водокрас неустойчив к нагонным явлениям в озерах средних и крупных размеров, поэтому численность его невелика. *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza* способны быстро колонизировать новые площади, но приурочены лишь к высокоэвтрофным участкам водоемов. Кроме того, они тоже неустойчивы к нагонным явлениям (Жмылев и др., 1995б). *Potamogeton berchtoldii* зимует при помощи семян и отчлняющихся турионов. *P. crispus* зимует посредством тонких корневищ и довольно крупных специализированных турионов, которые по нашим наблюдениям в Глубоком озере выглядят недоразвитыми по сравнению с типичными для вида водоемами с более жесткой водой (количество листьев в турионе меньше, турион тоньше). Неустойчивость вида на занимаемой им территории, вероятно, характерна для турионообразующих рдестов в целом (Kadono, 1984). *Batrachium spp.* – это вегетативно малолетние зимнезеленые гидрофиты, обладающие высокой корнеобразовательной способностью, реализующейся во время перезимовки и обеспечивающей вегетативное размножение растений (Барыкина, 1988). У *Myriophyllum spicatum* в Глубоком озере перезимовывают лишь многолетние основания стеблей и семена, причем этот вид практически не размножается вегетативно. Семенное же размножение ее приурочено исключительно к обнаженному, хорошо освещенному субстрату и эффективно лишь при температуре более 18 - 20°C (Barrat-Segretain, Amoros, 1996), поэтому возобновление урути возможно лишь в отдельные годы.

Единственным исключением в этом списке вегетативных малолетников представляется *Nymphaea candida* имеющая мощные многолетние корневища, но распространяющаяся в Глубоком озере преимущественно генеративно.

Виды, для которых данные по их многолетней встречаемости недостаточны или вызывают сомнения, не включены в анализ: *Carex acuta*, *C. acutiformis*, *C. rostrata*, *Eleocharis palustris*, *Iris pseudacorus*, *Potamogeton obtusifolius*.

II. О причинах изменения численности некоторых видов.

1. Виды, чья численность в озере меняется во времени - размножающиеся и перезимовывающие семенами, турионами и участками побегов – это преимущественно виды, обитающие в реках и прудах, заносимые в озеро и некоторое время сохраняющиеся в нем, а затем исчезающие: *Potamogeton crispus*, *P. berchtoldii*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Batrachium spp.*. Условия обитания в глубоководном озере принципиально отличаются от условий обитания в реке и в мелких водоемах постоянством уровня режима, наличием термоклина и значительно более поздним прогреванием дна, что вероятно, значительно затрудняет прорастание весной семян или турионов.

2. Динамика других видов может быть связана с изменениями гидрохимического состава воды озера, которые, впрочем, исследованы сугубо предварительно.

Водное питание озера осуществляется прежде всего за счет таяния снега и дождевых осадков, сток сравнительно незначителен. Кроме того, в озере имеются подземные выходы грунтовых вод. Вода озера бедна минеральными солями. Нельзя не отметить, что до проведения дренажной системы озеро характеризовалось скорее как дистрофирующееся из мезотрофного состояния (Абросов, 1982: 86). Существование озера, не прошедшего эвтрофной стадии перед началом дистрофикации, весьма необычно для Московской области – подобные водоемы встречаются значительно севернее. К концу XX века минерализация воды озера, очевидно, несколько возросла, что в сочетании с увеличением прозрачности воды говорит о том, что оно перешло со стадии дистрофирования в режим медленного накопления кальция (т. е. приобретает алкалитрофный, в понимании В. Н. Абросова (1982), характер). После гидромелиорации сток с болот в озеро сильно сократился, почти прекратилось и поступление гуминовых соединений. Накопление в воде кальция можно связать с сочетанием незначительности стока и наличия у озера минерального берега.

Сохранение и увеличение численности *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor* связано с образованием эвтрофирующихся участков и с прекращением процесса дистрофикации озера. С другой стороны, некоторые “пульсирующие” виды относятся к группе высокоспециализированных водных растений, усваивающих углерод в форме HCO_3^- , приуроченной к водоемам с высокой карбонатной жесткостью. Таковы (по Hejny, 1960; Sculthorpe, 1967; и др.) виды родов *Myriophyllum* и *Elodea*, *Potamogeton crispus* и *Ceratophyllum demersum*. К сожалению, исследования химизма воды Глубокого озера в последнее время проведено единично, поэтому у нас не было возможности сколько-нибудь полно сопоставить наблюдаемую динамику некоторых видов этой группы с изменениями гидрокарбонатной жесткости воды. В пользу гипотезы о алкалитрофизации озера говорит и появление в озере кальцефильной харовой водоросли *Chara braunii* Gmel. впервые наблюдавшейся в 70-е годы (Smirnov, 1987)).

3. Для видов, сохраняющих зеленые побеги зимой, возможны “заморные” явления, проявляющиеся в подавлении фотосинтеза при мощном снеговом покрове на льду. Такое возможно, например, у *Elodea canadensis* и *Myriophyllum spicatum*.

4. Колебания гидрохимических показателей Глубокого озера, неоднократно показанные для периода 1947 - 1960 гг. А. П. Щербаковым (1967), создают существенные предпосылки для временного освобождения отдельных участков литорали от одних видов и заселения другими, обуславливая тем самым режим нерегулярных нарушений и вызывая, в свою очередь, флуктуации в растительном покрове литорали. Например, колебания *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, по-видимому, связаны с колебаниями численности *Elodea canadensis*. Можно проследить, как за исчезновением элодеи (1988 г.) произошла вспышка численности урути, сначала в заливе (1988 г.), а затем по всему берегу озера. В свою очередь, за резким понижением численности урути (1997 г.) следует увеличение численности роголистника (1999, 2000). По нашим наблюдениям, все три вида занимают в озере сходные местообитания на глубине 1,5 - 2,5 м, в 1999 г. среди отмерших оснований стеблей урути наблюдались отдельные растения роголистника и элодеи при полном отсутствии самосева урути.

III. О влиянии повышения прозрачности воды на глубину и площадь произрастания макрофитов.

Увеличение прозрачности воды в озере (Smirnov, 1987), последовавшее за проведением гидромелиоративных работ в 1963 - 1965 гг., обусловило более благоприятный режим освещенности придонных участков литорали, что повлияло на наибольшую глубину произрастания макрофитов в озере.

Мы сравнили наблюдения 1949 года (по А. П. Щербакову, 1950) с наблюдениями Купцова 1997 года. Результаты отражены в таблице 2. Можно видеть, что в целом макрофиты увеличили глубину произрастания в озере, причем погруженные виды – весьма значительно, что в первую очередь объясняется повышением прозрачности.

Для *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans* и *Typha latifolia* глубина произрастания осталась прежней. Первые два вида не образуют фотосинтезирующих подводных листьев и поэтому не зависят от освещенности дна, а последний приурочен к полосе непостоянного затопления. При этом, хотя *T. latifolia* и является одним из самых морозостойких рогозов, все же и он предпочитает непромерзающие грунты

Таблица 2. Максимальная глубина произрастания (см) некоторых макрофитов в Глубоком озере.

Виды	Год наблюдения	
	1949	1997
<i>Equisetum fluviatile</i>	120	180
<i>Typha latifolia</i>	30	50
<i>Sparganium spp.</i>	100	210
<i>Potamogeton crispus</i>	80	250
<i>Potamogeton natans</i>	170	180
<i>Potamogeton praelongus</i>	140 (?)	350
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	120	320
<i>Sagittaria saggitifolia</i>	30	120
<i>Elodea canadensis</i>	70	320
<i>Phragmites australis</i>	60	160
<i>Polygonum amphibium</i>	170	180
<i>Nuphar lutea</i>	130	190
<i>Nymphaea candida</i>	130	190

прибрежий (Мавродиев, 1997). Увеличение же глубины произрастания *Phragmites australis* с подобных позиций мы объяснить не можем (некоторое увеличение глубины, возможно, обусловлено летним падением уровня воды, позволяющее закрепиться дальше от берега отдельным побегам, но увеличение глубины произрастания на 1 м это не объясняет).

Вместе с тем, увеличение прозрачности почти не повлияло на видовой состав макрофитов – ни один из появившихся после 1965 г. в озере видов не требует повышенной прозрачности воды, ни один вид не исчез. Единственным видом, чье появление в озере можно связать с увеличением прозрачности, мы считаем *Eleocharis acicularis*, заходящий на значительную глубину, что было бы невозможно в мало прозрачной воде.

С увеличением глубины произрастания увеличилась общая площадь, занимаемая зарослями макрофитов в Глубоком озере, в первую очередь у восточного и северного берегов (сравните схемы 2 и 5). Следствием этого явилось увеличение площади погруженной растительности (по подсчетам О. С. Бойковой (1990) площадь погруженных макрофитов увеличилась в 10 раз). Это сказалось и на трофическом статусе мелководий озера, и на перераспределении общей продукции между макрофитами и планктонными водорослями. По данным гидробиологов, занимающихся зоопланктоном, это вызвало изменения его видового состава – у берега возросло число видов, свойственных эвтрофным водоемам, а в открытой воде – олиготрофным (Бойкова, 1990). По

данным ихтиологов, наличие зарослей, видимо, повлияло на видовой и количественный состав рыб. Изменился характер осадконакопления: теперь большая часть откладывающихся илов – это производные макрофитной растительности (илы черного цвета), а до прокладки дренажной системы канав преобладали производные фитопланктона (илы оливкового цвета) (Мартынова, 1990). Таким образом, большая часть потока вещества, в экосистеме озера в целом, теперь проходит через макрофиты, и их роль в целом существенно возросла.

В последние годы относительная изолированность озера относительно уменьшилась. Проведена грунтовая дорога от деревни Ново-Горбово до биостанции, что увеличивает антропогенную нагрузку на озеро и его окрестности. Это пока не оказало явного влияния на флору и растительность озера. Однако, оно нуждается в строгой охране, как уникально сохранившийся в Московской области памятник природы и чрезвычайно ценный модельный объект многолетних гидробиологических исследований. Флора озера весьма богата, что подтверждается наличием редких стенотопных видов – *Sparganium angustifolium* (более нигде в Московской области не сохранившегося) и *S. gramineum*, заслуживающих специальной охраны.

Выражаем искреннюю благодарность коллективу гидробиологической станции «Глубокое озеро» ИПЭЭ РАН, в особенности Н. М. Коровчинскому, О. С. Бойковой, А. Н. Решетникову за помощь в организации работ и многочисленные консультации озере; а также А. И. Кузьмичеву (Институт биологии внутренних вод РАН) и В. С. Новикову (ботанический сад МГУ) за ценные замечания по ходу написания статьи.

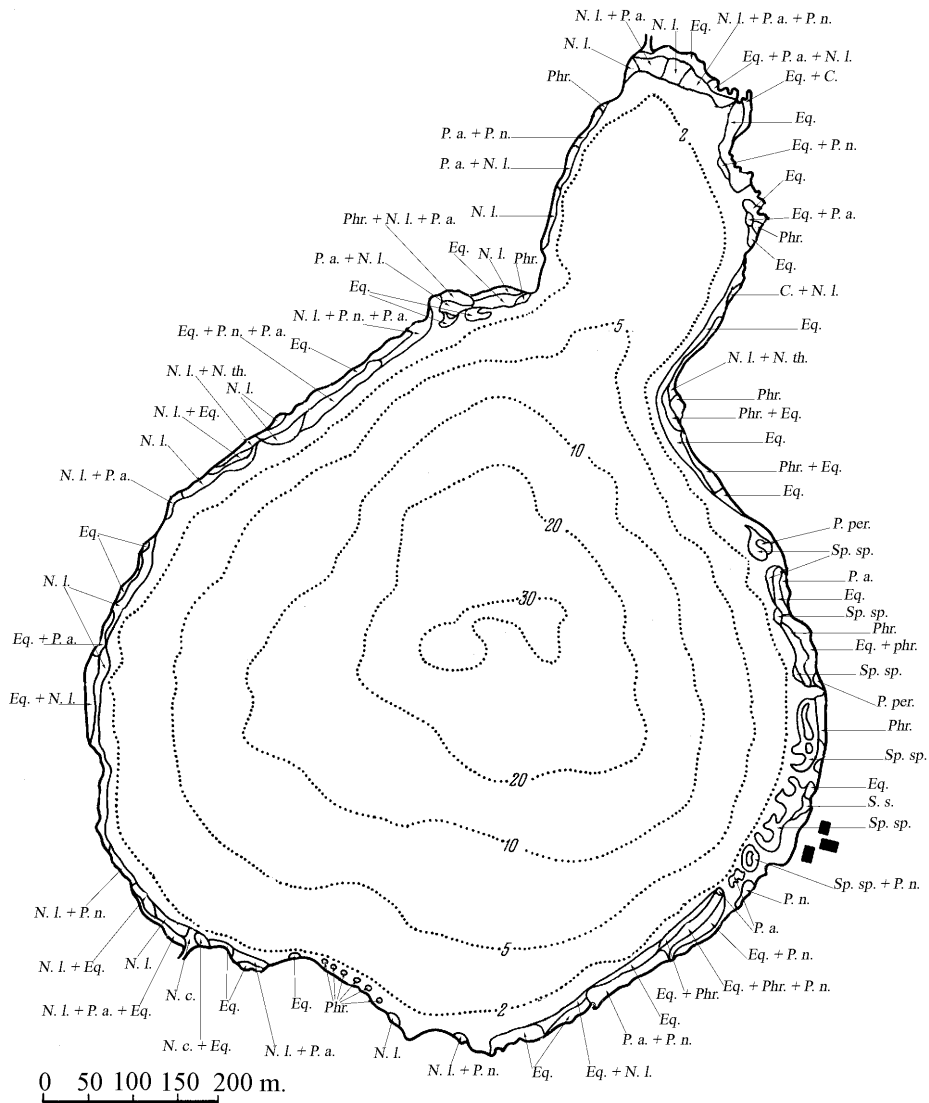


Рисунок 1. Схема растительности озера Глубокое в 1906 г.

На этой и последующих схемах обозначены: 2, 5, 10, 20, 30 – отметки глубин (м) согласно данным А. П. Щербакова (1967);

C. – *Carex* sp., *C.d.* – *Ceratophyllum demersum*, *E.a.* – *Eleocharis acicularis*, *E.p.* – *E. palustris*, *El.* – *Elodea canadensis*, *Eq.* – *Equisetum fluviatile*, *M.* – *Myriophyllum spicatum*, *M.tr.* – *Menyanthes trifoliata*, *N.c.* – *Nymphaea candida*, *N.h.* – *N. hort.*, *N.l.* – *Nuphar lutea*, *N.tr.* – *Naumburgia thyrsiflora*, *P.a.* – *Polygonum amphibium*, *P.c.* – *Potamogeton crispus*, *P.n.* – *P. natans*, *P.per.* – *P. perfoliatus*, *P.pr.* – *P. praelongus*, *P.sp.* – *Potamogeton* sp., *Phr.* – *Phragmites australis*, *S.s.* – *Sagittaria sagittifolia*, *Sp.a.* – *Sparganium angustifolium*, *Sp.g.* – *S. gramineum*, *Sp. sp.* – *Sparganium* sp., *T.l.* – *Typha latifolia*.

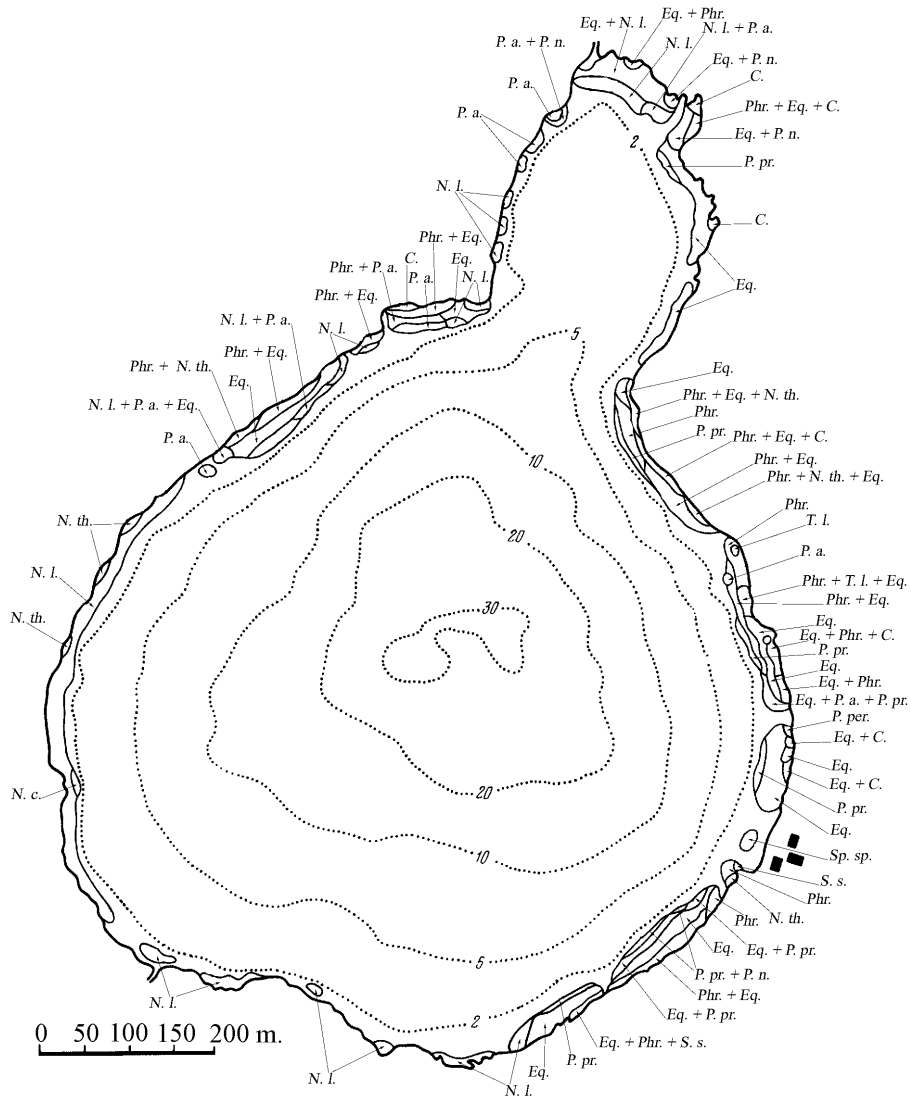


Рисунок 2. Схема растительности озера Глубокого в 1946 г. (обозначения как на рис. 1)

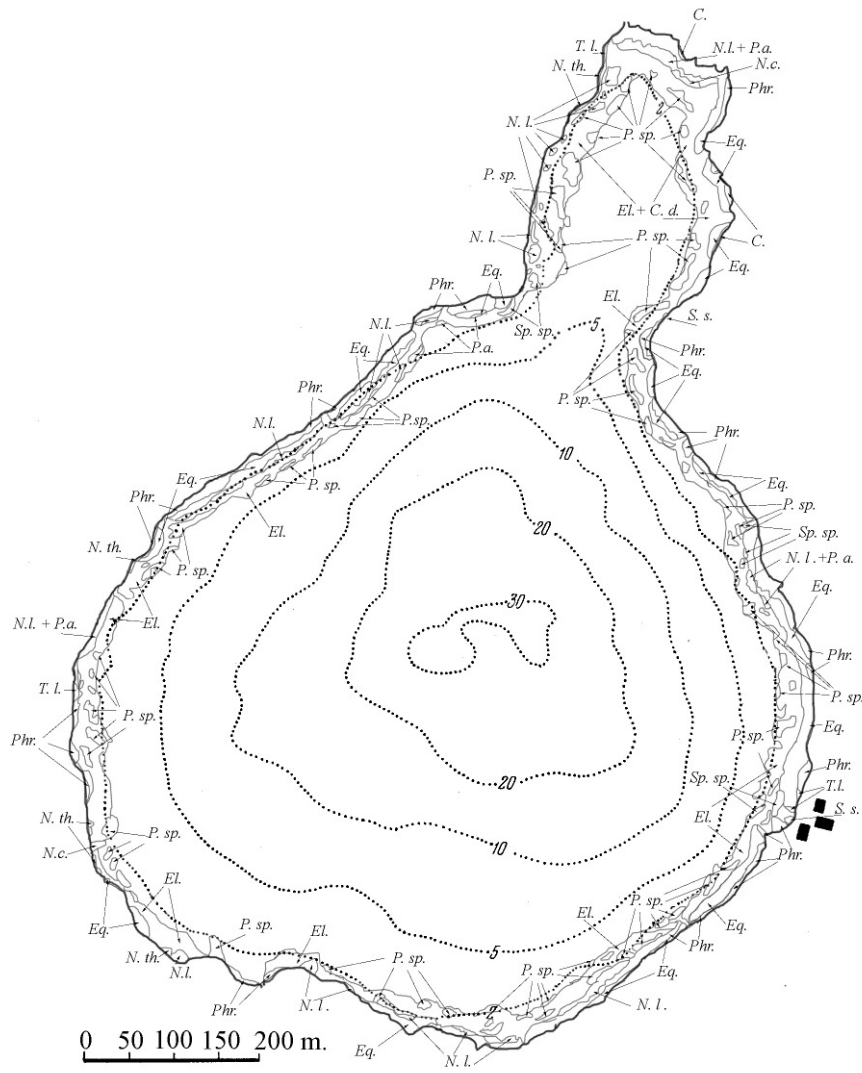


Рисунок 3. Схема растительности озера Глубокого в 1981 г. (обозначения как на рисунке 1)

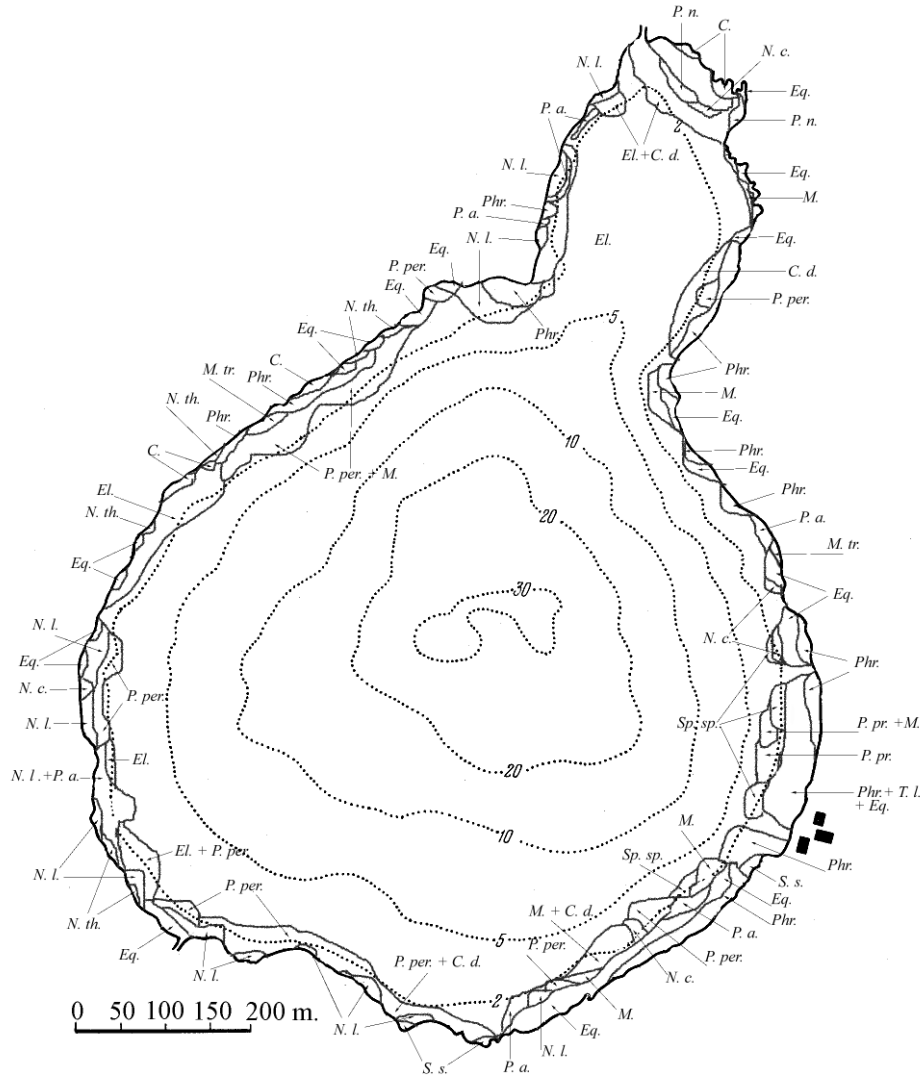


Рисунок 4. Схема растительности озера Глубокого в 1995 г. (обозначения как на рис. 1)

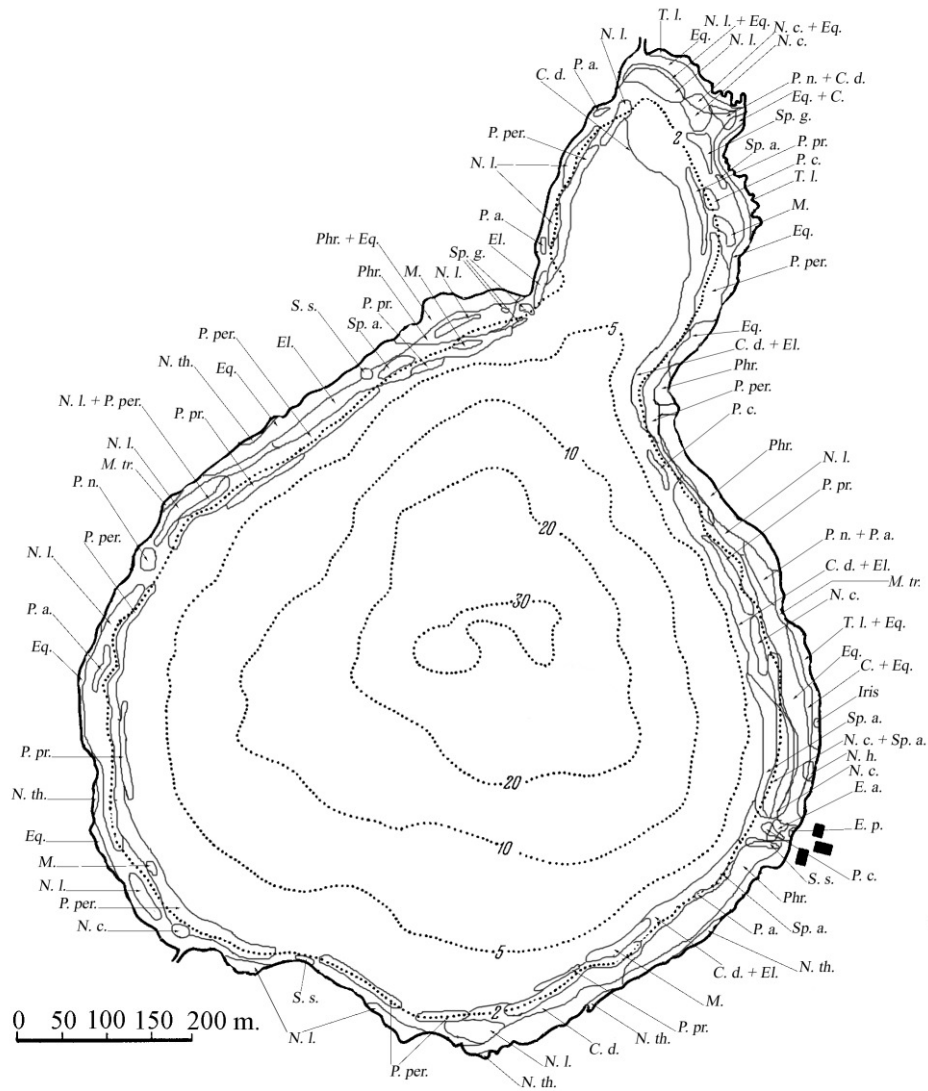


Рисунок 5. Схема растительности озера Глубокого в 1997 г. (обозначения как на рис.

1)

Литература

- Абросов В. Н.* Зональные типы лимногенеза. – Л.: Наука, 1982. – 144 с.
- Алексеев Ю. Е.* Болотница игольчатая // Биологическая флора Московской области: – М., 2000. – Вып. 14. – С. 28-39.
- Барыкина Р. П.* Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюл. МОИП, отд. биол. 1988. – Т.93. – Вып.2. – С.134-144.
- Березина Л. В.* О динамике гидрофитов в водоемах лесостепной зоны Западной Сибири // 1-ая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям (тезисы докладов). - Борок, 1977. – с. 46-48.
- Богачев В. В., Филин В. Р.* Хвощ приречный // Биологическая флора Московской области: – М., 1983. – Вып. 7. – С. 67- 82.
- Бойкова О. С.* Влияние гидромелиоративных работ на экосистему небольшого лесного озера // Заповедники СССР – их настоящее и будущее: Тезисы докл. Всесоюз. Конф. – Новгород, 1990. – Ч.1. – ?
- Воронков Н. В.* Природа "Глубокого озера" и его окрестностей // Тр. Студ. кружка для исслед. русской природы, состоящего при Моск. ун-те. – М., 1903а. – Кн. 1. – С. 61-70.

- Воронков Н. В.* Список растений окрестностей Глубокого озера // Там же – 1903б - С. 175 – 184.
- Воронков Н. В., Троицкий В. В.* Съёмка Глубокого озера. // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1907. – Т. 2. – С. 5 – 21.
- Довбня И. В., Артеменко В. И.* О зарастании озера Неро // Биология внутренних вод. – 1987. – № 76. – с. 19 – 22.
- Жмылев П. Ю., Кривохарченко И. С.* Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области: – М., 1996. – Вып. 12. – С. 4 – 21.
- Жмылев П. Ю., Кривохарченко И. С., Белякова Г. А.* Водокрас лягушачий // Биологическая флора Московской области: – М., 1995а. – Вып. 11. – С. 56 – 71.
- Жмылев П. Ю., Кривохарченко И. С., Щербаков А. В.* Семейство рясковые // Биологическая флора Московской области: – М., 1995б. – Вып. 10. – С. 20 – 51.
- Маевродиев Е. В.* Рогоз узколистный // Биологическая флора Московской области: – М., 1997. – Вып. 13. – С. 4 – 29.
- Мартынова М. В.* Об экстремально высоком содержании фосфора в донных отложениях озера Глубокое // Экологическая химия. – 2000. – Т.9. – Вып. 1. – С.30 – 37.
- Определитель растений Мещеры. Часть 1 / под ред. В. Н. Тихомирова. – 1.: изд – во Моск. ун – та, 1986. – 240 с.
- Решетникова Н. М.* Список сосудистых растений окрестностей Глубокого озера // Тр. Гидробиологич. ст. на Глубоком озере. – Москва, 1997. – Т. 7. – С.128 – 178.
- Список растительных и животных организмов, найденных в окрестностях Глубокого озера. // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком оз. – М., 1907. – Т. 2. – С. 293 – 338.
- Список растительных и животных организмов, найденных в окрестностях Глубокого озера. // Там же – М., 1910. – Т. 3. – С. 223 – 229.
- Сырейщиков Д. П.* Иллюстрированная флора Московской губернии: В 4 ч. // Под ред. А. Н. Петунникова: – М., 1906 – 1914. – В 4 ч.
- Федорова Е. И.* Динамика литоральных фитоценозов (опыт методического исследования) // Антропогенное евтрофирование озер. – М.: Наука, 1976. – С. 45 – 82.
- Филиппов Ю.* Очерк растительности Глубокого озера // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1910. – Т. 3. – С. 47 – 60.
- Щербаков А. П.* Продуктивность прибрежных зарослей Глубокого озера // Тр. / Всесоюзной гидрологическое общество. – 1950. – Т. 2. – С. 69 – 70.
- Щербаков А. П.* Озеро Глубокое: Гидробиологический очерк. – М.: Наука, 1967. – 379 с.
- Barrat – Segretain M. H., Amoros C.* Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: importance of the border effect // J. of Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 6. – P. 769 – 776.
- Hejny S.* Okölogische Charakteristik der Wasser – und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau – und Theissgebiet). – Bratislava: Verlag der Slowakischen Akademie der Wissenschaften, 1960. – 492 S.
- Kadono Y.* Comparative ecology of Japanese *Potamogeton* : an extensive survey with special reference to growth form and life cycle // Jap. J. Ecol. – 1984. – Vol. 34. – № 3. – P. 161 – 172.
- Smirnov N. N. (ed.).* Lake Glubokoe.. – Dordrecht: W. Junk publ., 1987. – 164 p.
- Sculthorpe C. D.* The biology of aquatic vascular plants. – London: Edward Arnold publishers Ltd., 1967. – 610 p.

The 100-year changes of lake Glubokoe (Moscow region) vascular plants flora.

N. M. Reshetnikova, S. V. Kuptsov.

S u m m a r y

The flora changes (dynamics) of aquatic vascular plants of the Lake Glubokoe based on the authors observations and analysis from literary and cartographic data are shown. Changes of composition and number of species of vascular plants during the hundred years are analysed. The observed dynamics of the macrophyte flora (33 species) are connected with the characteristic traits of the lake and changes in hydrological conditions. Displacement of macrophyte inhabitation zone to the deeper depths connected with increase of transparency is shown. Correlations between stability or fluctuation of space distribution of plant species and their biology are discussed.

ДОПОЛНЕНИЯ К СПИСКУ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

Н. М. Решетникова

Главный ботанический сад РАН

В 1997 году нами был опубликован конспект сосудистых растений, отмеченных в окрестностях Глубокого озера (Решетникова, 1997). В последующие годы наблюдения продолжались, в результате чего было отмечено несколько видов не включенных в предыдущий список.

Matteuccia struthioptes (L.) Todaro – Страусник обыкновенный. В небольшом числе в у канавах, оврагов и пересыхающих лесных ручьев к юго-западу от озера у дороги от д. Ново-Горбово к Петровскому полю.

Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv. – Коротконожка лесная. В большом числе встречается по опушкам и склонам в окрестностях Демидковского бугра. В небольшом числе найдена в ельнике у обочины дороги от д. Ново-Горбово к озеру Глубокому (ранее, вероятно, не замечалась).

Puccinella distans (Jacq.) Parl. – Бескильница расставленная. Появилась около 3 лет назад в д. Ново-Горбово у автобусной остановки, популяция увеличивается в размерах.

Carex juncella (Fries) Th. Fries – Осока ситничек. Встречена с заболоченном черноольшаннике на южном и юго-западном берегу озера (MW).

Potentilla reptans L. – Лапчатка ползучая. Наблюдалась в 2002 году на лугу по склону Демидковского бугра. Занимает площадь более 1 м², производит впечатление аборигенного вида.

Salix vinogradovii A.Skvorts. – Ива Виноградова. Один куст произрастает на опушке леса у обочины дороги вблизи д. Ново-Горбово.

Rorippa austriaca (Crants) Bess – Жерушник австрийский. В д. Ново-Горбово у обочины, недавно занесенный вид.

Aster salignus Wiild. – Астра иволистная. Одичавшие растения в д. Ново-Горбово у обочин дорог.

Отмечены также следующие гибриды фиалок: *Viola* x *contempta* Jord. (*V. arvensis* Murr. x *V. tricolor* L.). Ранее произрастал в массе на Тереховском поле, в 2001-2002 году отмечен на поле у д. Ново-Горбово.

V. x ruprechtiana Borb. (*V. epipsila* Ledeb. x *V. palustris* L.). Произрастает по опушкам леса и на зарастающей поляне у опушек к востоку от Глубокого озера и к юго-востоку у Демидовского бугра.

За прошедшее со времени первых наблюдения пятилетие растительность окрестностей озера несколько изменилась. Сильно заросла кустами поляна к востоку от озера. Выше стали деревья на мезотрофном болоте к северу от озера, что, вероятно, связано со сравнительной сухостью последних лет. В 2002 году годовой прирост елей и сосен на этом болоте достиг 20-25 см. На поле у д. Андреевское были построены дачные участки. В последние годы не засеивается поле у д. Ново-Горбово и Тереховское поле, что повлекло изменение состава сорно-полевой растительности в окрестностях озера. Вместе с тем ядро природной флоры осталось неизменным.

Необходимо также дополнить сведения о некоторых видах. *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy – Щитовник распростертый. Этот вид оказался распространен шире, чем это указывалось в предыдущем списке: встречается в ельниках у Тереховского поля, в ельниках у дороги на д. Андреевское, везде в небольшом числе. *Glyceria notata* Cheval. – Манник складчатый. Ранее не замечался. Изредка встречается по обочинам и зарастающим колеям дорог. *Gladiolus imbricatus* L. – Шпажник черепитчатый. В 2000 году на лугах к юго-западу от озера наблюдался в числе около десятка экземпляров.

Мы не можем комментировать все виды, упомянутые в предыдущем списке. Но некоторые заносные виды за последние годы достоверно исчезли из окрестностей озера, таковы *Lolium multiflorum* Lam. – Плевел многолетний, *Festuca trachyphylla* (Hark.) Krajina – Овсяница

першаволистная, *Sisymbrium loeselii* L. – Гулявник Лёзеля, *Neslia paniculata* (L.) Desv. – Неслия метельчатая.

Численность же некоторых других заносных видов возросла. Большое влияние на природные ценозы в будущем окажет, по-видимому, *Heracleum sosnowskyi* Manden. – Борщевик Сосновского, численность которого резко возросла, он произрастает в большом числе на поле у д. Ново-Горбова, а отдельные экземпляры в последние годы встречаются на обочине дороги от озера к д. Ново-Горбова, на окраине Ординского поля. Широко распространилась *Festuca arundinaceae* Schreb. – Овсяница тростниковидная, обитающая сейчас в массе на Тереховском поле и у деревни Ново-Горбова, также встречающаяся по обочинам дорог.

Наконец следует указать на некоторые по-видимому ошибочные предыдущие определения: *Salix phylicifolia* L. – Ива филиколистная. В действительности указания на нее относятся к *S. starkeana* Willd. – Иве Штарке (или И. синевадой). За *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit – Лебеда продолговатолистная была, вероятно, принята форма *A. patula* L. – Л. раскидистой с ланцетовидными листьями.

Л и т е р а т у р а

Решетникова Н.М. Список сосудистых растений окрестностей Глубокого озера // Труды гидробиологической станции на Глубоком Озере. Т. 7 – 1997. - С. 128 – 178.

Supplements to the list of vascular plants of the vicinity of Lake Glubokoe

N. M. Reshetnikova

S u m m a r y

Seven species and two hybrids of violets of the vicinity of Lake Glubokoe have been supplemented to the previous list of vascular plants (Reshetnikova, 1997). Some floristic changes and incorrect identifications are also commented.

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ (NEMATODA) ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

*В. Г. Гагарин**, *Н. В. Колосова*, *А. В. Чесунов***

* Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН

** Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова

Введение

Свободноживущие нематоды плохо известны, обычно даже во всесторонне изученных водоёмах, к каковым относится Глубокое озеро. Между тем они обитают в пресных водоёмах всех типов, часто достигают высокой численности и играют важную роль в функционировании донных экосистем как основной компонент мейофауны - сообщества микроскопических многоклеточных организмов в донных осадках.

По Глубокому озеру в литературе есть только небольшие предварительные данные по плотности населения нематод в разных биотопах (Щербаков, 1967). В настоящей работе предлагаются первые сведения по видовому составу и распределению видов свободноживущих нематод Глубокого озера.

Материал и методика

Материал собран А. В. Чесуновым и Н. В. Колосовой в августе 1988 г. и августе-сентябре 1989 г. Всего отобрано 18 проб, из них 12 количественных проб донных осадков, четыре качественные пробы обрастаний макрофитов и две качественные пробы из ризосферы макрофитов. Количественные пробы брались, в зависимости от глубины места, дночерпателем с площадью захвата 0,0272 м² и двумя разными стратометрами с площадью захвата соответственно 0,00126 м² и 0,005 м².

Для извлечения нематод из проб использована модифицированная методика промывания по Кирьяновой и Краллю (1969). Сначала полученная "живая" проба осадка нагревалась до 50°С. При этом нематоды обездвиживаются, вытягиваются, открепляются от частичек грунта и легко переходят во взвесь при взбалтывании пробы. Проба разводилась отфильтрованной озёрной водой и энергично перемешивалась. При этом тяжёлые частицы осадка опускаются на дно. Через минуту после взбалтывания взвесь с нематодами сливалась и процеживалась через газ с размером ячеек 70 мкм. Для извлечения нематод из проб обрастаний макрофиты промывались отфильтрованной водой, затем смыв пропусклся через газ с размером ячеек 70 мкм.

После промывки остаток детрита с концентратом мелких организмов просматривался в камере Богорова под бинокулярной лупой, а нематоды отбирались препаровальными иглами.

Далее нематоды в течение суток фиксировались 4% формалином, после чего отмывались водой от фиксатора и переносились в жидкость Зайнхорста (70 частей дистиллированной воды, 29 части 96° этанола и 1 часть глицерина). После постепенного испарения воды и спирта в течение суток в термостате 40°C нематоды оставались в чистом глицерине. Для микроскопирования нематод монтировали в постоянных глицериновых препаратах, окантованных глицером, с прокладкой из стеклянных шариков диаметром немного меньше толщины тела нематод.

Изучение и измерения проводились с помощью оптического микроскопа Jenamed-2. Все рисунки сделаны с рисовальным аппаратом РА-1.

Таксономическая часть

Семейство Alaimidae Micoletzky 1922

Род *Paramphidelus* Andrassy 1977

Paramphidelus sp. (Рис. 1)

Материал. 1 самец и 4 самки.

Описание. Самец: длина тела 1924 мкм; $a=66,0$; $b=6,20$; $c=12,5$; $c'=8$. Самки: длина тела 1300-1377 мкм; $a=63,0-69,0$; $b=5,0-6,4$; $c=11,0-12,5$; $c'=10$; $V=33,0-44,0\%$.

Кутикула гладкая, её толщина в середине 0,8 мкм. Голова округлая, не отделена от тела, её диаметр 5,5 мкм. Головные сенсиллы (кроме амфидов) не видны. Амфиды кармановидные, их отверстия на расстоянии 14 мкм от переднего конца тела. Ротовая полость не выражена. Фаринкс постепенно расширяется к заднему концу. У самца длина фаринкса 312 мкм, а его ширина на уровне середины 29 мкм. У самки те же величины соответственно 242 мкм и 22 мкм. Спикулы самца прямые и короткие, длиной 7 мкм и шириной 2 мкм. Имеются три медиовентральных супплементарных органа и одна медиовентральная постанальная папилла. Единственная задняя женская половая трубка; яичник антидромный. Хвост конический; каудальные железы и спиннерета отсутствуют. У самца хвост загнут вентрально, его длина 156 мкм. У самок длина хвоста 104-162 мкм.

Обсуждение. Очевидно, *Paramphidelus* sp. является новым для науки видом. Мы воздерживаемся от развёрнутого описания и присвоения нового формального названия по одной существенной причине: препараты этих нематод, к сожалению, не сохранились в коллекции.

Paramphidelus sp. наиболее близок к *P. monohystera* (Heyns 1962), от которого отличается (Heyns, 1962) более длинным и тонким телом (самки $L=1300-1377$ мкм и $a=63-69$ против $L=1040$ мкм и $a=55$ у *P. monohystera*), относительно более длинным хвостом ($c=11-12,5$ и $c'=10$ против $c=16,4$ и $c'=6$ у *P. monohystera*), а также несколько большим расстоянием от переднего конца тела до амфидов.

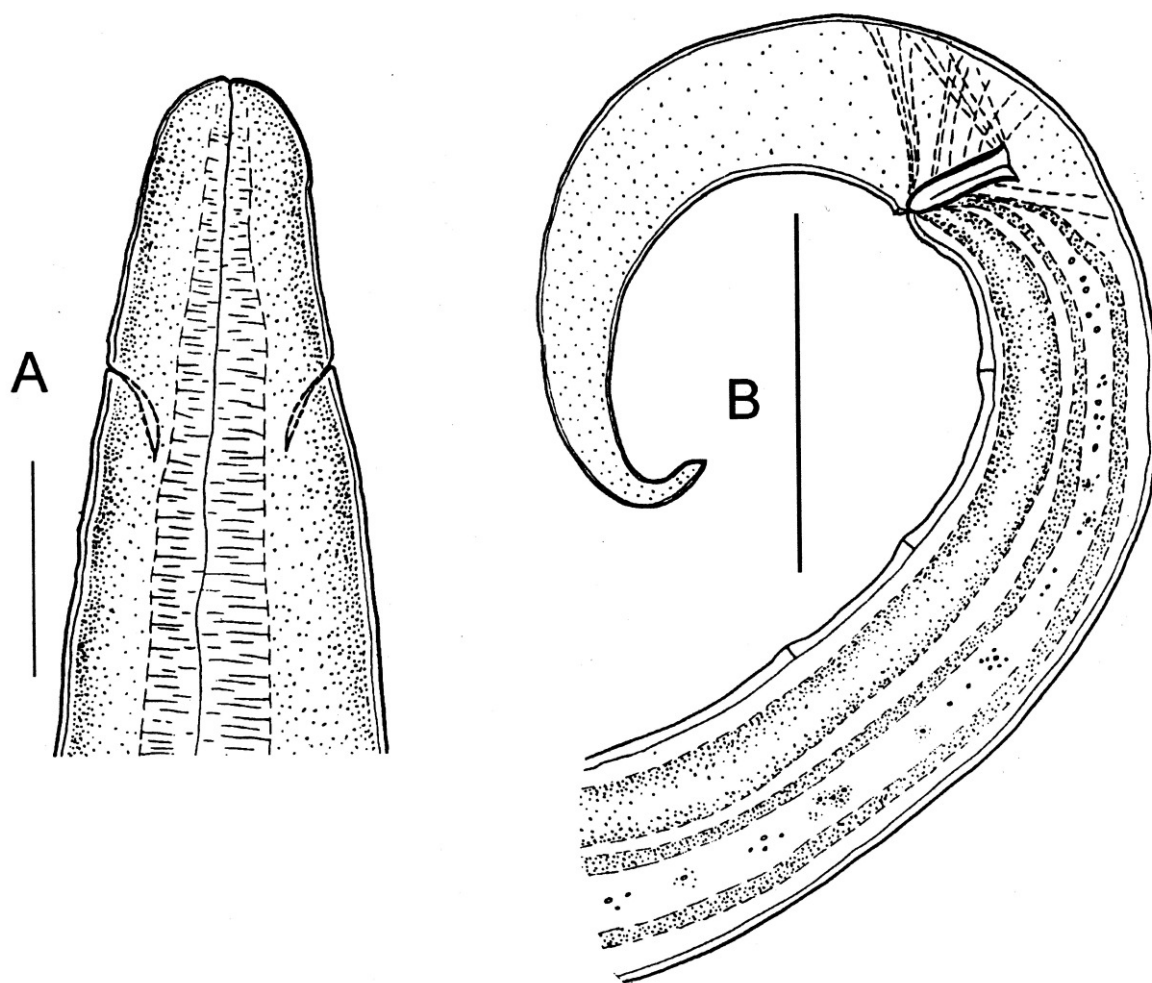


Рисунок 1. *Paramphidelus* sp., самец: А – головной конец, В – задний конец тела.
Масштабные линейки: А – 10 мкм, В – 50 мкм.

Семейство Ironidae De Man 1876

Род *Ironus* Bastian 1865

Ironus tenuicaudatus De Man 1884 (Рис. 2)

Материал. 2 самца и 6 самок.

Описание. Самец: длина тела 2700 мкм; $a=43$; $b=5$; $c=7$; $c'=11$. Самки: длина тела 3100-4200 мкм; $a=46-69$; $b=5,4-6,7$; $c=10-13$; $c'=10$; $V=50-54\%$. Кутикула гладкая. Голова слабо обособлена, слегка угловатой формы, её диаметр 17 мкм. Головные щетинки длиной 7 мкм. Амфиды расположены на уровне зубов; отверстия амфидов щелевидные, их ширина 7 мкм. Общая длина трубчатой ротовой полости 119-130 мкм; в передней части стомы три плотных когтевидных зуба.

Спикулы самцов длиной 64 мкм; рулька нет. Непосредственно перед клоакой самца имеется непарная щетинка длиной 3,5 мкм.

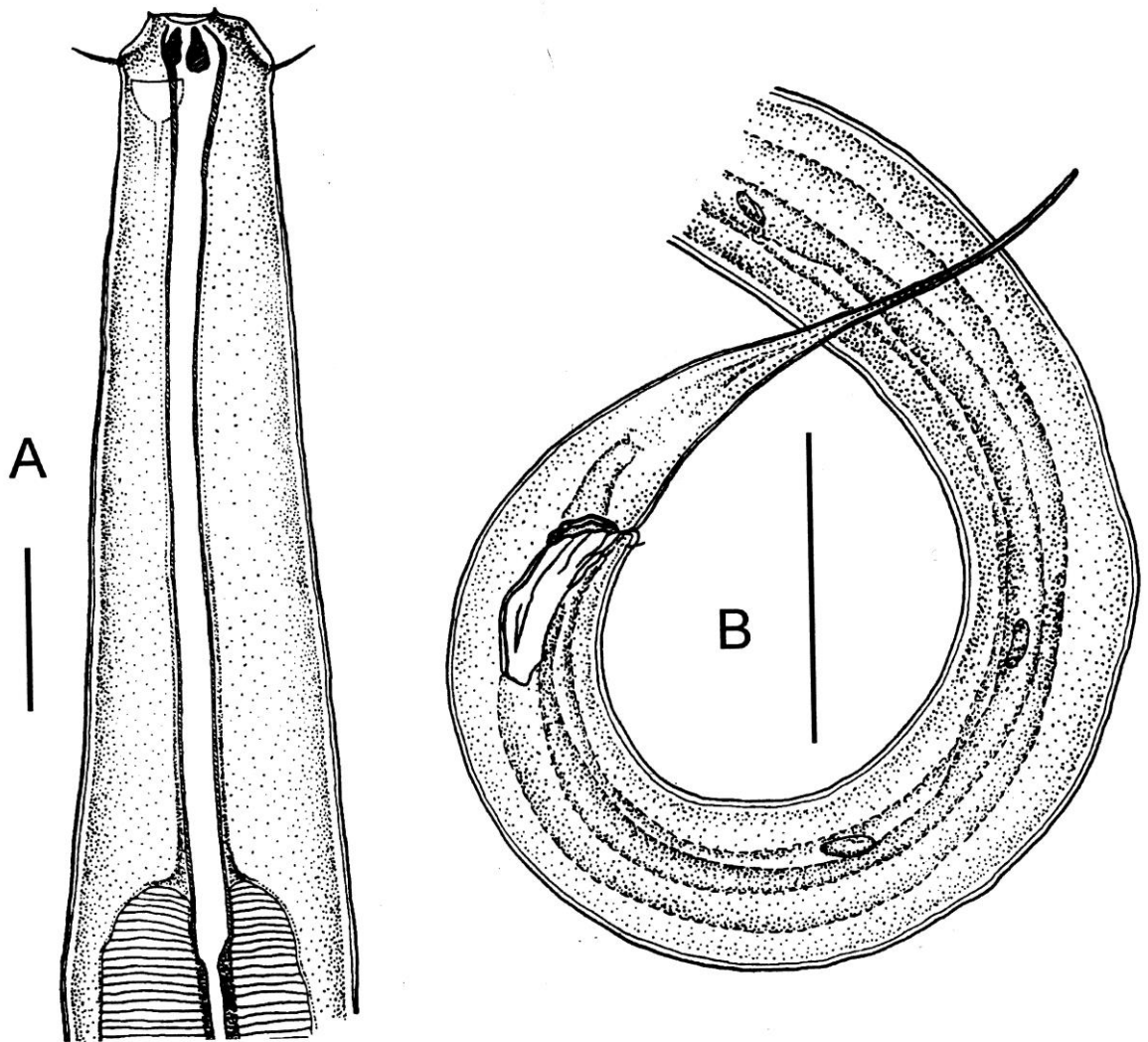


Рисунок 2. *Ironus tenuicaudatus*, самец: А – головной конец, В – задний конец тела. Масштабные линейки: А – 20 мкм, В – 100 мкм.

Замечания. Нематоды из Глубокого озера отличаются несколько большей длиной хвоста от особей из других водоёмов Европейской России (Цалолихин, 1987; Гагарин, 1993). У самца абсолютная длина хвоста 390 мкм, а $c'=11$, у самки соответственно 312 мкм и $c'=7-10$. Однако идентификация не вызывает сомнений.

Распространение. Вид широко распространён в пресных водах Европы и Сибири, а также отмечен и на других континентах.

Семейство Tobrilidae De Coninck 1965

Род *Tobrilus* Andrassy 1959

Tobrilus tenuicaudatus Gagarin 1989 (Рис. 3)

Материал. 1 самец и 10 самок.

Описание. Самец: длина тела 2070 мкм; $a=46$; $b=5,8$; $c=11,5$, $c'=5$. Самки: длина тела 1300-2210 мкм; $a=28-37$; $b=4,3-6,3$; $c=5,8-7,5$; $c'=9$; $V=42-50\%$. Кутикула тонкая, оптически гладкая, её толщина в середине тела 1-2 мкм. Соматические щетинки немногочисленные. Голова округлая, её диаметр на уровне головных щетинок 20,5-29 мкм. В головном круге длина больших щетинок (внешние губные сенсиллы) 7-8 мкм, длина малых щетинок (собственно головные сенсиллы) 3-4 мкм. Амфид плохо различим, он расположен на уровне основания буккальной камеры стомы. Стома состоит из буккальной камеры и двух латеральных карманов с онхами. Длина стомы 18-25 мкм. Вагина узкая, слабо мускулистая, занимает 1/2 соответствующего диаметра тела. У самки в матках одновременно два-пять яиц. У самца семь преанальных медиовентральных супплементарных органов, длина супплементарного ряда 280 мкм. Длина спикул 26 мкм, длина рулька 20 мкм. Субтерминальной щетинки на хвосте нет. Каудальные железы и спиннерета имеются.

Обсуждение. Наши особи несколько отличаются от оригинального описания (Гагарин, 1989) более короткими спикулами (26 мкм против 32-34 мкм) и числом супплементарных органов (7 против 8-11).

Распространение. Вид известен пока только из водоёмов Европейской России: отмечен в нескольких озёрах Вологодской области и побережье Рыбинского водохранилища (Гагарин, 2000а).

Tobrilus helveticus (Hofmänner 1914) (Рис. 4А)

Материал. 4 самки.

Описание. Самки: длина тела 680-2290 мкм; $a=10,3-32$; $b=5,5-7,3$; $c=8,2-13$; $c'=5$; $V=38-45\%$. Кутикула оптически гладкая, её толщина 1,5 мкм. Длина длинных головных щетинок (внешние губные сенсиллы) 8,5 мкм, длина коротких головных щетинок (собственно головные сенсиллы) 4,5 мкм. Общая длина стомы 27,5 мкм. Амфиды на уровне основания буккальной камеры. Субтерминальной щетинки на хвосте нет.

Распространение. Известен из многих водоёмов Европы; отдельные находки в Азии. Предпочитает сильно заиленные песчаные грунты пресных и солоноватых водоёмов. Обычен в пресных водоёмах европейской России.

Tobrilus gracilis (Bastian 1914) (Рис. 5)

Материал. 1 самец.

Описание. Самец: длина тела 1924 мкм; $a=38$; $b=5,3$; $c=7,4$; $c'=6,3$. Кутикула тонкая, её наибольшая ширина 2 мкм. Диаметр головы на уровне головных щетинок 31 мкм, диаметр тела на уровне середины 51 мкм. Длина длинных головных щетинок (внешние губные сенсиллы) 17 мкм, длина коротких головных щетинок (собственно головные сенсиллы) 12 мкм. Имеются соматические щетинки около 5 мкм длиной. Стома длиной 36 мкм и наибольшей шириной 14 мкм, делится на буккальную полость воронковидной формы и небольшой карман, отделённый

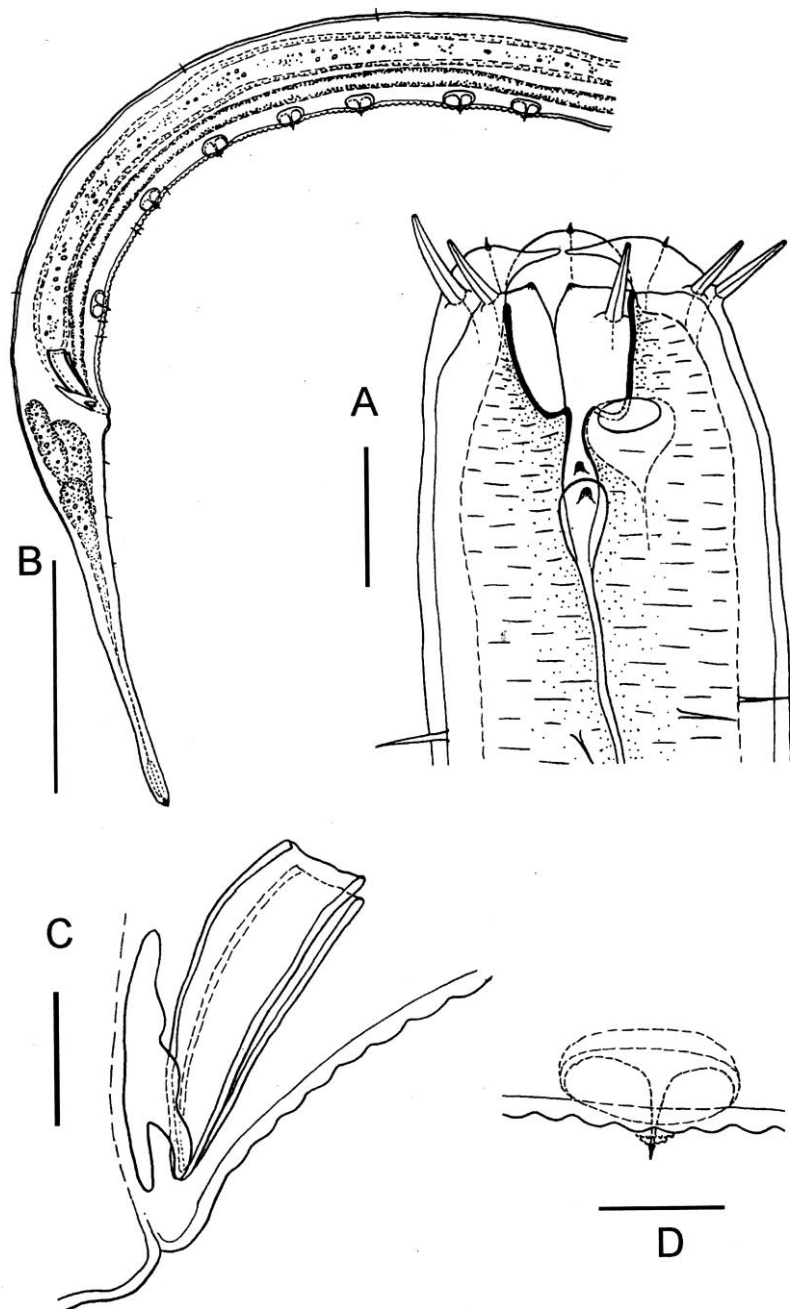


Рисунок 3. *Tobrilus tenuicaudatus*, самец: А – головной конец, В – задний конец тела, С – копулятивный аппарат, D – супплементарный орган. Масштабные линейки: А, С, D – 10 мкм, В – 100 мкм.

перегородкой. Второго кармана нет, дорсальный он находится в буккальной полости. Расстояние между вершинами онхов 7 мкм. Имеется пять преанальных супплементарных органов. Супплемент снабжён пузыревидной ампулой длиной 17 мкм и шириной 12 мкм. Самый задний супплемент немного меньше остальных. Длина спикул 42,5 мкм (по дуге), ширина 7 мкм; рулька нет.

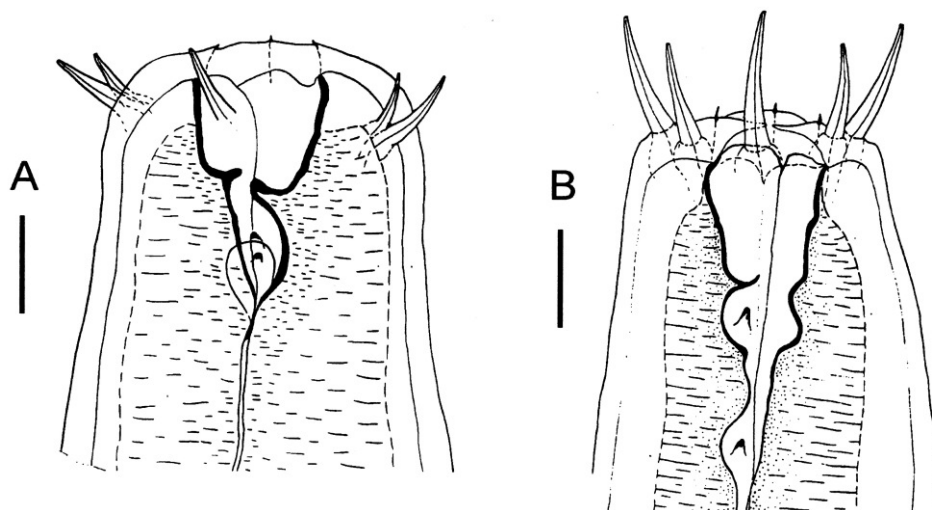


Рисунок 4. Два вида семейства Tobrilidae: А – *Tobrilus helveticus*, голова самки; В – *Neotobrilus longus*, голова самки. Масштабные линейки: А, В – 10 мкм.

Обсуждение. Наша особь по форме и размерам тела, и другим признакам хорошо соответствует описаниям вида (Цалолихин, 1983).

Распространение. Космополит. В водоёмах России повсеместно.

Род *Neotobrilus* Tsalolikhin 1981

Neotobrilus longus (Leidy 1851) (Рис. 4В)

Материал. 3 самки.

Описание. Самки: длина тела 1508-1612 мкм; $a=24,3-31$; $b=3,4-4,8$; $c=7,3-8,5$; $c'=6$, $V=?$
Кутикула гладкая, толщиной 2-3 мкм. Диаметр головы на уровне головных щетинок 24-27 мкм. Длина длинных головных щетинок (внешние губные сенсиллы) 10-11 мкм. Амфиды не видны. Редкие соматические щетинки. Буккальная камера стомы удлинённо-воронковидная; передний карман стомы широко открывается в буккальную камеру; задний карман отделён от буккальной камеры сужением. Общая длина стомы 33,5 мкм, расстояние между вершинами онхов 15 мкм.

Распространение. Обычный вид в Европе, отмечен также в Южной Африке, Северной и Южной Америке. Вид широко распространён на территории бывшего СССР (Россия, Белоруссия и Украина), обычно на слабо заиленных песчаных грунтах на небольших глубинах.

Род *Semitobrilus* Tsalolikhin 1981

Semitobrilus pellucidus (Bastian 1865) (Рис. 6)

Материал. 9 самцов и 3 самки.

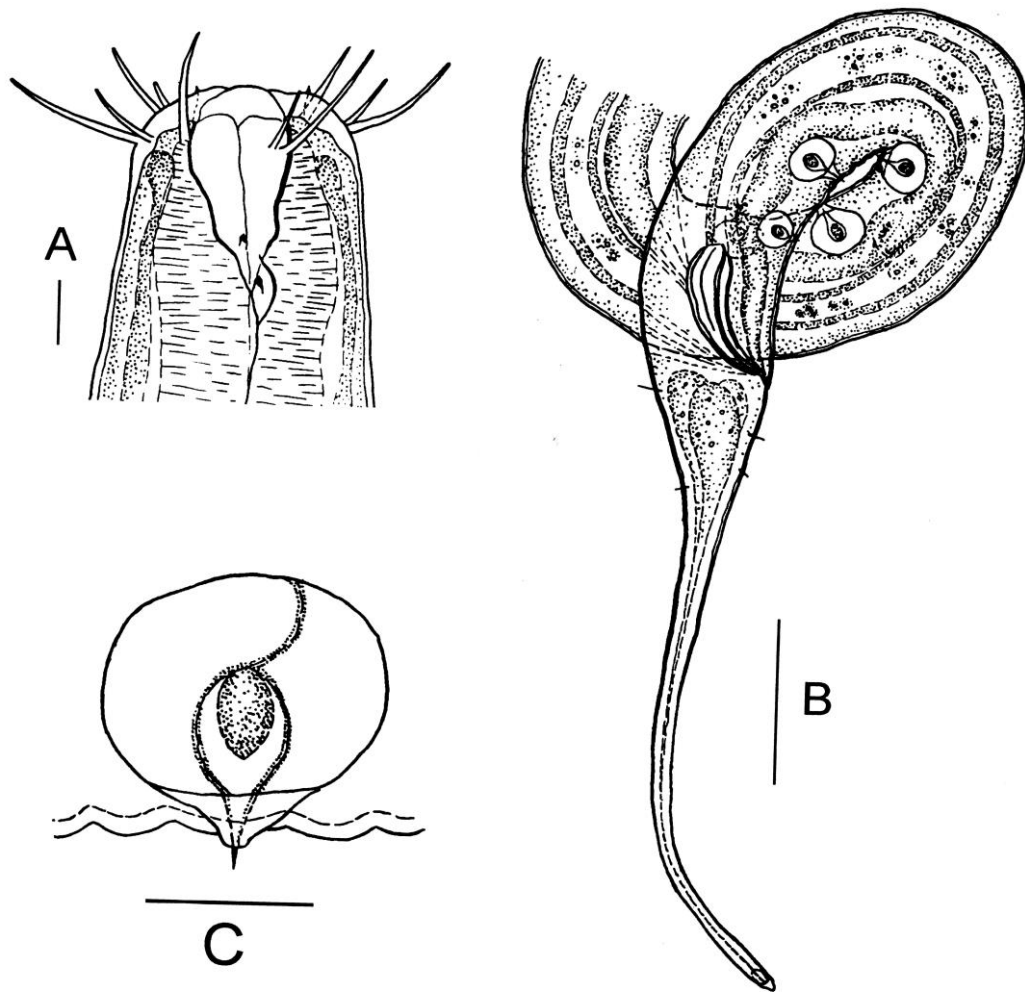


Рисунок 5. *Tobrilus gracilis*, самец: А – головной конец, В – задний конец тела, С – супплементарный орган. Масштабные линейки: А, С – 10 мкм, В – 50 мкм.

Описание. Самцы: длина тела 1560-2810 мкм; $a=35-55,4$; $b=5-7,2$; $c=5,6-9,7$; $c'=7,6$. Самки: длина тела 2288-2430 мкм; $a=38-40$; $b=5,5-7,5$; $c=5-7,5$; $c'=10$; $V=39-47\%$. Кутикула гладкая, её толщина 3 мкм. Головной конец притуплен. Длина длинных головных щетинок (внешние губные сенсиллы) 26-31 мкм (40% соответствующего диаметра тела). Амфид на уровне задней трети буккальной камеры; ширина амфида 6-8 мкм. На теле редкие соматические щетинки. Буккальная камера стомы бокаловидная, чётко отделена от переднего кармана; задний карман соединён с передним узким каналом. В каждом кармане по одному онху. Общая длина стомы 25-30 мкм; расстояние между вершинами онхов 10-15 мкм.

У самцов шесть очень мелких супплементов. Длина спикул по хорде 59,5-75 мкм.

Распространение. Обычный вид в Европе; кроме того, отмечался в Передней и Средней Азии, а также в восточной Африке. В водоёмах России повсеместно.

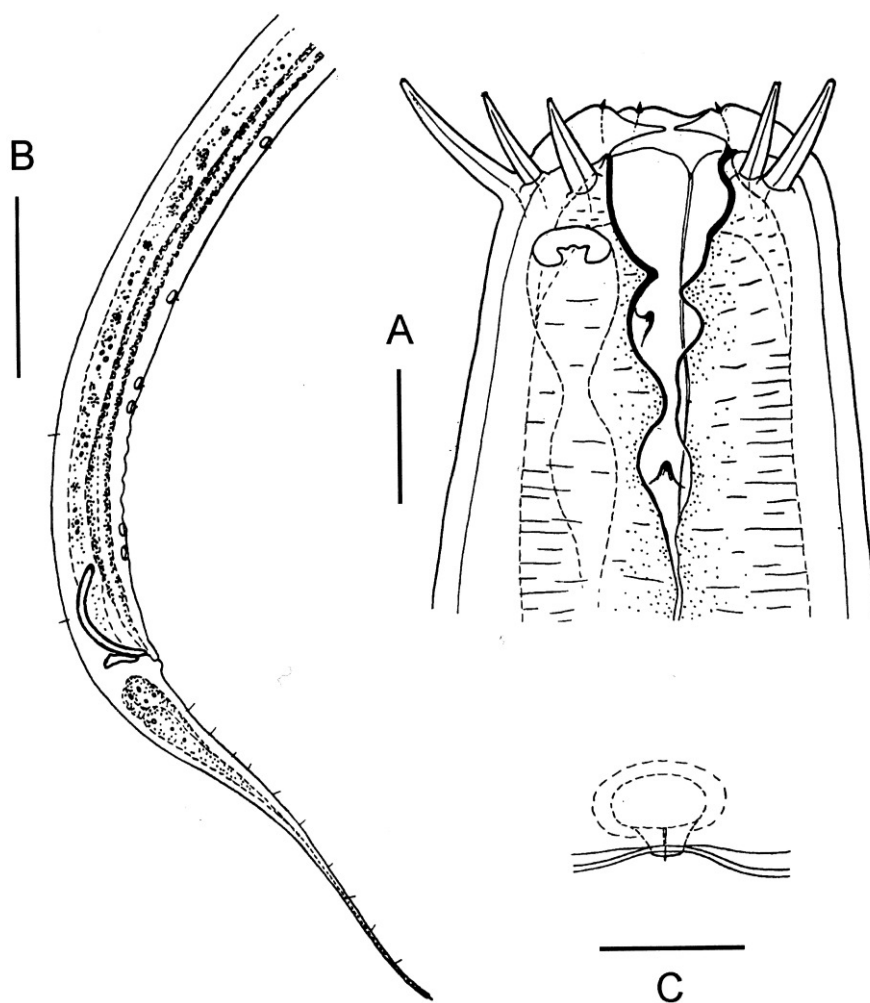


Рисунок 6. *Semitobrilus pellucidus*, самец: А – головной конец; В – задний конец тела, С – супплементарный орган. Масштабные линейки: А, С – 10 мкм, В – 50 мкм.

Семейство Tripylidae De Man 1876

Род *Tripyla* Bastian 1865

Tripyla glomerans Bastian 1865 (Рис. 7 А-С)

Материал. 2 самца и 2 самки.

Описание. Самцы: длина тела 1400-2000 мкм; $a=29-40$; $b=5,2-5,3$; $c=6,1-8$; $c'=5,8$. Самки: длина тела 2700-2800 мкм; $a=31-32$; $b=5,3-6,5$; $c=6,5-10,6$; $c'=5$; $V=48-53\%$. Кутикула кольчатая, её ширина 4 мкм в середине тела. Голова округлая, её диаметр 34 мкм. Головные сенсиллы расположены в три отдельных круга: шесть внутренних губных папилл; шесть внешних губных толстых папиллоидных щетинок, кажущихся двучленистыми; четыре тонкие головные щетинки длиной 3,5-4 мкм. Амфиды кармановидные, их отверстия поперечно-овальные, малозаметные, расположены на уровне головных щетинок. Стома очень узкая, вооружена одним онхом. Пищевод цилиндрический, без терминального бульбуса.

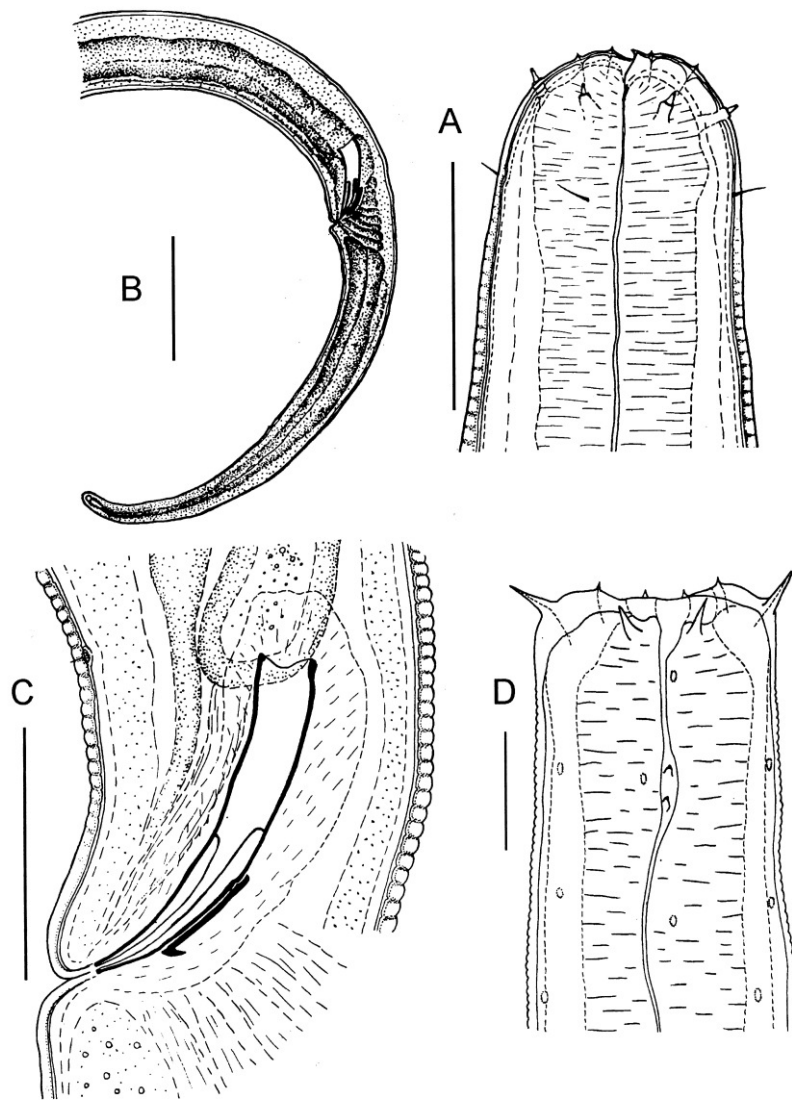


Рисунок 7. *Tripyla glomerans* и *Paratripyla intermedia*. Самец *T. glomerans*: А - головной конец тела; В - задний конец тела; С - копулятивный аппарат и самый задний супплемент. D: голова самки *P. intermedia*. Масштабные линейки: А, С - 50 мкм, В - 100 мкм, D - 10 мкм.

У самцов преанальный ряд из примерно 20 медиовентральных супплементарных органов. Они маленькие, интракутикулярные, плохо заметны. Спиккулы короткие и широкие, их средняя длина 73 мкм, ширина 14 мкм. Рулёк маленький, 18-20 мкм длиной.

Распространение. Вид очень часто регистрируется в водоёмах Европы, от Шпицбергена до Италии и от Испании до России, а также отмечался в разных частях Африки, Передней Азии и Японии. Встречается на песчаных и илисто-песчаных грунтах озёр и рек, а также во влажной почве и во мхах.

Род *Paratripyla* Brzeski 1964

Paratripyla intermedia (Bütschli 1873) (Рис. 7 D)

Материал. 3 самки.

Описание. Самки: длина тела 754-918 мкм; $a=25-30,5$; $b=3,05-4,06$; $c=4,7-7,5$; $c'=6,2$; $V=51-63\%$. Кутикула кольчатая, её ширина 1,5 мкм в середине тела. Голова усечённая, её диаметр 19 мкм. Головные сенсиллы расположены в три отдельных круга: шесть внутренних маленьких губных папилл; шесть внешних губных толстых щетинок 4 мкм длиной; четыре маленьких головные щетинки длиной около 1 мкм. Отверстия амфидов не видны. Стома очень узкая, практически не выражена, с карманом, содержащим два маленьких онха; расстояние между вершинами онхов 3 мкм.

Обсуждение. Особи из Глубокого озера в целом хорошо совпадают с описанием *P. intermedia* у Цалолихина (1983), за исключением двух деталей, диаметра головы (19 мкм против 25 мкм) и длины внешних губных щетинок (4 мкм против 7 мкм). Эти расхождения, по-видимому, отражают индивидуальную и локальную изменчивость вида.

Распространение. Вид обычен в Европе и России, а также отмечался в Северной и Южной Америке. Грунт пресных водоёмов, влажная почва, мох.

Семейство Bastianidae De Coninck 1935

Род *Bastiana* De Man 1876

Bastiana gracilis De Man 1876 (Рис. 8 А-В)

Материал. 1 самец и 1 самка.

Описание. Самец: длина тела 1612 мкм; $a=95$; $b=7,7$; $c=45$; $c'=2,94$. Самка: длина тела 1013 мкм; $a=60$; $b=5,3$; $c=25$; $c'=3,4$; $V=63\%$. Тело очень длинное и тонкое. Кутикула кольчатая, в середине тела ширина колец около 2 мкм, толщина кутикулы 1 мкм. Длина головных щетинок 5+2 мкм. Ширина амфида 3,5 мкм; амфид на расстоянии 30 мкм от переднего конца тела.

Спикулы самца слабо склеротизированы, их длина 13-14 мкм. Пять или шесть преанальных остроконических, папилловидных супплементарных органов.

Обсуждение. Наши особи в целом хорошо соответствуют имеющимся описаниям *B. gracilis*. Однако самец отличается необычно длинным телом.

Распространение. *B. gracilis* широко распространена в Европе, но известна и за пределами этого континента. Это почвенный вид, редко или случайно обнаруживающийся в воде. В нашем случае вид обнаружен на самом уресе воды.

Семейство Odontolaimidae Gerlach et Riemann 1974

Род *Odontolaimus* De Man 1880

Odontolaimus chlorurus De Man 1880 (Рис. 8 С)

Материал. 2 самки.

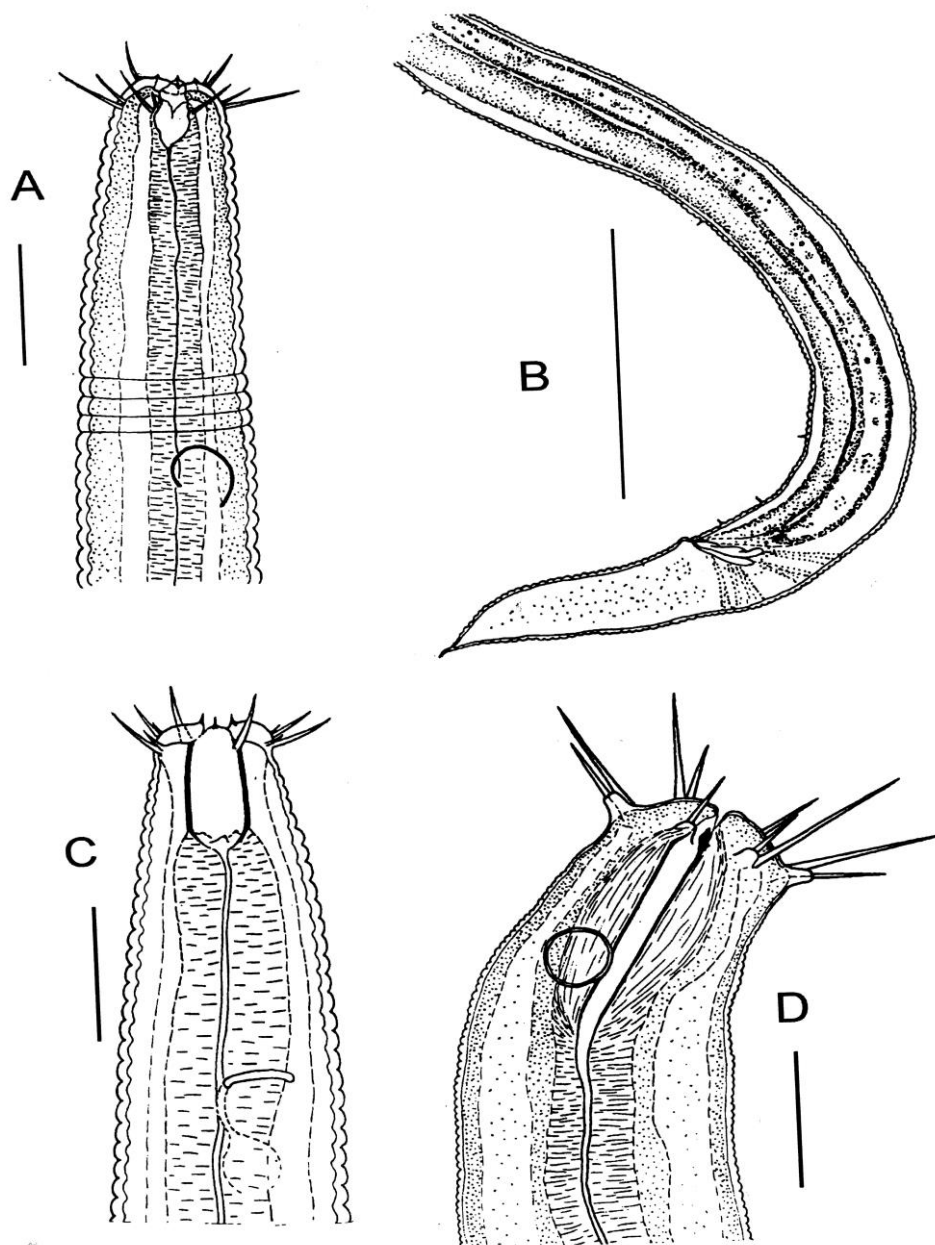


Рисунок 8. Нематоды семейств Bastianidae, Odontolaimidae и Pristmatolaimidae: А – головной конец самца *Bastiania gracilis*, В – задний конец тела самца *B. gracilis*, С - *Odontolaimus chlorurus*, голова самки, D - *Pristmatolaimus intermedius*, голова самки. Масштабные линейки: А, С, D – 10 мкм, В – 50 мкм.

Описание. Самки: длина тела 609-638 мкм; $a=25-28$; $b=6,0-6,3$; $c=3,1-3,5$; $c'=13-17$; $V=42-48\%$. Кутикула тонкая, кольчатая, её толщина в середине тела 0,5 мкм, ширина колец 0,7 мкм. На головном конце кутикула гладкая. На голове круг из десяти щетинок: две короткие латеральные и четыре пары латеромедианных; в каждой паре одна короткая (3,5 мкм) и одна длинная (7 мкм) щетинки; все шесть коротких щетинок круга на подставках. Амфид круглый; ширина амфида 3,5 мкм (25% соответствующего диаметра тела); расстояние от переднего конца тела до амфида 15

мкм. Стома узкая, удлинённая, состоит из двух отделов. Передний отдел (хейлостома) узкий, длиной 3 мкм, с небольшим дорсальным зубом. Задний отдел в виде плотной трубки длиной 15 мкм и шириной 2 мкм. Ткань фаринкса вокруг стомы расширена; задние 2/3 фаринкса расширены в виде бульбуса.

Яичники парные; вульва преэкваториальная; вагина небольшая, трубчатая, занимает 1/5 соответствующего диаметра тела. Хвост длиной 174-203 мкм, с нитевидной задней частью, загнутой вентрально; каудальные железы и спиннерета отсутствуют.

Замечания. Правильность определения не вызывает сомнений. Довольно редкий вид, известный из влажных почв Европы и северной части Азии. Вторая находка на территории России (первая – прибрежная полоса Учинского водохранилища Московской области (Гагарин, 1993)).

Семейство Prigmatolaimidae Micoletzky 1922

Род *Prigmatolaimus* De Man 1880

Prigmatolaimus intermedius (Bütschli 1873) (Рис. 8 D)

Материал. 1 самка.

Замечания. У единственной имеющейся у нас особи обломан кончик хвоста. Однако по всем другим признакам этот экземпляр совпадает с многочисленными особями из влажной почвы в двух-трёх метрах выше уреза воды, точно определённых как *P. intermedius*. Правда, у наших особей расстояние между кардием и вульвой примерно равно или немного больше (в 1,1 раза) расстояния между вульвой и анусом, тогда как по Рыссу (1988) эти расстояния должны различаться не менее, чем в 1,5 раза.

Распространение. Повсеместно распространён в водоёмах и влажных почвах России и бывшего СССР, а также в Европе и других областях. Космополит.

Семейство Rhabdolaimidae Chitwood 1951

Род *Rhabdolaimus* De Man 1880

Rhabdolaimus terrestris (De Man 1880) (Рис. 9)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 473 мкм; a=31; b=5,8; c=3,9; c'=17; V=40%. Кутикула тонкая, гладкая. Голова шириной 7 мкм, не отделена от тела, с шестью папиллами. Отверстия амфидов в виде маленькой поперечной щели, на расстоянии 14 мкм от переднего конца тела. Стома в виде простой длинной трубки шириной 1 мкм, спереди с тремя маленькими онхами. Пищевод с истмусом и терминальным бульбусом. Внутренняя кутикула бульбуса утолщена и дифференцирована. Гонады парные, симметричные. Хвост удлинённый, с каудальными железами и спиннеретой.

Обсуждение. Особь хорошо совпадает с имеющимися описаниями (Andrássy, 1984; Гагарин, 1993).

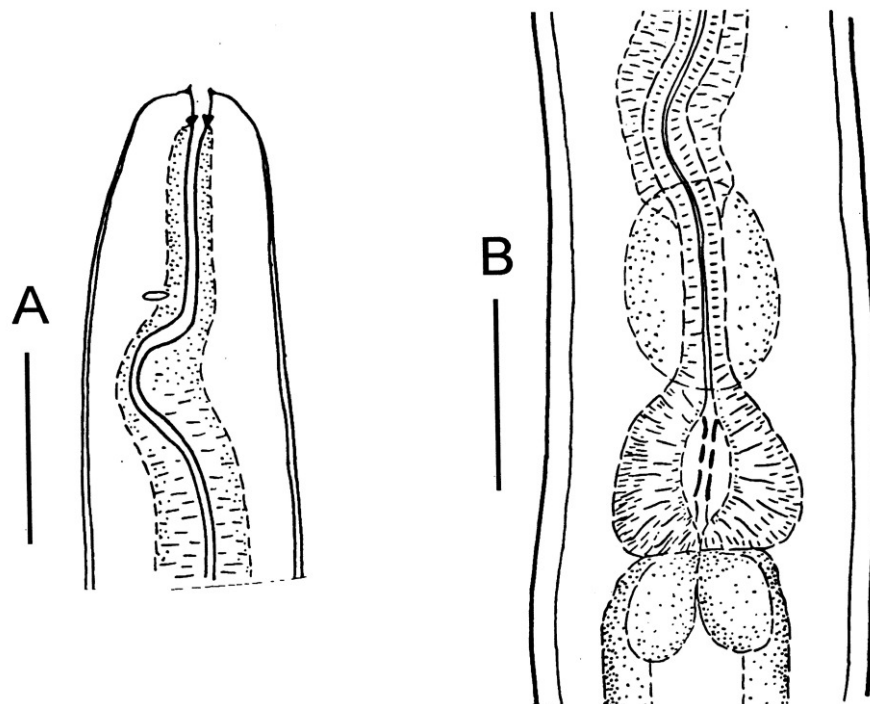


Рисунок 9. *Rhabdolaimus ferrestris*: А – головной конец, В – задняя часть пищевода и кардиальная область. Масштабные линейки: А, В – 10 мкм.

Распространение. Космополит; известен из многих районов бывшего СССР. Обнаруживается как в пресных водах, так и во влажной почве.

Семейство Dorylaimidae De Man 1876

Род *Idiodorylaimus* Andrassy 1969

Idiodorylaimus robustus Gagarin 1985 (Рис. 10 А-С)

Материал. 3 самца и 3 самки.

Описание. Самцы: длина тела 2652-4368 мкм; $a=32-59$; $b=4-4,9$; $c=68-91$; $c'=1$. Самки: длина тела 4836-5148 мкм; $a=25-31$; $b=5,1-6,6$; $c=16,5-21$; $c'=5-6$; $V=40-44\%$. Кутикула очень толстая, до 9-10 мкм в толщину в середине тела. Рёбра кутикулы практически не видны. На головном конце кутикула пронизана двумя парами пор, по паре с каждой стороны от копыя. Голова шириной 26 мкм. Диаметр тела в области кардия в 5-7 раз превышает головной диаметр. Копыё в среднем длиной 50 мкм, шириной 7 мкм; отверстия копыя длиной 20 мкм (40% всей длины копыя). Продолжение копыя той же длины, что само копыё. Направительное кольцо двойное.

У самца длина спикул 90 мкм (по хорде), ширина спикул 10-17 мкм; рулька нет. Около 30 преанальных медиовентральных суппLEMENTОВ, они расположены в непрерывный ряд.

Обсуждение. Наши особи хорошо совпадают с описаниями этого вида из разных местообитаний на территории бывшего СССР (Гагарин, 1992).

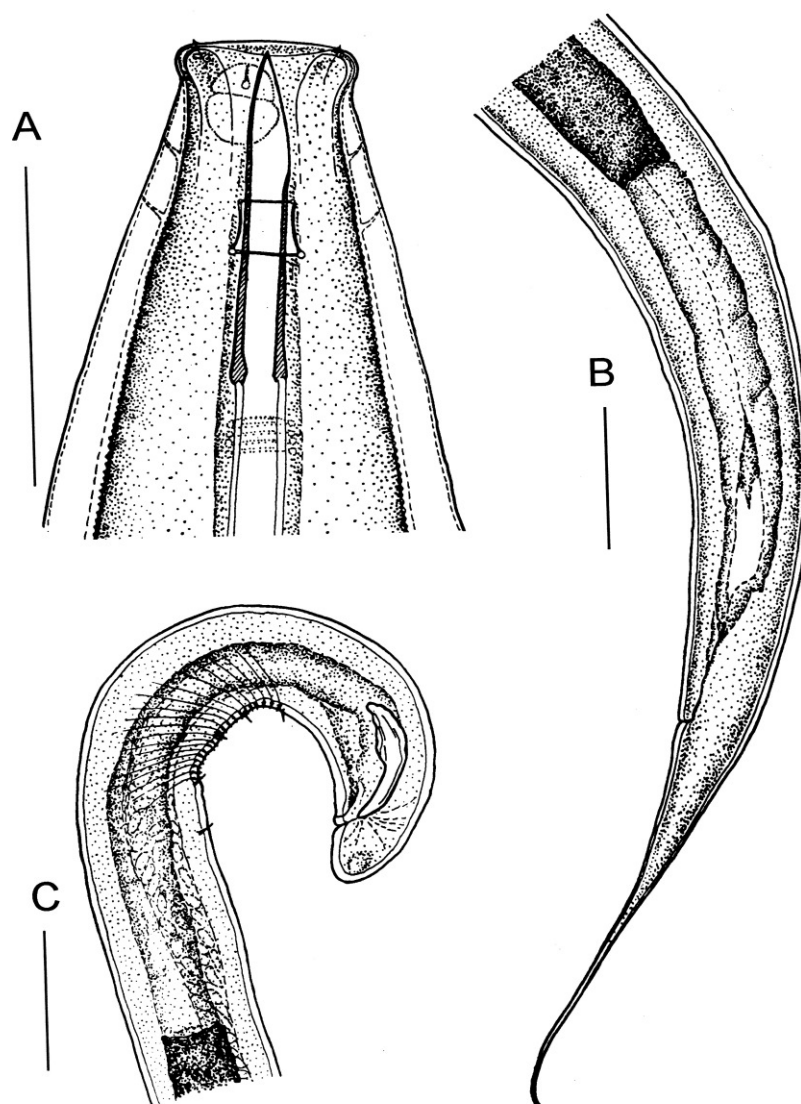


Рисунок 10. *Idiodorylaimus robustus*: А – головной конец, В – задний конец тела самки, С – задний конец тела самца. Масштабные линейки: А – 50 мкм, В, С. – 100 мкм.

Распространение. Вид первоначально обнаружен в пойменном водоёме реки Москвы (Московская область), затем зарегистрирован в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах реки Волги, а также в реке Оби (Западная Сибирь) (Гагарин, 1992, 2000а).

Род *Crocodyrylaimus* Andr ssy 1988

Crocodyrylaimus flavomaculatus Linstow 1876 (Рис. 11 А -С)

Материал. 3 самца.

Описание. Самцы: Длина тела 1794-2652 мкм; a=56-78; b=4,8-4,9; c=86-105; c'=1. Кутикула тонкая, её толщина в середине тела 1-1,5 мкм. Диаметр головы 12 мкм Губная область угловатая, слегка обособлена. Длина копыя 16 мкм, ширина 1,7-2 мкм, отверстие занимает почти половину

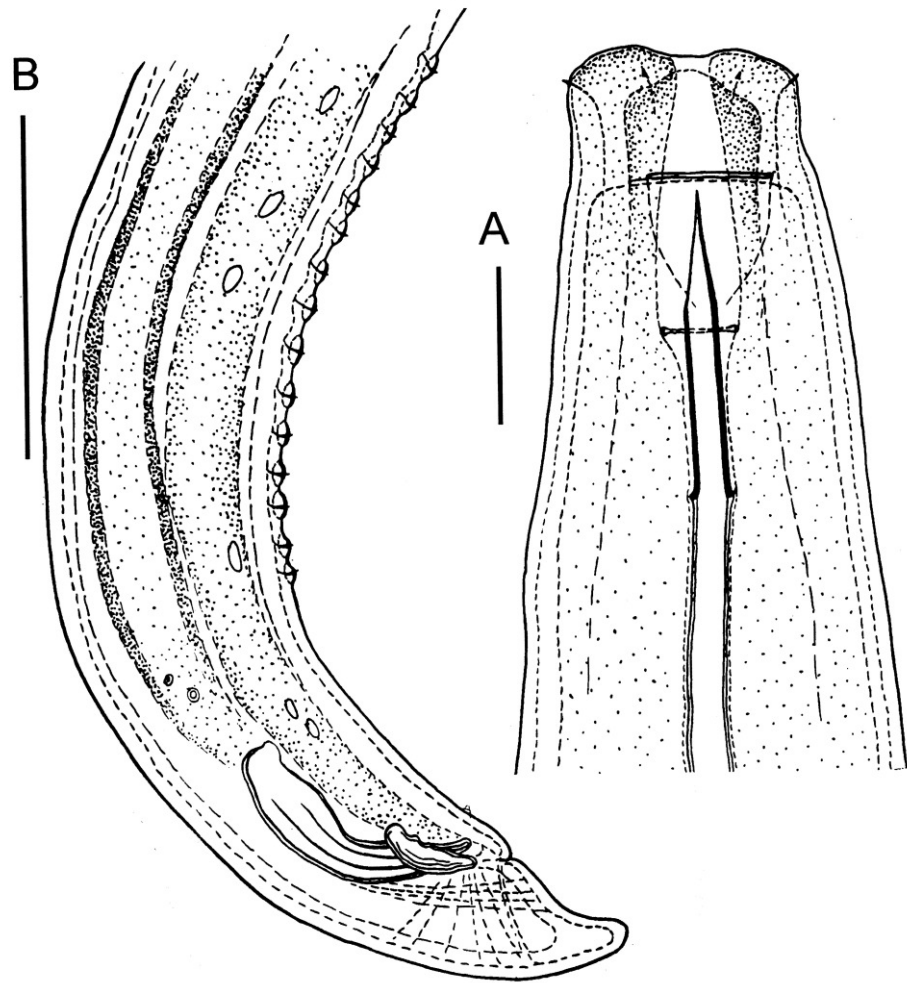


Рисунок 11. *Crocodorylaimus flavomaculatus*, самец: А – голова, В – задняя часть тела. Масштабные линейки: А – 10 мкм, В – 50 мкм.

длины копы. Отверстие амфида неразлично. Направительное кольцо одиночное. Продолжение копы почти в два раза длиннее самого копы.

Имеется 15 преанальных медиовентральных суппLEMENTОВ, расположенных в ряд, который начинается на расстоянии 2,5 анальных диаметров от ануса. Спикулы изогнутые, широкие, длиной 35 мкм (по хорде) и шириной 6 мкм, с боковыми опорными придатками. Хвост заметно изогнут вентрально.

Распространение. Космополит. Широко распространён в водоёмах бывшего СССР.

Семейство Crateronematidae Siddiqi 1969

Род *Chrysonemoides* Siddiqi 1969

Chrysonemoides holsaticus (Schneider 1925) (Рис. 12 А-В)

Материал. 1 самец.

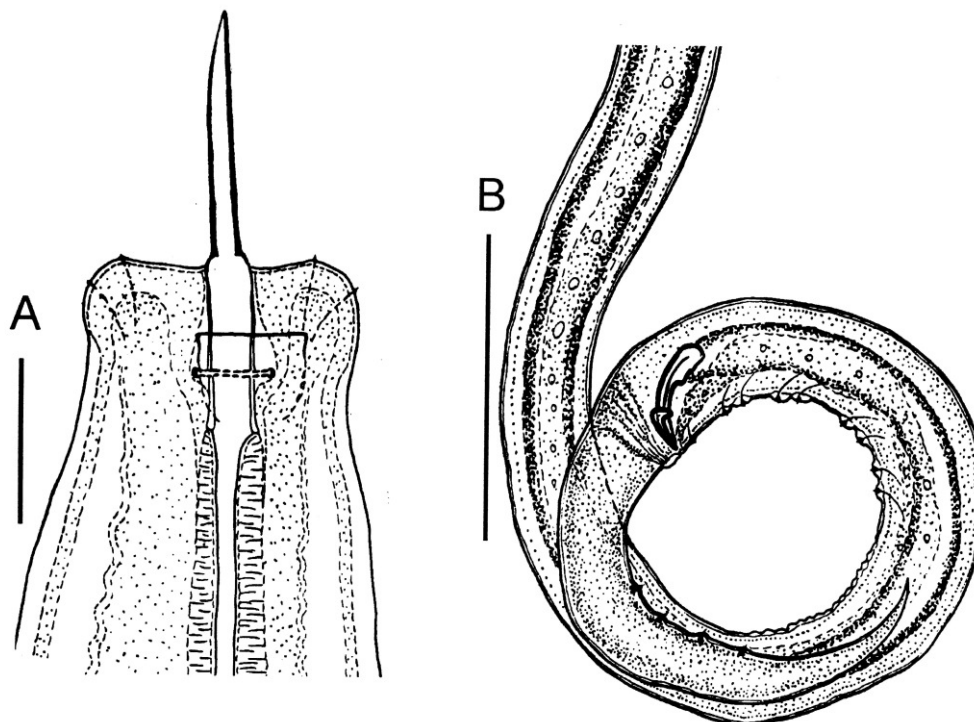


Рисунок 12. *Chrysonemoides holsaticus*, самец: А – голова, В – задняя часть тела. Масштабные линейки: А – 10 мкм, В – 100 мкм.

Описание. Самец: длина тела 2600 мкм; $a=72$; $b=7,1$; $c=12,5$; $c'=6$. Кутикула очень тонкая, около 1 мкм в толщину в середине тела. Губная область округлая, слегка обособлена от тела. Диаметр головы 15 мкм, что в 2,3 раза меньше диаметра тела на уровне кардия. Амфид кармановидный, его отверстие в виде поперечной щели шириной 6 мкм. Копьё осевое, правильной формы, длиной 15 мкм, шириной 1,7 мкм; продолжение копья несколько короче – 9 мкм. Направительное кольцо одиночное.

Спикулы изогнутые, широкие, длиной 36 мкм (по хорде), шириной в среднем 7 мкм; имеются опорные придатки. Имеются восемь медиовентральных преанальных супплементов, сближенных по два, один аданальный супплемент. Все супплементарные органы довольно слабые, папиллоидные. На хвосте четыре пары субвентральных папилл. Хвост удлинённо-конический, вентрально изогнутый.

Обсуждение. Наша особь, в общем, соответствует описанию, приведённому Гагариным (1992). Несколько расходятся значения индексов “b” и “c” (7,1 и 12,5 против соответственно 5-5,6 и 14,8-15,3). Продолжение копья у нашей особи 9 мкм, что значительно короче, указанного у Гагарина (22-28 мкм).

Распространение. Распространён довольно широко, включая Европейскую Россию. Приурочен к ризосфере водных растений.

Семейство Actinolaimidae Thorne 1939

Род *Neoactinolaimus* Thorne 1967

Neoactinolaimus duplicitatus (Thorne 1967) (Рис. 13 А-С)

Материал. 3 самца и 3 самки.

Описание. Самцы: длина тела 2964-3978 мкм; $a=51-69$; $b=4,2-6,7$; $c=114-180$; $c'=1$. Самки: длина тела 2964-3900 мкм; $a=48-56$; $b=3,8-6,3$; $c=9,5-12,5$; $c'=8$; $V=40-47\%$. Кутикула тела 2,5-3 мкм толщиной. Губная область практически не обособлена. Диаметр головы 20-21 мкм, что в 3-3,5 раза меньше диаметра тела на уровне кардия. Копьё длиной 28 мкм, шириной 3,5 мкм, длина отверстия 12-14 мкм, то есть почти половина длины копья; продолжение копья в 2-2,5 раза длиннее самого копья. Направительное кольцо одинарное. Стома со склеротизированными стенками; длина стомы 20 мкм, а максимальная ширина 15-17 мкм. Большую часть объёма стомы занимают мощные неподвижные зубы.

Спикулы самца длиной 60 мкм, их максимальная ширина 10 мкм. Супплементарные органы папилловидные, расположены в три группы, разделённые промежутками: в передней семь-восемь, в средней один-два, в задней группе шесть-семь органов. Между последней группой супплементов и анусом расположены три пары субвентральных преанальных папилл.

Обсуждение. Наши особи по промерам почти полностью совпадают с данными Гагарина (1992, Учинское водохранилище Московской области), за исключением индекса "а". Для самцов Гагарин приводит величины $a=36,2-42,0$ против 51-69, для самок $a=39,1-42,7$ против 48-56.

Распространение. Вид довольно широко распространён в Европе и европейской России (Гагарин, 1992, 2000а). По данным Гусакова (2001) и Гагарина (20016) *N. duplicitatus* в основном приурочен к водоёмам с водой кислой реакции.

Семейство Mononchidae Filipjev 1934

Род *Mononchus* Bastian 1865

Mononchus truncatus Bastian 1865 (Рис. 14)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 1768 мкм; $a=33$; $b=3,4$; $c=8,5$; $c'=5$; $V=54\%$. Кутикула гладкая, толщиной 2,5 мкм в середине тела. Голова угловатая, диаметром 27 мкм. Стома бочковидная, её длина 44 мкм, а максимальная ширина 27 мкм. имеется мощный дорсальный онх в передней половине стомы. Отверстия амфидов незаметны. Хвост длинный, изогнут вентрально; имеются спиннерета и каудальные железы.

Обсуждение. Наша особь хорошо соответствует видовому диагнозу (Гагарин, 1993).

Распространение. Космополит. Часто отмечался в пресных водоёмах бывшего СССР – Европейской России, Украины и Грузии (Гагарин, 1993, 2000а).

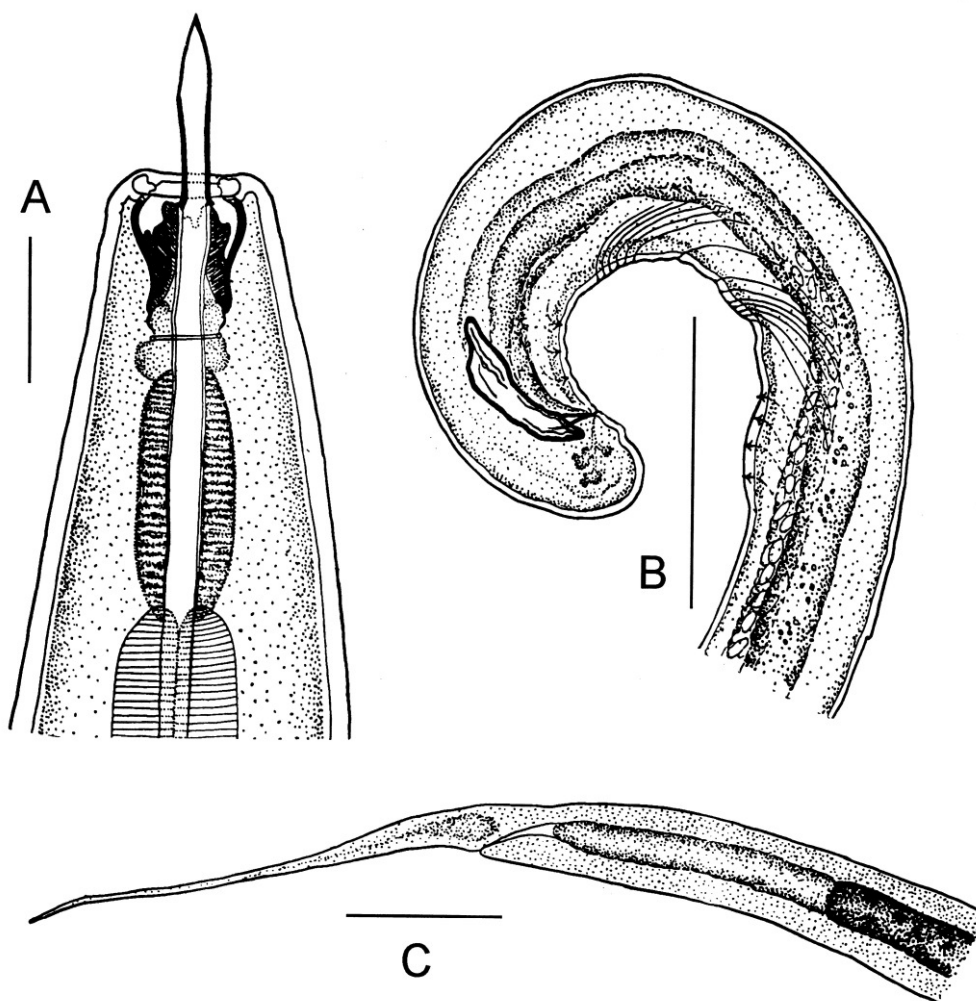


Рисунок 13. *Neoactinolaimus duplicidentatus*: А – голова самца, В – задняя часть тела самца, С – задняя часть тела самки. Масштабные линейки: А – 20 мкм, В, С. – 100 мкм.

Семейство Ethmolaimidae Filipjev et Stekhoven 1941

Род *Ethmolaimus* De Man 1880

Ethmolaimus pratensis De Man 1880 (Рис. 15 А-В)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 972 мкм; $a=31$; $b=6$; $c=9$; $c'=5$; $V=51\%$. Кутикула кольчатая, с точечными склероциями. Голова не обособлена. Длина головных щетинок 6 мкм, диаметр головы на их уровне 10 мкм. Амфиды в виде спирали в один оборот, шириной 7 мкм, расположены на уровне середины стомы. Общая длина стомы 17 мкм. В передней части стомы три зуба. Пищевод с кардиальным бульбусом.

Обсуждение. Признаки особи хорошо совпадают с описаниями вида (Andrássy, 1984; Гагарин, 1993).

Распространение. Встречается практически по всему миру в пресных водоёмах, реже в почве.

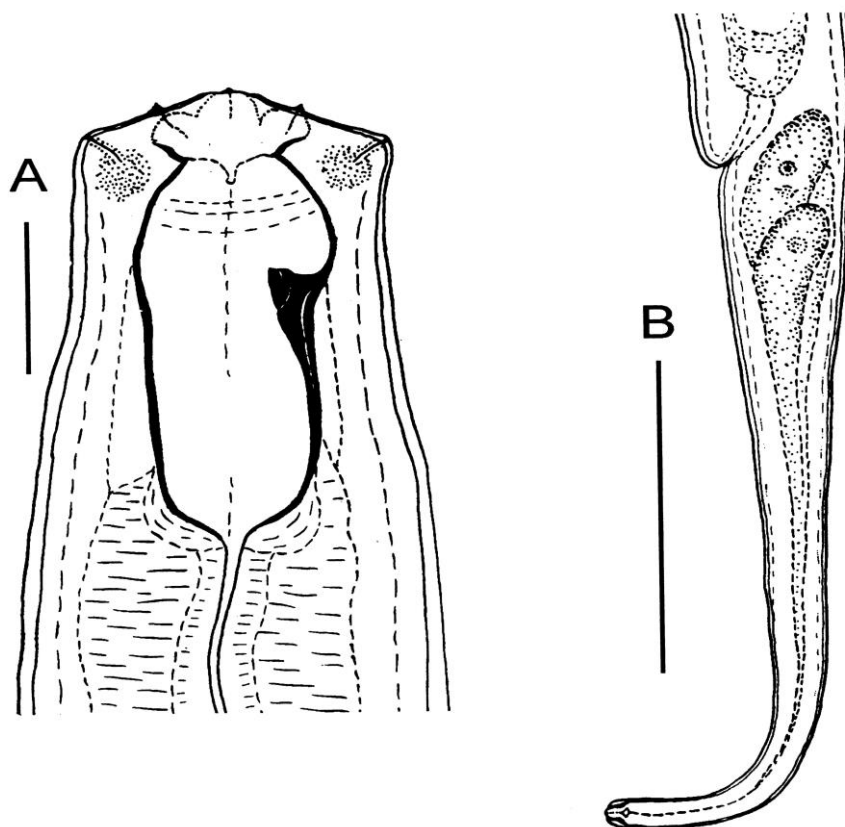


Рисунок 14. *Mononchus truncatus*, самка: А – головной конец, В – хвост. Масштабные линейки: А – 20 мкм, В – 100 мкм.

Семейство Desmodoridae Filipjev 1922

Род *Prodesmodora* Micoletzky 1923

Prodesmodora circulata Micoletzky 1923 (Рис. 15 С)

Материал. 2 самки.

Описание. Самки: длина тела 905-1012 мкм; $a=26-27$; $b=8.4-9.4$; $c=6.7-6.8$; $c'=7$; $V=35-40\%$.

Кутикула кольчатая; ширина колец в середине тела 1 мкм. Голова не обособлена. Длина головных щетинок 4 мкм, диаметр головы на их уровне 17 мкм. Амфиды шириной 4 мкм (20% соответствующего диаметра тела), расположены сразу позади заднего окончания ротовой полости. Стома со склеротизированными стенками; в задней, цилиндрической части стомы три маленьких онха; общая длина стомы 8.5 мкм. Пищевод мускулистый; кардиальный бульбус с утолщенной и уплотнённой внутренней кутикулой.

Обсуждение. Признаки особи совпадают с описаниями вида (Andrássy, 1984; Гагарин, 1993), если не считать незначительных расхождений в пропорциях тела.

Распространение. Космополит. Известен в водоёмах России (Европейская часть, Дальний Восток) и Ближнего зарубежья (Украина и Узбекистан) (Гагарин, 1993, 2000а).

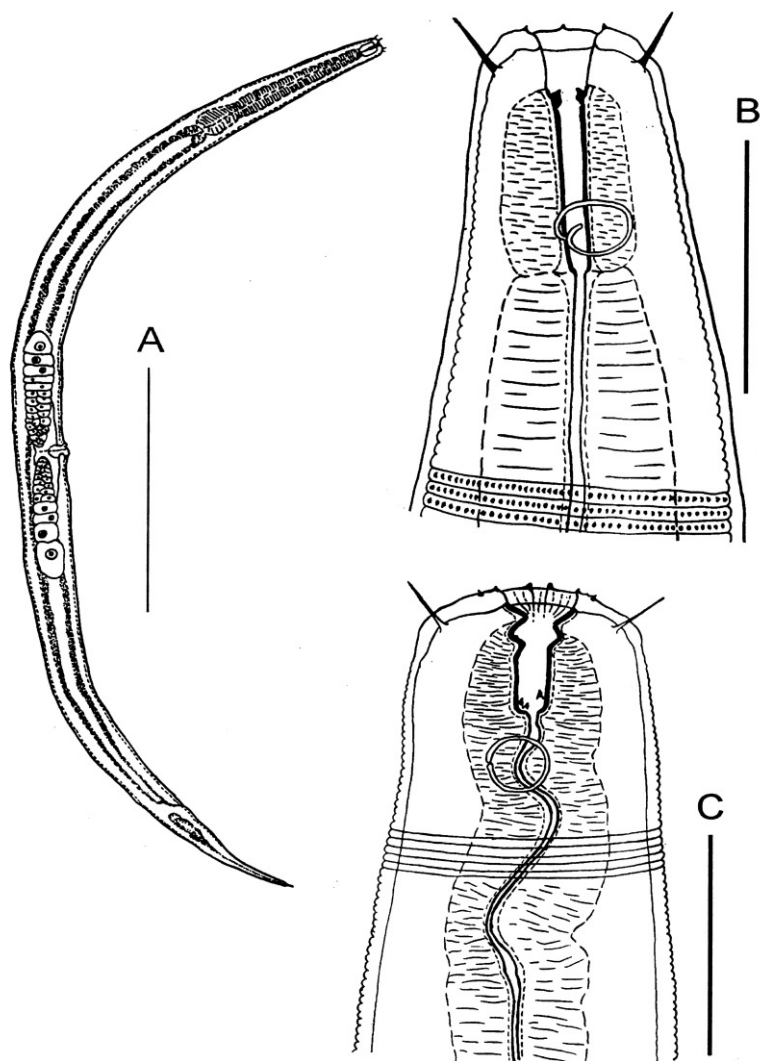


Рисунок 15. Нематоды семейств Ethmolaimidae и Desmodoridae: А – общий вид самки *Ethmolaimus pretensis*, головной конец самки *E. pratensis*, С – головной конец самки *Prodesmodora circulata*. Масштабные линейки: А – 100 мкм, В, С – 10 мкм.

Семейство Monhysteridae De Man 1876

Род *Monhystera* Bastian 1865

Monhystera stagnalis Bastian 1865 (Рис. 16 А)

Материал. 5 самок.

Описание. Самки: длина тела 918-1134 мкм; $a=25-31$; $b=4,8-6,2$; $c=4,9-5,6$; $c'=10$; $V=53-63\%$.

Кутикула гладкая, её толщина в середине тела 1,5 мкм. Голова спереди тупо усечённая, шириной 12 мкм. Длина головных щетинок около 4 мкм. Амфид шириной 5 мкм, что составляет 33% соответствующего диаметра тела. Расстояние от переднего конца головы до центра амфида 14 мкм. Стома узкая, плохо заметная. Диаметр тела на уровне кардия 30-31 мкм. Хвост в передней трети конический, далее нитевидный; каудальные железы и спиннерета имеются.

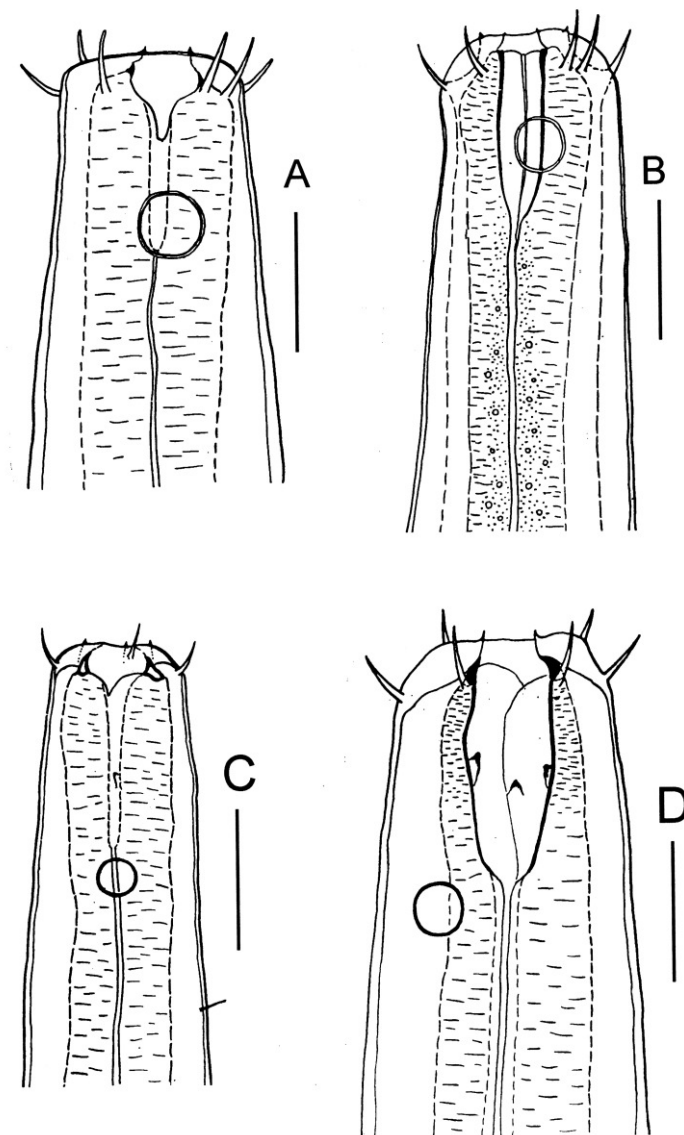


Рисунок 16. Нематоды семейства Monhysteridae: А – головной конец самки *Monhystera stagnalis*, В – головной конец самки *M. paludicola*, С – головной конец самки *Tridentulus bidenticulatus*, D - головной конец *T. floreanae*. Масштабные линейки: А – D - 10 мкм.

Обсуждение. Признаки наших особей в целом хорошо совпадают с описаниями вида, приведёнными Андраши (Andrássy, 1984) и Гагариным (1993).

Распространение. Космополитический пресноводно-почвенный вид. Широко известен в бывшем СССР (Гагарин, 1993, 2000а).

Monhystera paludicola De Man 1881 (Рис. 16 В)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 962 мкм; $a=33$; $b=6,2$; $c=5,3$; $c'=10,7$; $V=60\%$. Кутикула гладкая, тонкая, её толщина в середине тела 0,8 мкм. Голова спереди округлая, шириной 12 мкм. Длина головных щетинок 4 мкм. Амфид шириной 5 мкм, что составляет 30% соответствующего диаметра тела. Расстояние от переднего конца головы до центра амфида 8 мкм. Стома коническая, её максимальная ширина 3,5 мкм, а длина 13,5 мкм. Диаметр тела на уровне кардия 25,5 мкм. Хвост конический; каудальные железы и спиннерета имеются.

Обсуждение. У нашей особи не различимы пигментные пятна (глазки), считающиеся характерным признаком вида (Andr ssy, 1984; Гагарин, 1993). Однако, пигментные пятна подвержены локальной изменчивости, а с другой стороны, могут выцветать. В остальном наша особь хорошо соответствует описаниям вида.

Распространение. Космополитический вид, многократно отмечавшийся на территории бывшего СССР (Гагарин, 1993, 2000).

Род *Tridentulus* Euvalem et Coomans 1995

Tridentulus bidenticulatus (Gagarin, 1997) (Рис. 16 С)

Материал. 2 самки.

Описание. Самка: длина тела 690 мкм; $a=37$; $b=4,1$; $c=4,0$; $c'=15$; $V=61\%$. Кутикула тонкая, гладкая, её толщина в середине тела 1 мкм. Голова спереди усечённая, шириной 10 мкм. Длина головных щетинок около 3,5 мкм. Амфид маленький, шириной 3 мкм, что составляет 25% соответствующего диаметра тела. Расстояние от переднего конца головы до центра амфида 15 мкм. Стома хорошо выражена, узкая, с маленькими онхами в передней трети. Хвост удлинённо-конический; каудальные железы и спиннерета имеются.

Обсуждение. Особи соответствуют оригинальному описанию (Gagarin, 1997).

Распространение. До настоящего времени вид был известен только из типового местонахождения, небольшого тундрового водоёма на Новой Земле (Gagarin, 1997).

Tridentulus floreanae Euvalem et Coomans 1995 (Рис. 16 D)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 648 мкм; $a=25$; $b=4,8$; $c=6$; $c'=6,3$; $V=65\%$. Кутикула гладкая, её толщина в середине тела 1,5 мкм. Голова спереди не обособлена от тела, её ширина 14 мкм. Длина головных щетинок 5 мкм. Амфид шириной 3 мкм, что составляет 17% соответствующего диаметра тела. Расстояние от переднего конца головы до центра амфида 20 мкм. Стома со склеротизированными стенками и тремя небольшими онхами. Хвост удлинённо-конический; каудальные железы и спиннерета имеются; кончик хвоста вентрально изогнут.

Обсуждение. Особь соответствует оригинальному описанию (Gagarin, 1997).

Распространение. Впервые вид обнаружен на одном из островов Галапагосского архипелага (Eyualem & Coomans, 1995), в восточной части Тихого океана, у экватора. Следующие находки сделаны в Арктике, в тундровом водоёме на островах Новая Земля (Gagarin, 1997), в озере Курильское на полуострове Камчатка (Гагарин, 2000б) и в небольшом ручье, впадающем в озеро Бива, в Японии (Гагарин, 2001а).

Семейство Leptolaimidae Oerley 1880

Род *Aphanolaimus* De Man 1880

Aphanolaimus aquaticus (Daday 1897) (Рис. 17 А-В)

Материал. 1 самец.

Описание. Самец: длина тела 957 мкм; $a=38$; $b=4,6$; $c=8$; $c'=7$. Кутикула с грубой кольчатостью. Ширина колец в середине тела 1,5 мкм. Длина головных щетинок 7 мкм. Диаметр головы на их уровне 7 мкм. Амфиды очень большие, округлые, шириной 7 мкм. Расстояние от переднего конца тела до центра амфида 7 мкм. Семь трубчатых преанальных супплементов. Длина спикул 31 мкм, длина рулька 12 мкм.

Обсуждение. Признаки нашего экземпляра хорошо совпадают с описаниями вида (Andrássy, 1984; Гагарин, 1993).

Распространение. Космополит, широко многократно обнаруживавшийся также в водоёмах бывшего СССР (Гагарин, 1993, 2000а). Встречается в донных осадках пресных водоёмов и во влажной почве (Coomans & De Waele, 1983).

Род *Aphanonchus* Coomans et Raski 1991

Aphanonchus sp. (Рис. 17 С)

Материал. 2 самки.

Описание. Самки: длина тела 1132-1274 мкм; $a=33-34$; $b=5,8-6$; $c=6,9-7$; $c'=8,6-9$; $V=45-47\%$. Кутикула толстая, грубо-кольчатая, её толщина в середине тела до 1,5 мкм, ширина колец 2 мкм. Ширина головы у основания головных щетинок 8 мкм. Длина головных щетинок 7 мкм. Амфид имеет подковообразную форму, его ширина 4 мкм или 40% от соответствующего диаметра тела. Расстояние от переднего конца тела до центра амфида 7 мкм. В матках яйца и эмбрионы на разных стадиях развития. Хвост конический, с каудальными железами и спиннеретой. Стома маленькая, её задняя часть с параллельными склеротизированными стенками.

Обсуждение. Точное определение невозможно, поскольку в роде *Aphanonchus* виды различаются по самцам.

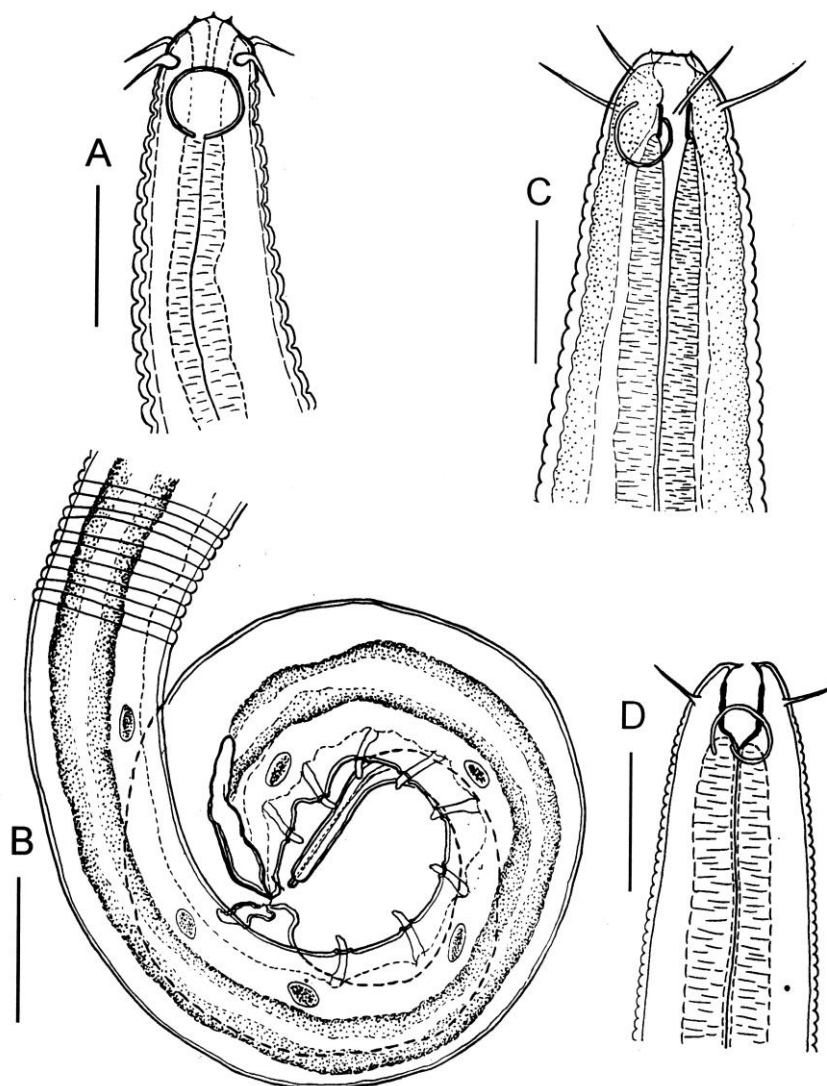


Рисунок 17. Нематоды семейства Leptolaimidae: А – головной конец самца *Aphanolaimus aquaticus*, В – задний конец тела самки *A. aquaticus*, С – головной конец самки *Aphanonchus*, D – головной конец самки *Paraphanolaimus behningi*. Масштабные линейки: А, С, D – мкм, В – 50 мкм.

Род *Paraphanolaimus* Micoletzky 1923

Paraphanolaimus behningi Micoletzky 1923 (Рис. 17 D)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 1201 мкм; $a=33$; $b=5$; $c=7,4$; $c'=9,5$; $V=49\%$. Кутикула тонкая, кольчатая; ширина колец в середине тела 1,5 мкм. На головном конце кутикула гладкая. Диаметр головы на уровне головных щетинок 7 мкм. Длина головных щетинок 3 мкм. Амфид шириной 4 мкм, расположен на уровне нижней части стомы. Пищевод тонкий, слабомускулистый. Вдоль тела расположены 23 пары бесцветных паралатеральных желёз.

Обсуждение. Признаки особи полностью совпадают с описаниями *P. behningi* (Andrássy, 1984; Гагарин, 1993).

Распространение. Космополит; в водоёмах бывшего СССР встречается повсеместно (Гагарин, 1993, 2000а).

Семейство Chronogasteridae Gagarin 1975

Род *Chronogaster* Cobb 1913

Chronogaster typicus De Man 1921 (Рис. 18 А-В)

Материал. 2 самки.

Описание. Самки: длина тела 1300-1431 мкм; a=68-70; b=5,3-5,6; c=8,3-8,8; c'=12; V=48%.

Кутикула кольчатая, ширина колец в середине тела 3 мкм. Головные щетинки 8,5 мкм длиной. Амфид дуговидный, его ширина 3,5 мкм, расстояние от переднего конца тела до амфида 8 мкм. Стома с сильно склеротизированными стенками, её длина 9 мкм, а максимальная ширина 3 мкм. Пищевод с узким, ясно выраженным истмусом. Базальный бульбус пищевода длиной 25 мкм и шириной 13 мкм; внутри бульбуса склеротизированный спиральный дробильный аппарат. Единственный яичник передний, антидромный; задней матки нет. Хвост удлинённый, изогнут вентрально; на конце хвоста маленький шипик (мукро).

Обсуждение. Признаки наших особей хорошо совпадают с опубликованными описаниями (Andrássy, 1984; Raski & Maggenti, 1984; Гагарин, 1993).

Распространение. Вид широко распространён в водоёмах мира, в том числе и бывшего СССР.

Семейство Plectidae Örley 1880

Род *Anaplectus* De Coninck et Stekhoven 1933

Anaplectus grandepapillatus (Ditlevsen 1928) (Рис. 18 С-Д)

Материал. 2 самца.

Описание. Самцы: длина тела 1430-1482 мкм; a=38-50; b=5,2-6,1; c=17-18,3; c'=2,3-2,6.

Кутикула кольчатая; ширина колец в середине тела до 1,5 мкм; толщина кутикулы до 2 мкм. Голова не обособлена от туловища. Длина головных щетинок 3 мкм, диаметр тела на их уровне 16 мкм. Амфид в виде поперечной щели шириной около 5 мкм, что составляет 33% соответствующего диаметра тела; амфид расположен примерно на уровне середины ротовой полости. Стома длиной 22 мкм, чётко разделена на хейлостому и эзофагостому. Передняя часть эзофагостомы длиной 6 мкм, бочковидная, с двумя расширениями. Задняя часть эзофагостомы удлинённо-воронковидная, её длина 16 мкм. Пищевод подразделён на корпус, истмус и бульбус. Имеются латеральные гиподермальные железы, они идут в четыре ряда вдоль всего тела. Выводные протоки гиподермальных желёз склеротизированы. Самая передняя латеральная пора

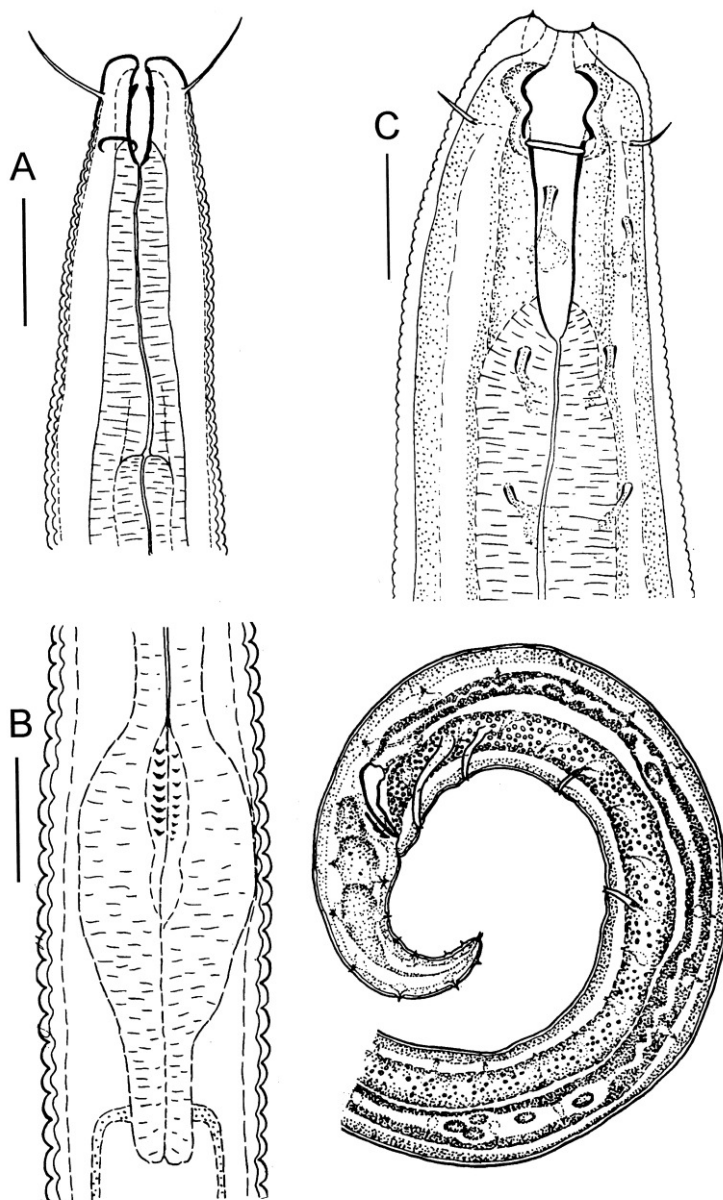


Рисунок 18. Нематоды семейств Chronogasteridae Plectidae: А – головной конец самца *Chronogaster typicus*, В – задняя часть пищевода и кардинальная область самки *C. typicus*, С – головной конец самца *Anaplectus grandepapillatus*, D – задняя часть тела самца *A. grandepapillatus*. Масштабные линейки: А, В, С – 10 мкм; D – 100 мкм.

на расстоянии 3,5 мкм позади амфида. Семенники противопоставленные. Имеются четыре преанальных супплементарных органа в виде кутикулярных трубок; длина супплементов, спереди назад, 17 мкм, 17 мкм, 19 мкм, 34 мкм. Длина спикул 31 мкм, длина рюлька 15 мкм. На хвосте шесть пар субвентральных папилл. Имеются каудальные железы и спиннерета.

Обсуждение. Признаки наших особей полностью совпадают с описаниями вида (Andrássy, 1984).

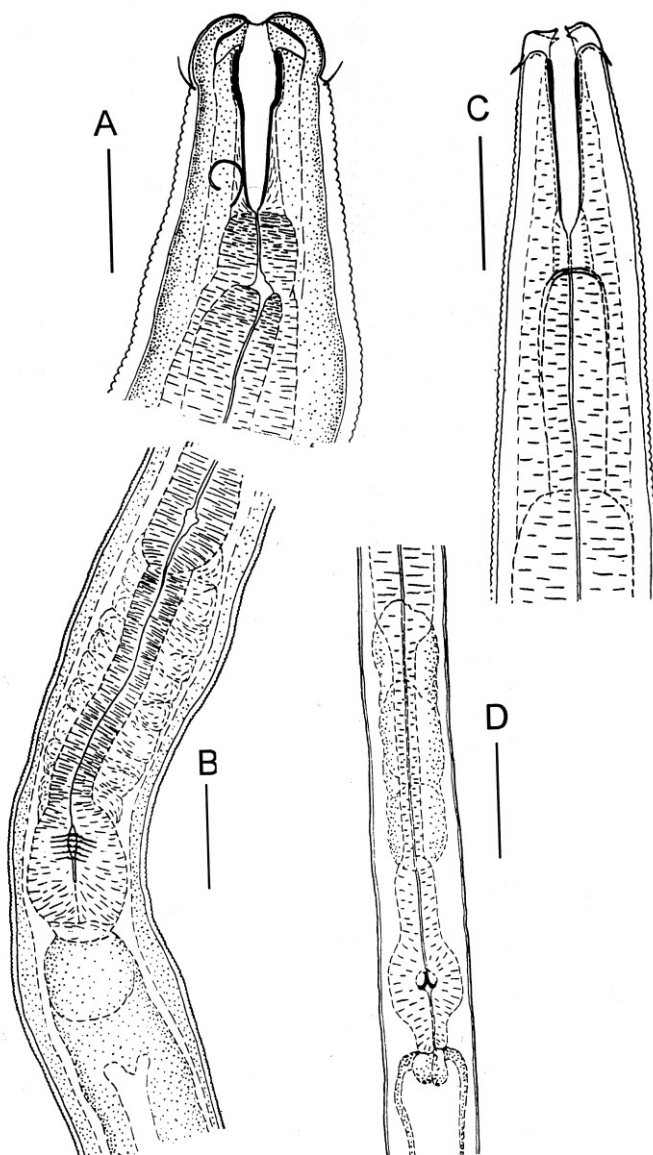


Рисунок 19. Нематоды рода *Plectus*: А – головной конец самки *P. opisthocirculus*, В – задняя часть пищевода и кардиальная область самки *P. opisthocirculus*, С – головной конец самки *P. tenuis*, D – задняя часть пищевода и кардиальная область самки *P. tenuis*. Масштабные линейки: А, С – 10 мкм, В, D – 20 мкм.

Распространение. Космополит, широко распространённый в водоёмах бывшего СССР (Гагарин, 1993, 2000а).

Род *Plectus* Bastian 1865

Plectus opisthocirculus Andrassy 1952 (Рис. 19 А-В)

Материал. 4 самки.

Описание. Самки: длина тела 608-621 мкм; a=21; b=4,5-5,1; c=7,7-8,9; c'=4-5; V=44-48%.

Кутикула кольчатая, ширина колец в середине тела 1 мкм, толщина кутикулы до 2 мкм. Голова

очень слабо обособлена от тела; губная область полушаровидная. Головные щетинки длиной 3 мкм, диаметр тела на их уровне 12 мкм. Длина стомы 19 мкм. Амфид спиральный, его ширина 3,5 мкм, что составляет 20% соответствующего диаметра тела; амфид расположен на уровне несколько позади середины стомы, на расстоянии 14 мкм от переднего конца тела. Пищевод подразделён на корпус, истмус и бульбус с дробильным аппаратом. Длина бульбуса 25 мкм, ширина 20 мкм. Хвост с каудальными железами и спиннеретой.

Обсуждение. Признаки нашей особи почти полностью совпадают с описанием Андраши (Andrássy, 1984), если не считать несколько более длинной стомы (19 мкм против 16 мкм).

Распространение. *A. opisthocirculus* известен из нескольких пунктов Европы и бывшего СССР (Andrássy, 1984). Обнаруживается как в водоёмах, так и в почве.

Plectus tenuis Bastian 1865 (Рис. 19 C-D)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 594 мкм; $a=35$; $b=3,7$; $c=11$; $c'=4,5$; $V=52\%$. Кутикула тонкая, кольчатая, толщиной около 1 мкм в середине тела. Голова округлая, губы не обособлены. Головные щетинки около 1 мкм длиной. Стома удлинённо-воронковидная, её длина 17 мкм, а наибольшая ширина 3 мкм. Отверстия амфидов не видны. Пищевод чётко подразделён на корпус, истмус и терминальный бульбус с γ -образным дробильным аппаратом. Длина бульбуса 35 мкм.

Обсуждение. Идентификация не вызывает сомнений.

Распространение. Космополит. Часто отмечался в водоёмах бывшего СССР (Гагарин, 1993, 2000а).

Семейство Teratocephalidae Andrassy 1958

Род *Teratocephalus* De Man 1876

Teratocephalus tenuis Andrassy 1958 (Рис. 20 A-B)

Материал. 1 самка.

Описание. Самка: длина тела 884 мкм; $a=33$; $b=4,3$; $c=8,5$; $c'=7$; $V=71\%$. Кутикула кольчатая, орнаментирована точечными склероциями. На голове вокруг рта шесть обособленных остроконечных губ с резкими плотными краями. Головных щетинок нет. Амфиды не видны. Стома довольно объёмистая, бокаловидная, подразделена на четыре отдела. Пищевод тонкий, цилиндрический, кончается терминальным бульбусом с γ -образным дробильным аппаратом. Яичник один, передний. Хвост удлинённый, хлыстовидный.

Обсуждение. Наши особи несколько мельче, чем указывалось в предыдущих описаниях (Andrássy, 1984). Однако в целом идентификация не вызывает сомнений.

Распространение. Вид известен из водоёмов и почв Европы (Andrássy, 1984). В России редок. Обнаруживался как в водоёмах, так и в почве.

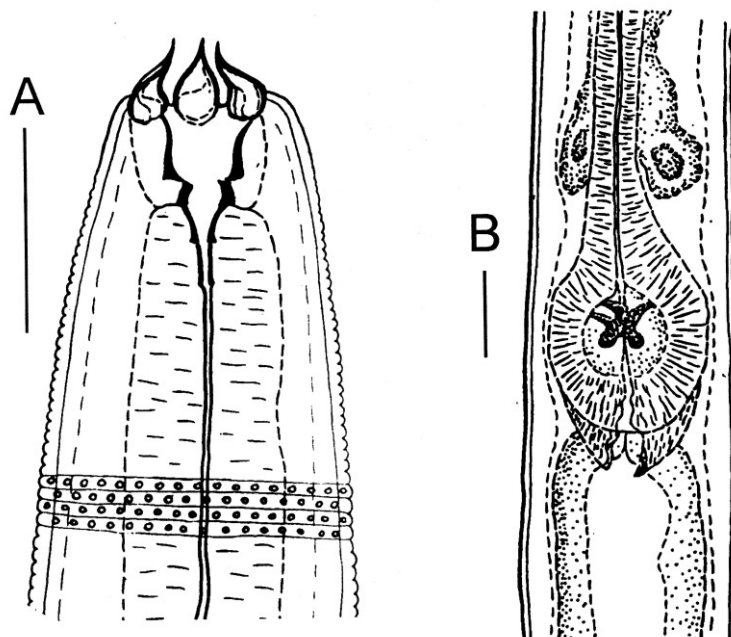


Рисунок 20. *Teratocephalus tenuis*: А – головной конец, В – задняя часть пищевода и кардиальная область. Масштабные линейки: А – 10 мкм, В – 20 мкм.

Распределение и плотность населения нематод в разных биотопах

В Глубоком озере нематоды обитают только на прибрежном мелководье, от уреза воды до глубины 5 м. Центральная чаша озера с глубиной до 32 м с иловыми грунтами полностью свободна от нематод. Отсутствие нематод, возможно, объясняется тем, что пробы отбирались в конце периода летней стагнации, когда на глубинах более 4-5 м концентрация растворённого в воде кислорода очень низка, около 2 мг/л, а ниже 25 м кислорода нет совсем (Щербаков, 1967). По литературным данным нематоды в Глубоком озере также не отмечались ниже 6 м (Щербаков, 1967).

Общая плотность населения нематод колеблется от 4000 до 61000 экз / м² емпляров на квадратный метр, в среднем составляя 17500 экз / м².

Наиболее обильна и разнообразна фауна нематод в грунте, пронизанном корнями высших растений (табл. 1). В песчаных осадках, свободных от макрофитов, население нематод беднее; общая плотность населения здесь составляет 4000-15000 экз / м². На чистых илах, песчанистых илах и торфянистых илах нематод вообще нет. Именно илы преобладают на глубинах ниже 5 м, где нематоды не обнаружены.

Среди нематод ризосферы первое место по численности занимает *Crocodyrilmus flavomaculatus*, а второе – *Neoactinolaimus duplicidentatus*.

Четыре пробы перифитона собраны с погружённых растений: рдеста пронзённолистного *Potamogeton perfoliatus*, хвоща *Equisetum heleocharis*, ежеголовника *Sparganium affine* и роголистника *Ceratophyllum demersum*. Всего из этих проб извлечено 107 экземпляров, относящихся к четырём видам (табл. 1). В этом биотопе наиболее многочисленным видом был *Neoactinolaimus duplicidentatus* (78% всех особей нематод перифитона). Значительно меньшей была численность *Crocodylaimus flavomaculatus* (14%), *Tobrilus gracilis* (4%) и *Chrysonemoides holsaticus* (4%). Виды *T. gracilis* и *Ch. holsaticus* в перифитоне найдены только в обрастаниях хвоща (кроме того, они встречаются и в грунте). *N. duplicidentatus* и *C. flavomaculatus* были примерно одинаково многочисленны в обрастаниях рдеста, хвоща и ежеголовника. В обрастаниях роголистника нематоды не обнаружены. Общую плотность населения нематод перифитона на субстрате мы не подсчитывали; по литературным данным (Щербаков, 1967) она составляет 5 -7 экз / м².

Замечания по фаунистике

Набор видов нематод озера Глубокого типичен для водоёмов европейской части России. Большинство обнаруженных здесь видов географически распространены очень широко или всесветно. Вместе с тем, были отмечены 5 редких видов, известные до сих пор лишь из одного – двух местонахождений Европейской России (*Plectus opisthocircus*, *Teratocephalus tenuis*, *Tobrilus tenuicaudatus*, *Odontolaimus chlorurus*, *Tridentulus bidenticulatus*).

В наших пробах по численности преобладают три вида: *Neoactinolaimus duplicidentatus*, *Tripyla glomerans* и *Crocodylaimus flavomaculatus*. Интересно, что самый массовый в Глубоком озере вид *N. duplicidentatus* в общем характерен для водоёмов с кислой реакцией среды (pH = 4 - 6) (Гусаков, 2001; Гагарин, 2001б).

Фауна нематод озёр аналогичного типа на территории Европейской России исследована более или менее подробно только в озере Долгом Ленинградской области (Цалолихин, 1972). Фауна озера Глубокого оказалась в два раза богаче, чем в последнем (31 вид против 16). В обоих водоёмах зарегистрированы *Tripyla glomerans*, *Tobrilus gracilis*, *Idiodorylaimus robustus* и *Mononchus truncatus*. Также как в Глубоком, в озере Долгое наибольшая численность и наибольшее разнообразие нематод приурочены к песчаным осадкам и ризосфере макрофитов, а на илах они отсутствуют.

Таблица 1. Число особей нематод разных видов, обнаруженных в пробах из разных биотопов Глубокого озера

Виды	Донный осадок без макрофитов	Донный осадок с макрофитами	Перифитон	Всего
<i>Paramphidelus</i> sp.	-	5	-	5
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	2	20	-	22
<i>Tobrilus tenuicaudatus</i>	1	10	4	15
<i>Tobrilus helveticus</i>	5	-	-	5
<i>Tobrilus gracilis</i>	-	1	-	1
<i>Neotobrilus longus</i>	1	3	-	4
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	-	19	-	19
Tobrilidae juv. indet.	5	-	-	5
<i>Tripyla glomerans</i>	22	46	-	68
<i>Paratripyla intermedia</i>	-	8	-	8
<i>Bastiania gracilis</i>	-	4	-	4
<i>Odontolaimus chlorurus</i>	-	2	-	2
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	-	5	-	5
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	-	2	-	2
<i>Idiodorylaimus robustus</i>	11	22	-	33
<i>Crocodyrylaimus flavomaculatus</i>	-	33	15	48
<i>Chrysonemoides holsaticus</i>	-	4	4	8
<i>Neoactinolaimus duplicidentatus</i>	4	28	84	116
<i>Mononchus truncatus</i>	1	1	-	2
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	-	1	-	1
<i>Prodesmodora circulata</i>	-	2	-	2
<i>Monhystera stagnalis</i>	1	12	-	13
<i>Monhystera paludicola</i>	-	1	-	1
<i>Tridentulus bidenticulatus</i>	-	2	-	2
<i>Tridentulus floreanae</i>	-	1	-	1
Monhysteridae juv. indet.	7	26	-	33
<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	1	1	-	2
<i>Aphanonchus</i> sp.	-	3	-	3
<i>Paraphanolaimus behningi</i>	2	5	-	7
Leptolaimidae juv. indet.	2	1	-	3
<i>Chronogaster typicus</i>	-	7	-	7
<i>Anaplectus grandepapillatus</i>	-	2	-	2
<i>Plectus opisthocirculus</i>	-	1	-	1
<i>Plectus tenuis</i>	-	1	-	1
<i>Teratocephalus tenuis</i>	-	1	-	1
ВСЕГО	65	280	107	452

Л и т е р а т у р а

Гагарин В. Г. Новые и редкие виды нематод семейства Tobrilidae (Nematoda: Enoplida) // Зоол. ж. – 1989. – Т. 68, № 8. – С. 18-25.

Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды пресных вод СССР. - Санкт-Петербург, Гидрометеиздат, 1992. - 152 с.

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

Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды водоёмов Волжского бассейна // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги - Ярославль, 2000а. - С. 174-204.

Гагарин В. Г. Фауна свободноживущих нематод прибрежного мелководья оз. Курильское (Россия, п-ов Камчатка) и описание *Rhitis eximis* sp. n. (Nematoda, Rhabditida) // Биол. внутр. вод. – 2000б. - Т. 4. – С. 21 - 28.

Гагарин В. Г. Новые виды свободноживущих нематод из озера Бива и его притока (остров Хонсю, Япония) // Зоол. ж. – 2001а. – Т. 80, № 1. - С. 12 - 25.

Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран. Фауна и пути её формирования, экология, таксономия и филогения. - М., Наука, 2001б. - 169 с.

Гусаков В. А. Мейобентос озёр Дарвинского государственного заповедника // Биол. внутр. вод. – 2001. – Т. 2. – С. 94 - 106.

Кирьянова Е. С., Краль Э. Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Т. 1. – Л., Наука, 1969. - 448 с.

Рысс А. Ю. Обзор рода *Prismatolaimus* (Araeolaimida) // Тр. Зоол. инст. АН СССР. – 1988. - Т. 180. - С. 82 – 95.

Цалолыхин С. Я. Фауна и экология свободноживущих нематод озера Долгого // Вест. ЛГУ. – 1972. - Т. 15. – С. 27 - 33.

Цалолыхин С. Я. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. - Л., Наука, 1983. - 232 с.

Цалолыхин С. Я. Ревизия рода *Ironus* (Nematoda, Enoplida) // Зоол. ж. – 1987. – Т. 66, № 5. – С. 662 - 673.

Щербатов А. П. Озеро Глубокое. - М., Наука, 1967. - 379 с.

Andrássy I. Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida). - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1984. - 509 pp.

Coomans A., De Waele D. Species of *Aphanolaimus* (Nematoda: Araeolaimida) from Belgium // Hydrobiologia. – 1983. V. 101. – P. 165 - 178.

Eyualem A., Coomans A. Tridentulus, a new genus of Monhysteridae (Nematoda) from the Galapagos archipelago // Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg. Biologie. – 1995. – V. 65. – P. 5 - 10.

Gagarin V. G. New species of freshwater nematodes of the order Monhysterida from the Novaya Zemlya archipelago (Nematoda) // Zoosystematika Rossica – 1997. – V. 6. – P. 21 - 30.

Heyns J. A report on South African nematodes of the families Longidoridae, Belonidiridae and Alaimidae (Nemata: Dorylaimoidea), with descriptions of three new species // Nematologica. – 1962. – V. 8. – P. 15 - 20.

Raski D., Maggenti A. Four new species of *Chronogaster* Cobb, 1913 (Nemata: Plectidae), with a key to species of the genus // Nematologica. – 1984. – V. 30. – P. 117 - 130.

Free-living nematodes (Nematoda) of Lake Glubokoe

V. G. Gagarin*, N. V. Kolosova, A. V. Tchesunov**

S u m m a r y

There are 31 species of free-living nematodes registered in the fauna of lake Glubokoe in Moscow Province, European Russia. The nematodes are distributed in bottom sediments from the water borderline down to the depth 5 m. Total population density of nematodes in sediments is rather low and varies from 4000 to 61000 specimens/m². The most abundant and diverse nematofauna is observed in medium sand or slightly mudded medium sand penetrated by roots of aquatic plants. Peat deposits harbor very low densities of nematode populations. Deeper silts lack nematodes totally. The most common species in bottom sediments are *Tripyla glomerans*, *Crocodyrilymus flavomaculatus*, *Neoactinolaimus duplicidentatus*, Monhysteridae spp., *Idiodorylaimus robustus*, *Ironus tenuicaudatus*, arranged in order of decreasing abundance. Periphyton (or phytal) nematode species are irregularly distributed among species of submerged plants. Such macrophytes as *Equisetum heleocharis* supports the highest density of phytal nematodes. Nematode populations on *Sparganium affine* and *Potamogeton perfoliatus* are significantly lower. Community of phytal nematodes differs from those of bottom deposits by lower diversity and evident prevalence of one species, *Neoactinolaimus duplicidentatus*.

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РОСТА И ОСНОВНЫХ
ХАРАКТЕРИСТИК ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *DIAPHANOSOMA BRACHYURUM* (LIEVIN)
(CRUSTACEA, BRANCHIOPODA, SIDIDAE) ОЗЕРА ГЛУБОКОГО**

О. С. Бойкова

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

Введение

Diaphanosoma brachyurum – один из самых массовых видов летнего планктона озера Глубокого. Первые его особи, вышедшие из покоящихся яиц, появляются в мае, но наиболее высокой численности (до 100 -140 экз/л) вид достигает в июле - августе, населяя эпилимнион, а при высоком прогреве воды и верхние слои металимниона. С конца августа в популяции диафанозомы регистрируются самцы и гамогенетические самки, несущие покоящиеся яйца, к концу октября вид исчезает из планктона.

Подробно изучены динамика численности, плодовитости, рождаемости и смертности популяции диафанозомы озера Глубокого за ряд лет (Гиляров, Матвеев, 1980; Матвеев, 1983; Полищук, 1986), а также взаимосвязь динамики численности и размерной структуры популяции (Гиляров, Матвеев, Полищук, 1981). Эти исследования были направлены на выяснение роли трофического фактора и пищевой конкуренции.

Ту же цель преследовали эксперименты по конкурентному вытеснению видов, в которых диафанозому длительное время культивировали в небольших объемах воды совместно с *Daphnia hyalina* Leydig (Matveev, 1987) и *Ceriodaphnia pulchella* Sars (Matveev, Gabriel, 1994). В них диафанозома, как правило, оказывалась более слабым конкурентом и вытеснялась к концу эксперимента, и вопрос, почему этот вид доминирует в летнем планктоне озера, оставался без ответа.

Ю. Э. Романовский (Romanovsky, 1984; 1985) предположил, что мелкие виды, такие как диафанозома, более устойчивы к низкой концентрации пищи. Совместно с И. Ю. Феневой (Romanovsky, Feniova, 1985) он сформулировал гипотезу «конкурентоспособности, зависимой от ресурсов», согласно которой в случае изначально высокой концентрации пищи крупный вид будет иметь конкурентное преимущество и может вытеснить мелкий, однако в случае изначально низкой концентрации пищи ситуация будет противоположной. Вытеснение мелкого вида крупным при высокой начальной концентрации пищи они наблюдали в опытах, где в качестве крупного вида использовали *Daphnia pulex*, а в качестве мелкого - *Diaphanosoma brachyurum*.

Анализ динамики численности, рождаемости и смертности популяций диафанозомы и двух видов дафний (*Daphnia galeata* Sars и *D. cucullata* Sars) в озере Глубоком в 1977 г (Гиляров, Матвеев, 1980), а также диафанозомы и *Bosmina coregoni* Baird в 1977 и 1979 гг (Полищук, 1986) показал, что диафанозома имела самую низкую величину рождаемости, и доминирование данного вида могло определяться тем, что в течение большей части лета его смертность колебалась на более низком уровне по сравнению с популяциями обоих видов дафний и босмины. В этом случае возникал вопрос о том, что является основным фактором смертности кладоцер в озере. Исследования показали, что пресс беспозвоночных хищников невелик и не оказывает заметного влияния на динамику численности планктонных кладоцер (Матвеев и др., 1986; Matveev, 1986). Напротив, хищничество рыб-планктофагов может быть существенным фактором смертности и регуляции соотношения численности видов. Анализ питания рыб показал, что избирательность ими диафанозомы была значительно ниже, чем дафний и босмины (Boikova, 1986; Бойкова, 1991).

Решению вопроса, почему именно диафанозома доминирует в летнем планктоне озера, несомненно, способствовало бы привлечение данных по аутоэкологии вида. Вегленская (Weglenska, 1971) исследовала влияние трофических условий на постэмбриональное развитие и продукцию одного вида копепод и четырех видов кладоцер, включая *Diaphanosoma brachyurum*. Влияние температуры на развитие и рост диафанозомы и ряда

других видов было изучено Вивьебергом (Vijverberg, 1980), но особую ценность представляет собой работа Херцига (Herzig, 1984), который провел большую серию экспериментов по изучению влияния температуры не только на эмбриональное и постэмбриональное развитие, но также на выживаемость молоди и взрослых особей и продолжительность жизни. Кроме того, в ряде работ (Жданова, Цееб, 1970, Печень и др., 1970, Крючкова, 1979) содержатся сведения о продолжительности постэмбрионального развития диафанозомы, максимальном размере ее кладки, размерах особей и другие данные.

В основе настоящей работы лежит экспериментальное исследование основных характеристик жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum*, проведенное нами летом 1993 и 1995 гг. Ее цель состояла в том, чтобы, обобщив полученные нами и имеющиеся литературные данные, определить каковы особенности адаптаций этого вида к абиотическим и биотическим факторам среды и попытаться понять почему именно он доминирует в летнем планктоне озера Глубокого.

Материал и методика

Работу проводили на биостанции “Глубокое озеро” как часть программы по изучению биологии массовых видов планктона. Результаты исследований двух видов дафний (*Daphnia galeata* и *D. hyalina*), были опубликованы ранее (Voikova, 1999). Озеро Глубокое - мезотрофное, его площадь - 59,3 га, максимальная глубина - 32 м, средняя - 9,3 м. Более полные сведения о нем можно найти в работе Щербакова (1967).

Сначала из планктонной пробы отбирали самок с эмбрионами и помещали их по 5 особей в стеклянные банки объемом 0,9 л, содержащие озерную воду, взятую батометром с глубины 2 – 3 м в центре озера и профильтрованную через мельничное сито No 52. Смену воды осуществляли через день. Банки размещали на затененном участке стола. Температуру воды регистрировали ежедневно.

В 1993 г исследования были начаты во второй половине июля с определения длительности эмбрионального развития рачков. Непосредственно регистрировалось время закладки яиц и выхода молоди из выводковой сумки матери. Для этого самку, заложившую яйца, помещали индивидуально в небольшую банку с 50 мл озерной воды. Одну часть банок размещали на столе при комнатной температуре, которая колебалась от 19° до 21°С и составляла в среднем $- 20,1 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, другую – в термостате при температуре 22,5°С. В последнем случае одновременно с диафанозомой исследовали дафний.

Тем же способом была оценена длительность постэмбрионального периода. Для этого были отобраны новорожденные особи диафанозомы, одну часть которых размещали на столе, другую - в термостате. Первые три дня смену воды производили ежедневно, далее - два раза в сутки, одновременно просматривая рачков, чтобы зафиксировать время первой кладки. Длину особей измеряли как расстояние от переднего края головы до заднего края карапакса под микроскопом Биолам-3 при увеличении $\times 300$. Объем яйца определяли по формуле, предлагаемой Грином (1956):

$$V = 1/6 \pi g l^2, \text{ где } g - \text{длина яйца, а } l - \text{его ширина.}$$

В 1995г исследовали половозрелых самок, определяли количество возрастных стадий, возрастные изменения длины тела и размера кладки, а также продолжительность их жизни. Наблюдения были начаты 7 августа и продолжались до 2 сентября. 52 самки, впервые отложившие яйца, были помещены индивидуально в стаканы со 150 мл озерной воды. Смену воды производили через день, параллельно регистрировали выход молоди и закладку новой порции яиц. При этом мы не измеряли длину особей, так как эта процедура требует, чтобы рачков помещали в небольшой капле воды под микроскоп, что неизбежно приводило бы к их преждевременной гибели. Для того, чтобы узнать как растет диафанозома после наступления половой зрелости, некоторое количество самок доращивали до определенных возрастных стадий. Всего в 1993 г было исследовано 124 , а

в 1995 г - 188 особей диафанозомы. По полученным данным была построена когортная таблица выживания и возрастная таблица плодовитости, а затем рассчитана врожденная скорость роста популяции (r) по формуле (Begon et al., 1989):

$$1 = \sum e^{-rx} Lx Mx$$

Результаты

Для того, чтобы понять особенности некоторых характеристик жизненного цикла диафанозомы, мы решили сравнить их с таковыми другого вида. Для этой цели была выбрана *Daphnia galeata*, потому что, во-первых, оба вида совместно обитают в озере Глубоком, имеют высокое пространственное (Катунина, 1987) и ~~по мнению Матвеева (1987)~~, и ~~высокое~~ пищевое (Матвеев, 1987) перекрытие, во-вторых, дафнии были исследованы нами ранее по той же методике (Voikova, 1999).

Основные результаты, полученные для диафанозомы в 1993 и дафнии в 1996 г представлены в таблицах 1 и 2. Они показывают, что диафанозома - мельче дафнии, она имела яйца примерно той же длины, но значительно более вытянутые, их объем был примерно вдвое меньше, а развитие на 5-7 часов короче, чем у дафний.

Таблица 1. Средний размер и объем яиц, длительность эмбрионального и постэмбрионального развития и время генерации ($X \pm 1SE$) *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia galeata* при температурах 20°C и (22,5°C)

	К-во особей	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	К-во особей	<i>Daphnia galeata</i>
Размер яйца, мкм	24	247 x 112	12	245 x 162
Объем яйца, мкм ³ x 10 ⁶	24	1,62	12	3,53
Длительность эмбрионального развития, в сутках	8 (27)	2,30 ± 0,02 (1,99 ± 0,01)	10 (20)	2,58 ± 0,02 (2,23 ± 0,02)
Длительность постэмбрионального развития, в сутках	30 (38)	4,6 ± 0,1 (3,9 ± 0,1)	16 (21)	7,2 ± 0,3* (5,2 ± 0,1)
Время генерации, в сутках		(5,9 ± 0,1)		(7,4 ± 0,1)

*- данные 1996 года (Voikova, 1999).

~~— Диафанозома имела также более короткий постэмбриональный период и заметно быстрее достигала половой зрелости. Различия~~

во времени генерации составляли около 3 суток при температуре 20°C и около 1,6 суток при температуре 22,5° С соответственно.

При этом диафанозома демонстрировала меньший прирост длины тела к началу размножения. Если длина тела новорожденных особей диафанозомы в среднем была примерно на 100 мкм меньше, чем у дафний, то различия в длине тела впервые размножающихся особей достигали уже более 400 мкм.

Скорость индивидуального роста в постэмбриональный период, которая учитывала как прирост длины тела, так и продолжительность этого периода, составляла у диафанозомы 80,7 мкм в день, дафнии – 98,4 мкм в день, что свидетельствовало о более медленном росте диафанозомы.

Таблица 2. Средняя длина тела (± 1 SE) новорожденных и впервые созревающих самок и размер первой кладки у *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia galeata* (в скобках – крайние значения).

Параметры	К-во особей	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	К-во особей	<i>Daphnia galeata</i> *
Длина тела новорожденных особей, мкм	32	499,5 \pm 2,2 (459 – 526)	25	598,6 \pm 3,5 (540 – 621)
Длина тела впервые созревающих самок	30	870,7 \pm 1,4 (805 – 958)	36	1307,0 \pm 11,2 (1188 – 1417)
Размер первой кладки	30	1,6 \pm 0,1 (1 – 3)	36	3,1 \pm 0,2 (1 – 6)

* - данные 1996 года (Voikova, 1999)

Основные результаты исследований диафанозомы в 1995 г и дафнии в 1992 г представлены в таблице 3 и на рисунке 1. Продолжительность постэмбрионального периода у диафанозомы составляла 5,5, дафнии - 7,5 суток. При этом 95% особей диафанозомы достигали половой зрелости, у дафнии - всего 81% (табл.3). 50% особей диафанозомы доживало до VI, дафнии – до VII взрослой стадии. Средняя продолжительность жизни диафанозомы составляла примерно 20, дафнии - 28 суток. Максимальное количество половозрелых стадий, зарегистрированных нами у диафанозомы – 10, у дафнии – 19, возраст таких рачков составлял примерно 28 и 58 дней соответственно, до него доживали 7% диафанозом и 18% дафний.

Рост обоих видов заметно замедлялся после достижения ими половозрелости (рис 1). Диафанозома росла медленнее дафнии. Для I – V половозрелых стадий скорость роста составляла 18,6 и 20,7 мкм в день у диафанозомы и дафнии соответственно. Максимальный размер самок диафанозомы в эксперименте – 1200 мкм, дафний – 2200 мкм.

Диафанозома демонстрировала более низкую плодовитость, чем дафния (табл.3). У обоих видов первая кладка была самой маленькой, у диафанозомы она составляла 1,8, а у дафнии - 4,5 яйца. Максимальная кладка диафанозомы в нашем эксперименте – 5, дафнии – 16 яиц. Среднее кумулятивное количество яиц в первых 6 кладках составляло 16,2 у диафанозомы и 40,1 яиц у дафнии. Самки диафанозомы, имевшие максимальную продолжительность жизни, откладывали в среднем за весь период наблюдений около 30 партеногенетических яиц, а дафнии – около 162 яиц.

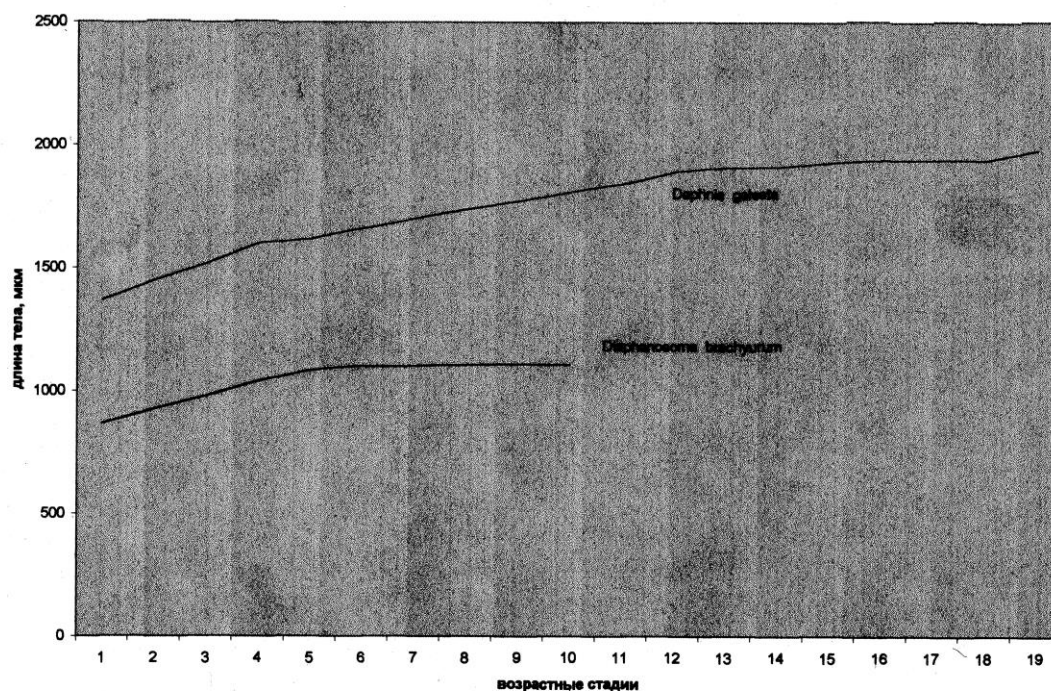


Рисунок 1. Изменение средней длины тела половозрелых самок

Таблица 3. Доля (в %) выживших особей, возрастные изменения среднего размера кладки и кумулятивного количества яиц у *Diaphanosoma brachyurum* и (*Daphnia galeata*)*

Взрослая стадия	Доля выживших особей	Средний размер кладки	Среднее кумулятивное количество яиц
I	95,0 (81,2)	1,6 (4,5)	1,6 (4,5)
II	95,0 (81,2)	2,9 (6,4)	4,5 (10,9)
III	87,0 (75,0)	3,0 (6,8)	7,5 (17,7)
IV	64,8 (75,0)	2,9 (8,2)	10,4 (25,9)
V	61,1 (62,5)	3,2 (7,4)	13,6 (33,3)
VI	48,1 (50,0)	2,6 (6,8)	16,2 (40,1)
VII	25,9 (43,8)	2,9 (6,0)	19,1 (46,1)
VIII	23,1 (37,5)	2,3 (6,7)	21,4 (52,8)

* - данные 1992 года (Воикова, 1999)

С 17 августа некоторые самки диафанозомы перестали закладывать яйца, а с 21 августа начали откладывать покоящиеся яйца (1 - 2), которые, не будучи

оплодотворенными, резорбировались в течение нескольких часов. В это же время самки с покоящимися яйцами появились и в озерном планктоне. До конца наших наблюдений некоторые особи успели сделать по 4 гамогенетические кладки. Следует заметить, что впервые размножающиеся самки откладывали только партеногенетические яйца. Покоящиеся яйца обнаружены у особей не моложе III – IV – ой взрослой стадии. Обратного перехода от гамогенеза к партеногенезу не наблюдалось. Обычно интервал между откладкой партеногенетических и покоящихся яиц составлял около 5 суток, что предполагало возможность дополнительной линьки при переходе от партеногенеза к гамогенезу, но в некоторых случаях он составлял не более 3 суток, что исключало такую возможность. В опытах с дафниями, которые мы проводили также в августе - начале сентября, откладкна рачками покоящихся яиц не наблюдалась.

Обеуждение

Сосуществование видов в одном водоеме обеспечивается различиями в их адаптациях к факторам среды, но они не имеют абсолютного значения из-за изменчивости условий обитания, что сопровождается переходом конкурентного преимущества от одного вида к другому. Факторы среды взаимодействуют, поэтому ни одна из гипотез, рассматривающая один единственный фактор, не может объяснить причин доминирования какого-либо вида (Bengtsson, 1985). Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют оценить особенности адаптаций исследуемых нами видов диафанозомы и дафнии к абиотическим (температуре) и биотическим факторам (количеству и качеству пищи, беспозвоночным и позвоночным хищникам).

Температурный и трофический факторы и их влияние на выживание молоди

Diaphanosoma brachyurum – летний теплолюбивый вид, относящийся к роду, большинство видов которого населяет водоемы субтропических и тропических областей. Херциг (Herzig, 1984) пришел к выводу, что летние генерации диафанозомы адаптированы к температуре выше 18°C. В экспериментах, проводившихся им при температуре 14°C, все или почти все особи погибали, не достигнув половой зрелости. Выживаемость молоди значительно возрастала при температуре 18° и была очень высокой при 20°C. Вертикальное распределение диафанозомы в озере Глубоком согласуются с данными этих экспериментов. Заметная численность вида отмечена на глубинах, где температура не опускается ниже 17°C. В наших экспериментах 1993 и 1995 гг, проводившихся при температуре около 20°C, не менее 95% особей достигали половой зрелости.

В тех же условиях молодь *Daphnia galeata* выживала значительно хуже _____ (81%), но это связано не с температурными, а трофическими адаптациями этого вида, который, в отличие от диафанозомы, очень чувствителен к нехватке пищи. Он избегает водоемов с низкой трофностью, а в озере Глубоком достигает высокой численности только в июне, вслед за массовым развитием водорослей, тогда как диафанозома доминирует в июле-августе, когда численность наннофитопланктона в озере резко падает (Voikova, 1999).

Ю. Э. Романовский (Romanovsky, 1984; 1985) рассчитал пороговые концентрации пищи (минимальные концентрации, при которых виды могут существовать, сохраняя свою численность постоянной) для 12 видов кладоцер. Наименьшую имела *Diaphanosoma brachyurum*, более высокие - *Bosmina coregoni* и *Daphnia cucullata*, а самые высокие - *D. magna* Straus, *Simocephalus vetulus* O. F. Müller и *Moina rectirostris* Fischer.

Важное значение имеет не только количество, но и качество пищи. Тонкое строение фильтрующего аппарата диафанозомы позволяет ей наиболее полно, по сравнению с другими видами, использовать в питании бактериопланктон. Исследования показали, что

расстояние между сетулами фильтрующих конечностей половозрелых самок *Diaphanosoma brachyurum* составляет 0,2-0,3 мкм, а у *Daphnia galeata* - 0,4 - 1,3 мкм (Geller, Müller, 1981). Хессен (Hessen, 1985) полагает, что дафния и диафанозома имеют разные стратегии питания: первая использует широкий спектр пищевых частиц, включающий как водоросли, так и бактерии, а вторая потребляет то, что останется. Использование диафанозомой богатого, но малодоступного для других видов пищевого ресурса (бактерий), возможно, позволяет ей ослабить влияние межвидовой пищевой конкуренции на свою популяцию. Вероятно, она занимает в сообществе планктонных ракообразных озера Глубокого то же место, что и плотва в сообществе рыб, которая способна, в отличие от других видов рыб, эффективно потреблять планктонных ракообразных и растительность (Voikova, 1986).

В этой связи интересно следующее наблюдение. В озере Глубоком планктонные кладоцеры откладывают партеногенетические яйца исключительно зеленого цвета, и только диафанозома имеет не только зеленые, но и желто-оранжевые яйца. Поскольку пигменты не синтезируются ракообразными, а получаются ими вместе с пищей (Peters, 1987), то различие в цвете яиц может указывать на то, что диафанозома использует некий альтернативный источник питания.

Выживание взрослых особей и продолжительность жизни

В отличие от дафнии, для которой в наших экспериментах была характерна высокая смертность на ранних стадиях, диафанозома имеет более высокую смертность половозрелых особей. Это согласуется с оценками Херцига (Herzig, 1984). Матвеев и Габриель (Matveev, Gabriel, 1994), исследовавшие динамику численности *Ceriodaphnia pulchella* и *Diaphanosoma brachyurum*, конкурирующих в лабораторных условиях, отметили, что при перенаселенности молодь диафанозомы выживала лучше, чем взрослые особи, а у цериодафнии, наоборот, смертность молодежи была выше, чем взрослых. Они полагают, что эти виды демонстрируют разные жизненные стратегии: у диафанозомы она направлена на большие инвестиции в размножение и на снижение смертности молодежи, а не на выживание взрослых особей.

Диафанозома отличается более короткой продолжительностью жизни по сравнению с дафнией. По нашим наблюдениям она имеет 3 - 4 (в основном 4) неполовозрелых (Бойкова, готовится к печати) и в среднем 6, максимум чуть более 10 половозрелых стадий, а дафния - 4 - 5 (в основном 4) неполовозрелых и не менее 19 половозрелых стадий. Средняя продолжительность жизни диафанозомы в наших экспериментах - 20 дней, максимальная - не менее 28 дней, средняя продолжительность жизни дафнии - 28 дней, максимальная - не менее 60 дней. Это согласуется с данными, полученными для Киевского водохранилища (Жданова, Цееб, 1970), где средняя продолжительность жизни диафанозомы составляла 18 - 26 дней, а у дафний - более 40 дней. В экспериментах Херцига (Herzig, 1984) при температуре 20°C и средней биомассе водорослей 3,16 мг сырого веса /л, средняя продолжительность жизни диафанозомы составляла 28 дней. Интересно, что тропические виды диафанозомы, такие как *D. exisum* Sars, *D. sarsi* Richard и *D. senegal* Gauthier, культивировавшиеся при температуре 28 - 30°C, имели примерно такую же продолжительность жизни (от 18,7 до 26 дней), но при этом имели 3 - 4 неполовозрелые и 16 - 22 половозрелые стадии (Venkataraman, Krishnaswamy, 1985; Venkataraman, 1990).

Согласно Монту (Montu, 1973), продолжительность жизни "*Diaphanosoma brachyurum*" бассейна реки Парана в эксперименте при температуре 26°C составляла также 27,6 суток, но при этом она имела только 2 неполовозрелые и 6 половозрелых стадий. Нет сомнения в том, что эта исследовательница имела дело с другим видом диафанозомы, об этом свидетельствуют современные ревизии фауны Южной Америки (Paggi, 1978; Korovchinsky, 1992). Однако это не может объяснить, почему данная диафанозома при той же продолжительности жизни, что и у других тропических видов,

имеет всего 8 возрастных стадий. К сожалению, эти сомнительные данные были использованы Линчем (Lynch, 1980) в его широко известной работе для описания основных параметров жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum*.

Средняя продолжительность жизни *Daphnia galeata mendota* Birge в экспериментах Холла (Hall, 1964) была вдвое больше, чем в наших, и составляла 60 дней. Возможно, что причиной таких различий могли служить менее благоприятные для данного вида трофические условия, складывающиеся в озере Глубоком в июле - августе (Voikova, 1999).

Продолжительность эмбрионального и постэмбрионального развития

Продолжительность эмбрионального развития кладоцер зависит главным образом от температуры и, до некоторой степени, от размера яиц, тогда как трофические условия не оказывают на нее влияния (Weglenska, 1971). Это неудивительно, так как яйца и эмбрионы видов, имеющих открытую выводковую камеру, к которым принадлежит большинство кладоцер, успешно развиваются вне материнского организма в небольшом объеме воды исключительно за счет резервных питательных веществ самого яйца (Kotov, Voikova, 1998). Влияние температуры на продолжительность эмбрионального развития *Diaphanosoma brachyurum* было детально исследовано Херцигом (Herzig, 1984), а *Daphnia galeata mendotae* - Холлом (Hall, 1964). Адаптированность диафанозомы к высокой температуре проявляется в том, что при низких температурах она развивается медленнее, а при высоких быстрее, чем дафния. При температуре 15°C эмбриональное развитие диафанозомы продолжается 5, дафнии – 4,5 суток, а при температуре 20°C – 1,97 и 2,6 суток соответственно.

Наши данные и Холла, касающиеся дафнии, практически совпадают, но с данными Херцига имеются некоторые расхождения. Продолжительность эмбриогенеза диафанозомы в наших экспериментах была несколько больше той, что зарегистрирована Херцигом для соответствующей температуры (Табл. 1). Возможно, что главная причина этих различий в том, что Херциг имел дело с другим видом диафанозомы. Коровчинский, исследовавший материал из озера Нойзидлерзее, нашел там не *Diaphanosoma brachyurum*, а *D. mongolianum* Ueno (Korovchinsky, 2000).

Мы обратили внимание на то, что партеногенетические яйца диафанозомы из озера Глубокого и Нойзидлерзее (Herzig, 1984) заметно различались. В первом случае они имели вдвое меньший объем (1,62 и 3,85 мкм³ · 10⁶ соответственно) и более вытянутую форму. Отношение длины яйца к его ширине составляло 1,9 - 2,2 у диафанозомы озера Глубокого и 1,64 у диафанозомы озера Нойзидлерзее.

Известно, что продолжительность постэмбрионального развития кладоцер зависит не только от температуры, но и от трофических условий (Weglenska, 1971). Однако заметное влияние последних проявляется только при низких концентрациях пищи, например у *Daphnia galeata* – при концентрациях водорослей менее 0,5 мг С/л (Vanni, Lampert, 1992). Заметное увеличение продолжительности постэмбрионального периода диафанозомы и двух видов дафний в экспериментах Вигленской имело место при концентрациях пищи менее 2,5 мг сырого веса/л, при этом влияние пищевых условий на диафанозому было сильнее, чем на дафний. При уменьшении концентрации пищи с 2,5 до 0,41 мг сырого веса/л продолжительность постэмбрионального развития диафанозомы возрастала вдвое - с 5,5 до 11 суток, а *Daphnia longispina* – с 6,5 до 10 суток. Заметим, что продолжительность постэмбрионального развития диафанозомы в наших экспериментах 1993г была такой же, как у Херцига, где концентрация пищи составляла 3,16 мг сырого веса/л. Обычно в экспериментах, проведенных на естественном корме эвтрофных водоемов она составляла 5 - 6 суток у диафанозомы и примерно на полсутки - сутки больше у дафний (Печень и др., 1970; Жданова, Цееб, 1970; Крючкова и др., 1979). Однако Черемисова (1962) нашла, что постэмбриональное развитие диафанозомы могло

продолжаться от 8 до 25 дней, но, поскольку в ее работе имеется много явных ошибок, мы не склонны придавать этим данным большого значения.

Из этого ряда наблюдений выпадают оценки, полученные для планктонных ракообразных озера Глубокого расчетным методом. Л. Полищук и А. М. Гиляров (Polyshchuk, Ghilarov, 1981), используя метод доразвивания особей, нашли, что летом 1979 г средняя продолжительность постэмбрионального развития диафанозомы составляла 15,8 суток. В то же время Ю. Э. Романовский (цит. по Гиляров, 1987), используя модифицированную формулу Гра и Сен-Жана, получил, что в июле - августе 1979 г она составляла у диафанозомы 15 - 20 , а у *D. galeata* - 12 - 18 суток в июле и 5 суток в августе. Такую необычно большую продолжительность постэмбрионального периода они объясняли крайне обедненными пищевыми условиями озера Глубокого. Но с этим выводом не согласуются приводимые ими данные по концентрации водорослей и бактериопланктона (Гиляров и др., 1981). Согласно им численность наннофитопланктона в озере Глубоком в июле – августе 1979 г колебалась от 0,3 до 1,15 млн.кл/ л, а общее количество бактерий летом 1977 г составляло 2,0 – 4,5 млн кл/ л. Для сравнения - концентрация наннофитопланктона в эвтрофном озере Миколайском составляла в конце июля – августе 0,05 – 0,23 млн кл/ л, а бактерий – 1,4 – 3,4 млн кл/ л (Weglenska, 1971).

Размеры особей и рост

В отличие от дафний, которые представлены в озере мелкими клонами (Boikova, 1990, 1999), диафанозома имеет типичные для этого вида размеры от 421 до 1200 мкм, такие же как в Киевском водохранилище (Жданова, Цеев, 1970). В озере Нойзидлерзее самки диафанозомы достигают 1500 мкм в длину (Herzig, 1984), но выше указывалось, что они принадлежат к другому виду.

Размерная структура популяции диафанозомы озера Глубокого была подробно исследована летом 1977 и 1979 гг (Гиляров и др., 1981). Были выделены восемь размерных классов с интервалом в 100 мкм. I – й класс представляли самые мелкие особи, вероятно, новорожденные, длиной 350 – 440 мкм, III – й класс – впервые размножающиеся самки, длиной – 550-640 мкм. Однако ни в этих, ни в других исследованиях (Бойкова, готовится к печати) мы не регистрировали новорожденных особей длиной менее 424 мкм и впервые размножающихся самок менее 747 мкм. Возможно, что причиной этих различий служила разная точность измерений, которая в наших исследованиях была заметно выше и составляла 13,5 и 50 мкм соответственно. Однако мы допускаем возможность того, что в число новорожденных особей эти авторы ошибочно включали поздние эмбрионы. Они особенно легко выпадают из выводковой камеры диафанозомы, не имеющей, подобно дафниям, абдоминальных выростов.

Диафанозома отличается медленным ростом. Скорость ее роста в постэмбриональный период в июле 1993г составляла 80,7, а в начале августа 1995г – 65,1 мкм/сутки, что, по-видимому, отражало изменение пищевых условий в озере. У дафний она была выше и составляла в августе 1992 и 1996 гг 93.5 – 98.4 мкм/сутки. Но у обоих видов скорость роста снижалась с началом размножения: у диафанозомы до 18,6, у дафнии до 20,7 мкм/сутки.

Наши данные хорошо согласуются с теми, что имеются в литературе. Вигленская (Weglenska, 1971) нашла, что при температуре 18°C и концентрации пищи 2,5 мг /л скорость постэмбрионального роста диафанозомы составляла 89,0, а *Daphnia longispina* O. F. Müller – 99,0 мкм/сутки, при концентрации пищи 0,72 мг/л она снижалась до 48,3 и 59,2 мкм/сутки соответственно.

По данным, полученным Херцигом (Herzig, 1984) для озера Нойзидлерзее и Вийвербергом (Vijverberg, 1980) для озера Тьеркемеер, скорости роста диафанозомы в постэмбриональный период составляли 80,3 и 87,1 мкм/сутки соответственно, а взрослых особей - 19,2 и 18,6 мкм/сутки соответственно.

Наше исследование показало (Бойкова, готовится к печати), что в период перехода популяции диафанозомы к гамогенезу резкое уменьшение приростов длины тела происходило еще до начала размножения особей. Заффагини (Zaffagnini, 1964), изучавший постэмбриональный рост у *Daphnia magna* и *Sida crystallina* O. F. Müller, также обнаружил у последнего вида значительное замедление роста перед началом размножения и предположил, что оно связано с более низким, чем у дафнии, уровнем синтеза органического вещества. Ю. Э. Романовский (Romanovsky, 1984) полагает, что способность вида замедлять скорость индивидуального роста и развития в постэмбриональный периода имеет важное адаптивное значение, так как обеспечивает успешное выживание молоди в условиях пищевого лимитирования. Заметим, что изменение трофических условий в меньшей степени влияют на величину приростов длины тела, чем на продолжительность постэмбрионального периода и размер кладки.

Размер кладки и врожденная скорость роста популяции

Диафанозому отличает низкая плодовитость. Максимальное количество яиц, зарегистрированное нами в экспериментах, составляло 5 у диафанозомы и 16 у дафнии. В экспериментах Вигленской даже при очень высоких концентрациях пищи (до 10 мг/л) у диафанозомы не были зарегистрированы кладки, содержащие более 5 яиц, при концентрации пищи 0,4 мг/л некоторые самки начинали откладывать покоящиеся яйца. Максимальный размер кладки, когда-либо наблюдавшийся у *D. brachyurum* составлял не более 8 – 10 яиц (Черемисова, 1962; Жданова, Цееб, 1970). С другой стороны, эксперименты Холла (Hall, 1964) показали, что при высокой концентрации пищи *Daphnia galeata mendotae* способна иметь до 35 яиц в кладке.

В наших экспериментах диафанозома, дожившая до предельного возраста (X - я половозрелая стадия), успевала отложить в среднем не более 30 яиц, а дафния, дожившая до XIX – ой половозрелой стадии – не менее 162 яиц (Табл.3).

Известно, что при одинаковой концентрации пищевых частиц кладоцеры демонстрируют больший размер кладки в лабораторных условиях, чем в природных, но различия эти не слишком велики (Weglenska, 1971). Исследование популяции диафанозомы в озере Глубоком в 1977 и 1979 гг (Гиляров и др., 1981) обнаружило очень низкую плодовитость самок (среднее количество яиц на одну половозрелую самку): в июле – августе она составляла менее 1,0 яйца на самку. Это означало, что по крайней мере половина из них не откладывала яйца вообще. Методика определения численности половозрелых самок была такова: в планктонной пробе отыскивали самую мелкую самку с яйцами и всех остальных, имевших ту же или большую длину тела считали половозрелыми, независимо от того, несли они яйца или нет. При таком подсчете численность половозрелых самок неизбежно завышалась, так как к ним причисляли и тех, кто таковыми не являлся, а их средняя плодовитость занижалась. Таблица 2 показывает, что размер впервые размножающихся особей диафанозомы колеблется в широких пределах, и между ее возрастными стадиями имеется большое размерное перекрытие (Бойкова, готовится к печати). Источниками ошибок при подсчете плодовитости самок в природной популяции, которые исключены при лабораторных наблюдениях, могут служить потеря яиц и эмбрионов рачками при сборах и фиксации планктона и наличие самок, находящихся в межличном периоде, когда молодь уже покинула выводковую сумку, а новые яйца еще не отложены. Мы полагаем, что среднее количество яиц на самку, несущую яйца, является более надежным показателем плодовитости особей, и именно он используется Вигленской для характеристики популяции озера Миколайского.

На основании данных экспериментов 1995 и 1992 гг нами были составлены когортные таблицы выживания и возрастные таблицы плодовитости, и на их основе по первым трем кладкам были рассчитаны врожденные скорости роста популяций диафанозомы и дафнии. Они оказались близкими, несмотря на большие различия в размере кладок у

этих видов (Табл. 3), и составили соответственно 0,235 и 0,240 день⁻¹. Это объясняется тем, что размер кладки оказывает меньшее влияние на величину скорости роста популяции, чем продолжительность постэмбрионального периода (возраст впервые размножающейся самки). Якобс (Jacobs, 1978) нашел, что при 3-х кратном увеличении размера кладки у *Daphnia hyalina* скорость роста ее популяции увеличивалась на 41%, а при 3-х кратном уменьшении времени генерации – на 79%. Следует также учесть лучшее выживание молоди диафанозомы по сравнению с дафнией.

Матвеев (Matveev, 1987) при исследовании динамики численности *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia hyalina* в лабораторных культурах, оценивая удельную скорость роста популяции по изменению численности за определенный промежуток времени, также нашел, что на фазе роста численности популяций в изолированных культурах она была выше у диафанозомы, а в смешанных культурах различия между этими видами были не достоверны.

Скорость размножения природной популяции диафанозомы озера Глубокого оценивалась по величине рождаемости, рассчитываемой по формуле Палохеймо (Гиляров и др., 1981), которая не учитывает ни продолжительности постэмбрионального периода, ни процента выживания молоди. Неудивительно, что ее средняя за сезон величина у диафанозомы оказалась почти вдвое ниже, чем у дафнии и составила 0,083 и 0,156 соответственно, тогда как соотношение численностей этих видов в озере было обратным.

Хищничество как фактор смертности

В озере Глубоком среди рыб нет облигатных планктофагов, но из-за обедненности бентоса все массовые виды (плотва, окунь и даже лещ) вынуждены потреблять планктонных ракообразных в значительных количествах (Voikova, 1986; Бойкова., 1991). Численность рыб в центральной части озера и их пресс на зоопланктон возрастают от начала к концу лета. Однако популяция диафанозомы испытывает не столько прямое, сколько косвенное влияние хищничества рыб, которые, вероятно, контролируют численность беспозвоночных хищников и пищевых конкурентов. Таблица 4 показывает, что многочисленная в озере плотва отдает явное предпочтение лептодоре, босмине и дафнии, а окунь отличается большой избирательностью и потребляет почти исключительно лептодору и лишь изредка дафнию. Обращает внимание тот факт, что в планктоне озера Глубокого представлены практически все размерные классы диафанозомы (Гиляров и др., 1981), но отсутствуют особи *Daphnia galeata* крупнее 1,57 мм (III – IV – ой половозрелой стадии) (Glagolev, 1986; Voikova, 1999). Это может указывать на то, что максимальный размер и возраст дафнии в озере ограничен, вероятнее всего, рыбами.

Таблица 4. Средние величины коэффициентов элективности ракообразных окунем и плотвой длиной 110 – 163 мм, пойманных в пелагиали озера Глубокого в июне – августе 1986 г (Бойкова, 1991).

Виды ракообразных	Плотва	Окунь
<i>Leptodora kindti</i>	(+0,75) – (+0,97)	(+0,97) – (+0,99)
<i>Daphnia galeata</i>	(+0,18) – (+0,64)	(-0,43) – (+0,61)
<i>Bosmina coregoni</i>	(+0,35) – (+0,78)	(-0,82) – (-0,27)
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	(-0,92) – (-0,33)	(-0,97) – (-0,62)
<i>Eudiaptomus graciloides</i> , копеподиты и взрослые	(-1,0) – (-0,75)	(-0,92) – (-0,71)
<i>Chydorus sphaericus</i>	(-1,0) – (-0,11)	(-1,0) – (-0,75)

Мелкие размеры и большая прозрачность покровов диафанозомы, способность ее к длительному неподвижному парению, возможно, затрудняют обнаружение ее зрительными планктофагами. То же значение, вероятно, имеют и четко выраженные у нее суточные вертикальные миграции амплитудой 2,4 – 2,8 м (Бойкова, 1991), которые позволяют избегать наиболее освещенных слоев озера.

Более того, будучи обнаруженной, диафанозома имеет большие шансы избежать захвата рыбами, благодаря особому способу ее движения, напоминающему скорее движение копепод, чем прочих кладоцер (Korovchinsky, 1990). Были проведены эксперименты, в которых способность ракообразных противостоять всасыванию сифоном иммитировала всасывание их рыбами (Drenner et al, 1978; Drenner, McComas, 1980), которые показали, что успех поимки дафний и цериодафний составлял 92 – 98%, диафанозом – 49%, циклопов – 28%, а диаптомусов – 7%.

Беспозвоночные хищники, вероятно, также не оказывают существенного влияния на популяцию диафанозомы. В эпилимнионе озера Глубокого обитают всего три вида беспозвоночных хищников, питающиеся кладоцерами: личинки *Chaoborus flavicans* Meigen, *Leptodora kindti* (Focke) и *Polyphemus pediculu* (L.). Последний вид в настоящее время крайне малочислен в открытой части озера. Хаоборус поднимается в эпилимнион только ночью (Карташов, 1983). Исследование показало (Матвеев и др., 1986), что, питаясь кладоцерами, он не отдает предпочтения какому-либо определенному виду. По экспериментальным оценкам, где учитывались скорость его питания и время контакта с жертвами, вклад смертности, обусловленной хищничеством хаоборуса, даже в периоды максимальной его численности не превышал 6 – 38% от общей смертности отдельных видов кладоцер.

Известно, что при высокой численности лептодора может оказывать заметное влияние на популяцию диафанозомы, как это имело место в озере Нойзидлезее при численности этого хищника до 2500 экз/м³ (Herzig, Auer, 1990). Но в озере Глубоком численность лептодоры контролируется рыбами и не превышает 240 – 480 экз/м³ (Карташов, 1983). Кроме того, более 90% ее популяции составляют мелкие неполовозрелые особи.

Заключение

Успех популяции диафанозомы в летнем планктоне озера Глубокого определяется ее адаптациями к высоким температурам, пищевому лимитированию и заметному прессу со стороны рыб. Важную роль играет, вероятно, способность этого вида эффективно использовать мелкие пищевые частицы малодоступные другим планктонным ракообразным, в частности бактериопланктон.

Успешное выживание молоди в условиях пищевого лимитирования и короткое время генерации, свойственные диафанозоме, компенсируют ее сравнительно низкую плодовитость, а способность рачков этого вида избегать выедания рыбами, снижает выедание взрослой части популяции хищниками.

Л и т е р а т у р а

Бигон. М., Дж. Харпер, К. Таунсенд – Экология особи, популяции и сообщества. Т.1 – М.: Мир, 1989. – 667 с.

Бойкова О. С. Влияние хищничества рыб на сообщество планктонных ракообразных озера Глубокого.// Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96, вып. 2 – С. 43 – 55.

Бойкова О. С. (готовится в печать). Postembryonic development in *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Stenopoda: Sididae), with special reference to the swimming antennae as a tool for its instar identification.

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

Гиляров А. М., В. Ф. Матвеев. Популяционная динамика ветвистоусых и трофические взаимоотношения в планктоне мезотрофного озера // Трофические связи пресноводных животных.- Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980. – С. 41 – 50.

Гиляров А. М., Матвеев В. Ф., Полищук Л. В. Взаимосвязь динамики численности и размерной структуры популяции *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. – 1981.- Т. 60, № 10 – С. 1461 –1471.

Жданова Г. А., Я. Я. Цееб. Биология и продуктивность массовых видов Cladocera Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. – 1970. - Т. 6, № 1 – С. 43 – 49.

Карташов А. И. Динамика численности *Chaoborus* и *Leptodora* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокое - М.: Наука, 1983. - С. 94 –103.

Катунина Е. И. Вертикальное распределение и пространственное перекрытие в макрозоопланктоне // Биоценозы мезотрофного озера Глубокое - М.: Наука, 1983. – С. 20 – 36.

Крючкова Н. М., Михеева Т. М., Бабицкий В. А., Ганченкова А. П. Продолжительность постэмбрионального развития ветвистоусых ракообразных при питании озерным планктоном // Гидробиол. журн. – 1979. - Т. 15, № 5 – С. 102 – 103.

Матвеев В. Ф. Два способа оценки взаимодействий между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокое - М.: Наука, 1983. – С. 7 – 20.

Матвеев В. Ф., Романовский Ю. Э., Карташов А. И. Влияние хищной личинки *Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera, Chaoboridae) на летний рачковый зоопланктон мезотрофного озера // Гидробиол. журн. – 1986. - Т. 22, № 1 – С. 13 – 18.

Печень Г. А., Костин В. А., Бреган Ю. Э. Продукция зоопланктона озера Дривяты. Биологическая продуктивность евтрофного озера // Тр. ВГБО – 1970.- Т.15 - С. 89 – 105.

Полищук Л. В. Динамические характеристики популяций планктонных животных - М.:Наука, 1986. - 128 с.

Черемисова К. А. К познанию биологии *Sida crystallina* (O. F Müller), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) и некоторых представителей семейства Bosminidae Sars // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии - Минск: Изд-во Минвуза БССР, 1962. – С. 209 – 218.

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

Bengtsson J. Competitive dominance among Cladocera: are single factor explanations enough? // Hydrobiologia. - 1987. - Vol. 145- P. 245 – 287.

Boikova O. S. Feeding of fish in Lake Glubokoe // Hydrobiologia.- 1986. - Vol. 141 – P. 95 – 112.

Boikova O. S. On the reason for interpopulation body size differences in *Daphnia galeata* Sars, 1864 (Crustacea: Daphniiformes) // Arthropoda Selecta – 1995. - Vol. 4, N. 3/4 – P. 37 – 40.

Boikova O. S. A comparative study of the life histories of *Daphnia galeata* Sars, 1864 and *Daphnia hyalina* Leydig, 1860 from Lake Glubokoe, Moscow Area, Central Russia (Branchiopoda: Anomopoda: Daphniidae) // Arthropoda Selecta – 1999. - Vol. 8, N. 1 – P. 43 – 53.

Geller W., Müller H. The filtration apparatus of Cladocera: Filter mesh - sizes and their implications on food selectivity // Oecologia (Berlin) – 1981. - Vol. 49 – P. 316 – 321.

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.

Green J. Growth, size, and reproduction in *Daphnia* (Crustacea: Cladocera) // Proc. Zool. Soc. London – 1956. - Vol. 126, N. 2 – P. 173 – 204.

Hall D. S. An experimental approach to the dynamics of natural population of *Daphnia galeata mendotae* // Ecology – 1964. - Vol. 45, N. 11 – P. 94 – 112.

Herzig A. Temperature and life cycle strategies of *Diaphanosoma brachyurum*: An experimental study on development, growth, and survival // Arch. Hydrobiol.- 1984. - Bd.101, N. ½ - S. 143 – 178.

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

Hessen D. O. 1985. Filtering structures and particle size selection in coexisting Cladocera // Oecologia (Berlin) – 1985. - Vol. 66 – P. 368 – 372.

Jacobs J. 1978. Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape, in environment with fluctuating food and enemy densities. III Laboratory experiments // Oecologia (Berlin) - 1978. - Vol. 35 – P. 35 – 54.

Korovchinsky N. M. Evolutionary morphological development of the Cladocera of the superfamily Sidoidea and life strategies of crustaceans of continental waters // Int. Rev. ges. Hydrobiol. – 1990. – Vol. 75, N. 5 – P. 649 – 676.

Korovchinsky N. M. Sididae & Holopedidae. – Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world - SPB Acad. Publ., The Hague, 1992.- 82 pp.

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

Kotov A. A., Boikova O. S. Comparative analysis of the late embryogenesis of *Sida crystallina* (O. F. Müller, 1776) and *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Ctenopoda) // Hydrobiologia. – 1998. - Vol. 380 – P. 103 – 125.

Lynch M. The evolution of cladoceran life histories // Quart. Rev. Biol. – 1980. - Vol. 55 – P. 23 - 42.

Matveev V. F. Long-term changes in community of planktonic crustaceans in Lake Glubokoe in relation to predation and competition // Hydrobiologia. – 1986. – Vol. 141 – P.33 – 44.

Matveev V. F. Effect of competition on the demography of planktonic cladocerans – *Daphnia* and *Diaphanosoma* // Oecologia (Berlin) – 1987. - Vol. 74 – P. 468 – 477.

Matveev V., Gabriel W. Competitive exclusion in Cladocera through elevated mortality of adults // J. Plankton Res. – 1994. - Vol. 16, N. 9 - P. 1083 – 1094.

Montu M. Crecimiento y desarrollo en algunas especies de cladoceros dulceacuicolas. V. Desarrollo de *Pseudosida bidentata* Herrick, 1884 y *Latonopsis breviremis* Daday, 1905 // Physis, Sec. B. Buenos Aires – 1973. - Vol. 32, 85 – P. 345 – 353.

Paggi J. C. Revision de la especies argentinas del genero *Diaphanosoma* Fischer, 1850 (Crustacea, Cladocera) // Acta zool. Lilloana – 1978. - Vol. 33, N. 1 – P. 43 – 65.

Peters R. H. Metabolism in *Daphnia* // Mem. Ins. Ital. Idrobiol. – 1987. Vol. 45 – P. 193 – 243.

Polyshchuk L. V., Ghilarov A. M. Comparison of two approaches used to calculate zooplankton mortality // Limnol. and Oceanogr. – 1981. - Vol. 26, N. 6 – P. 1162 – 1168.

Romanovsky Y. E. Individual growth rate as a measure of competitive advantages in cladoceran crustaceans // Int. Rev. ges. Hydrobiol.- 1984. - Vol. 69, N. 5 – P. 613 – 632.

Romanovsky Y. E. Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans // Ergebn. Limnol. – 1985. - Vol. 21 – P. 363 – 372.

Romanovsky Y. E., Feniova I.Y. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // Oikos – 1985. - Vol. 44 – P. 243 – 252.

Vanni M. J., Lampert W. Food quality effects on life history traits and fitness in the generalist herbivore *Daphnia* // Oecologia (Berlin) – 1992. - Vol. 92 – P. 48 – 57.

Venkataraman K. Life – history studies on some Cladocera under laboratory conditions // J. Andaman Sci. Assoc. – 1990. - Vol. 6, N. 2 – P. 127 – 132.

Venkataraman K., Krishnaswamy S. Laboratory culture of *Diaphanosoma senegal* Gauthier, (Crustacea, Cladocera) from South India // Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.) – 1985. - Vol. 94, N. 2 – P. 87 – 91.

Vijverberg J. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands // Freshw. Biol. – 1980. - Vol. 10 – P. 317 – 340.

Weglenska T. The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators // Ekol. Polska – 1971. - Vol. 19, N. 30 – P. 427 – 473.

Zaffagnini F. Osservazioni comparative sull'accrescimento e la riproduzione in tre specie di cladoceri // Mem. Ist. Ital. Idrobiol.- 1964.- Vol. 17 – P. 1103 – 1114.

Experimental study of individual growth rate and primary features of life history of *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Branchiopoda, Sidaidae) from Lake Glubokoe

O. S. Boikova

Summary

Number of instars, duration of embryonic and postembryonic development, an average life span, size of specimens and their growth rate, and brood size of *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) from Lake Glubokoe were experimentally studied in 1993 and 1995. Survivorship and fecundity tables were constructed to calculate the intrinsic rate of population increase. These results are compared with those obtained earlier for *Daphnia galeata* Sars from the same lake (Boikova, 1999). The adaptation of these species to water temperature, quantity and quality of food, and fish predation pressure are discussed. The adaptation to high temperature, food limitation, and fish predation pressure account for domination of *D. brachyurum* in summer zooplankton. The hopeful survival of juveniles at food limitation, short generation time, and avoiding of fish predation also play an important role.

ОБРАЗОВАНИЕ ГОЛОВНЫХ ШИПИКОВ У МОЛОДИ ДАФНИЙ В ПЕЛАГИАЛИ И ПРИБРЕЖЬЕ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО.

А. А. Котов

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

Введение

Разнообразные выросты тела взрослых и ювенильных *Daphnia* (шлем, спинной киль, хвостовая игла, головные шипики и др.) снижают эффективность атак мелких беспозвоночных хищников на этих рачков. Показано, что развитие этих структур индуцируется в онтогенезе выделяемыми хищниками химическими веществами, так называемыми кайромонами (Larsson, Dodson, 1993). Однако, большинство наблюдений по индукции защитных образований проведено в ходе экспериментов с лабораторными клонами дафний и экстрактами кайромонов хищников, более редки попытки изучить индукцию в природных водоемах или в условиях их моделирующих (Brancelj и др., 1996).

Целью нашей работы было сравнить интенсивность формирования головных шипиков у потомства *Daphnia hyalina* Leydig в прибрежье и пелагиали крупного естественного водоема.

Материал и методы

Сбор проб и эксперименты проводили 7 - 11, 19-22 августа и с 29 августа по 2 сентября 1997 на биологической станции "Глубокое озеро", каждый раз после нескольких дней безветренной погоды. При помощи большой сети Джели брали по пять количественных проб в центре озера (вертикальный лов) и в прибрежье на глубине 1 - 2 метра (горизонтальный лов). Все пробы из прибрежья сливали вместе, после чего просматривали в тотальной пробе по 100 рачков *Daphnia hyalina* первого ювенильного возраста для определения доли особей с головными зубчиками, также поступали и с пробами из пелагиали.

Самок со зрелыми эмбрионами и вздутыми яичниками из тех же проб поштучно отсаживали в маленькие чашки Петри, и ожидали момента выхода молоди. Каждую отродившуюся особь первого возраста проверяли на предмет наличия головных зубчиков. После отрождения молоди первого помета и закладки новой порции яиц, самку отсаживали в другую чашку Петри. В первой серии экспериментов 100 самок из пелагиали экспонировали в воде из прибрежья, которую зачерпывали с поверхности озера и профильтровывали через газ для освобождения от зоопланктона. Среди них было 50 самок, отродивших первый помет молоди без головных шипиков (серия Ia), и 50 - с шипиками (серия Ib). Во второй серии опытов 100 самок были взяты из прибрежья, а вода для опытов – из пелагиали (отобрана батометром с глубины 5м и профильтрована). Здесь также было использовано по 50 самок двух указанных выше категорий (серии IIa и IIб). Все опыты проводили одновременно, воду в чашках меняли ежедневно.

Результаты

Рачки первого возраста (Рис. 1 - 4) отличаются от таковых второго (Рис. 5) и прочих возрастов (Рис. 6) по размеру тела, форме головы, наличию четкой границы дорсального органа и его вздутому основанию, а также присутствию значительного объема желтка. Во всех трех сериях проб более половины (57-78%) рачков первого возраста в пробах из прибрежья, где этот вид встречался в незначительном числе, несли головные шипики, в то время как в пелагиали, где вид обычен, их доля была существенно ниже (9 - 22%).

Число зубчиков у особей первого возраста варьировало в одном помете, и изменялось от помета к помету. Однако только в трех случаях встретились пометы, часть особей

"незащищенные" пометы	50	21	0	0	50	36	0	19
"защищенные" пометы	0	29	50	50	0	14	50	31

В случае экспонирования рачков из прибрежья в воде из пелагиали, часть самок с "защищенным" первым пометом принесли "незащищенный" второй, и наоборот, однако эффект был более слабым, чем в случаях использования воды из прибрежья.

Если в начале обеих серий опытов доля «защищенных» пометов была 50%, то в конце первой она достигла 79%, а в конце второй – только 44%, что составляет разницу почти в два раза. В таком случае можно сказать, что вода из пелагиали, если и не инактивирует образование шипиков, то по крайней мере является менее интенсивным индуктором их образования.

Обсуждение

Таким образом, образование защитных структур у дафний происходит интенсивнее в прибрежье, чем в пелагиали. Возможно, это следствие большей концентрации в ней кайромонов различных хищников. Кайромоны - это весьма нестойкие вещества (Larsson, Dodson, 1993), поэтому уменьшение доли "защищенных" пометов во второй серии экспериментов можно интерпретировать как результат уменьшения их концентрации при перенесении рачков из прибрежной воды в пелагическую.

В прибрежье озера Глубокого преимущественно обитает ряд хищных беспозвоночных и молодь рыб, питающихся дафниями. Для большинства из них не прямое, химическое влияние на дафний пока не изучено. В целом среда прибрежья отличается более сложной комбинацией химических веществ (абиогенного и биогенного происхождения), чем среда центра крупного водоема. В этой связи известно, что эффект кайромонов усиливается под влиянием других органических веществ, например пестицидов (Dodson, Hanazato, 1995). Однако, возможно, что на интенсивность формирования головных шипиков влияют также прочие факторы, например, разная концентрация пищи в прибрежье и пелагиали, поскольку показано, что последняя влияет на эффект кайромонов (Hanazato, 1991).

Вопрос требует дальнейших исследований, при проведении которых в природе, как показали вышеописанные эксперименты, необходимо учитывать больше факторов, чем при лабораторных опытах.

Автов благодарен Н. Н. Смирнову О. С. Бойковой и Н. М. Коровчинскому за ценные замечания. Исследование было частично поддержано Государственной научной стипендией молодым ученым и грантом РФФИ (96-04-48063).

Л и т е р а т у р а

- Brancelj A., Celhar T., Sisko M. Four different head shapes in *Daphnia hyalina* (Leydig) induced by the presence of larvae of *Chaoborus flavicans* (Meigen) // *Hydrobiologia*. - 1996. - Vol. 339 - P. 37 - 39.
- Dodson S. I., Hanazato T. Commentary on effects of anthropogenic and natural organic chemicals on development, swimming behavior, and reproduction of *Daphnia*, a key member of aquatic ecosystems // *Environ. Health Perspectives*. - 1995. - Vol. 103. - P. 7 - 11.
- Hanazato T. Influence of food density on the effect of *Chaoborus*-released chemical on *Daphnia ambigua* // *Freshwater Biology*. 1991. – Vol. 25. – P. 477 – 483.
- Larsson P., Dodson S. Invited review: chemical communication in planktonic animals // *Arch. Hydrobiol.* - 1993. - Vol. 129. - P. 129 - 155.

Formation of neck teeth in *Daphnia* from the pelagic and littoral zones of Lake Glubokoe*A. A. Kotov***S u m m a r y**

Formation of neck teeth in juvenile *Daphnia hyalina* Leydig from sublittoral and pelagic zones of Lake Glubokoe (Moscow area, Central Russia) has been studied. The water from sublittoral zone induced protective structures more intensively than water from pelagic zone, which is possibly explained by higher concentration of predator kairomones (or other inductors) in the former.

ИХТИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ОЗЕРЕ ГЛУБОКОМ: НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Ю. Ю. Дгебуадзе, М. О. Скоморохов

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

Хорошо известно, что развитие ихтиологических исследований как в нашей стране, так и за рубежом во все времена было тесно связано с промыслом. Глубокое озеро практически никогда промыслом не охватывалось и, соответственно, стимулы для работ по исследованию здесь рыб были слабыми. Как справедливо отмечал А. П. Щербаков (1967), на протяжении многих лет существования Гидробиологической станции “Глубокое озеро” собственно ихтиологических работ на озере почти не велось. Вместе с тем, эта биостанция, отметившая свой славный 110-й юбилей, очень много дала для развития ихтиологии.

Прежде всего, как и многие биостанции системы Академии наук, она была местом проведения лабораторных исследований со многими группами гидробионтов и, в частности, с рыбами. В середине XX века на станции выполнено большое число фундаментальных эмбриологических, сравнительно - анатомических и физиологических работ, связанных с именами С. Г. Крыжановского, Г. С. Карзинкина, Н. Н. Дислера, Н. О. Ланге, Е. Н. Дмитриевой, Л. И. Смирновой и других.

В 1980 - 90-х годах здесь проводились эксперименты и наблюдения в природе с целью исследования экологических закономерностей внутривидовой изменчивости роста рыб. В частности, в опытах с речным окунем была смоделирована природная ситуация, когда при сравнительно высоком общем уровне количества доступного корма менялась степень его размерной разнокачественности. Оказалось, что почти во всех случаях, когда разброс размеров пищевых частиц был большим, первоначально симметричные (по размерам) группировки сеголетков речного окуня через сравнительно короткое время становились положительно асимметричными. При кормлении же групп, имеющих асимметричные распределения по размерам, мелким зоопланктоном с небольшим размахом изменчивости размеров к концу опытов распределение рыб по длине приближалось к симметричному (Dgebuadze, Skomorokhov, 1998).

На основе ретроспективного анализа роста окуня озера Глубокого, с использованием специальной методики подсчета, была установлена возможность существенных изменений темпа роста (его увеличение) на поздних стадиях онтогенеза рыб (Дгебуадзе, 2001, стр. 110-111).

Чисто ихтиологические работы на биостанции были связаны с установлением видового состава рыб и с определением их роли в экосистеме Глубокого озера. По последнему направлению исследований особенное значение имели работы по питанию и росту рыб. В частности, достаточно подробно изучалось питание и рост массовых видов – леща, плотвы, щуки, окуня и ерша (Кривобок, 1942; Шамардина, 1967, 1968; Смирнова, 1978; Бойкова, 1978). Впоследствии О. С. Бойковой (1987) удалось провести глубокие исследования по сопоставлению распределения рыб в водоеме с характером их питания, ростом и численностью.

Особенности озера Глубокого (в частности, довольно резкий уклон увеличения глубин и отсутствие больших мелководий) определяют весьма своеобразное распределение рыб в водоеме. В частности, еще Н. Н. Дислер обнаружил, что молодь окуня сначала держится в открытой части озера, а затем перемещается в прибрежье. Интересные результаты по сезонному распределению рыб в озере были получены в начале 80-х годов прошлого века лабораторией поведения низших позвоночных ИЭМЭЖ АН СССР (см. Voikova, 1986).

Перечисленные исследования, несмотря на то, что они в большинстве случаев выполнялись ограниченным числом ученых, без больших материальных затрат и дорогостоящего оборудования, позволили накопить некоторые данные по ихтиофауне в сфере основного направления деятельности станции – долговременного мониторинга озерной экосистемы.

Используя результаты прошлых наблюдений (Щербаков, 1967; Бойкова, 1987; Voikova, 1986), а также собственные данные, полученные за последние 20 лет периодических наблюдений на водоеме, мы попытались воспроизвести динамику рыбного населения озера Глубокого за последние 100 лет (Таблица).

Сложность распределения рыб в водоеме, отсутствие промысла и надежных сравнительных данных не позволяло сделать точные оценки численности отдельных видов.

Предпринятые в 1950 г. Щербаковым (1967) попытки оценки численности щуки и окуня путем мечения и повторного отлова вряд ли можно считать удачными из-за отсутствия данных о распределении рыб в водоеме и малого числа помеченных особей.

В настоящей работе численность отдельных видов оценивалась качественными показателями, основанными на относительных анализах уловов с одинаковой “единицей усилия” и экспертных оценках (см. легенду к таблице). Приведенные в таблице данные, свидетельствуют, прежде всего, о том, что число видов рыб в озере Глубоком за 100 лет выросло в два раза: с 8-ми до 16-ти. Причем, еще три вида (уклейка, линь и налим), ранее встречавшиеся в озере, в последние годы не обнаружены. Вполне возможно, что относительная бедность ихтиофауны озера в начале XX-го века связана с неудовлетворительной изученностью водоема в то время. Однако есть основания полагать, что изменения в составе рыбного населения и соотношении видов за последнее столетие определялись главным образом другими тремя факторами:

- (а) трансформацией экосистемы озера;
- (б) глобальными изменениями климата;
- (в) случайными и преднамеренными инвазиями гидробионтов в водоем.

Существенные изменения в экосистеме озера Глубокого в XX веке подробно рассматриваются в работе Бойковой (1987). Установлено, что в 1970-80-ые годы в водоеме произошли заметные изменения в бактерио-, фито-, зоопланктоне и бентосе. Эти процессы были обусловлены гидромелиоративными работами 1963 - 65 годов, в результате которых значительная часть стока, минуя озеро, стала отводиться в р. Малая Истра. В результате снизилось поступление в озеро окрашенных гуминовых веществ, что в свою очередь вызвало повышение прозрачности воды и улучшение кислородных условий в гипolimнионе. Все это привело к увеличению площади занятой погруженными макрофитами с 0,5% до 6,5% акватории озера; увеличению эвфотической зоны в пелагиали с 1 - 2 до 3 - 4 м, а в отдельные годы до 5 м; повышению роли зоопланктона в питании рыб (Бойкова, 1987). Характерно, что тринадцатикратное увеличение площади зарослей погруженной растительности произошло главным образом за счет вида - вселенца элодеи. Рост биомассы бентоса и изменение его структуры определялись увеличением поступления органического вещества автохтонного макрофитного происхождения.

В результате произошедших экосистемных трансформаций сложились условия, благоприятствующие видам - планктофагам. Это отражается как в сохраняющемся доминировании плотвы, так и в резком увеличении численности обыкновенной верховки (Таблица), доля планктона в питании которой также бывает большой. Сравнительно высокую численность имеет и речной окунь, сеголетки которого также питаются зоопланктоном.

Расширение зоны зарослей и повышение продукции бентоса привело, видимо, к появлению таких видов как язь, обыкновенный карп, линь (пойман единично в 1970 г.) и ротан.

Можно полагать, что на характер изменения ихтиофауны озера Глубокого повлияло и общее потепление климата. Этим, скорее всего, можно объяснить исчезновение из водоема “холодолюбивого” налима и появление “теплолюбивых” обыкновенного жереха и обыкновенного горчака. Видимо в связи с потеплением снизилась численность обыкновенного ерша. Возможно, в озере на этом виде негативно сказалось зарастание открытых участков дна харой и элодеей.

Таблица. ДИНАМИКА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

ВИД	1900	50-е	80-е	2000
Щука – <i>Esox lucius</i>	-	С	Н	Н
Обыкновенный елец – <i>Leuciscus leuciscus</i>			Е	Е(?)
Голавль – <i>Leuciscus cephalus</i>				С
Язь – <i>Leuciscus idus</i>			Е	Е
Плотва – <i>Rutilus rutilus</i>	-	Д	Д	Д
Уклейка – <i>Alburnus alburnus</i>			Е	
Обыкновенная верховка – <i>Leucaspius delineatus</i>		Н	С	Д
Лещ – <i>Abramis brama</i>	-	М	М	М
Обыкновенный жерех – <i>Aspius aspius</i>				Е

Пескарь – <i>Gobio gobio</i>			Е	Е
Обыкновенный горчак – <i>Rhodeus seiceus</i>				С
Золотой карась – <i>Carassius carassius</i>	-	Н	Н	Н
Обыкновенный карп – <i>Cyprinus carpio</i>				Е
Линь – <i>Tinca tinca</i>			Е*	
Вьюн – <i>Misgurnus fossilis</i>	-	Н	Н	Н
Налим – <i>Lota lota</i>	-	Н	Н	
Речной окунь – <i>Perca fluviatilis</i>	-	М	М	М
Обыкновенный ерш – <i>Gymnocephalus cernuus</i>	-	М	С (?)	Н
Ротан головешка – <i>Perccottus glenii</i>		Е	С	С

* - единственная взрослая особь поймана в 1970 году

Относительные оценки численности:

- данные о численности отсутствуют

Д – массовый, доминирующий вид

М – многочисленный вид С – средняя численность

Н – низкая численность

Е – вид встречается единично

Характерным для хода инвазионного процесса в озере Глубоком является то, что абсолютное большинство вселений скорее всего связано с деятельностью человека.

Озеро практически изолировано от других водоемов и появление новых видов определяется случайными или преднамеренными интродукциями. Связано это, прежде всего, с активностью рыболовов - любителей, которые привозят на Глубокое озеро рыб из других водоемов с целью их использования в качестве наживки. Есть все основания полагать, что такое давление интродуцентов довольно велико и продолжается не один десяток лет (может быть, за исключением 1945-1951 гг., когда озеро Глубокое относилось к особо охраняемой природной территории). Однако для натурализации новых видов необходимо, чтобы они нашли благоприятные условия для существования и размножения. Именно описанная выше смена условий (трансформация экосистемы озера и изменение климата) и определила большинство перемен в составе и соотношении численностей рыб, которые наблюдаются в озере Глубоком со второй половины XX столетия.

Таким образом, анализ динамики рыбного населения озера Глубокого за длительный промежуток времени позволяет подойти к весьма важному выводу о том, что вселение и натурализация новых видов в основном происходит в тех случаях, когда экосистема-реципиент претерпевает значительные изменения. Показательным в данном случае является то, что несмотря на изолированность озера Глубокого от других бассейнов, новые виды пополняли его ихтиофауну именно при экосистемных трансформациях и климатических переменах.

Известно, что рост популяции вида - вселенца обусловлен тремя основными факторами: пищевыми ресурсами, естественными врагами и абиотическими условиями среды (Shea, Chesson, 2002). Наличие свободного ресурса (зоопланктона, бентоса), сходство климатических условий “нового” и “старого” водоемов, слабый пресс хищников (рыбоядные виды щука и окунь находятся под постоянным прессом любительского лова) позволили рыбам - вселенцам сравнительно быстро натурализоваться и нарастить численность в озере Глубоком. Как показывает анализ многолетнего опыта так называемых акклиматизационных работ, сами по себе вселения часто не приводят к закреплению вида на новом месте и созданию самовоспроизводящейся популяции (Дгебуадзе, 2000).

Приведенные данные еще раз подтверждают важность многолетних стационарных наблюдений, которые позволяют получить материалы для понимания динамики экосистем и оценки роли, которую в ней играют виды - вселенцы. Интерес, который в последние годы

вызывают эти виды в значительной степени связан с тем, что исследования их экологического воздействия могут стать ключом к пониманию ранее полученных положений теории сообществ. Например, важности конкуренции и хищничества, соотношения сложности и стабильности, значения ключевых видов и влияния исторических факторов на структуру сообществ (Lodge, 1993).

В перспективе представляется целесообразным продолжить исследования динамики рыбного населения озера Глубокое в плане рассмотрения взаимодействий (прежде всего, трофических) видов - вселенцев с аборигенными видами. В этом отношении важно получить данные по сезонному распределению, питанию, жизненным стратегиям и росту основных представителей ассоциаций рыб на современном этапе их существования. Можно надеяться, что эти материалы послужат пониманию механизмов функционирования и всей уникальной экосистемы озера Глубокое.

Л и т е р а т у р а

Бойкова О. С. О питании окуня в озере Глубоком // В сб.: Экология сообществ озера Глубокое – 1978 – М.: Наука – С. 43-53.

Бойкова О. С. Питание рыб и их влияние на некоторые элементы экосистемы мезотрофного озера Глубокое // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – 1987 – М.: ИЭМЭЖ АН СССР – 22 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // В сб.: Виды - вселенцы в Европейских морях России - 2000 – Апатиты – С. 35-50.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб – 2001 – М.: Наука – 276 с.

Кривобок М. Н. Рост годовалого леща в оз. Глубоком в связи с питанием // Изв. АН СССР, отд. Биол. Наук - № 5 – 1942 – С. 322 - 333.

Шамардина И. П. Питание некоторых рыб Глубокое озера // Вопр. ихтиологии – 1967 - Т. 7 - вып. 6 (47) – С. 1041 - 1053.

Шамардина И. П. Рост основных видов рыб Глубокое озера // Вопр. ихтиологии – 1968 – Т. 8 - Вып. 6 (53) – С. 1041 - 1047.

Щербakov А. П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. – 1967 – М.: Наука – 379 с.

Voikova O. S. Feeding of fish in Lake Glubokoe // Hydrobiologia – 1986 – Vol. 141 – P. 95 - 111.

Dgebuadze Yu. Yu., Skomorokhov M. O. Experimental data on size differentiation in even-aged groups of young perch. // Russian J. of Aquatic Ecology – 1998 – Vol. 7 – P. 41 - 45.

Lodge D. M. Biological invasion: Lessons for ecology // TRENDS in Ecology & Evolution – 1993 – Vol. 8, N 4 – P.133 - 137.

Shea K., Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions // TRENDS in Ecology & Evolution – 2002 – Vol.17, N 4 – P.170 - 176.

Ichthyological studies on Lake Glubokoe: some results and perspectives

Yu. Yu. Dgebuadze., M. O. Skomorokhov.

S u m m a r y

Draft review of 100 years ichthyological studies in Lake Glubokoe are presented. The Lake is inhabited by 16 species of fish now. It is twice more than in the beginning of last century. Long-term fish assemblage dynamic are discussed using the literature data on Lake Glubokoe ecosystem transformation and terms of biological invasions theory.

ХЕМОСЕНСОРНАЯ ЭКОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ АМФИБИЙ: ИССЛЕДОВАНИЯ НА ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ “ГЛУБОКОЕ ОЗЕРО”

Ю. Б. Мантейфель, Е. И. Киселева, А. Н. Решетников

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

Введение

Амфибии часто служат модельными объектами исследований, посвященных ауто- и синэкологии водных животных. Важная особенность организации популяций амфибий, как и других пресноводных животных, особенно населяющих небольшие стоячие водоемы, - их структурирование в пространстве. Это структурирование определяется неравномерностью распределения ресурсов, в первую очередь изолированных друг от друга водоемов размножения. Поэтому исследования популяций амфибий в значительной степени проникнуты идеологией метапопуляции. Фундаментальная характеристика метапопуляции амфибий - обмен генами между микропопуляциями. Этот обмен осуществляется благодаря определенным формам поведения (например, миграции, выбор водоема размножения и брачного партнера), которые еще плохо изучены. К настоящему времени сложились представления об общей схеме поведенческих механизмов поддержания метапопуляций амфибий, включающей два основных элемента: расселение молоди после выхода из водоемов и верность водоему или местности первого размножения; степень этой верности различна у разных видов, а также у самцов и самок одного вида (например, Gill, 1978; Sinsch, 1992).

Общая тенденция снижения численности амфибий вызвала увеличение интереса к организации популяций отдельных видов этих животных. Причины этого негативного процесса еще не выяснены. Поэтому во всем мире интенсивно развиваются разносторонние исследования биологии амфибий с целью разработки научных основ их сохранения.

Естественно, что при исследовании экологии амфибий большое внимание уделяется их взаимоотношениям с хищниками, особенно с рыбами. Во многих работах показано негативное влияние присутствия рыб в водоеме на численность и разнообразие видов амфибий, использующих водоем для размножения (Мантейфель, Решетников, 1997). Большое внимание обращается на рыб – недавних вселенцев. Публикуется все больше работ, в которых обнаружена способность амфибий обнаруживать и избегать хищников.

Особенно интенсивно развиваются исследования экологии личинок амфибий как важных компонентов водных экосистем. Тем самым компенсируется длительное невнимание к этим животным, численность которых в водоемах нередко так высока, что они преобладают по биомассе. В частности, выполнено много десятков лабораторных работ на искусственных аквариальных сообществах, состоящих исключительно из личинок амфибий или включающих этих животных как один из компонентов. При этом выявлены взаимоотношения личинок внутри одного вида, с личинками других видов амфибий и с различными хищниками. Эти исследования фактически составляют самостоятельный раздел современной пресноводной гидробиологии, традиционно являющейся важнейшим полигоном разработки общих принципов системной экологии.

В течение довольно длительного времени головастики изучали в основном как предшественников взрослых животных, в значительной степени с позиций «биогенетического закона». При этом описания многих морфологических структур головастика обычно сопровождалась их оценкой как «незрелых». Следует отметить, что И. И. Шмальгаузен (1964) предложил гипотезу, по которой кардинальное эволюционное изменение личиночного развития бесхвостых амфибий было сопряжено с приспособлением личинок этих животных к новым условиям среды. В настоящее время жизненный цикл большинства бесхвостых амфибий разделен на две жизненные формы: адаптированная к водной среде личинка и адаптированная к жизни на суше тетрапода. В последние годы эта проблема разработана А. С. Северцовым с сотрудниками (1997), подчеркнувшими низкую адаптированность бесхвостых амфибий в течение относительно короткого метаморфоза. Естественно, что эколого-физиологические и морфологические исследования головастика выявляют все новые личиночные адаптации. Особенно интересны

поведенческие адаптации, которые невозможно предсказать на основании сравнительно-морфологических исследований.

Поведенческие адаптации всех животных во многом определяются функциональными возможностями их сенсорных систем. Стимулы, воспринимаемые сенсорными системами животных разных видов, могут значительно различаться. При длительном взаимодействии этих животных (например, членов одной пищевой цепи) обычно имеет место частичное взаимное соответствие их сенсорных миров и появляются экологически адекватные (адаптивные) поведенческие реакции на некоторые стимулы – признаки других членов сообщества. Таким образом, для понимания экологической ценности поведения животных необходимо знать, какую информацию они посылают в окружающую среду, какие сенсорные стимулы воспринимают и какие реакции (модификации поведения, гормонального статуса, морфогенеза и др.) воспринимаемая информация вызывает у животных - реципиентов.

В последние десятилетия открыто много таких особенностей поведения амфибий, от которых в значительной степени зависят изменения популяций этих животных. Особенно много нового обнаружено в области хемосенсорной экологии. К настоящему времени накоплены разнообразные данные о том, что хеморецепция, хемокоммуникация и поведенческие реакции на соответствующие стимулы могут в значительной степени определять особенности распределения и режима активности амфибий, а также вызывать более специализированные формы поведения. Однако хемосенсорные системы амфибий как традиционных объектов лабораторных исследований в течение длительного времени изучались с общезиологических позиций вне связи с их функционированием в природной среде.

Исследования Лаборатории сравнительной нейробиологии позвоночных

В Лаборатории сравнительной нейробиологии позвоночных ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, с 1973 года работающей на базе старейшей российской пресноводной гидробиологической станции «Глубокое озеро», выполнены разносторонние исследования различных форм поведения амфибий, особенно на личиночных стадиях онтогенеза. В последние 20 лет сотрудники лаборатории преимущественно изучали такие особенности поведения, которые обусловлены восприятием естественных химических стимулов. Одновременно исследовались некоторые более широкие аспекты экологии амфибий. Обзоры многих из этих работ опубликованы ранее в сборниках, посвященных научным исследованиям на данной биостанции (Manteifel, Bastakov, 1986b; Мантейфель и др., 1991; Киселева, 1997; Мантейфель, Решетников, 1997) или другим проблемам (Мантейфель, Бастаков, 1989; Мантейфель, 1991a). В настоящем сообщении подводится итог более поздних исследований.

1. Взаимоотношения амфибий и хищников

1.1. Изменения популяций амфибий в результате хищничества ротана

С 1994 г. сотрудники лаборатории проводят мониторинг состояния водоемов и населяющих их микропопуляций амфибий и рыб в районе заказника «Озеро Глубокое». Число изучаемых водоемов (озеро Глубокое и пруды) постепенно увеличено с 24 до 36. Результаты семилетнего мониторинга подтвердили основные выводы, сделанные на основании первых четырех лет исследования (Мантейфель, Решетников, 1997). Сравнение с нашими наблюдениями, сделанными в 1973-1974 гг., показало существенное снижение встречаемости и численности обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* L., гребенчатого тритона *T. cristatus* Laur., а также золотого и серебряного карасей *Carassius carassius* L. и *C. auratus gibelio* Bloch.

В настоящее время в районе заказника «Озеро Глубокое» широко распространен ротан *Perccottus glenii* Dybowski - рыба амурской фауны, вселенная в Подмоскowie в 1950-х гг. и широко расселившаяся по водоемам данного региона к 1980-м гг. (Manteifel, Bastakov, 1986a). Ротаны обитают в непересыхающих прудах и достигают в них высокой плотности. Именно эти водоемы раньше были населены карасями и преимущественно использовались гребенчатыми тритонами для размножения. В тех же прудах были многочисленны обыкновенные тритоны. По результатам недавних обследований установлена отрицательная корреляция между присутствием ротанов и тритонов в прудах. Структура метапопуляций тритонов существенно изменилась, и в настоящее время тритоны обоих видов размножаются только в нескольких временных водоемах. Особенно сильно нарушены и в основном исчезли популяции *T. cristatus*.

Лабораторными опытами установлено, что ротаны могут поедать взрослых *T. vulgaris* и личинок *T. vulgaris* и *T. cristatus*, но не питаются икрой *T. vulgaris*. Некоторые особи *P. glenii* поедали *T. vulgaris* повторно, что указывает на возможность регулярного питания ротанов

тритонами этого вида. Наблюдения показали также, что ротаны атакуют (кусают) половозрелых особей *T. cristatus*. Это поведение больше похоже на антагонистическое, чем на пищевое. Возможно, что в природных водоемах помимо непосредственного уничтожения тритонов ротаны могут нарушать нормальное развитие весьма сложно организованного репродуктивного поведения этих животных.

Полученная система данных показывает, что расселение *P. glenii* может быть важнейшей причиной исчезновения тритонов в водоемах Центра Европейской России (Мантейфель, Решетников, 1997; Reshetnikov, Manteifel, 1997).

По данным нашего многолетнего мониторинга остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, прудовая лягушка *R. lessonae* Camerano (подмосковных лягушек данного вида раньше называли *R. esculenta* L.) и травяная лягушка *R. temporaria* L. откладывают икру в малых водоемах, населенных ротанами, но головастики этих лягушек в большинстве случаев полностью уничтожаются этими рыбами до наступления стадий метаморфоза. В отличие от лягушек, серая жаба *Bufo bufo* L. продолжает успешно размножаться в прудах, колонизированных *P. glenii* (Решетников, 2001). Корреляционный анализ данных о пространственном распределении гидробионтов показал, что присутствие *P. glenii* в водоемах ведет к снижению разнообразия видов и обилия позвоночных (рыб, личинок амфибий) и беспозвоночных животных (см. Reshetnikov, 2000).

Сопоставление литературных сведений с результатами проведенного нами мониторинга показало, что в районе заказника "Озеро Глубокое" сукцессионные процессы в малых водоемах развиваются довольно быстро (пруды превращаются в травяно-кустарниковые болота примерно за 90 лет), а система этих водоемов весьма динамична, но в целом довольно устойчива (Решетников, 2002). Это соответствует многочисленным данным европейских исследователей. Поэтому регулярный мониторинг водоемов позволил получить интересные данные. Установлено, что расселение *P. glenii* и перестройка структуры метапопуляций амфибий в водоемах продолжаются. Вывод о вытеснении ротаном тритонов и лягушек из нерестовых водоемов, сделанный на основании корреляционного анализа, подтвержден результатами многолетних наблюдений за экосистемой отдельного пруда, недавно колонизированного этой рыбой. Пруд, реконструированный в конце 1980-х гг., был быстро занят обыкновенными тритонами и бесхвостыми амфибиями пяти видов. После метаморфоза головастиков на его берегах можно было наблюдать многочисленных ювенильных особей *R. lessonae* и *R. temporaria*, а также *B. bufo*. Через несколько лет в пруду появился *P. glenii*, а затем резко увеличилась численность молоди этой рыбы, что сопровождалось быстрым снижением успеха размножения тритонов и лягушек. Численность ювенильных особей лягушек обоих видов резко снизилась и в течение нескольких лет они больше не отмечены на берегах этого водоема, несмотря на интенсивный нерест взрослых особей. В то же время успех размножения *B. bufo* остался высоким (А. Н. Решетников, неопубликованные данные).

В настоящее время в исследованном нами районе *B. bufo* многочисленна, *R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. lessonae* обычны, а *R. ridibunda*, *B. viridis* и *T. vulgaris* редки. Тритон *T. cristatus* исключительно редок и может исчезнуть в ближайшие годы (Reshetnikov, 2000). Обобщение данных о распространении *P. glenii* показывает, что этот опасный для амфибий хищник продолжает расселяться на больших территориях, что должно привести к масштабным изменениям популяций амфибий в Европейской России (Решетников, 2001).

1.2. Поведение хищников при питании головастиками разных видов

Поскольку результаты мониторинга показали значительную устойчивость личинок *B. bufo* (по сравнению с личинками лягушек трех видов) к выеданию ротаном в естественных условиях, мы исследовали возможность питания этой рыбы личинками *B. bufo* в естественных условиях. При анализе содержимого кишечника *P. glenii* из естественного водоема с высокой численностью личинок *B. bufo* обнаружено, что большинство изученных рыб не потребляло данную пищу. Однако у отдельных особей *P. glenii* в кишечнике обнаружено до 10 личинок *B. bufo*.

Представлялось важным детально исследовать поведенческие взаимодействия *P. glenii* с личинками обычных видов бесхвостых амфибий. При сравнительном исследовании поедаемости личинок разных видов и более тонких особенностей пищевого поведения *P. glenii* в лабораторных условиях обнаружена избирательность питания ротанов. Рыбы схватывали любых предложенных им личинок и затем потребляли почти всех личинок *R. arvalis* и *R. temporaria*, но отвергали значительную часть схваченных. У отвергнутых головастиков часто отсутствовали заметные повреждения и они сохраняли нормальную двигательную активность. При кормлении голодных *P.*

glenii личинками *B. bufo* количество ежедневно съедаемых личинок постепенно увеличивалось в течение восьми суток опыта. Следовательно, данная пища не вызывает отравления у *P. glenii*. У тех особей *P. glenii*, которые в лабораторных экспериментах питались головастиками *B. bufo*, выявлены значительные и весьма стабильные индивидуальные различия в поедании этих головастиков.

Анализ данных о пространственном распределении животных и результаты изучения поведенческих взаимодействий показывают, что устойчивость амфибий к хищничеству ротана уменьшается в ряду *B. bufo* – (*R. arvalis*, *R. lessonae*, *R. temporaria*) – *T. vulgaris* – *T. cristatus* (Решетников, 2001). Лабораторные опыты показали также, что ротаны не питаются икрой лягушек (Решетников, 2001).

Для сравнения было изучено пищевое поведение двух других массовых хищников – личинок стрекозы *Aeschna cyanea* Müll. и личинок жука плавунца *Dytiscus marginalis* L. Личинки *A. cyanea* активно потребляли почти всех схваченных личинок *R. arvalis* и часто отвергали *B. bufo*, но при этом существенно повреждали их. Личинки *D. marginalis* одинаково интенсивно питались личинками *R. arvalis* и *B. bufo*, не отвергая их. Таким образом, «химическая защита» головастиков *B. bufo* определяется, по-видимому, отрицательной реакцией хищника на экскреты кожных желез этих жертв при вкусовом тестировании схваченной добычи. Особенности поведения *P. glenii* указывают на то, что эти рыбы манипулируют схваченным головастиком в ротовой полости и отвергают *B. bufo* в результате тестирования вкусового качества его наружных покровов. Личинки *A. cyanea* пережевывают головастика и также могут тестировать качество его покровов, а личинки *D. marginalis* вонзают челюсти в головастика и высасывают его при минимальном тестировании качества его покровов.

При встречах с *P. glenii* «химическая защита» дает головастикам *B. bufo* селективное преимущество; при встречах с личинкой *A. cyanea* отрицательная реакция хищника может быть даже вредной для этих головастиков на популяционном уровне, так как отвергнувший добычу хищник продолжает повреждать или убивать других несъедобных головастиков; личинки *D. marginalis* потребляют всех схваченных головастиков. Следовательно, эффективность «химической защиты» головастиков *B. bufo* относительна и зависит от особенностей пищевого поведения хищника (Мантейфель, Решетников, 2001; Решетников, 2001; Manteifel, Reshetnikov, 2002).

2. Поведенческие механизмы защиты личинок амфибий от хищников

2.1. Реакции на экскреты хищников

При изучении регуляции отношений амфибий с хищниками на основе химической коммуникации установлено, что головастики четырех видов бесхвостых амфибий (*B. bufo*, *R. arvalis*, *R. lessonae* и *R. temporaria*) воспринимают химические стимулы - выделения различных водных животных и преимущественно избегают их. При этом стимулы от опасных или потенциально опасных для головастиков животных (окуня *Perca fluviatilis* L., плотвы *Rutilus rutilus* L. и личинок *A. cyanea*) вызывают значительно более интенсивную реакцию избегания, чем стимулы от ряда естественных объектов, не представляющих угрозы существованию головастиков. Интересно, что длительность сосуществования головастиков местных популяций с определенными рыбами может не иметь большого значения: экскреты *P. glenii*, относительно недавно вселившегося в Московскую область, также интенсивно избегаются головастиками всех изученных видов.

Поскольку стимулирующие вещества - компоненты экскретов неизвестны, для количественной характеристики экскретов определяли их препаративную концентрацию, то есть произведение массы животного - донора на время его выдерживания в определенном объеме воды, отнесенное к этому объему. Установлено, что препаративная концентрация экскретов *P. glenii*, пороговая для реакции избегания данного стимула головастиками *B. bufo*, составляет менее 50 г·мин/л, то есть *P. glenii* массой 20 г. «метит» 1 л воды за 2,5 мин. Такую эффективность экскретов следует считать довольно высокой. Выраженность реакции избегания определенных стимулов весьма постоянна. На это указывает значимое сходство соотношения эффективностей разных стимулов для разных видов и в разные годы (Manteifel, 1995; Мантейфель, Жушев, 1996, 1998; Manteifel, Zhushev, 1996).

2.2. Реакции на феромон тревоги

Поведение многих водных животных изменяется при восприятии ими веществ, выделяющихся из поврежденных особей своего вида и называемых в таких случаях феромонами тревоги. При этом животные обычно либо избегают стимульной зоны, либо у них уменьшается общий уровень двигательной активности. Предполагается, что эти модификации поведения снижают риск гибели реагирующих особей. Особенно хорошо реакции на феромоны тревоги изучены для рыб. Помимо врожденной реакции рыб непосредственно на феромон тревоги, показана возможность предельно быстрого индивидуального обучения потенциальных жертв избеганию исходно индифферентных стимулов, если феромон тревоги является подкрепляющим безусловным стимулом. В естественных условиях такое обучение обеспечивает запоминание признаков (в частности, вида и запаха) хищника, так как феромон тревоги выделяется в воду, когда хищник схватывает жертву того (или родственного) вида, к которому относится обучающаяся особь (Magurran, 1989; Хорошилова, Мантейфель, 1998).

В нашей лаборатории у отечественных тритонов выявлена поведенческая реакция, похожая на реакцию тревоги (Марголис, 1985). Избегание феромона тревоги (экстракта измельченных конспецификов) обнаружено также в экспериментах, проведенных на головастиках ряда бесхвостых амфибий.

Наиболее разносторонне реакция тревоги изучена на головастиках *B. bufo*. Доказательства проявления реакции тревоги у этих личинок в естественных условиях, необходимые для выводов о ее реальном экологическом значении, в основном ограничены наблюдениями за рассредоточением плотных скоплений головастиков после введения в них воды, в которой был раздавлен конспецифичный головастик (Eibl-Eibesfeldt, 1949; Pfeiffer, 1966). Однако такие скопления наблюдаются в водоемах весьма нерегулярно. Мы исследовали избегание феромона тревоги головастиками *B. bufo* в естественных условиях, применив другую методику. В этих опытах были использованы ловушки, сделанные из пластиковых бутылок. Ранее такие ловушки применяли для выявления личинок амфибий в водоемах (Shaffer et al., 1994). По нашим данным, головастики *B. bufo* в естественных условиях избегают вхождения в пластиковую ловушку, содержащую феромон тревоги. При препаративной концентрации стимула, равной одному измельченному головастику на 1,2 л воды, в ловушки с феромоном попадало вдвое меньше головастиков, чем в контрольные ловушки. Метод пластиковых ловушек перспективен для изучения дирекционально ориентированных поведенческих реакций водных животных на химические стимулы в естественных условиях (Мантейфель, 2001).

В лабораторных опытах с парным выбором раствора феромона тревоги или контрольного стимула у головастиков *B. bufo* весьма регулярно регистрируется реакция избегания, что позволяет исследовать некоторые характеристики этой реакции и вызывающего ее стимула. Пороговая концентрация экстракта измельченного конспецифика в этих условиях меньше 0,13 г/л, то есть экстракт из одного головастика может «пометить» более одного литра воды (Manteifel, Zhushhev, 1996; Мантейфель, Жушев, 1998).

3. Поведенческие взаимодействия головастиков с головастиками и взрослыми амфибиями своего и чужих видов

Головастики одного вида амфибий, развивающиеся в одном водоеме, взаимодействуют друг с другом. В том же водоеме могут находиться головастики нескольких других видов амфибий. Поэтому изучение внутри- и межвидовой хемокоммуникации головастиков представляется весьма актуальным. Это оригинальное направление исследований нашей лаборатории развивается в течение длительного времени. Изучены предпочтения и избегания различных попарно сравниваемых стимулов и для четырех видов бесхвостых амфибий получена сложная система данных о поведенческих взаимодействиях головастиков на основе хемокоммуникации. Выявлены реакции головастиков на экскреты других головастиков своего и других видов, а также на экскреты взрослых амфибий.

Наиболее интересны данные о предпочтениях и избеганиях головастиков *B. bufo*, у которых обнаружены реакции на многие естественные химические стимулы. Эти головастики индифферентны к экскретам головастиков *R. lessonae* и *R. temporaria*, но привлекаются экскретами головастиков *R. arvalis*. Головастики *B. bufo* младших стадий привлекаются экскретами конспецифичных головастиков, головастики средних стадий индифферентны к этим стимулам, а старшие из исследованных головастиков обычно избегали экскретов конспецификов. При этом в группах младших головастиков из некоторых популяций обнаружено предпочтение

эксретов родственных особей экскретам неродственных конспецификов. Эти данные отчасти вошли в опубликованные обзоры (Киселева, 1997; Kiseleva, 1997).

При изучении реакций головастика *B. bufo* на эксCRETы взрослых конспецификов обнаружено, что в установке парного выбора этот стимул вызывал отчетливую реакцию избегания, выражавшуюся в отплывании головастика от места его подачи, уменьшении времени нахождения в содержащем секрет отсеке и снижении двигательной активности. При последовательном уменьшении концентрации стимула эффективность его действия снижалась, но пороговая препаративная концентрация для головастика, находившихся на 36-39 стадиях индивидуального развития по Госнеру (Gosner, 1960), составила 0,3 г·мин/л. Таким образом, жаба массой 20 г. может «пометить» 1 л воды примерно за 1 сек, то есть данный стимул очень высоко эффективен (реальный темп «мечения» воды неизвестен и зависит от конвекционных и вызванных ветром потоков, так как скорость диффузии веществ в воде очень мала). В процессе метаморфоза чувствительность к этому стимулу снижалась примерно в 10 раз. Полученные данные позволили сделать вывод, что основным источником эффективных компонентов эксCRETов взрослой *B. bufo* являются ядовитые для многих животных секреты гранулярных и паротидных кожных желез (Киселева, 2001). Головастики *B. bufo* избегали также эксCRETов взрослых *R. lessonae* и *R. temporaria*, но чувствительность к этим стимулам была значительно ниже, чем к конспецифичному эксCRETу. Одна лягушка любого из этих видов при массе около 15 г могла «пометить» один литр воды примерно за 15 мин. Однако если *R. lessonae* перед получением от нее стимульных эксCRETов съедала более десяти головастика *B. bufo*, то чувствительность головастика-реципиента возрастала на порядок и одна лягушка могла «пометить» литр воды примерно за 1,5 мин. Присутствие в воде эксCRETов *R. temporaria* вызывало рост двигательной активности головастика жабы, а в присутствии эксCRETов *R. lessonae* эта активность уменьшалась (Киселева, 2001a).

Таким образом, распределение головастика в водоеме может быть в значительной степени обусловлено их поведенческими реакциями на химические стимулы от различных животных, включая головастика того же и других видов, а в некоторых случаях - и взрослых бесхвостых амфибий.

4. Поведенческие реакции амфибий на аминокислоты

Существенными компонентами среды обитания водных форм амфибий, в особенности личинок, являются природные аминокислоты, входящие в состав различных биологических объектов и выделяемые организмами в воду. Сенсорная аминокислотная чувствительность амфибий представляет значительный интерес как в связи со спецификой экологии этих животных, так и для сравнения с чувствительностью рыб. Регулярное изучение аминокислотной чувствительности головастика и взрослых бесхвостых амфибий в течение длительного времени проводится только в нашей лаборатории (обзор более ранних исследований - Мантейфель и др., 1989). Установлена значительная видоспецифичность восприятия аминокислот головастиками разных видов; выявлены и некоторые общие черты реагирования. Большинство аминокислот при введении небольшой дозы раствора в концентрации 10^{-2} моль/л в воду возле исследуемого головастика вызывают ориентировочные (поисковые?) или хорошо выраженные пищевые реакции, причем некоторые из этих пищевых стимуляторов оказались общими для всех изученных видов. Чувствительность к отдельным аминокислотам весьма высока и достигает 10^{-6} - 10^{-11} моль/л, что сопоставимо с чувствительностью рыб. В ходе личиночного онтогенеза спектр воспринимаемых аминокислот постепенно расширяется. При этом у большинства видов аминокислотная чувствительность падает, а у *R. lessonae* растет. Сравнение рядов относительной эффективности различных аминокислот для головастика лягушек трех видов, *B. bufo* и чесночницы *Pelobates fuscus* Laur. показало невысокую ($r \leq 0,6$), но для нескольких пар видов достоверную положительную корреляцию. Выделяется небольшая группа аминокислот, эффективных для большинства или всех изученных видов. Интересно, что в ряде случаев выделяется оптимальный диапазон концентраций аминокислотных стимулов, вызывающих максимальную реакцию. Иными словами, при концентрациях около 10^{-2} моль/л эффективность некоторых аминокислотных стимулов ниже, чем при больших разведениях. Сопоставление данных, полученных при различных экспериментальных подходах, позволяет предположить, что пороговые значения восприятия аминокислотных стимулов головастиками определяются характеристиками обонятельной рецепции (Киселева, 1990, 1991, 1992, 1995, 2000; Kiseleva, 1997).

Сенсорная чувствительность к аминокислотам обнаружена и в лабораторных экспериментах, проведенных на некоторых взрослых амфибиях. Обширные исследования на водных формах тритонов нескольких видов показали, что эти животные воспринимают различные вещества данного класса. При этом ряды относительной эффективности аминокислот как сенсорных стимулов, вызывающих ориентировочно-исследовательскую реакцию тритонов *T. cristatus*, *T. vulgaris* и *Pleurodeles waltl* Mich., также весьма видоспецифичны (Марголис, 1997; Margolis, 2000). Обнаружены также неспециализированные двигательные реакции взрослых *R. esculenta* на введение аминокислот в воду. Анализ результатов этих экспериментов позволил предположить, что *R. esculenta* могут использовать хеморецепцию ротовой полости для тестирования качества воды (Кружалов, 1995).

5. Способы ориентации ювенильных и взрослых бесхвостых амфибий

Ориентация животных является важным компонентом организации разных форм их поведения, определяющих направленные перемещения особей и их распределение в пространстве. Направленная двигательная активность амфибий после метаморфоза связана с расселением и миграцией на зимовку, поиском участков кормления, источников влаги, мест размножения и половых партнеров, активностью на индивидуальных участках. Поэтому изучение ориентации амфибий органично входит в сенсорно-экологические исследования этих животных.

Наша лаборатория продолжала изучение различных аспектов ориентации амфибий, завершивших метаморфоз. Значительная часть этой работы посвящена анализу способов ориентации амфибий при поиске источника воды. Это поведение жизненно важно для наземных амфибий, довольно быстро теряющих воду в результате ее испарения с поверхности влажной или довольно слабо кератинизированной кожи и впитывающих воду (в том числе с влажных участков почвы) в основном специализированной областью кожи живота.

В условиях парного выбора была исследована роль летучих химических стимулов от наземных субстратов в ориентации сеголетков *B. bufo* при расселении из водоема. Обнаружено, что эти животные в первые недели после метаморфоза способны воспринимать стимулы от разнообразных природных субстратов (глинистая либо песчаная почва, мох сфагнум и разлагающиеся опавшие листья березы). Разные стимулы вызывали предпочтение либо избегание, причем реакции на одинаковые стимулы не различались у сеголетков из двух соседних водоемов. Возможно, что восприятие этих стимулов помогает сеголеткам при выборе направления движения в период постметаморфозного расселения и участвует в регуляции биотопического распределения ювенильных особей (Reshetnikov, 1996).

Изучены также некоторые другие признаки, которые потенциально могут использоваться сеголетками амфибий при ориентации. В условиях равной влажности воздуха в двух сравниваемых стимульных отсеках сеголетки *B. bufo* предпочитали запах воды из природного водоема запаху дезароматизированной дистиллированной воды и запаху воды из-под скопления конспецифичных сеголетков. Таким образом, сеголетки *B. bufo* способны ориентироваться по градиенту запаха воды из природного водоема. Однако в наших экспериментальных условиях эти ювенильные особи не сравнивали запах знакомого водоема, из которого вышли, с запахом другого водоема, в котором также развивались личинки - конспецифики. Возможно, что восприятие и избегание запаха скоплений сеголетков своего вида способствует их более равномерному распределению у уреза воды и/или в наземных биотопах (Reshetnikov, 1996).

Исследованы способности сеголетков *B. bufo* к поиску источников воды. В условиях парного выбора эти сеголетки выбирали стимульные отсеки с озерной или дезароматизированной дистиллированной водой, противопоставленные пустому отсеку. Таким образом, выявлена способность этих ювенильных особей ориентироваться по градиенту влажности воздуха. Обнаружено также, что сеголетки *B. bufo* способны определять весьма небольшой (всего лишь 2.2°) наклон субстрата. Реакции на наклон субстрата зависели от относительной влажности воздуха. При относительной влажности порядка 70 % сеголетки достоверно чаще предпочитали нижний отсек, при влажности около 90 % выбор менее четок, а при 98 % выбор отсутствовал (Reshetnikov, 1997). Выявленные реакции имеют осмысленную экологическую интерпретацию, поскольку в природных условиях именно в понижениях рельефа выше вероятность найти источник воды. Таким образом, сеголетки *B. bufo* могут использовать различные ориентиры для поиска источников влаги в условиях, угрожающих чрезмерной потерей воды из их организма.

Изучение способности к обнаружению удаленного источника воды было продолжено на взрослых амфибиях. Квакши *Hyla arborea* L. и зеленые жабы *B. viridis* Laur., часто населяющие

засушливые регионы, обнаружили высокие способности к поиску источника воды в экспериментальных условиях. Однако для этой цели амфибии двух видов использовали разные сенсорные признаки. Квакши находили воду благодаря восприятию именно запаховых особенностей озерной воды (отсек с озерной водой они предпочитали отсеку с дезароматизированной дистиллированной водой), в то время как зеленые жабы ориентировались по градиенту влажности воздуха (Reshetnikov, 1998).

Исследован также возможный вклад обоняния и кожной рецепции горла у самцов *B. bufo* в процесс идентификации потенциального полового партнера при амплексусе на суше. Самцы достоверно дольше удерживали модели, покрытые смывом с поверхности кожи самцов или самок своего вида, чем модели с контрольным стимулом (водой), но время удержания моделей со смывами с самки и самца не различалось. Таким образом, было показано, что обоняние и/или кожная рецепция горла могут участвовать в процессе распознавания захваченного самцом *B. bufo* объекта как особи своего вида, но недостаточны для идентификации пола (Решетников, 1997).

Для интерпретации известных данных о негативном влиянии закисления воды на гидробионтов представляют интерес результаты наших экспериментов, выявивших специфику сенсорной чувствительности кожи взрослых травяных лягушек к кислотам. Хорошо совпавшие результаты электрофизиологического исследования и анализа избегательного поведения животных показали, что, как и для кислотного вкуса человека, для кожи *R. temporaria* раздражающая способность растворов кислот в большой степени зависит от специфики анионов, а не просто от величины pH. Так, при равно высокой эффективности слабой уксусной и сильной соляной кислот концентрация водородных ионов в слабой кислоте в 80 раз меньше, чем в сильной. Следовательно, общая кислотность, широко используемая для характеристики состояния водной среды, не является универсальным и полностью адекватным показателем (Марголис, 1989; Мантейфель, 1991; Margolis, Manteifel, 1991).

В заключение необходимо отметить, что наша лаборатория изучает различные аспекты поведения и экологии амфибий, населяющих заказник «Озеро Глубокое» и соседние территории. Данные, полученные при проведении лабораторных экспериментов, хорошо согласуются с результатами мониторинга популяций амфибий и рыб. Начато экспериментальное исследование особенностей ориентации амфибий в естественных условиях. В итоге выявляются разнообразные ранее неизвестные или недостаточно проанализированные сенсорные и поведенческие механизмы, обуславливающие важные характеристики экологии личинок и взрослых амфибий как существенных компонентов пресноводных экосистем.

Л и т е р а т у р а

- Киселева Е. И. Аминокислотная чувствительность головастика прудовой лягушки (комплекс *Rana esculenta*) и ее изменение в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1991. - Т. 96, № 2. - С. 111-115.
- Киселева Е. И. Чувствительность головастика обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* к аминокислотам // Журн. эволюц. биохим. физиол. - 1992. - Т. 28, № 6. - С. 700 - 706.
- Киселева Е. И. Химическое взаимодействие головастика серой жабы *Bufo bufo* с головастиками других бесхвостых амфибий, обитающих в тех же водоемах // Журн. общ. биол. - 1993. - Т. 54, № 3. - С. 311 - 316.
- Киселева Е. И. Природные аминокислоты как эффективные стимулы, вызывающие хеморецепторно направляемое поведение головастика бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. - 1995. - Т. 56, № 1. - С. 108 - 117.
- Киселева Е. И. Химическое взаимодействие головастика травяной лягушки *Rana temporaria* L. с конспецифичными и гетероспецифичными головастиками бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. - 1996. - Т. 57, № 6. - С. 740 - 746.
- Киселева Е. И. Химическое взаимодействие головастика с некоторыми элементами среды обитания на примере сообщества амфибий заказника «Глубокое озеро» // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - М., 1997. - Т. 7. - С. 80 - 90.
- Киселева Е. И. Чувствительность головастика остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. к природным L-аминокислотам и ее изменение в онтогенезе // Журн. общ. биол. - 2000. - Т. 61, № 2. - С. 198 - 205.
- Киселева Е. И. Поведенческие реакции головастика серой жабы *Bufo bufo* L. на химические экскрет конспецифичной взрослой особи и их изменение в ходе личиночного развития // Журн. общ. биол. - 2001. - Т. 62, № 5. С. 430-436.
- Киселева Е. И. Экспериментальное исследование хемокоммуникации головастика серой жабы (*Bufo bufo*) в гильдии бесхвостых земноводных // Вопросы герпетологии. - Пушино- Москва, 2001а. - С. 120 - 122.

- Кружалов Н. Б.* Хеморецепция аминокислот и двигательная активность лягушки *Rana lessonae* (Amphibia) // Журн. общ. биол. - 1995. - Т. 56, № 6. - С. 796 - 801.
- Мантейфель Ю. Б.* Избегание кислотного субстрата лягушкой *Rana temporaria*: преобладающее значение специфики анионов // Зоол. журн. - 1991. - Т. 70, № 11. - С. 73 - 76.
- Мантейфель Ю. Б.* Экстерохеморецепция рыб, амфибий и рептилий в связи со спецификой водной среды // Проблемы химической коммуникации животных. - М., 1991а. - С. 212 - 222.
- Мантейфель Ю. Б.* Избегание феромона тревоги головастиками серой жабы *Bufo bufo* L. в естественных условиях // Зоол. журн. - 2001. - Т. 80, № 1. - С. 67 - 70.
- Мантейфель Ю. Б., Бастаков В. А.* Амфибии района заказника «Озеро Глубокое»: численность и особенности поведения // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. - М., 1989. - С. 70 - 80.
- Мантейфель Ю. Б., Бастаков В. А., Киселева Е. И., Марголис С. Э.* Амфибии района заказника «Глубокое озеро»: краткий очерк состояния популяций, нейроэтология и сенсорная экология // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1991. - Т. 96, № 2. - С. 103 - 110.
- Мантейфель Ю. Б., Жушев А. В.* Избегание естественных химических стимулов головастиками трех видов бесхвостых амфибий // Зоол. журн. - 1996. - Т. 75, № 6. - С. 900 - 906.
- Мантейфель Ю. Б., Жушев А. В.* Поведенческие реакции личинок четырех видов бесхвостых амфибий на химические стимулы от хищников // Журн. общей биол. - 1998. - Т. 59, № 2. - С. 192 - 208.
- Мантейфель Ю. Б., Кружалов Н. Б., Киселева Е. И., Марголис С. Э.* Чувствительность хемосенсорных систем амфибий и рептилий к аминокислотам // Журн. эвол. биохим., физиол. - 1989. - Т. 25, № 2. - С. 103 - 110.
- Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н.* Трансформация метапопуляций тритонов в районе заказника "Озеро Глубокое" (Московская обл.) в результате вселения хищной рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - М., 1997. - Т. 7. - С. 56 - 72.
- Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н.* Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. - 2001. - Т. 62, № 2. - С. 150 - 156.
- Марголис С. Э.* Поведенческие реакции тритонов на вещества, содержащиеся в коже особей своего вида // Журн. эволюц. биохим., физиол. - 1985. - Т. 21, № 3. - С. 284 - 289.
- Марголис С. Э.* Реакции в кожных афферентах травяной лягушки на кислотные стимулы: роль pH // Сенсорные системы. - 1989. - Т. 3, № 2. - С. 142 - 149.
- Марголис С. Э.* Хемосенсорное тестирование среды иглистым тритоном (*Pleurodeles waltl*) при восприятии аминокислот: сравнение рядов эффективности // Сенсорные системы. - 1997. - Т. 11, № 1. - С. 53 - 67.
- Решетников А. Н.* Сенсорная чувствительность самцов серой жабы (*Bufo bufo* L.) к кожным выделениям самцов и самок своего вида при амплексусе // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - М., 1997. - Т. 7. - С. 73 - 79.
- Решетников А. Н.* Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журнал общ. биол. - 2001а. - Т. 62, № 4. - С. 352 - 361.
- Решетников А. Н.* Взаимодействие земноводных и ротана (*Perccottus glenii*) в малых водоемах // Вопросы герпетологии. - Пущино - Москва, 2001б. - С. 247 - 249.
- Решетников А. Н.* Динамика системы малых водоемов окрестностей озера Глубокого в XX веке // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - М., 2002. - Т. 8. - С.
- Северцов А. С., Ляпков С. М., Сурова Г. С.* Критерии дискретности экологических ниш этапов онтогенеза бурых лягушек // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1997. - Т. 102, № 6. - С. 28 - 33.
- Хорошилова Е. В., Мантейфель Ю. Б.* Избегание и различение аминокислот золотым карасем *Carassius carassius* после предъявления вместе с феромоном тревоги // Вопр. ихтиол. - 1998. - Т. 38, № 1. - С. 137 - 145.
- Шмальгаузен И. И.* Происхождение наземных позвоночных. - М.: Наука, 1964. - 272 с.
- Gill D. E.* Effective population size and interdemie migration rates in a metapopulation of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque) // Evolution. // 1978. - V. 32, № 4. - P. 839 - 849.
- Eibl-Eibesfeldt I.* Uber das Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung // Experientia. - 1949. - Bd 5, № 6. - S. 236 - 236.
- Gosner K. L.* A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. - 1960. - V. 16, № 2. - P. 182 - 190.
- Kiseleva E. I.* Some aspects of chemical ecology and chemosensorily guided behaviour of anuran tadpoles // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. - 1997. - V. 2. P. 95 - 101.
- Magurran A.E.* Acquired recognition of predator odour in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*) // Ethology. - 1989. - V. 82. - № 3. - P. 216 - 223.
- Manteifel Y. B.* Chemically-mediated avoidance of predators by *Rana temporaria* tadpoles // J. Herpetology. - 1995. - V. 29, № 3. - P. 461 - 463.
- Manteifel Y. B., Bastakov V. A.* *Perccottus glehni* Dybowski - a new colonizer in the ichthyofauna of Lake Glubokoe // Hydrobiologia. - 1986a. - V. 141. - № 1. - P. 133-134.
- Manteifel Y. B., Bastakov V. A.* On the biology of Amphibia in the ecosystem of Lake Glubokoe // Hydrobiologia. - 1986a. - V. 141. - № 1. - P. 135-137.

- Manteifel Y. B., Reshetnikov A. N.* Avoidance of noxious tadpole prey by fish and invertebrate predators: adaptivity of a chemical defence may depend on predator feeding habits // *Archiv fur Hydrobiologie*. – 2002. – V. 153 (4). – P. 657-668.
- Manteifel Y. B., Zhushev A. V.* Avoidance of predator chemical cues by tadpoles of four East European anuran species (*Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *R. lessonae*, and *R. temporaria*) // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. - 1996. - V. 1. - P. 161 - 180.
- Margolis S. E.* Chemosensory sensibility of the aquatic forms of the newts *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *Pleurodeles waltl*: Behavioural and electrophysiological study // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. - 2000. - V. 5. - P. 17 - 46.
- Margolis S. E., Manteifel Y. B.* Skin sensory sensitivity to acids in a European common frog *Rana temporaria* L.: electrophysiological study and analysis of behaviour // *Comp. Biochem. Physiol.* - 1991. - V. 98A, № 3 - 4. - P. 453 - 458.
- Pfeiffer W.* Die Verbreitung der Schreckreaktion bei Kaulqappen und die Herkunft der Schreckstoffes // *Zeitschr. vergl. Physiol.* – 1966. - Bd 52, № 1. – S. 79 – 98.
- Reshetnikov A. N.* Hygrostatic and olfactory orientation in juvenile Common toads (*Bufo bufo*) during the postmetamorphic period // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* // 1996. // V. 1. - P. 181 - 190.
- Reshetnikov A. N.* Air humidity and substrate inclination as sensory cues in orientation of juvenile Common toads (*Bufo bufo* L.) // *Herpetology'97*, - Prague, 1997. - P. 171 - 172.
- Reshetnikov A. N.* Searching for water by the Common treefrog (*Hyla arborea*) and the green toad (*Bufo viridis*): the perception of odours or air humidity? // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. - 1998. - V. 3. - P. 105 - 112.
- Reshetnikov A. N.* Species diversity of aquatic animals (invertebrates, amphibians and fishes) in ponds and the effect of predation by the introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*) // *Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia*. – Novosibirsk, 2000. - V. 3, Part 2. - P. 279-281.
- Reshetnikov A. N., Manteifel Y. B.* Newt-fish interactions in Moscow Province: a new predatory fish colonizer, *Perccottus glenii*, transforms metapopulations of newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus* // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. - 1997. - V. 2. - P. 1 - 12.
- Schaffer H. B., Alford R. A., Woodward B. D., Richards S. J., Altig R. G., Gascon C.* Quantitative sampling of amphibian larvae // *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. – Washington - London. - 1994. - P. 130 - 141.
- Sinsch U.* Structure and dynamics of a natterjack toad (*Bufo calamita*) metapopulation // *Oecologia*. - 1992. - V. 90, № 3. - P. 489 - 499.

Chemical sensory ecology and ethology of amphibians: studies at the Hydrobiological station “Lake Glubokoe”

Y. B. Manteifel, E. I. Kiseleva, A. N. Reshetnikov

S u m m a r y

The article is a review of studies conducted by the Laboratory of Comparative Neurobiology of Vertebrates of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, the Russian Academy of Sciences, at the Hydrobiological Station “Lake Glubokoe” (Moscow Province, Russia) within 1991 - 2001. Ecology of local amphibian populations and behaviour of these animals were investigated. Predator - prey interrelationships and reactions to chemical cues of conspecifics and heterospecifics were the main objects. Amino acid sensory sensitivity of tadpoles was investigated and some new orientation capabilities of metamorphs and adult anurans have been revealed.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В ЗАКАЗНИКЕ «ОЗЕРО ГЛУБОКОЕ»

*А. Н. Решетников**, *Н. М. Решетникова***

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

**Главный Ботанический Сад РАН

Введение

Заказник «Озеро Глубокое» расположен в Рузском районе Московской области, в центре его находится озеро Глубокое, имеющее координаты 55°45' с.ш. и 36°31' в.д. К заказнику относится массив леса, отчасти заболоченного, в радиусе 1,5-2,5 км от озера. Антропоическое воздействие на территорию можно назвать низким, поскольку поблизости нет крупных промышленных предприятий, а примыкающие к заказнику лесные массивы Озернинского лесохозяйства и угодья совхоза «Аннинский» выполняют роль буферной зоны. В целом, эта территория хорошо сохранилась, что подтверждается относительно высоким видовым разнообразием растений и животных.

В последние годы возрос интерес к изучению такой формы «биологического загрязнения» природы, какой является вселение новых видов, которых еще называют «чужеродными» или «видами-вселенцами» («invaders», «aliens», «exotic species», «non-native species») (Алимов и др., 2000). Некоторые такие виды называют «акклиматизированными» и (или) «интродуцированными», подчеркивая роль человека в их переселении. С 1994 г. в заказнике «Озеро Глубокое» ведутся работы по изучению роли в местных водных экосистемах одного из таких видов - рыбы ротана (Мантейфель, Решетников, 1997, 2001). В результате мониторинга водоемов и лабораторных экспериментов установлено, что вселение ротана ведет к существенной трансформации сообщества гидробионтов. Несмотря на то, что некоторые животные, например, личинки серой жабы, обладают эффективными защитными свойствами, в целом, колонизация водоемов ротаном ведет к быстрому (за 1-2 года) снижению разнообразия видов беспозвоночных, личинок амфибий и рыб (Решетников, 2001). Такое значительное воздействие отдельного вида-вселенца на местные экосистемы ставит некоторые виды в критическое положение. Так, гребенчатый тритон, внесенный в последние годы в Международную красную книгу и Красную книгу Московской области, может исчезнуть из окрестностей озера Глубокое из-за колонизации ротаном глубоких прудов – лучших нерестилищ этого вида амфибий.

Наши данные о стрессовом воздействии на природу одного вида-вселенца послужили поводом для анализа роли других чужеродных для заказника представителей флоры и фауны. С этой целью был составлен список чужеродных видов, зарегистрированных в районе заказника «Озеро Глубокое», подвергнуты анализу систематическая принадлежность таких видов, география регионов-доноров, время и темпы вселения, степень натурализации, а также определена возможная роль видов в местных экосистемах. В основу настоящей публикации легли десятилетние (1991 – 2001 гг.) наблюдения авторов в окрестностях озера Глубокое. Для составления видовых очерков были использованы справочная литература и ряд отдельных публикаций (Лавров В.С., 1981; Гиляров, 1986; Бобров, 1989; Пантелеев и др., 1990; Ананьева и др., 1998; Динец, Ротшильд, 1998; Кузьмин, 1999; и др.).

Под «районом заказника» авторы подразумевают территорию площадью около 50 км², включающую заказник «Озеро Глубокое» и непосредственно примыкающие к нему лесные угодья, ограниченные полями Ново-Горбово, Петрово и Ордино, Огарковским болотом, полями Андреевское и Терехово, а также и сами эти открытые биотопы, за исключением поля у д. Андреевское, занятого ныне садовыми участками. Биота очерченной территории за пределами формальных границ Заказника тесно связана с озером Глубоким и традиционно включена в сферу внимания работавших и продолжающих работать на биостанции сотрудников (Воронков и др., 1907; Решетникова, 1997).

Аннотированный список чужеродных видов животных, отмеченных в районе Заказника

Mammalia - Млекопитающие

- Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) - **Енотовидная собака**, или уссурийский енот (сем. Собачьи Canidae). Исходный ареал находится в Восточной Азии, включая Российское Приморье. С 1929 г. акклиматизирована в Европейской части СССР, где широко расселилась. В районе заказника обычна (А. И. Бородач, М. В. Максимов, устн. сообщения). Встречается в лесу и на окрестных полях. По литературным данным питается грызунами, ящерицами, земноводными, рыбой, насекомыми, луковицами и корневищами растений, ягодами. Разоряет наземные гнезда птиц. Предположительно конкурирует за пищевые ресурсы с лисицей. Является одним из основных переносчиков бешенства. Весной 2001 г. большое животное было встречено на территории биостанции.
- Mustela vison* (Schreber, 1777) - **Американская норка** (сем. Куньи Mustelidae). Населяет Северную Америку. Акклиматизирована во многих районах России, где вытесняет европейскую норку (Гиляров, 1986). К настоящему времени ее новый ареал включает всю территорию России, за исключением Каспийской низменности и тундры (Динец, Ротшильд, 1998). В заказнике встречается на берегах озера и по мелиоративным канавам. По данным Озернинского лесохозяйственного хозяйства (А. И. Бородач, устн. сообщение) численность популяции заметно возросла после 1995 – 1996 гг. Некоторое пополнение популяции может происходить за счет особей, убежавших из звероводческого хозяйства в д. Старое (при совхозе «Прогресс»), расположенного в 14 км к северо-западу от озера. Способна поедать грызунов, лягушек, рыбу, насекомых, дождевых червей. Активно охотится на ондатру и речных раков. На биостанции однажды напала на привязанную на кукуане полукилограммовую щуку, вытащила ее на мостки и съела.
- Cervus nippon* (Temminck, 1838) - **Пятнистый олень** (сем. Олени Cervidae). Населяет Восточную Азию, включая Российское Приморье. Акклиматизирован в Европейской части России с 1937 г. и сейчас популяции этого вида есть в ряде центральных областей, некоторых районах Кавказа. В местах акклиматизации нуждается в подкормке зимой. Отдельные заходы в район заказника регистрируются летом и осенью (А. И. Бородач, устн. сообщение). По литературным данным летом пятнистые олени питаются травянистой растительностью, листвой деревьев и кустарников, а на морских побережьях – выброшенными на берег водорослями и даже рыбой и крабами. Зимой предпочитают желуди, которые выкапывают из-под снега, а также опавшую листву, почки и побеги деревьев и кустарников. Вид имеет ничтожное значение в экосистемах района заказника в силу своей малочисленности и редкости.
- Castor* sp. - **Бобр** (сем Бобровые Castoridae). Видовая принадлежность бобров в окрестностях Заказника не установлена. Вероятность того, что проникшие в Заказник животные относятся к североамериканскому виду (Бобр канадский - *C. canadensis* (Kuhl, 1820)), ничтожно мала. Бобр канадский был успешно акклиматизирован в Финляндии, откуда проник в Карелию и на север Ленинградской области. Также был завезен в Хабаровский край, Амурскую обл., на о. Сахалин и п-ов Камчатку (Лавров, 1981). Однако, известно, что именно бобр речной, или европейский (*C. fiber* (Linnaeus, 1758)), почти полностью истребленный к началу XX века, был успешно реинтродуцирован в ряд центральных и северных областей европейской части России, включая Московскую, и к настоящему времени широко расселился. Осенью 1949 г., в период существования Глубоко-Истринского заповедника, несколько бобров были доставлены на озеро и выпущены на его западном берегу озера, однако все вскоре погибли (архив биостанции). Вновь эти животные появились в заказнике в 1995г., и в 1999 г. сразу три бобровые плотины были найдены на большой мелиоративной канаве в 1,5 км к северу от озера (М. В. Максимов, устн. сообщение). Строительство плотин привело к подтоплению Огарковского болота. К настоящему времени бобровые поселения есть на всех водотоках в окрестностях заказника. В августе 2002 г. взрослые особи были встречены на южном берегу озера Глубокого. Как известно, бобры поедают различные растения (кубышка, кувшинка, тростник и пр.). Осенью, во время заготовки древесного корма на зиму, валят крупные деревья. Вид способен существенно трансформировать экосистемы заказника.
- Myocastor coypus* Molina, 1782 – **Нутрия**, или болотный бобр (сем. Нутриевые Myocastoridae). Родина – Северная Америка. Этих зверей разводят для получения меха и мяса. На территории европейской части России нередко встречаются нутрии, сбежавшие или выпущенные из клеток. Одна нутрия, судя по поведению ручная, была обнаружена на берегу озера в 1970-х гг., с осени до весны жила в конюшне, но затем исчезла (Н. М. Коровчинский, устное сообщение).

Tamias sibiricus Laxmann, 1769 - **Бурундук азиатский** (сем. Беличьи Sciuridae). Распространен от восточных областей Европейской части России до о. Сахалин на Дальнем Востоке. До 1980 г. проник на Камчатку. Западная граница основного ареала проходит в 450 км восточнее оз. Глубокое (Пантелеев и др., 1990). Точно не известно, каким образом этот зверек попал на берега оз. Глубокое, где, по крайней мере, с начала 1980-х гг. ежегодно встречается в орешниках на восточном берегу озера, на зарастающих вырубках вдоль лесной дороги в 1 - 1,5 км к юго-востоку от озера, регулярно по всему заказнику и на прилегающих территориях: в окрестностях населенных пунктов Житянино, Ульево, Андреевское, Тараканово и на юг до Тучково. Вид стал обычным, численность его на изученной территории стабильна. По литературным данным бурундуки поедают семена растений, в том числе семена хвойных деревьев, а также ягоды, грибы, лишайники и, значительно реже, беспозвоночных. Как известно, эти животные запасают на зиму до 5 кг семян. В северных частях ареала впадают в неглубокую спячку. Является второстепенным носителем вируса клещевого энцефалита.

Ondatra zibethicus (Linnaeus, 1766) – **Ондатра**, или мускусная крыса (сем. Полевки Microtidae). Родина – Северная Америка. Начиная с 1927 г. несколько раз завозили в СССР. Вид широко распространился и к настоящему времени новый ареал в Старом Свете охватывает Европу, почти всю территорию России (исключая Чукотку и тундру), Малую и Переднюю Азию, Монголию, Китай, Корею. В районе заказника регулярно встречается в самом озере и на двух прудах (площадью 940 и 1570 м²), один из которых расположен в 3,5 км к юго-западу, а другой в 2,5 км к юго-востоку от озера. Численность этих зверьков значительно колебалась в отдельные годы. Определенная роль в экосистемах связана с питанием разнообразными гидрофитами, а также моллюсками (особенно зимой), лягушками. Сами ондатры могут служить добычей хищным животным, в том числе американской норке.

Aves - Птицы

Melopsittacus undulatus (Shaw, 1805) - **Волнистый попугайчик** (сем. Попугаевые Psittacidae). Вид населяет Австралийский континент. В России является самым популярным видом среди комнатных птиц. В заказнике зарегистрированы на берегу оз. Глубокое (не далее 10 м от уреза воды) в периоды исключительно жаркой погоды летом 1998 г. (1 особь) и 8 июля 1999 г. (1 особь). В последнем случае птица была отловлена одним из авторов при помощи сачка и содержалась в клетке. Отловленная особь имела зеленую окраску и оказалась совершенно ручной. По литературным данным представители этого вида нуждаются в регулярном посещении водопоя и в засушливую погоду попадают в бедственное положение. Было замечено, что в заказнике попугайчик питался семенами мятлика (*Poa* sp.), но о какой-либо роли в экосистемах говорить не приходится.

Ранее в 1970-х годах на территории биостанции сотрудником Института проблем экологии и эволюции орнитологом В. Шишкиным был замечен крупный попугай неизвестного вида, сидящий на ели (Н. М. Коровчинский, устное сообщение).

Ciconia ciconia Linnaeus, 1758 - **Белый аист** (сем. Аистовые Ciconiidae). Гнездится в Европе, в Северо-Западной Африке, Малой Азии и Средней Азии. Обычен в Северо-Западных областях Европейской части России. Однако на Глубоком озере его встречи можно рассматривать как находку за пределами ареала, или как находку на границе ареала. В конце 1990-х гг. в начале лета (не на пролете) дважды был отмечен на поле у д. Ново-Горбово, в 4 км к югу от озера Глубокое. Как известно из литературы, пищей аистам служат моллюски, насекомые, рыбы, лягушки, ящерицы и мелкие млекопитающие. Этот вид исключительно редок в исследованном районе и не может быть заметным компонентом экосистем.

Reptilia - Рептилии

Natrix natrix Linnaeus, 1758 – **Уж обыкновенный** (сем. Ужеобразные Colubridae). Широко распространен в Европейской России (Ананьева и др., 1998), однако на западе и севере Московской области не встречается (Бобров, 1989). Одна особь была отловлена 17 июля 2001 г. О. Б. Гавриковой на территории биостанции. Уж был измерен одним из авторов (L=545 мм; Lcd=153 мм) и отпущен. Не известно, каким образом эта рептилия, никогда не встречавшаяся здесь ранее, оказалась на берегу озера.

Osteichthyes – Костные рыбы.

Percottus glenii Dybowski, 1877 – **Ротан**, или головешка Глена (сем. Odontobutidae). Населяет водоемы Дальнего Востока России, Кореи и Восточного Китая. Впервые в водоемы Европейской части России выпущен в 1916 г. Подробно история многократной «случайной» интродукции этой рыбы описана в статье автора (Решетников, 2001). Сейчас его новый ареал включает большинство областей Европейской России. В районе заказника впервые появился в 1950 г. в пруду усадьбы Тараканово (4 км к юго-востоку от озера), в котором к 1961 г. стал многочислен (Спановская и др., 1964). Из Таракановского пруда юные рыболовы-любители перевозили ротанов в больших количествах (отдельные партии достигали 1-2 кг разновозрастных рыб) в соседние деревенские пруды (А. И. Бородач, устн. сообщение). К 2001 г. ротан населял уже 9 прудов района заказника. В самом озере эта рыба впервые отмечена в 1976 г. (Смирнова, 1978) и сейчас многочисленна. Суммарная численность ротана в районе заказника в 1995 г. оценивалась около 12000 особей, но подвергалась значительным колебаниям в последующие годы (Мантейфель, Решетников, 1997). Среди объектов питания отмечены Infusoria, Annelidae, Mollusca, Arthropoda и Chordata (Решетников, 2001). Попадая в малые водоемы, ротан вызывает катастрофическое изменение экосистемы, сопровождающееся резким сокращением разнообразия видов гидробионтов (Reshetnikov, 2000).

Insecta - **Насекомые**

Locusta migratoria Linnaeus, 1758 - **Саранча перелетная** (сем. Саранчовые Acrididae). Населяет Африку, Южную Европу (в том числе южные области европейской части России) и частично Азию. Для этого вида характерны дальние миграции (в известных случаях до 2400 км). Одна особь была отловлена одним из авторов (А. Н. Решетниковым) 14 августа 2000 г. на грунтовой дороге на поле у д. Ново-Горбово, в 4 км к югу от озера Глубокого. Интересно отметить, что приблизительно в то же время перелетная саранча была поймана А. О. Беньковским (устн. сообщение) в районе г. Зеленограда Московской обл. Вид не имеет значения для экосистем Заказника, поскольку исключительно редок здесь.

Leptinotarsa decemlineata (Say, 1824) - **Колорадский жук**, или листоед десятилинейный (сем. Листоеды Chrysomelidae). Населяет Северную Америку. В 1877 г. был ввезен в Германию, откуда постепенно распространился по Европе. Его расселению благоприятствуют высокие летные способности. В районе заказника многочислен на посадках картофеля в д. Ново-Горбово, а с середины 1990-х гг. и на небольших посадках картофеля на территории биостанции.

Oxythyrea funesta Poda, 1761 – **Бронзовка вонючая** (сем. Пластинчатоусые Scarabaeidae). Распространена от юга лесной зоны до Крыма и Кавказа. В конце 1990-х гг. этот вид стал нередко встречаться в Московской области. В районе заказника бронзовка была отмечена в 1998 г. (А. О. Беньковский, устное сообщение). По литературным данным имаго обгрызают цветы, а личинки этого вида питаются растительным детритом.

Crustacea - **Ракообразные**

Pontastacus leptodactylus (Eschscholtz, 1823) – **Рак узкопалый** (сем. Речные раки Astacidae). Населял южные области Европейской части России, но в XIX веке распространился вверх по бассейну р. Волга, вытесняя широкопалого рака (*Astacus astacus*). По крайней мере с 1970-х гг. регулярно отмечается озере (Коговчинский, 1986). В настоящее время обычен, встречается до глубины 4 м. По литературным данным, рак питается преимущественно растительной пищей, но может также поедать мелких беспозвоночных, погибших животных, а в начале лета и личинок земноводных. Сами раки могут служить пищей американской норке, а линяющие особи – крупным окуням и щукам.

Daphnia galeata Sars, 1864 – **Дафния галеата** (Cladocera: Anomopoda). Вид обычен в Европейской России. По мнению Н. М. Коровчинского (1997) этот вид появился в озере Глубокое в 1960 – 1970-х гг. До начала 1980-х гг. его численность была подвержена значительным колебаниям, а впоследствии достигла особенно высокого уровня, так что вид занял одно из первых мест в зоопланктонном сообществе. Образует гибриды с *D. cucullata*, вытесняя последний вид.

Таблица 1. Чужеродные виды животных в районе заказника «Озеро Глубокое».

Вид	регион-донор	время вселения	способ вселения	степень натурализации	в роль экосистеме
Енотовидная собака (<i>Nyctereutes procyonoides</i>)	ДВ	XXв	А	Н!	+
Американская норка (<i>Mustela vison</i>)	СА	XXв	А	Н!	+
Пятнистый олень (<i>Cervus nippon</i>)	ДВ	XXв	А	-	-
Бобр (<i>Castor ?fiber</i>)	?ЕР	1999 г.	А	Н	С
Нутрия (<i>Myocastor coypus</i>)	СА	1970-е гг.	С	-	-
Бурундук азиатский (<i>Tamias sibiricus</i>)	ЕР	1980-е гг.	С	Н!	+
Ондатра (<i>Ondatra zibethicus</i>)	СА	XXв	А	Н	+
Волнистый попугайчик (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	Ав	конецXXв	С	-	-
Белый аист (<i>Ciconia ciconia</i>)	ЕР	1990-е гг.	Е	?	-
Уж обыкновенный (<i>Natrix natrix</i>)	ЕР	2001 г.	?	-	-
Ротан (<i>Percocottus glenii</i>)	ДВ	1950 г.	С	Н!	С
Саранча перелетная (<i>Locusta migratoria</i>)	ЕР	2000 г.	Е	-	-
Колорадский жук (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>)	СА	XIX-XXвв	С	Н!	+
Бронзовка вонючая (<i>Oxythyrea funesta</i>)	ЕР	1998 г.	Е	?	?
Рак узкопалый (<i>Astacus leptodactylus</i>)	ЕР	XIX-XXвв	А; Е	Н!	+
Дафния галеата (<i>Daphnia galeata</i>)	ЕР	1960-е гг.	?	Н	+

Обозначения к Таблице 1.

Регионы–доноры: СА - Северная Америка; ДВ – Дальний Восток России, другие районы Восточной Азии; ЕР - Европейская Россия; Ав –Австралия.

Способ вселения: А – целенаправленная акклиматизация; С – случайное (непреднамеренное) вселение, которое может включать случайную перевозку на транспорте, бегство из неволи или выпуск в природу любителями; Е – естественные причины, в том числе миграция за пределы основного ареала.

Степень натурализации: Н! – вид натурализовался, непрерывно регистрировался в 1991 – 2001 гг., его популяции можно назвать устойчивыми; Н – вид успешно включается в местные экосистемы, но отсутствуют регулярные многолетние наблюдения в районе заказника, подтверждающие его устойчивость в таких системах; (-) – отсутствие натурализации.

Роль в экосистеме: С – существенная, экосистема претерпевает значительную трансформацию; (+) – вид является компонентом экосистемы; (-) – отсутствует.

Особенности процесса заселения территории чужеродными видами животных

Как видно из приведенного выше аннотированного списка, зарегистрированные в районе озера Глубокого чужеродные виды представляют весьма неоднородную группу. Например, млекопитающее ондатра, происходящее с другого континента, была целенаправленно акклиматизирована в Европейскую часть России и сейчас обычна в заказнике, играет определенную роль в экосистемах. Насекомое перелетная саранча, обычное в более южных областях европейской России, напротив, оказалось в районе исследований в результате естественной миграции, известно по единственному экземпляру и в настоящее время не является компонентом экосистем заказника (Таблица 1). Речной бобр (вероятность того, что в Заказник проник североамериканский вид мала) отнесен к чужеродным на основании последних представлений о том, что «...реинтродукции – фактически являются новыми инвазиями. “Старый” вид является чужеродным в ранее родной, но измененной экосистеме» (Дгебуадзе, 2000). Белый аист, обыкновенный уж и дафния галеата отнесены к чужеродным видам с некоторой долей условности, поскольку известны из европейской части России. Аист обычен в соседней Смоленской области. Уж известен из многих районов г. Москвы, а на юге и востоке области местами многочислен.

Систематическая представленность. Как видно из Таблицы 1, большая часть животных в списке натурализовавшихся видов представлена млекопитающими. Однако насекомые, почвенные беспозвоночные и пр., возможно, представлены в списке недостаточно полно в силу своей малой изученности. Не включены виды птиц, встречающиеся на пролете.

Помимо животных в районе заказника отмечено не менее 44 чужеродных видов сосудистых растений (см. Приложение). Выявление видов-вселенцев среди водорослей в настоящее время практически невозможно из-за недостаточной изученности их распространения.

Регионы-доноры. Успешно натурализовались виды из Северной Америки (3 или 4 вида); из Приморья, Восточной Азии (2); из Европейской России (3 или 4). Как видно, география регионов-доноров весьма обширна, но большинство чужеродных для района Заказника видов животных (во всяком случае, все натурализовавшиеся) происходят из северного полушария.

Время интродукции. Практически все перечисленные выше виды животных проникли на территорию окрестностей Глубокого озера в течение XX века. Число новых для исследованного района видов в XX веке постепенно увеличивалось. Таким образом, обнаружена тенденция пополнения местной фауны за счет видов-вселенцев. По-видимому, процесс пополнения биоты не завершен и в будущем следует ожидать дальнейшего увеличения списка видов-вселенцев для окрестностей озера Глубокого.

Способы интродукции. Большинство указанных видов млекопитающих колонизировали окрестности озера Глубокое после начала широкомасштабных работ по акклиматизации зверей в европейской части России, которые были начаты еще в 1930-е гг. Из мест акклиматизации натурализовавшиеся животные саморасселялись на соседние территории.

Исключение составляет азиатский бурундук, который вселен, очевидно, случайно. Среди вероятных способов вселения бурундука можно назвать бегство из клеток, выпуск (например, пары или беременной самки) или непреднамеренную перевозку зверьков из Сибири по железной дороге с грузом древесины. В окрестностях ближайшей к Глубокому озеру ж.-д. ст. Тучково (в 16 км к югу), бурундуки были отмечены в 1990-х гг. (А. И. Бородач, устное сообщение) и в 2000 – 2001 гг. неподалеку от Тучково в окрестностях с. Васильевское (А. В. Борисенко, устное сообщение). На Звенигородской биостанции МГУ, расположенной в 14 км к юго-востоку от Глубокого озера, в конце 1970-х гг. активно изучали поведение бурундуков. Зверьки успешно размножались в вольерах и некоторые особи убегали. Однако в окрестностях Звенигородской биостанции популяций этого вида нет (Н. М. Пасхина, устное сообщение).

Следствием акклиматизационных мероприятий может быть присутствие в озере Глубоком узкопалого рака, поскольку до 1972 г. этим видом (47 тыс. особей) были целенаправленно заселены 72 водоема в европейской части СССР (Карпевич и др., 1972). Из других водоемов по р. Малая Истра или благодаря заносу рыбаками рак мог заселить оз. Глубокое. По-видимому, косвенной причиной вселения нового вида планктонного рачка *Daphnia galeata* послужили существенные изменения в гидрологии и гидрохимии озера, произошедшие после мелиоративных работ на примыкающем к этому водоему болоте (Коровчинский, 1997). Остальные рассмотренные в статье виды животных оказались на обследованной территории в силу разнообразных случайных причин и, реже, благодаря дальним миграциям. Однако следует заметить, что вселение 14 из 17 видов прямо или косвенно связано с деятельностью человека (целенаправленная акклиматизация и случайное вселение, которое может включать перевозку на транспорте, бегство из неволи или выпуск в природу любителями). Все эти факты можно отнести к антропогенному воздействию на природу заказника и его окрестностей. Только случайные залеты аиста и саранчи могут быть определены как следствие миграций. По данным В. И. Воронцового (устное сообщение) в последнее десятилетие зарегистрированы отдельные случаи гнездования белого аиста в Московской области: на Нарских прудах (22 км к югу от озера Глубокого) и под г. Волоколамском. С малой долей вероятности миграцией можно объяснить появление в заказнике молодого ужа в 2001 г. Последний был отловлен во время многодневной жаркой погоды, которая, как известно, повышает активность рептилий, в том числе миграционную.

Принимая во внимание то, что зарегистрированные чужеродные виды, оказавшиеся здесь вследствие естественных миграций, не имеют значения для местных экосистем, можно сделать вывод о том, что биологические инвазии в районе озера Глубокого происходят всецело благодаря возросшей человеческой активности.

Степень натурализации. В районе Заказника были зарегистрированы отдельные особи теплолюбивых видов, для которых современный климат Подмоскovie не подходит: нутрия, волнистые попугайчики. По-видимому, к таким видам можно отнести и перелетную саранчу. Возможно, что окрестности Глубокого озера не подходят для обыкновенного ужа, поскольку для поддержания популяций этих яйцекладущих рептилий необходимы хорошо прогреваемые солнцем берега водоемов. Такие станции здесь весьма редки. В связи с этим интересно отметить, что в заказнике никогда не встречалась обыкновенная гадюка, яйцеживородящий вид, но обычна живородящая ящерица.

Только половину из 17 отмеченных видов-вселенцев можно считать натурализовавшимися. Среди них особенно выделяются енотовидная собака, американская норка, азиатский бурундук, ротан, узкопалый рак и один вид планктонных рачков. Эти виды достигли относительно высокой численности и регулярно встречаются на обследованной территории. Недавно появившийся бобр также может стать обычным в Заказнике видом, но дальнейшая судьба его поселений зависит от угрозы браконьерства. В последние годы промысел бобров (как и многих других пушных зверей) стал нерентабельным, что является положительным для этого вида фактором.

Роль в экосистемах. Среди натурализовавшихся в районе Заказника чужеродных видов животных 7 можно отнести к консументам 1-го порядка и 6 видов - к консументам 2-го и более высоких порядков (при этом учтено, что енотовидная собака, ондатра, бурундук и рак потребляют как растительную, так и животную пищу). Натурализовавшиеся виды включены в наземные (енотовидная собака, азиатский бурундук), околотоводные (енотовидная собака, американская норка, бобр, ондатра) и водные (американская норка, бобр, ондатра, ротан, узкопалый рак, дафния галеата) экосистемы. Их роль в экосистемах преимущественно определяется положением в пищевых цепях и, отчасти, способностью переносить заболевания (см. аннотированный список видов).

В наземных экосистемах наиболее заметны бурундуки. Вероятно, в заказнике эти зверьки заготавливают на зиму орехи лещины, на что косвенно указывает их биотопическая приуроченность. Теоретически, бурундуки могут конкурировать с белкой, однако последний вид сейчас обычен в заказнике. Как и белка бурундуки могут служить добычей для обычной здесь куницы, а также для хоря, ласки, ястребов. Как известно, в Сибири бурундуки местами наносят существенный вред лесному хозяйству, однако на Глубоком озере их роль много скромнее.

Колорадский жук, многочисленный на посадках картофеля в д. Ново-Горбово, не играет большой роли в экосистемах заказника, поскольку питается пасленовыми, а обследованная территория бедна представителями этого семейства. Лишь один вид, паслен сладко-горький, встречается в массе на сплаvine у озера и нередко по берегам канав (Решетникова, 1997). По

нашим наблюдениям в национальном парке «Смоленское Поозерье» колорадский жук способен питаться на паслене сладко-горьком, однако не был встречен на этом растении на территории заказника «Озеро Глубокое».

К нарушению околотовных экосистем ведет подтопление территории после возникновения бобровых плотин. Для водоплавающих птиц в околотовных экосистемах определенную угрозу представляют енотовидная собака и американская норка, способные разорять наземные гнезда. Кроме того, енотовидная собака и норка уничтожают взрослых амфибий. Возможно, относительно низкая численность ондатры и, как следствие, ее незначительная роль в околотовных экосистемах определяется хищничеством другого вида-вселенца - американской норки.

Водные экосистемы заказника претерпели значительные изменения после заселения многих прудов и мелководья озера ротаном, поскольку процесс колонизации водоемов этим видом рыб сопровождается резким сокращением разнообразия видов гидробионтов – макробеспозвоночных, личинок амфибий и рыб (Reshetnikov, 2000). В прудах, населенных ротаном, как правило, не доживают до стадий метаморфоза личинки лягушек, потребляющие, главным образом, детрит. В результате, относительно большая масса биогенных веществ остается в водоеме, что, теоретически, может ускорять естественную эвтрофикацию, обмеление и, следовательно, исчезновение малых водоемов.

Деятельность бобров оказывает весьма существенное воздействие на экосистему р. Малая Истра. Изменение гидрологического режима этой реки, очевидно, изменит фауну гидробионтов, подобно тому, как это описано в литературе. Известно, что в малых водотоках, находящихся под влиянием деятельности бобров, биомасса зоопланктона увеличивается в среднем в 45 раз (Легейда, Рогозянская, 1987). В бобровых запрудах речной зоопланктон приобретает черты прудового: возрастают численность и видовое разнообразие, повышается трофический уровень, формируется комплекс пелагических, фитофильных форм (Крылов, Завьялов, 1996). Малые «бобровые реки» отличаются меньшим разнообразием видов рыб в сравнении с реками, на которых нет поселений этих млекопитающих (Дгебуадзе и др., 2000).

По-видимому, устойчивым компонентом экосистемы озера Глубокое является обычный здесь узкопалый рак. Помимо определенного значения, связанного с описанными выше пищевыми отношениями (см. видовой очерк), необходимо отметить, что в экосистеме озера узкопалый рак играет «положительную» роль, питаясь пищевыми остатками, попадающими в воду со стоянок туристов. Таким образом, представители этого вида способны в некоторой степени компенсировать антрополическое воздействие на водоем.

Вселившийся рачок *Daphnia galeata* в 1980-90-е годы занял одно из первых мест по численности, и, соответственно, по эколическому значению, в сообществе планктонных ракообразных Глубокого озера, вытесняя другой близкородственный вид, *D. cucullata* (Коровчинский, 1997). В последние годы численность *D. galeata* заметно снизилась (Н. М. Коровчинский, устное сообщение).

Среди всех рассмотренных выше чужеродных видов животных выделяются бобр и ротан. Анализ их существенной роли в экосистемах позволяет отнести данные виды к разряду ключевых в формировании структуры биоценозов, компонентами которых они являются.

Заключение

Итак, в районе заказника «Озеро Глубокое» зарегистрированы 17 чужеродных видов животных, половина из которых относится к млекопитающим. География регионов-доноров весьма обширна, но в подавляющем большинстве (во всяком случае, для всех натурализовавшихся видов) они относятся к северному полушарию. Обнаружена тенденция пополнения местной фауны за счет видов-вселенцев. Анализ способов вселения показывает, что биологические инвазии в районе Озера Глубокое происходят всецело благодаря возросшей человеческой активности. Наиболее уязвимыми оказались водные экосистемы.

По-видимому, процесс проникновения чужеродных видов не завершен и в будущем следует ожидать увеличение числа видов-вселенцев и дальнейшего изменения экосистем окрестностей озера Глубокого. Многочисленные факты вселения чужеродных видов, а также регулярные случаи находок представителей видов, у которых отсутствует потенциал натурализации на территории заказника (например, вследствие неподходящих климатических условий), подтверждают существование постоянного фона потенциальных биологических инвазий.

Авторы искренне признательны В. И. Воронцову, Ю. Ю. Дзебуадзе, Н. М. Коровчинскому, Ю. Б. Мантейфелью и М. О. Скоморохову за обсуждение текста рукописи и ценные замечания. Большую помощь оказали А. О. Беньковский, А. В. Борисенко, А. И. Бородач, В. И. Воронцов, О. Б. Гаврикова, М. А. Гололобова, Н. М. Коровчинский, С. В. Купцов, Н. М. Пасхина, С. В. Пушкарев и И. А. Решетников, поделившиеся своими натуралистическими наблюдениями, а также М. В. Максимов, нашедший бобровые поселения. Список чужеродных видов растений, помещенный в приложении, составлен Н. М. Решетниковой. Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-48682 и № 01-04-06244 (МАС)).

Л и т е р а т у р а

- Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России. – Апатиты, 2000. – С. 12 - 23.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. – М.: АБФ, 1998. – 576 с.
- Бобров В. В. Распространение пресмыкающихся в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М., 1989 – С. 164 – 176.
- Воронков Н. В., Новиков А. В., Удальцов А. Д. Очерк прудов окрестностей Глубокого озера // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1907. – Т. 2. – С. 22 - 46.
- Гиляров М. С. (Гл. ред.). Биологический энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 831 с.
- Дзебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. – Апатиты, 2000. – С. 35 - 50.
- Дзебуадзе Ю. Ю., Завьялов Н. А., Иванов В. К., Крылов А. В. Локальное биоразнообразие и гетерогенность среды (на примере “бобровых рек” Дарвинского заповедника) // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. – М., 2000. – С. 84 – 91.
- Дзебуадзе Ю. Ю., Скоморохов М. О. // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 2002. – Т. 8. – С. .
- Динец В. Л., Ротшильд Е. В. Звери. Энциклопедия природы России. – М., 1998. – 344 с.
- Карпевич А. Ф., Бердичевский Л. С., Луконина Н. К., Малютин В. С. Результаты акклиматизации рыб и кормовых организмов в водоемах СССР // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. – Фрунзе: Киргиз ИНТИ, 1972. – С. 3 - 8.
- Коровчинский Н. М. Наблюдения за пелагическим рачковым зоопланктоном озера Глубокого в 1991 – 1993 годах // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1997. – Т. 7. – С. 9 - 22.
- Крылов А. В., Завьялов Н. А. Зоопланктон малой северной реки, заселенной бобрами // Гидробиологические исследования в заповедниках. – М., 1996. – Вып. 8. – С. 32 – 41.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. – 298 с.
- Лавров Л. С. Бобры Палеарктики. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. – 272с.
- Легейда И. С., Rogozhanskaya T. D. Зоопланктон мест обитания бобров // Гидробиол. ж. – 1887. – Т. 17, № 2. – С. 16 – 21.
- Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н. Трансформация метапопуляций тритонов в районе заказника "Озеро Глубокое" (Московская обл.) в результате вселения хищной рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1997. – Т. 7. – С. 56 - 72.
- Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии. – 2001. – Т. 62, № 2. – С. 150 - 156.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. – М.: Наука, 1990. – 374 с.
- Решетников А. Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журнал общей биологии. – 2001. – Т. 62, № 4. – С. 352 - 361.
- Решетникова Н. М. Список сосудистых растений окрестностей Глубокого озера // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. – М., 1997. – Т. 7. – С. 128 - 178.
- Смирнова Л. И. К биологии рыб озера Глубокого // Экология сообществ озера Глубокого. – М.: Наука, 1978. – С. 54 - 58.
- Спановская В. Д., Савваитова К. А., Попова Т. Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb. fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопросы ихтиологии. – 1964. – Т. 4, вып. 4. – С. 632 - 643.
- Korovchinsky N. M. Invertebrates of the littoral zone of Lake Glubokoe // Hydrobiologia. – 1986. – V. 141, P. 83 - 88.
- Reshetnikov A. N. Species diversity of aquatic animals (invertebrates, amphibians and fishes) in ponds and the effect of predation by the introduced fish rotan (*Perccottus glenii*) // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. – Novosibirsk, 2000. – V. 3, part 2. – P. 279 - 281.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Чужеродные виды сосудистых растений (Embryophyta) в районе заказника «Озеро Глубокое».

Ниже приведены названия культивированных и занесенных видов, в чужеродности которых имеется мало сомнений (нередко бывает трудно отличить заносный вид от такового, расширяющего свой естественный ареал). Виды, занесенные на обследованную территорию до XVIII века, в список не внесены. Не учитывались также культивируемые однолетники или виды невозобновляющиеся в культуре на следующий год.

- Elodea canadensis* Michx. - **Элодея канадская** (сем. Водокрасовые Hydrocharitaceae);
Pinus sibirica Du Tour - **Сосна сибирская** (сем. Сосновые Pinaceae);
Larix decidua Mill. - **Лиственница европейская** (сем. Сосновые Pinaceae);
Avena sativa L. – **Овес посевной** (сем. Злаковые Gramineae (Poaceae));
Arrhenatherum elatius (L.) J. et. C. Presl. - **Райграс высокий**, или французский (сем. Злаковые Gramineae);
Hordeum distichon L. – **Ячмень двурядный** (сем. Злаковые Gramineae);
Festuca arundinacea Schreb - **Овсяница тростниковидная** (сем. Злаковые Gramineae);
Secale cereale L. – **Рожь посевная** (сем. Злаковые Gramineae);
Triticum aestivum L. – **Пшеница мягкая** (сем. Злаковые Gramineae);
Juncus tenuis Willd. (*J. macer* S. F. Gray) - **Ситник тонкий** (сем. Ситниковые Juncaceae);
Reynoutria sachalinensis (Fr. Schmidt) Nakai (*Polygonum sachalinense* Fr. Schmidt) - **Гречица сахалинская**, или Рейнутрия (сем. Гречишные Polygonaceae);
Amaranthus albus L. - **Щирица белая** (сем. Амарантовые, или Щирицевые Amaranthaceae);
A. retroflexus L. – **Щ. растопыренная** (сем. Амарантовые Amaranthaceae);
Dianthus barbatus L. - **Гвоздика бородатая** (сем. Гвоздичные Caryophyllaceae);
Nymphaea sp. “Marliacea Rosea” (*Nymphaea odorata* Ait. var. *rosea* Pursh. auct.) – **Кувшинка** (садовый гибрид “Marliacea Rosea”) (сем. Кувшинковые Nymphaeaceae);
Berberis vulgaris L. - **Барбарис обыкновенный** (сем. Барбарисовые Berberidaceae);
Armoracia rusticana Gaertn., B. Mey. et Scherb. - **Хрен деревенский**, или обыкновенный, (сем. Крестоцветные Cruciferae);
Grossularia reclinata (L.) Mill. - **Крыжовник обыкновенный** (сем. Крыжовниковые Grossulariaceae);
Malus domestica Borkh. – **Яблоня домашняя** (сем. Розоцветные Rosaceae);
Fragaria x *ananassa* Duch. - **Земляника ананасная** (сем. Розоцветные Rosaceae);
Prunus domestica L. - **Слива домашняя**, или садовая (сем. Розоцветные Rosaceae);
P. instititia L. - **Тернослива** (сем. Розоцветные Rosaceae);
Cerasus vulgaris Mill. - **Вишня обыкновенная**, или садовая (сем. Розоцветные Rosaceae);
Lupinus polyphyllus Lindl. – **Люпин многолистный** (сем. Мотыльковые Papilionaceae (Fabaceae));
Caragana arborescens Lam. - **Карагана древовидная** (сем. Мотыльковые Papilionaceae);
Acer ginnala Maxim. - **Клен Гиннала** (сем. Кленовые Aceraceae);
A. tataricum L. - **К. татарский** (сем. Кленовые Aceraceae);
Impatiens parviflora DC. – **Недотрога мелкоцветковая** (сем. Бальзаминовые – Balsaminaceae);
Hippophae rhamnoides L. - **Облепиха крушиновидная** (сем. Лоховые Eleagnaceae);
Epilobium adenocaulon Hausskn. (*E. ciliatum* Raf. subsp. *ciliatum* Hoch et P.H.Raven) - **Кипрей реснитчатый** (сем. Кипрейные Onagraceae);
E. pseudorubescens A. Skvorts. – **К. ложнокраснеющий** (сем. Кипрейные Onagraceae);
Heracleum sosnowskyi Manden. - **Борщевик Сосновского** (сем. Зонтичные Umbelliferae (Apiaceae));
Fraxinus americana L. - **Ясень американский** (сем. Маслинные Oleaceae);
F. pennsylvanica Marsh. – **Я. пенсильванский** (сем. Маслинные Oleaceae);
Calystegia inflata Sweet – **Повой вздутый** (сем. Вьюнковые – Convolvulaceae);
Symphytum asperum Lerech. – **Окопник жесткий**, или шероховатый (сем Бурачниковые – Boraginaceae);
Sambucus racemosa L. – **Бузина кистевидная**, или красная (сем. Жимолостные Caprifoliaceae s. l.);

- Bidens frondosa* L. – **Черда олиственная** (сем. Сложноцветные Compositae (Asteraceae));
Erigeron canadensis L. (*Conyza canadensis* (L.) Cronq.) – **Мелколепестник канадский** (сем. Сложноцветные Compositae);
Senesio viscosus L. – **Крестовник клейкий** (сем. Сложноцветные Compositae);
Solidago gigantea Ait. - **Золотарник гигантский** (сем. Сложноцветные Compositae);
Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake (*G. quadriradiata* Ruitz et Pav.) – **Галинзога реснитчатая** или четырехязычковая (сем. Сложноцветные Compositae);
Matricaria perforata Merat (*Tripleurospermum perforatum* (Merad) M. Lainz *T. inodorum* (L.) Sch. Bip.) – **Ромашка непахучая** (сем. Сложноцветные Compositae);
Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb. (*Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt.) – **Ромашник пахучий** (сем. Сложноцветные Compositae).

**Alien species registered in the natural reserve “Lake Glubokoe”
 (Moscow Province, Russia)**

A. N. Reshetnikov, N. M. Reshetnikova

S u m m a r y

In the “Lake Glubokoe” natural reserve, 17 alien animal species were registered. Donor areas belong mainly to the Northern Hemisphere. Time and reason analysis of introductions supports that level of biological invasions in the region of Lake Glubokoe increases continuously during the 20th century and entirely depends on accelerated human activity. Aquatic systems seem to be most vulnerable. Numerous observations support existence of permanent background of potential biological invasions. In the Appendix, 44 alien vascular plant species are listed.

ДИНАМИКА СИСТЕМЫ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В XX ВЕКЕ

А. Н. Решетников

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

Вскоре после начала гидробиологических наблюдений на биостанции, наряду с самим озером Глубоким, началось изучение растительного и животного населения окружающих водоемов (Воронков и др. 1907; Любичанковский, 1911). Наши собственные многолетние исследования поведения и пространственного распределения амфибий (Мантейфель, Решетников, 1997; Решетников, 2001) привели к выводу о том, что для понимания экологических основ существования видов амфибий в окрестностях Глубокого озера необходимо составить представление об их нерестилищах. С этой целью были определены характеристики нерестовых водоемов отдельных видов (А. Н. Решетников, неопубликованные данные) и проанализирована долговременная динамика всей системы нерестилищ, включающей как само озеро, так и многочисленные малые водоемы. Озеро Глубокое, как крупный водоем, весьма стабильно во времени (Щербаков, 1967). Другие водоемы, в которых размножаются амфибии, не столь долговечны. В настоящей публикации представлен анализ состояния системы малых водоемов в окрестностях озера Глубокого.

Малые водоемы различаются по форме, размерам, постоянству и происхождению. Самый распространенный в относительно густо населенной Европейской части России тип малого водоема - деревенский копаный пруд. Пруды издавна выкапывали практически в каждой деревне или селе и использовали для хозяйственных нужд, прежде всего для водопоя скота, полива огородов, полоскания белья и для откорма домашних водоплавающих птиц. Значительно меньше использовались пруды для рыбной ловли. В больших по размеру или проточных прудах, в которых не наблюдалось заморных явлений, ловили, помимо карасей, и других рыб - окуня, плотву, щуку и пр. Такой существенный компонент экосистемы прудов как амфибии (скопления взрослых при нересте и большая биомасса личинок в мае и первой половине лета) практически не использовался человеком. В силу хозяйственного значения прудов за этими водоемами регулярно ухаживали: при значительном обмелении или зарастании пруды "чистили", то есть спускали, если это было технически возможно, и углубляли, удаляя накопившийся ил и заросли водных растений. Иногда обмелевший или заросший пруд оставляли брошенным, но поблизости выкапывали новый.

Наличие копанных деревенских прудов исторически выполняло роль мощного фактора, определяющего распространение и численность амфибий.

Таковую же роль пруды выполняли и продолжают выполнять в районе наших исследований - окрестностях озера Глубокого. На его берегах и в окружающем его, отчасти заболоченном, лесу в радиусе 1 - 1,5 км постоянных поселений человека, вероятно, никогда не было (Щербаков, 1967). Однако на всех ограничивающих эту территорию возвышенностях еще в XX веке находились деревни и, в силу весьма удобного расположения, они могли быть основаны сотни лет назад. На полях, оставшихся после исчезновения этих поселений, продолжают сохраняться пруды, находящиеся на разных стадиях эвтрофирования. Однако часть этих прудов была реконструирована уже после исчезновения населенных пунктов, а отдельные пруды сооружены заново.

Динамика системы малых водоемов

Пруды на описываемой территории были обследованы около ста лет назад Н. В. Воронковым, А. В. Новиковым и А. Д. Удальцовым (Воронков и др., 1907). Эти авторы изучали фауну беспозвоночных малых водоемов и в их работе приведена карта окрестностей Глубокого озера с указанием местоположения 21 копаного пруда, 7 болот с окнами открытой воды, 5 ручьев и бочажин и 2 колодцев. Особенный интерес представляют данные по копаным прудам, 17 из которых охарактеризованы по степени эвтрофирования. Сравнивая данные этих авторов с результатами современного обследования, можно выявить динамику количества и состояния малых водоемов в окрестностях озера Глубокого за последнее столетие.

Из 12 отмеченных до 1907 г. болотцев, ручьев и бочагов, почти все сохраняются до настоящего времени, за исключением одного водоема, который Воронков и др. называли "болотце за хужиной рыбака". Система копаных прудов оказалась более динамичной. За период с 1907 по 1998 г. в исследованном районе исчезло 8, сохранилось 8 и выкопано заново 14 прудов. Преобладание числа заново сооруженных прудов над числом исчезнувших, в целом, можно трактовать как положительный для состояния популяций амфибий вектор. При анализе современного состояния 8 из сохранившихся за почти столетний отрезок времени прудов выявлено, что только два из них относительно недавно реконструированы и находятся на первой стадии эвтрофирования. Остальные пруды обмелели и значительно заросли (3 пруда) или почти заболотились (3 пруда). Таким образом, в исследованном районе в XX веке общее количество прудов незначительно увеличилось, а по условиям ухода за искусственными водоемами сооружение новых прудов преобладало над чисткой старых. Время существования типичного копаного сельского пруда средних размеров от момента сооружения до полного исчезновения вследствие заболачивания, как правило, не превышает 90 лет.

Для анализа динамики состояния копаных прудов мною использованы характеристики стадий, предложенные Н. В. Воронковым и др.

(1907), отражающие степень эвтрофирования водоемов. К 1-ой стадии эти авторы относят пруды с "глинистым дном и ничтожным развитием зарослей", ко 2-ой стадии "пруды, характеризующиеся появлением береговых зарослей и началом развития ила", а к 3-ей стадии - "сильно заросшие пруды" и называют последнюю стадию "болотистой". Пруды, отнесенные Н. В. Воронковым с соавт. к переходному между 2-ой и 3-ей стадиями состоянию, мною объединены с 3-ей стадией. Изученные в 1994 - 2001 гг. пруды из этого района я классифицировал по тем же принципам, прежде всего, используя данные по характеру донного грунта и степени развития зарослей водных растений. Количество прудов, находящихся на 1-ой, 2-ой и 3-ей стадиях эвтрофирования в начале XX века, было соответственно 5 (29,4%), 7 (41,2%) и 5 (29,4%). Аналогичные данные для конца XX века составили соответственно 4 (22,2%), 10 (55,6%) и 4 (22,2%) пруда. Равные количества прудов, находящихся на первой и последней стадиях эвтрофирования в начале XX века, отражают стабильность динамики системы искусственных водоемов. То же можно сказать и про систему прудов в исследованном районе в конце столетия.

Заключение

Таким образом, в течение XX века в окрестностях озера Глубокого водоемы, имеющие естественное происхождение, (болотца, ручьи и бочаги) практически полностью сохранились, что подтверждает высокую стабильность таких водоемов. Система копаных прудов в XX веке оказалась высоко динамичной в отношении расположения и стадии эвтрофирования отдельных прудов, но весьма стабильной, в целом, по количеству прудов и соотношению прудов, находящихся на разных стадиях эвтрофирования. На изученной территории сооружение новых прудов преобладает над чисткой старых. Количество копаных прудов в XX веке незначительно увеличилось и число их в начале XXI века, по данным современной динамики состояния водоемов, не будет существенно меняться.

Выявленная стабильность системы копаных прудов в районе Глубокого озера в XX веке и предпосылки такой стабильности в начале XXI века являются положительным фактором для состояния популяций местных видов амфибий и других гидробионтов.

Литература

- Воронков Н. В., Новиков А. В., Удальцов А. Д. Очерк прудов окрестностей Глубокого озера // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - 1907. - Т. 2. - С. 22 - 46.
- Любичанковский Н. К биологии прудов II. "Константиновский пруд" // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - 1910. - Т. 3. - С. 97 - 126.
- Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н. Трансформация метапопуляций тритонов в районе заказника "Озеро Глубокое" (Московская обл.) в результате вселения хищной рыбы ротана *Percottus glenii* Dybowski // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. - М., 1997. - Т. 7. - С. 56 - 72.
- 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.
- Щербаков А. П. Озеро Глубокое. - М.: Наука, 1967. - 379 с.

A. N. Reshetnikov

S u m m a r y

During the 20th century on the studied territory waterbodies of natural origin (bogs, streams, etc.) are well preserved. That confirms their high stability. The system of dug ponds appears to be highly dynamic in terms of disposition and stage of eutrophication of separate ponds but rather stable as a whole in terms of number of ponds and ratio of ponds of different stages of eutrophication. On the studied territory, new pond construction prevails over reconstruction of existing ones. Stability of system of dug ponds in the region of the Lake Glubokoe in the 20th century and preconditions of stability in the beginning of the 21st century are positive factors for conservation of populations of native amphibians and other hydrobionts.

**ПРИРОДА ГЛУБОКОГО ОЗЕРА
И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ**
(к столетию публикации одноименной
заметки Н. В. Воронкова)
Сообщение 1.

В. И. Воронецкий

Биологический факультет МГУ
им. М. В. Ломоносова

Почти сто лет тому назад была опубликована довольно скромная по нашим временам заметка студента Московского Императорского университета Николая Васильевича Воронкова «Природа Глубокого озера и его окрестностей». Результаты его наблюдений над растительностью и населением птиц окрестностей гидробиологической станции после обсуждения на заседании студенческого кружка увидели свет в первом томе «Трудов студенческого кружка по исследованию Русской природы при Московском Императорском ун-те» (1903). В этом же томе в качестве «прибавления к статье» мы находим «Список птиц», а несколько лет спустя, после дополнительного уточнения и пополнения, в одном из томов «Трудов Гидробиологической станции на Глубоком озере» (1907) появился новый «Список птиц». Чем же замечательны заметки Н.В. Воронкова в ряду иных публикаций? Почему и сегодня они способны привлечь внимание современного натуралиста, отделенного от эпохи автора этих заметок промежутком времени, равным жизни нескольких поколений?

Ответ на эти вопросы даёт содержание самих заметок. Они заключают в себе надёжно документированные сведения не только о видовом составе локальной авифауны, но и об относительной численности многих видов и, что не менее важно, развернутые характеристики среды обитания, которая, как известно, в окрестностях г. Москвы - одной из крупнейших городских агломераций Европы - претерпела на протяжении второй половины XIX и на протяжении всего XX в. особенно значительные изменения. В конечном счёте, совокупность сведений, представленных Н. В. Воронковым в его заметке и двух приложениях, даёт комплексную характеристику локальной авифауны, что, несомненно, свидетельствует о применении новых подходов к изучению животного населения.

Здесь уместно заметить, что в течение длительного времени в орнитологической литературе основной формой характеристики авифауны считались исключительно списки видов. Авифауну Подмосковья в разные годы пытались охарактеризовать добрый десяток известных специалистов от И. А. Двигубского до Ф. К. Лоренца и С. А. Мензбира. Характеристики среды обитания, а тем более состояние ландшафта, как правило, в их работах либо вовсе не отмечаются, либо занимают второстепенное положение. В целом такие списки в своё время имели немаловажное значение, поскольку привлекали внимание исследователей прошлого к проблеме изучения Русской природы. Но для современного исследователя, занимающегося сравнительным анализом прошлой и нынешней фаун, довольно трудно в подобных трудах найти необходимые данные, что существенно снижает их информационную ценность.

Подход Н. В. Воронкова выгодно отличался от традиционных трудов исследователей XIX века. Можно утверждать, что его публикации, детально характеризуя среду обитания и населяющие её виды, выходят на качественно иной уровень научной работы, открывая тем самым новый этап в изучении природы, характеризующийся использованием комплексных ландшафтно-фаунистических характеристик. Действительно, рассматривая названные работы с современных позиций, мы находим в них и описания локального ландшафта, предопределяющего широкий спектр местных природных условий, и разнообразие экологических ниш, ? обеспечивающих существование конкретных видов. В конечном счёте, по своей методологии, подбору и трактовке фактов обсуждаемые публикации Н. В. Воронкова опережали в то время на пару десятилетий такие общепризнанные впоследствии работы Г. И. Полякова (1924) и А. Н. Промптова (1927), которые легли в основу познания орнитофауны Подмосковья. Нельзя не отметить и то обстоятельство, что публикации молодого автора в какой-то мере предвосхитили принципиально новый подход в изучении природы, закладывавшийся рядом исследователей на границе XIX-XX вв., и в полной мере получивший свое развитие в нашей стране лишь спустя два с небольшим десятилетия в трудах одного из основоположников биоценологии - В. В. Станчинского.

В наши дни скромная заметка Николая Васильевича (вместе с известными дополнениями) может служить серьёзным основанием для оценки изменений основных параметров ландшафта и природной среды в окрестностях озера Глубокого за вековой период, а также связанных с этими параметрами изменениями в населении птиц. А что может быть значимей для современного натуралиста, чем возможность заглянуть в прошедшие времена родной природы!?!..

Итак, по наблюдениям Н. В. Воронкова (который, подчеркнём это ещё раз - не был профессиональным орнитологом, но, будучи хорошим натуралистом, понимал неразрывность связей организма и окружающей среды) в окрестностях озера было зарегистрировано 75 видов птиц. Данный список не был окончательным, но уточнялся и пополнялся в последующем. Такая цифра довольно значительна для локальной территории, хотя, как видно из заметки автора, данная местность в начале XX в. характеризовалась высокой мозаичностью ландшафтов, что и обеспечивало высокий уровень биоразнообразия.

Особое впечатление производит высокая доля хищников в населении птиц того времени, обширный перечень которых свидетельствует о разнообразии локальной авифауны и надёжности трофических связей с основными видами-жертвами. В наши дни значительное число этих птиц практически перестало гнездиться не только в окрестностях озера Глубокого, но даже в пределах Московской области. Это и кобчик, и большой подорлик, и скопа (последнюю Н. В. Воронков выделяет с особой припиской - «над озером часто»). Другие перечисленные хищные птицы в наше время переживают длительную депрессию численности - чеглок, пустельга, чёрный коршун (встречаемость последнего в начале XX в. - «часто») (Воронецкий, 1996).

Столь же значителен и перечень обитавших здесь куликов, что, на наш взгляд, может свидетельствовать не только о большей обводненности этого района в прошлом, но и об ином соотношении открытых и лесных ландшафтов, что определяется особенностями распределения поселений человека. Три вида куликов отмечены как наиболее часто встречающиеся: бекас, перевозчик и чибис. В наши дни эти птицы весьма немногочисленны, даже последний из этих видов. Прежде весьма заметный перевозчик сейчас встречается на озере единично и не каждый сезон, явно уступив свои биотопы (в результате их зарастания?) чернышу, а такие виды как дупель и большой кроншнеп вовсе исчезли (одиночные и нерегулярные встречи последнего явно не делают «погоду»). Присутствие в списке таких птиц как большая выпь, лысуха и серый журавль возможно также свидетельствует в пользу предположения о большей обводненности и заболоченности территории.

Очень интересны для современного анализа приводимые оценки орнитофауны открытых ландшафтов. Известно, что последние наиболее чувствительны к антропогенному влиянию. Сто лет назад, помимо вполне стандартного набора птиц-синантропов, связанных с постройками или деятельностью человека (сизый голубь, воробей домовый, ласточки - деревенская и городская, полевой жаворонок и других) наблюдатель отмечает ряд видов, которые в наши дни практически исчезли на территории Подмосковья или встречаются крайне редко. Это - северная бормотушка и луговой конек (встречаемость последнего - «чрезвычайно часто»!). Характерно, что даже обычные виды открытого ландшафта за прошедшее столетие существенно изменили свою численность. Так замечание Н.В. Воронкова в отношении жаворонка - «в полях повсюду» - не вполне приложимо к этому виду сегодня. В окрестностях Глубокого ещё относительно недавно (в 1980-1990-е гг) этот вид испытывал длительную депрессию численности, связанную с утратой значительной части своих гнездовых местообитаний вследствие сплошной распашки полей (Воронецкий, Поярков, 1996). До 1960-х гг. здесь существовали типичные деревни с их характерным землепользованием, с наличием меж, луговин, пастбищ и пустошей. После некоторого подъёма на рубеже 1980-1990-х гг. ситуация с жаворонком характеризуется новым снижением численности из-за зарастания окраин полевых угодий кустарником и сорными травами, а также отведения сотен гектаров территорий под садово-дачную застройку (Воронецкий, 1998).

Интересные данные приводятся в рассматриваемых публикациях и в отношении лесных птиц. Эти данные свидетельствуют о глубоких изменениях в лесных биоценозах, что несомненно связано с изменениями в качестве древостоев. Например, «чрезвычайно часто» встречавшаяся в начале века в районе озера Глубокого болотная гаичка могла достичь высокой численности только в условиях широкого распространения серой ольхи, в подгнивших стволах которой этот вид выщипывает свои дупла. В наши дни встречи этого вида немногочисленны по-видимому со временем площади таких зарослей значительно сократились. Второй фактор, привносящий свой

вклад в поддержание численности этого вида на низких отметках - хищничество большого пёстрого дятла, не проявлявшееся в начале века. Мысль о заметно большей изреженности местных лесов в прошлом может поддерживать и то обстоятельство, что Н. В. Воронков среди лесных птиц особенно выделяет дрозда-рябинника - вид, селящийся по опушкам и разреженным древостоям и тяготеющий к участкам открытого ландшафта. В наши дни рябинник в районе Глубокого уже не «особенно част» и заметно уступает в своей численности певчому и белобровику. Из других лесных птиц до единичных экземпляров снизилась численность тетерева, который встречался здесь также достаточно «часто», что и понятно, учитывая наличие в прошлом мозаики сельскохозяйственных угодий вокруг лесных деревенок, хуторов и сторожек. На ту же особенность местности в прошлом - наличие мозаики поле-луговых биотопов, чередующихся с лесом - указывает присутствие в списках Н. В. Воронкова таких видов как ушастая сова и сплюшка.

Значительную перестройку лесного биоценоза в окрестностях озера подразумевает и краткая ссылка на присутствие здесь в прошлом козодоя, который по своей биологии привязан к сосновым борам с полянами и сечами, а также к окраинам верховых болот. Ныне этот вид крайне редок не только в Западном Подмосковье, но и везде, где происходит вытеснение сосны елью, где в результате рубок сведены спелые сосновые боры, а верховые болота подвергаются осушению или разработке

Таким образом, сведения Н. В. Воронкова представляют серьезный материал для ретроспективной оценки природной среды и населения птиц на территории современного заказника на озере Глубоком и в его окрестностях в сравнительно далеком прошлом. Какова же современная фауна заказника «Озеро Глубокое», расположенного на значительно меньшей площади, чем затрагиваемая в описании Н. В. Воронкова? Какими количественными и качественными параметрами она характеризуется в сравнении с другими территориями Западного Подмосковья?

Общий список птиц, отмеченных на территории только заказника "Озеро Глубокое" по нашим наблюдениям составляет 64 вида, связанных с лесным и околоводным природными комплексами (Беляева и др., 1998). Из них здесь достоверно гнездятся 56 видов птиц (данные, полученные в сезон 1998 г). С помощью маршрутных учетов, проведенных вдоль берегов озера, по лесным просекам и дорогам основной части заказника было оценено распространение птиц на обследованной площади и их относительное обилие (число расчетных пар на 1 кв. км). Приведём некоторые наиболее существенные характеристики локальной авифауны. В заболоченных разреженных лесах вдоль берегов озера, имеющих смешанный хвойно-лиственный характер, наиболее массовым современным видом является зяблик. Расчётная плотность его населения достигает около 67 пар/кв. км. Несколько ниже плотность пеночки-веснички (57 пар/кв. км), вдвое меньше - славки-черноголовки (29 пар/кв.км). Далее по степени убывания следуют: зарянка (20 пар/кв.км), дрозд белобровик (13 пар/кв.км) и лесной конек (10 пар/кв.км). Все остальные виды были представлены в этом же биотопе немногими или единичными парами. Другие учеты проводили в спелых смешанных лесах к западу и к югу от биостанции. Наиболее многочисленным видом здесь также оставался зяблик, но его плотность была примерно в 3,5 раза ниже, чем в прибрежных лесах вдоль озера (19 пар/кв.км.). Другое отличие этого биотопа в том, что на втором и третьем местах по плотности населения здесь стоят зарянка (13 пар/кв.км) и королек (12 пар/кв.км). Численность пеночек весничек и теньковок составляет 5 пар/кв.км, а трещёток и зелёных пеночек - 4 пары на 1 кв. км.. Присутствие остальных видов незначительно. Таким образом, в спелых смешанных лесах число видов и плотность населения заметно ниже, чем в разреженных древостоях по заболоченным берегам озера. В конечном счете суммарная плотность птиц в спелых лесах составляет около 100 пар на 1 кв. км., а в заболоченных лесах по берегам озера Глубокое - 248 пар/ кв. км. Запомним эти цифры для сравнения их с данными по заказнику ЗБС МГУ, расположенному 20 км юго-восточнее на правобережном водоразделе р. Москвы. Здесь в смешанных лесах со значительной примесью широколиственных пород на склонах правобережья долины р. Москвы в тот же сезон было учтено несколько большее число видов (71) и заметно большая суммарная плотность населения птиц (309 пар/кв. км.). Вероятно, именно таким образом здесь проявляется известный "опушечный эффект" и сказывается присутствие диффузных поселений человека. Более глухие леса того же правобережного водораздела заказника ЗБС МГУ характеризуются заметно меньшей плотностью - 203 пары/кв. км. В работах других исследователей, изучавших лесную авифауну Западного Подмосковья в разные годы, приводятся сходные с нашими данные об общем числе видов. Например, Г. Е.

Королькова (1978), изучавшая птиц Красногорского района Подмосквья, приводит данные, близкие к нашим «звенигородским» значениям: – 74 вида. Аналогичны нашим оценкам и данные по плотности населения птиц, полученные в 1950-1970-е гг (Птушенко, 1962; Птушенко, Иноземцев, 1968) и В. Т. Бутьевым (1977). Существенно, что плотность видов в лесном ценозе в разные сезоны может изменяться в широких пределах. Например, численность королька по нашим данным для сезона 1998 г. была в четыре раза выше, чем по этим литературным источникам а, зелёной пеночки, трещётки и мухоловки-пеструшки - примерно в 5 раз, а снегиря - в 30 раз. Численность дроздов, наоборот, была ниже в 1,5 - 2 раза. Дополнительно следует отметить, что современную авифауну заказника "Озеро Глубокое» можно характеризовать как более «таёжную», по сравнению с комплексом птиц, описанным в начале 19 века Н. В. Воронковым. Здесь и сегодня встречаются в небольшом числе такие виды как глухая кукушка, глухарь, овсянка-ремез, обычны трёхпалый дятел, мохноногий и воробьиный сычи, в последнее десятилетие заметно возросла численность гнездящейся европейской ореховки, чаще стала регистрироваться длиннохвостая неясыть и некоторые другие виды. Водно-болотный комплекс представлен серым журавлём, гоголем, чёрным коршуном и некоторыми другими редкими для Подмосквья видами, встречающимися за пределами заказника в его окрестностях. «Таёжную» специфику обсуждаемой авифауны характеризует также отсутствие в ней видов, характерных для смешанных древостоев долины реки. Москвы - серой вороны, ушастой совы, белоспинного дятла, горихвостки, клинтуха, горлицы, зеленой пересмешки, лазоревки. Таким образом авифауна окрестностей озера Глубокого, претерпевая значительные и долговременные трансформации в своем развитии, сохраняет свою естественную специфику, что в настоящее время достаточно необычно для территории, расположенной в окрестностях крупнейшей в Европе городской агломерации. Это обстоятельство придает особую ценность охраняемой территории заказника и несет в себе значительный дидактический и научный потенциал для будущих поколений исследователей Русской природы.

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 руков. В. И.Воронцовского) // Рукопись, хран. в архиве ЗБС МГУ.- 1998.- 59 с.
- Бутьев В. Т. Структура и динамика населения птиц лесов Центра европейской территории СССР. Автореф. дисс. на соискан.... канд. биол. наук.- Москва, 1977.- 16 с.
- Воронцовский В. И. Авифауна хищных птиц и сов Москворецко-Истринского водораздела // Орнитология.- Вып. 27.- М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996.- С. 148-160.
- Воронцовский В. И. Материалы к авифауне Звенигородской биостанции МГУ и ее окрестностей: Изменения авифауны воробьиных птиц открытых биотопов // Орнитология.- Вып. 28. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998.- С. 76-81.
- Воронцовский В. И., Поярко Н. Д. Материалы к авифауне Звенигородской биостанции МГУ и ее окрестностей. Изменения авифауны лесных воробьиных птиц // Орнитология.- Вып. 27. - М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1996. - С. 127-135.
- Воронков Н. В. Природа Глубокого озера и его окрестностей // Тр. студ. кружка для 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// Тр. студ. кружка по 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. - М. 1907.- Т. 2.- С. 406-407.
- Королькова Г. Е. Изменения населения птиц лесопарковой зоны // Растительность и животное население Москвы и Подмосквья.- М., 1978.- С. 55-56.
- Поляков Г. И. Фауна Богородского уезда Московской губернии. - Вып. 1. Птицы. - М.: Изд-во Богородск. ин-та краеведения, 1924. Страницы?
- Промптов А. Н. Фауна певчих птиц (Passeres) и орнитологические экскурсии в окрестностях Звенигородской Гидробиологической Станции // Труды Гидрофизиол. Станции Ин-та экспер. биол. Наркомздрава.- Звенигород, 1927. - 32 с.
- Птушенко Е. С. Сравнительный список птиц западной части Кунцевского района Московской области // Природа Звенигородской биологической станции Московского Гос. ун-та. (Методическое пособие...- Вып. III. Позвоночные животные). - М.: Изд-во Мос. ун-та, 1962.- С.1-48.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий //М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968.- 460 с.

Nature of Lake Glubokoe and of its vicinity

V. I. Voronetsky

S u m m a r y

Long-term changes of the avifauna of the preserve "Lake Glubokoe" and of its neighborhood are estimated with consideration of comparative analysis of N.V. Voronkov's observations and of recent data obtained about 100 years after the first publication. The species composition and abundance of some species of birds significantly changed. Certain traits of the avifauna of neighborhood of the Hydrobiological Station indicate a more abundant water budget (extent of swamps) in the past and a different anthropogenic impact on the avifauna. The total number of species recorded in 1998 is close to 64, including nesting 56 (the are probably are somewhat underestimated). Density and habitats of some species are indicated. On adjacent territories (valley and watershed forests of the Moskva River) the numbers of species of birds and their calculated density surpasses the values for the forests at Lake Glubokoe. But the species composition is different. In the Lake Glubokoe area the avifauna manifests some traits of the taiga avifauna, obviously due to greater ripeness and age of forests in the preserve.