

ФАУНА МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОЗЕРА НЕРО

Е. Г. Пряничникова, Н. Н. Жгарева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: pryanychnikova_e@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2020

Приведен таксономический состав макробентоса оз. Неро и устьевого участка р. Сара. Основная часть бентоса в летний период в озере сформирована личинками амфибиотических насекомых – хирономидами, мокрецами и поденками. Комплекс видов макробентоса озера и устья реки Сара можно охарактеризовать как хирономидный. Относительно результатов предыдущих исследований бентоса произошли изменения в доминантном комплексе, отмечено снижение общей биомассы макробеспозвоночных. Это обусловлено в первую очередь неблагоприятным кислородным режимом водоема (зимние заморы и присутствие сероводорода в верхнем слое илов летом), а также жидкими илами, малопригодными для роющих форм бентоса. В совокупности со снижением индекса видового разнообразия присутствие только одного доминантного вида (*Chironomus f.l. plumosus*) свидетельствует о уменьшении однородности структуры донных сообществ и ее упрощении. Произошло сокращение видового богатства, частоты встречаемости и обилия олигохет по сравнению с данными других исследований. В отличие от донных сообществ, зарослевые биотопы можно охарактеризовать как более благоприятные для как бентосных, так и зарослевых беспозвоночных организмов. Большое количество видов беспозвоночных позволяет оценивать заросли как биотоп с достаточно благоприятными условиями среды. Здесь могут сосуществовать реофильные, лимнофильные и встречающиеся многие облигатнобентосные виды, поднимающиеся со дна в зону зарослей с благоприятным кислородным режимом, что позволяет им выживать в условиях дефицита кислорода.

Ключевые слова: донные сообщества, фитофильная фауна, видовое богатство, встречаемость, озеро.

DOI: 10.47021/0320-3557-2020-73-86

ВВЕДЕНИЕ

Первые сведения по бентосу оз. Неро были получены в 20-е годы прошлого века [Грезе 1930 (Greze, 1930)]. Грезе лишь отметил некоторые доминирующие виды. Затем бентос изучали в начале 1960-х – конце 70-х [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970); Поддубная, 1986 (Poddubnaya, 1986)], было выявлено 7 видов олигохет и 17 форм хирономид. Наиболее полно сообщество донных животных и фауна зарослей изучались в 1987 г. с целью оценить состояние донных и фитофильных сообществ, выявить тенденции развития, возможности нагула рыб-бентофагов [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991); Жгарева, 1991 (Zhigareva, 1991)]. Далее бентос исследовали периодически только как кормовую базу в ходе комплексных исследований ИБВВ РАН [Половкова и др., 2008 (Polovkova et al., 2008)]. Кормовая база бентоса и фауны зарослей были оценены как достаточные для имеющихся запасов рыбы. В настоящее время, в связи с изменениями распространения растительных сообществ [Папченков и др., 2008 (Papchenkov

et al., 2008)], возникла необходимость провести исследования фауны донных и фитофильных сообществ. Целью нашей работы было изучение современного состояния донных сообществ и фауны зарослей оз. Неро, а также устьевого участка р. Сара. В рамках этой цели были поставлены следующие задачи: проанализировать современный таксономический состав, структуру, качественные и количественные показатели донных сообществ и фитофильной фауны; показать влияние на распределение обилия зообентоса наличия и типа зарослей макрофитов; дать оценку состояния кормовой базы рыб, как по бентосным организмам открытой части озера, так и по донной фауне основных типов зарослей; провести сравнительный анализ сообществ бентоса и фауны зарослей относительно таковых в предыдущие десятилетия (1960-е и 2000-е гг.); проанализировать современный сапробиологический и трофический статусы озера по показателям структуры сообществ донных животных и фитофильной фауны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Летом 2017 г. было выполнены две бентосные съемки на станциях, расположенных в озере (станции 3–16) и дополнительно на станциях в р. Сара и ее устьевой зоне (станции 1–2) (рис. 1). Глубина сбора проб варьировала от 1 до 3 м. Количественные пробы соби-

рали при помощи модифицированного дночерпателя ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м² (по 2 выемки на каждой станции). Грунт промывали в мешках из мельничного газа с размером ячеек 200 мкм. Грунты были представлены сапропелевым илом, илами

с растительными остатками различной степени разложения. Крупных моллюсков идентифицировали до вида, измеряли и взвешивали в живом состоянии. Организмы макрозообентоса из остатков промытого грунта выбирали живыми с последующей фиксацией 8% формалином. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика изучения..., 1975 (Metodika izucheniya..., 1975; Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)].

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность, N , экз./м², биомасса B , г/м², %, число видов S , индекс Шеннона-Уивера H , бит/экз., частота встречаемости P , %, индекс Вудивисса TBI (Trent Biotic Index). Виды, частота встречаемости у которых была выше 50% мы относили к постоянным. При подсчете показателей обилия не учитывали биомассу мегабентоса (семейства Unionidae, Mollusca).

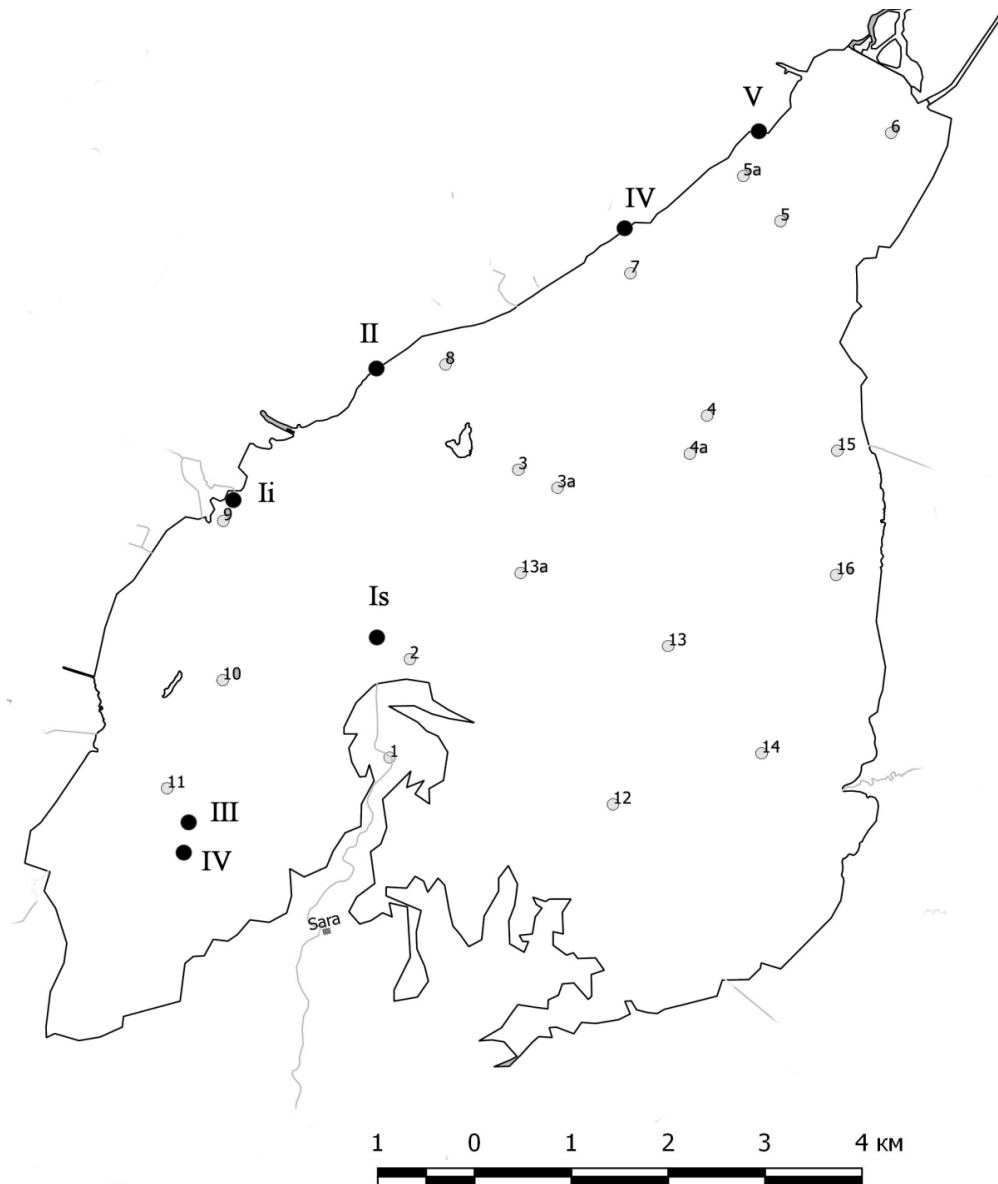


Рис. 1. Карта расположения станций отбора проб макробентоса (1–16) и фауны зарослей (I–VII) оз. Неро.

Fig. 1. Location of main sampling stations in Lake Nero.

Также, в августе–сентябре 2017 г. для выявления населения фитофильной фауны были обследованы заросли макрофитов. Так как с берега часто иногда невозможно подойти к зарослям из-за заболачивания прибрежных участков озера, пробы в основном собирали

в ассоциациях растений с лодки. При этом более доступны сборы в поверхностных слоях и затруднены в глубинных. Таким образом, были обследованы заросли на нескольких станциях (рис. 1). Это:

- 1) устьевые участки притоков рек Ишня и Сара, густые ассоциации кубышки, роголистника, урути, рдеста пронзеннолистного и телореза;
2) монодоминантные заросли рогоза узколистного;

- 3) куртины тростника;
4) монодоминантные заросли рдеста пронзеннолистного;
5) скопления сусака и ежеголовника с примесью рясок и водокраса.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2017 г. в оз. Неро было выявлено 13 видов и форм макрозообентоса (табл. 1, 2). Основу видового богатства формировали хирономиды – 5 видов рангом ниже рода, олигохет было несколько меньше (3). Только в июне были единично отмечены прочие виды личинок амфибиотических насекомых (поденок, мокрецов, хаборид). В июньских пробах в озере присутствовал один вид двустворчатых моллюсков, который относится к мегабентосу – *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758). В р. Сара и ее устьевой зоне обнаружено 15 видов и форм макрозообентоса. Как и в озере, основными группами были хирономиды и олигохеты

(табл. 2). Пиявки и моллюски представлены 1 и 2 видами в озере и реке соответственно.

В течение исследуемого периода число видов основных таксономических групп оставалось практически неизменным (табл. 2). При этом фаунистическое сходство между июньским и июльскими сообществами как в озере, так и в реке, составило менее 40% (табл. 1). Это показывает невысокую стабильность видового состава макробентоса озера и реки в течение лета. Скорее всего, это связано с особенностями жизненных циклов амфибиотических насекомых (хирономиды, поденки, мокрецы и т.д.), составляющих основу видового богатства бентоса.

Таблица 1. Таксономический состав, сапробность и встречаемость макробентоса оз. Неро и р. Сара

Table 1. Taxonomic composition, saprobity, and occurrence of macrozoobenthos of the Nero Lake and Sara River

Таксон Taxon	Класс сапробности Class of saprobity	Озеро Lake		Река River	
		Июнь June	Июль July	Июнь June	Июль July
Тип MOLLUSCA					
Класс Bivalvia					
Сем. Pisidiidae					
<i>Pisidium amnicum</i> (Mueller)	β			+	
Сем. Unionidae					
<i>Unio</i> sp.	–				+
<i>Anodonta anatina</i> (L.)	β	+			
Тип ANNELIDA					
Класс Clitellata					
Подкл. Oligochaeta					
Сем. Tubificidae					
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède	поли			+	+++
<i>L. udekemianus</i> Claparède	поли			+	+
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen)	α	+	+		
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	β			+	+
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	поли	+	+	+	+
Подкласс Hirudinea					
Сем. Glossiphonidae					
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	α			+	
Тип ARTHROPODA					
Класс Insecta					
Отряд Ephemeroptera					
Сем. Caenidae					
<i>Caenis horaria</i> L.	β	+			
Отряд Diptera					
Сем. Ceratopogonidae					
<i>Mallochohelea inermis</i> Kieffer	β		+		
<i>Sphaeromyia pictus</i> Meigen	β	+			
Сем. Chaoboridae					
<i>Chaoborus cristallinus</i> (De Geer)	β	+			
Сем. Chironomidae					
<i>Tanytarsus villipennis</i> (Kieffer)	α				+

Таксон Taxon	Класс сапробности Class of saprobity	Озеро Lake		Река River	
		Июнь June	Июль July	Июнь June	Июль July
<i>Chironomus</i> f.l. <i>plumosus</i> L.	α	++	++	+	+++
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker)	β				+
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	β				+
<i>Einfeldia carbonaria</i> Meigen	β	+	+		
<i>Harnschia curtilamellata</i> (Malloch)	β				+
<i>Gliptotendipes glaucus</i> (Meigen)	β			+	
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	β		+		
<i>Polypedilum</i> gr. <i>nubeculosum</i> (Meigen)	β			+	
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>Holochlorus</i>	–	+		+	
Всего видов Total	23	13		15	

Примечание. Встречаемость: постоянные виды: “+++” – виды присутствуют во всех пробах, и “++” – виды обнаружены более чем в половине проб; “+” – единичная встречаемость.

Note. Occurrence: permanent species: “+++” – species are present in all samples, and “++” – species are found in more than half of the samples; “+” – single occurrence.

Таблица 2. Состав основных таксономических групп макробентоса оз. Неро и р. Сара

Table 2. Composition main taxonomic group of macrobenthos of the Nero Lake and Sara River

Таксономическая группа Taxonomic group	Озеро / Lake		Река / River	
	Июнь June	Июль July	Июнь June	Июль July
Хирономиды / Chironomids	3	3	3	4
Олигохеты / Oligochaeta	2	2	4	4
Пиявки / Leeches	0	0	1	0
Моллюски / Mollusks	1	0	1	1
Прочие / Other species	3	1	0	0
Всего видов Total	9	6	9	9

В июне как в озере, так и в реке, доминантный комплекс видов был сформирован личинками хирономид (в основном, *Chironomus* f.l. *plumosus*) (табл. 3). В июле было отмечено расширение доминантного комплекса видов за счет представителей олигохет (р. *Limnodrilus*).

В целом, комплекс видов макробентоса озера и реки можно охарактеризовать как хирономидный. Сходство фауны макробентоса озера и реки в июне было довольно большим и составило 70%, а в июле наоборот, низким – всего 25%. При этом в июле заметно выросла биомасса в речных сообществах за счет увеличения обилия олигохет (рис. 2, табл. 4). Динамика численности и биомассы основных групп бентоса летом в озере отличалась от реки большей стабильностью.

В июне в бентосе озера как по численности, так и по биомассе, преобладали фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (рис. 3). К ним может быть отнесена большая часть хирономид. В речных сообществах по биомассе

практически в равных долях были представлены фитодетритофаги-фильтраторы (двустворчатый моллюск *Pisidium amnicum*), детритофаги-глотатели (олигохеты р. *Limnodrilus*) и фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (хирономиды). При этом значительная доля численности сформирована, как и в озере – фитодетритофагами-фильтраторами+собирающими.

В 2017 г. в сообществах зарослей всего было выявлено 203 вида. В прибрежной зоне в зарослях злодеи обнаружено довольно богатое население. Здесь встречено 28 видов личинок амфибиотических насекомых, 2 вида имаго жуков и 11 видов гомотопной фауны. Примечательно, что здесь встречено всего 2 экз. двух видов моллюсков с декальцинированными раковинами. Доминировал хирономидно-олигохетный комплекс. Отмечено много организмов мейобентоса, видов фитофильного зоопланктона. Следует также отметить, что среди растений встречено несколько видов личинок мух, потребляющих гниющую органику.

Таблица 3. Количественные характеристики доминантных видов макробентоса оз. Неро и р. Сара**Table 3.** Quantitative characteristics of dominant species of macrobenthos of the Nero Lake and Sara River

Вид Species	Класс сапробности Class of saprobity	Озеро Lake		Река River	
		Июнь June	Июль July	Июнь June	Июль July
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	поли	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>75</u> 0.6	<u>125</u> 0.4
<i>L. udekemianus</i>	поли	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>25</u> 0.1	<u>75</u> 0.4
<i>Chironomus f.l. plumosus</i>	A	38 1.4	69 1.9	150 0.8	125 4.1
<i>Einfeldia carbonaria</i>	B	<u>13</u> 0.1	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0
<i>Polypedilum gr. Nubeculosum</i>	B	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	150 0.2	<u>0</u> 0
<i>Tanytarsus gr. holochlorus</i>	–	<u>4</u> <0.01	<u>0</u> 0	50 0.1	<u>0</u> 0

Примечание. Над чертой – численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м². Полужирным шрифтом выделены доминантные виды на данном участке водоема.

Note. Above the line – abundance, ind./m², below the line – biomass, g/m². Bold letters indicate dominant species in this section of the lake or river.

Таблица 4. Основные характеристики макробентоса оз. Неро и р. Сара**Table 4.** Main characteristics of macrobenthos of the Nero Lake and Sara River

Показатель Parameter	Озеро Lake		Река River	
	Июнь June	Июль July	Июнь June	Июль July
<i>N</i> , экз./м ² (ind./m ²)	75±18	104±31	600±500	625±225
<i>B</i> , г/м ² (g/m ²)	1.65±0.57	2.02±0.62	2.85±2.50	7.78±0.53
<i>S</i> , в пробе (in sample)	9	6	9	9
<i>H_N</i> , бит/экз. (bit/ind.)	0.4±0.2	0.4±0.2	1.4±1.4	1.6±0.6
Сапробность Saprobity	2.6±0.2	3.0±0.1	2.2±0.3	3.1±0.4
Класс сапробности Class of saprobity	α	α	β	α
Индекс Вудивисса <i>TBI</i> (Trent Biotic Index)	2	2	2	2

В монодоминантных зарослях рдеста пронзеннолистного в августе уже наблюдалось накопление извести на листьях. Доминировали хирономиды, было мало олигохет, моллюски не встречены. Очень бедная проба. В сентябре была взята более объемная проба, в результате чего разнообразие организмов явно повысилось, несмотря на то, что отложение извести было более интенсивным. Как негативный факт следует отметить то, что 3 экз. мелких моллюсков *Acroloxus* имели декальцинированную раковину.

В устьевых участках притоков рек Ишня и Сара в густых ассоциациях кубышки, рогилистника, урути, рдеста пронзеннолистного и телореза расположены самые богатые по видовов-

му составу сообщества, включающие не только фитофилов, но и облигатно-бентосные виды.

Такое же распределение сообществ наблюдали и в прошлые годы исследований. Это явление мы назвали “эффект всплывшего дна”.

При пересчете на кубический метр получаем биомассы: в зарослях воздушно-водных растений (рогоз, тростник, камыш, ежеголовник, сусак) от 8.6 г (при исключении мшанок) до 58.0–84.6 г; в устьевых участках Сары и Ишни в густых смешанных ассоциациях растений (кубышка, телорез, рогилистник, уруть, рдесты) от 42.0–53.5 г до 95.7 г; в чистых зарослях рдестов (разных видов и на разных глубинах) от 19.3 г до 92.3 г.

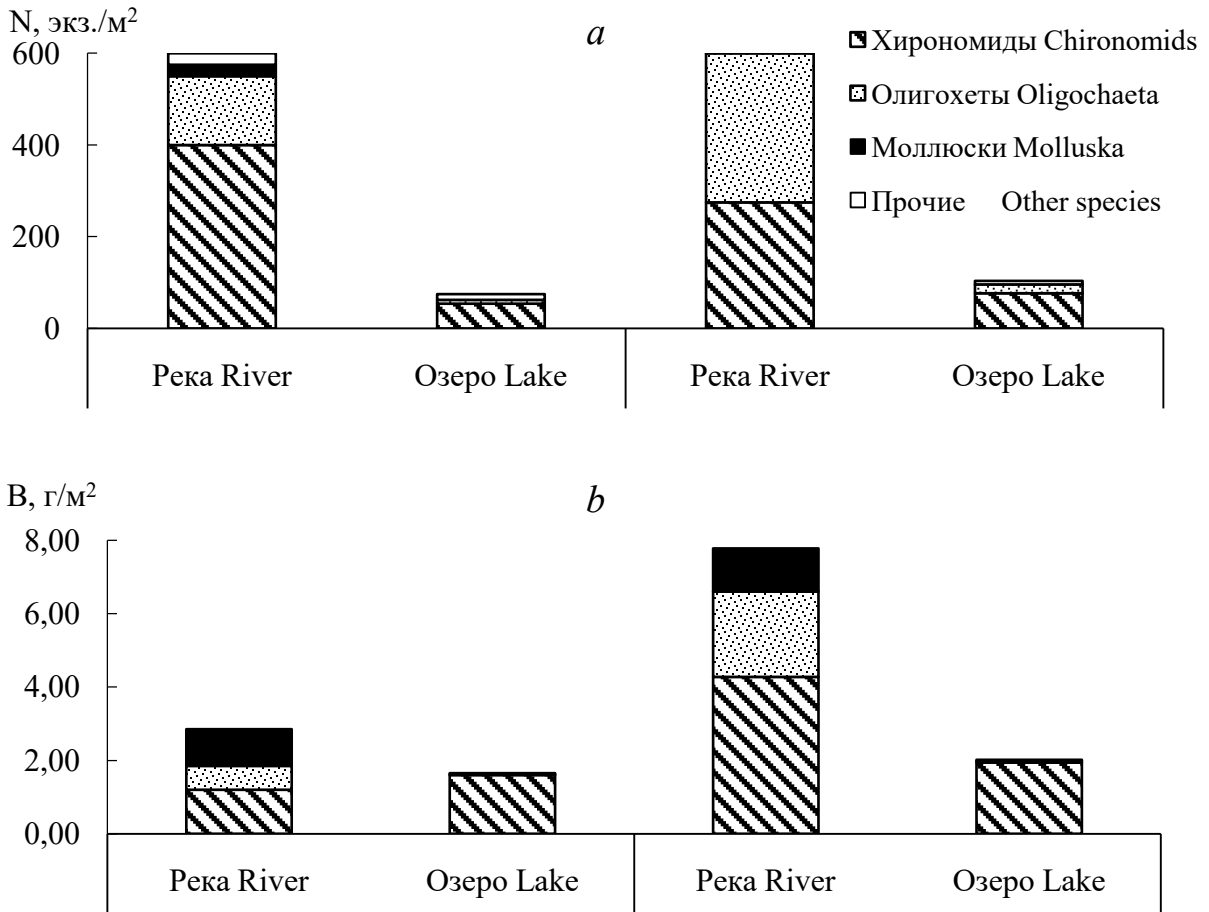


Рис. 2. Динамика численности (a) и биомассы (b) основных таксономических групп макробентоса оз. Неро и р. Сара.

Fig. 2. Dynamics of abundance (a) and biomass (b) of the main taxonomic groups of macrobenthos of Lake Nero and River Sarah.

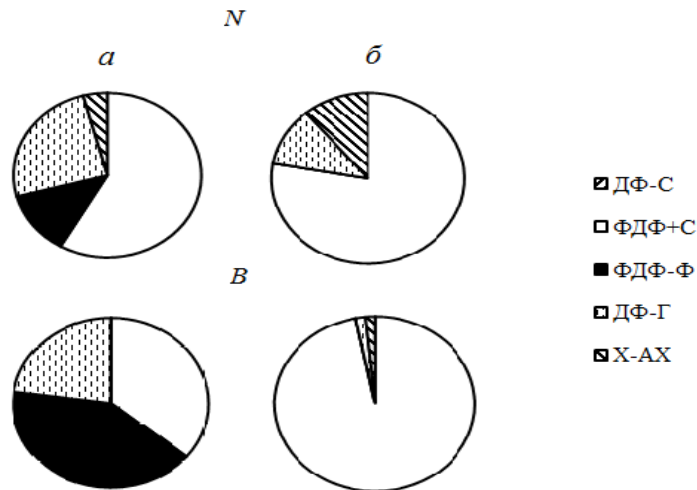


Рис. 3. Численность (N) и биомасса (B) основных трофических групп макробентоса оз. Неро (б) и речных участков (а) в июне. ДФ-С – детритофаги-собиратели, ФДФ-Ф+С – фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, ФДФ-Ф – фитодетритофаги-фильтраторы, ДФ-Г – детритофаги-глотатели, X-AH – хищники-активные хвататели.

Fig. 3. The abundance (N) and biomass (B) of the main trophic groups of macrobenthos of Lake Nero (b) and river sections (a) in June. DF-S - detritophages-gatherers, FDF-F + S - phytodetritophages – filtrators + collectors, FDF-F - phytodetritophages-filtrators, DF-G – detritophages-swallowers, X-AH – predators-active captors.

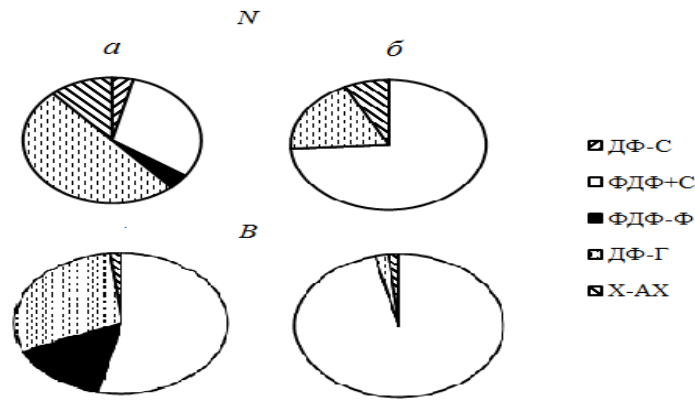


Рис. 4. Численность (N) и биомасса (B) основных трофических групп макробентоса оз. Неро (б) и речных участков (а) в июле. Обозначения см. рис. 2.

Fig. 4. The abundance (N) and biomass (B) of the main trophic groups of macrobenthos of Lake Nero (b) and river sections (a) in July. Designations see fig. 2.

В 2017 г. по видовому составу макрофауны зарослей дана предварительная сапробиологическая оценка озера. Большое количество видов беспозвоночных (гомотопы+гетеротопы), характерных для олигосапробных и α - β -мезосапробных условий позволяет оценивать заросли как биотоп с достаточ-

но благоприятными условиями среды. Здесь могут сосуществовать реофильные, лимнофильные и встречающиеся многие облигатно-бентосные виды, поднимающиеся со дна в зону зарослей с благоприятным кислородным режимом, что позволяет им выживать в условиях дефицита кислорода.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В июне 2017 г. организмы бентоса не были обнаружены на трех станциях (станции 3, 5 и 14), в июле – уже на пяти (станции 3, 5, 7, 9 и 13). Несмотря на это, средние показатели численности и биомассы немного увеличились. Из-за невысоких показателей обилия макробентоса в озере довольно сложно оценивать его пространственное распределение. При этом наибольшие количественные характеристики бентоса отмечены в районе р. Сара и ее устьевой зоне (станции 1 и 2), а также в районе истока р. Векса. Довольно высокая биомасса бентоса отмечена в районе г. Ростова (ст. 8).

Две станции (2 и 12) располагались в зоне воздействия сообществ макрофитов (табл. 5). Отличий качественных и количественных характеристик бентоса от прочих станций какие были в предыдущих исследованиях [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)], нами не отмечено, вероятно, это связано с изменениями площадей зарослей макрофитов в последние годы и неблагоприятным кислородным режимом в зимний период.

В июле было отмечено увеличение биомассы бентоса в зарослях до значений, превышающих средние значения биомассы бентоса в озере в целом. Это связано с тем, что в июне из-за климатических особенностей еще не было такого развития зарослей, как в июле. Такой рост биомассы может свидетельствовать о бла-

гоприятных условиях на данных биотопах для питания рыб-бентофагов в позднелетний и, скорее всего, осенний периоды. По рыбохозяйственной шкале, разработанной сотрудниками ГосНИОРХа [Пидгайко и др., 1968 (Pidgaiko et al., 1968)], по биомассе макробентоса в июле (табл. 5), ст. 2 может быть отнесена к участкам с кормностью выше средней, а ст. 12 – к средnekормным.

Фильтраторы из донных сообществ играют значительную роль в экосистеме водоема. Одними из них в оз. Неро в предыдущие годы были крупные представители двустворчатых моллюсков сем. Unionidae [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)]. Их средняя биомасса по озеру достигала 230 г/м^2 , иногда в один дночерпатель попадало по два крупных моллюска. На данный момент нами был обнаружен только один взрослый экземпляр *Pseudanodonta complanata* массой 27 г. Используя формулу и коэффициенты [Алимов, 1981 (Alimov, 1981)], мы подсчитали что этот моллюск мог фильтровать со скоростью 628 мл/ч. В сутки это составило бы около 12 л. Представители семейств Unionidae и Dreissenidae в пределах изученных весов 0.03–150 г при одинаковом весе моллюсков достоверно не отличаются между собой по скорости фильтрации [Алимов, 1981 (Alimov, 1981)].

Таблица 5. Основные характеристики макробентоса в зоне зарослей

Table 5. The main characteristics of macrobenthos in the zone of aquatic vegetation

№ станции Station №	Тип зарослей Type of aquatic plants	Показатель Parameter	1987 г.	2017 г.	
				Июнь June	Июль July
2	кубышка желтая <i>Nuphar lutea</i>	N , экз./м ² (ind./m ²)	4800	100	400
		B , г/м ² (g/m ²)	22.9	0.35	7.25
		S , в пробе (in sample)	7	1	3
		H_N , бит/экз. (bit/ind.)	2.24	0.00	1.03
		Сапробность Saprobity	-	2.0	3.4
		Класс сапробности Class of saprobity		β	α
12	рогоз и тростник <i>Typha</i> spp. and <i>Phragmites</i> spp.	N , экз./м ² (ind./m ²)	7700	100	200
		B , г/м ² (g/m ²)	21.7	1.05	4.90
		S , в пробе (in sample)	14	1	1
		H_N , бит/экз. (bit/ind.)	3.32	0.00	0.00
		Сапробность Saprobity	-	2.2	3.0
		Класс сапробности Class of saprobity	-	β	α

Примечание. “-” – нет данных.

Note. “-” – no data.

На примере двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* показано, что вселение и массовое развитие данного фильтратора в Нарочанских озерах привело к перераспределению потоков вещества и энергии из толщи воды в придонный экотон [Остапеня, 2012 (Ostapenya, 2012)]. Осажденная дрейссеной взвесь заметно обеднена органическим веществом и биогенными элементами, по сравнению с взвесью, поступающей на дно в результате седиментации. В то же время осажденная дрейссеной взвесь более активно заселяется микрофлорой, что увеличивает ее трофическую ценность и интенсифицирует круговорот веществ и потоки энергии в придонном слое. Так же происходит увеличение прозрачности воды [Бурлакова, 1998 (Burlakova, 1998)]. Последний фактор именно в мелководных водоемах приводит к существенной перестройке экосистемы. Увеличение фотической зоны обуславливает усиленное развитие макрофитов, а также перифитонных и бентосных сообществ, автотрофная составляющая которых, совместно с фитопланктоном, может обеспечивать продукционный потенциал равный или даже превышающий предшествующий эвтрофикационный уровень водоема [Остапеня, 2012 (Ostapenya, 2012)]. Сокращение обилия крупных моллюсков-фильтраторов в водоеме при увеличении “цветения” воды может приводить к изменению накопления органического вещества в водоеме. На окисление органических веществ

расходуется значительное количество кислорода, что может приводить к его дефициту. Это в свою очередь приводит к исчезновению оксифильных видов, замене их видами менее требовательными к кислороду. Обычно это короткоциклового вида *r*-стратегии с высокими скоростями оборота биомассы, для которых характерны значительные колебания численности и биомассы [Алимов, 2000 (Alimov, 2000)]. Так же усиление процесса сульфатредукции в анаэробных условиях (о чем свидетельствовал запах сероводорода от грунтов на ст. 14) приводит к выделению сероводорода, обладающего токсичным действием для большинства бентосных организмов и вызывающего их гибель.

Сходные данные по общему числу видов летнего бентоса озера были получены в 1990 г. (табл. 6). В сравнении с предыдущими исследованиями, произошли некоторые изменения в соотношении основных групп макробентоса озера. Если в 1990 г. по численности преобладали олигохеты, а по биомассе хирономиды, то летом 2017 г. основа макробентоса озера была сформирована хирономидами. Их доля составляла от 50 до 70% от общего обилия донных организмов. Так же произошли изменения в доминантном комплексе. Ранее, в 1990 г., абсолютным доминантом по численности был представитель олигохет *Pothamotheix hammoniensis*, а по биомассе преобладали хирономиды вида *Chironomus* f.l. *plumosus*. В настоящее время присутствует только один доминант *Chironomus* f.l. *plumosus*.

Таблица 6. Многолетняя динамика основных характеристик летнего макробентоса оз. Неро

Table 6. Long-term dynamics of the main characteristics of summer macrobenthos of Lake Nero

Показатель Parameter	1927–1929 гг. ¹	1962 г. ²	1977–1978 гг. ³	1987–1988 гг. ⁴	1990 г. ⁵	2017 г.
Уровень, мБС ⁶ Level, mBS	93.75	93.9	93.9-94.05	94.0	94.05	94.29 ⁷
Количество видов Number of species	–	–	34	68	12	13
Доминантные виды Dominant species	<i>Chironomus</i> <i>f.l. plumosus</i> <i>Pothamoithrix</i> <i>hammoniensis</i>	<i>Chironomus</i> <i>f.l. plumosus</i> <i>Cryptochironomus</i> sp. <i>Glyptotendipes</i> sp. <i>Limnodrilus hoff-</i> <i>meisteri</i> <i>Tubifex tubifex</i>	<i>Einfeldia</i> <i>carbonaria</i> <i>Chironomus</i> <i>f.l. plumosus</i> <i>Pothamoithrix</i> <i>hammoniensis</i>	<i>Pothamoithrix</i> <i>hammoniensis</i> <i>Limnodrilus</i> <i>hoffmeisteri</i> <i>Chironomus</i> <i>f.l. plumosus</i> <i>Procladius</i> <i>choreus</i>	<i>Pothamoithrix</i> <i>hammoniensis</i> <i>Chironomus</i> <i>f.l. plumosus</i>	<i>Chironomus</i> <i>f.l. plumo-</i> <i>sus</i>
H_N , бит/экз. (bit/ind.)	–	–	–	–	2.69±0.60	0.40±0.21
N , экз./м ² (ind./m ²): общая (total)	–	–	–	–	440±90	99±37
Хирономиды Chironomids	–	–	350	–	100±30	68±17
Олигохеты Oligochaeta	–	–	–	–	305±55	18±11
B , г/м ² (g/m ²): общая (total)	5.5	0.75	4.20	4.00±1.00	2.96±0.84	2.02±0.62
Хирономиды Chironomids	–	–	2.50	3.20±0.90	2.57±0.79	1.95±0.59
Олигохеты Oligochaeta	–	–	–	0.80±0.20	0.35±0.01	0.05±0.03

Примечание. “–” – нет данных. Представлены данные: 1 – (Грезе, 1930); 2 – (Монаков, Экзерцев, 1970), 3 – (Поддубная, 1986), 4 – (Баканов, 1991), 5 – (Баканов, 2000). 6 – [Babanazarova et al., 2018]; 7 – средние данные за 2008–2015 гг.

Note. “–” – no data. Presented data of: 1 – [Грезе 1930 (Greze, 1930)]; 2 – [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]; 3 – [Поддубная, 1986 (Poddubnaya, 1986)]; 4 – [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)]; 5 – [Баканов, 2000 (Bakanov, 2000)]; 6 – [Babanazarova et al., 2018]; 7 – average data for 2008–2015.

В целом, макробентос оз. Неро представлен личинками амфибиотических насекомых – хирономидами, мокрецами, поденками. Несмотря на устойчивость большинства видов олигохет, ранее доминировавших в озере, к крайне низкому содержанию кислорода в окружающей среде, произошло сокращение видового богатства, частоты встречаемости и обилия данной таксономической группы (табл. 6). Вероятно, по сравнению с 1987–1990 гг. произошло увеличение продолжительности воздействия неблагоприятных условий, связанных с ухудшением кислородного режима в зимний период совместно с воздействием какими-либо токсических веществ. Заселение же личинками амфибиотических насекомых может происходить ежегодно из близлежащих водоемов, рек.

Разнообразие сообществ бентоса может служить мерой сложности их структуры. Снижение индекса видового разнообразия (табл. 6) свидетельствует, что структура донных сообществ становится менее однородной и возрастает доминирование ее отдельных элементов. Однородность структуры связана со степенью ее сложности, при снижении однородности структура упрощается [Алимов, 2000 (Alimov, 2000)]. Так же об этом свидетельствует сокращение доминантного комплекса видов до одного представителя хирономид *Chironomus f.l. plumosus* (табл. 6).

На данный момент озеро соответствует малокормному водоему [Пидгайко и др., 1968 (Pidgaiko et al., 1968)] с средней биомассой 2.02 г/м², что в два и полтора раза меньше, чем в 1987 г. и 1990 г. соответственно (табл. 7).

По данным [Баканов, 2000 (Bakanov, 2000)], ранее межгодовые колебания биомассы бентоса находились в пределах 4–10 г/м² и были вызваны колебаниями погодных условий. Низкие значения биомассы бентоса в 1962 г. (табл. 6, 7) возможно связаны по мнению авторов исследования (Монаков, Экзерцев, 1970), с вылетом мотыля (*Chironomus f.l. plumosus*), а также районом исследования и небольшим количеством станций (5), часть которых была расположена в центральной части водоема. В последующих работах на данных станциях биомасса также была минимальной [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)].

Сравнивая отдельные периоды гидрологического режима озера видно, что средний многолетний годовой уровень воды постепенно повышался и в последние годы почти на 30 см превышал проектный НПУ (94 м БС) [Babanazarova et al., 2018]. Амплитуда колебания уровня озера за последние 20 лет составила 1.5 м. С течением времени уменьшалась и амплитуда сезонных колебаний уровня: от 94–97 см в 1936–1986 гг. и до 63 см в 1999–2017 гг. В 2012 г. – близком к многоводному, среднегодовой уровень не значительно превышал аналогичный многолетний. В маловодный 2014 г. среднегодовой уровень был на 10 см выше НПУ. В целом за последние 20 лет средние многолетние значение уровня составило 94.28 м. Линия тренда указывает на отсутствие тенденции к постепенному повышению или понижению уровня воды в озере.

Вероятно, повышение уровня воды в озере относительно предыдущих исследований (0.3 м) могло оказать сильное влияние на донное сообщество, привести к упрощению структуры, изменению доминирующего комплекса видов, а также способствовать сокращению количественных показателей макробентоса (табл. 6). Скорее всего, изменение основных характеристик бентоса в зарослях (табл. 5), так же могут быть связаны с повышением уровня воды в озере.

Можно предположить, что дальнейшее повышение уровня может привести к еще большим изменениям в донных сообществах, в сторону сокращения как качественных, так и количественных характеристик бентоса. Это негативно скажется на потенциальной кормовой базе рыб-бентофагов, в том числе и в зоне зарослей.

По шкале трофности [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007)] на данный момент оз. Неро по биомассе макробентоса является олиготрофным. Ранее, по этой шкале, озеро соответствовало мезотрофному водоему [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)]. По данной шкале, биомасса

10.1–20 г/м² характерна для β -эвтрофных водоемов, 20.1–40 г/м² – α -эвтрофных и >40 г/м² – политрофных. Такое несоответствие уровня развития макробентоса статусу водоема по мнению [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)] вызвано неблагоприятным кислородным режимом в зимний период, выделением метана из грунтов летом, а также высокой влажностью сапропеля (он жидкий в верхних слоях и не может служить подходящим субстратом для крупных организмов макробентоса). Так же из-за небольшой глубины даже при среднем ветре ил взмучивается и приводит к забиванию фильтрационного аппарата организмов-фильтраторов (большинство личинок хирономид, двустворчатые моллюски).

Из-за причин, приведенных выше, в оз. Неро низкий уровень развития бентоса. Поэтому, несмотря на большое количество видов индикаторов β -мезосапробной зоны, их количественное развитие невелико, в бентосе озера доминируют представители поли- и α -мезосапробной зон (табл. 3), а индекс сапробности соответствует α -мезосапробному (табл. 1, 4) [Шитиков и др., 2003 (Shitikov et al., 2003)]. Сходные данные были получены в 1987 г. [Баканов, 1991 (Bakanov, 1991)] (табл. 6). Зообентос считается компонентом чувствительным к изменениям экосистемы водоема. Следует, однако, иметь в виду, что развитие бентоса находится в сильной зависимости от кислородного режима водоема, поэтому донные организмы в некоторой степени опосредованно реагируют на изменение трофического статуса. Именно сообщества донных животных, в отличие от планктонных организмов, в силу присущей им инертности служат индикаторами изменений, происходящих в экосистеме водоема. В этом индексе находит отражение, как уменьшение разнообразия фауны, так и упрощение трофических связей по мере эвтрофирования, поэтому данные, полученные по известному методу Вудивисса, часто довольно объективно отражают реальную ситуацию в водоемах. В нашей работе по индексу Вудивисса (табл. 4) в озере вода соответствует V классу качества воды, а по индексу сапробности – IV классу.

Таксономический список организмов, обитающих в зарослях макрофитов, обнаруженных в 1987–1988 гг., составлял 185 видов. Замечены изменения в составе доминирующих групп. Наиболее интересны для исследователя изменения в составе и обилии гомотопных организмов, т.к. именно их можно признать аборигенной фауной водоема. Гетеротопные (в основном амфибиотические насекомые) способны попасть в водоем из других водных сис-

тем, увеличивая биоразнообразие сообществ. В донных сообществах виды организмов более толерантны к загрязнению и дефициту кислорода, но во время зимних заморозов погибают и они. Сохраняются только те, которые имеют в развитии цикла покаяющиеся стадии. Например, мшанки, которые в воздушно-водных растениях (тростник, рогоз) доминируют по биомассе.

Особо стоит отметить, что в устьевых участках притоков рек Ишня и Сара располо-

жены самые богатые по видовому составу сообщества, включающие не только фитофилов, но и облигатно-бентосные виды. Такое же распределение сообществ мы наблюдали и в прошлые годы исследований. Это явление называется “эффект всплывшего дна”.

Для сравнения приводим данные 1987–1988 гг., когда исследовались бентофауна и фауна зарослей в одни сроки на одних и тех же станциях (табл. 7).

Таблица 7. Соотношение видов-индикаторов качества воды в сообществах зарослей макрофитов и бентоса среди зарослей оз. Неро

Table 7. The ratio of species-indicators of water quality in the communities of macrophyte and benthos thickets among the aquatic plants of Lake Nero

Год Year	Количество видов Number of species	Количество видов-индикаторов Number of indicator species	Число видов-индикаторов в различных классах сапробности, % Number of indicator species in various classes of saprobity, %						
			о	о-β	β	β-α	α	α-р	р
1987–1988	Фауна зарослей Fauna of aquatic plant 185	123	9	16	52	13	3	3	2
	Бентос Benthos 68	52	6	14	46	23	2	6	4
2017	Фауна зарослей Fauna of aquatic plant 203	145	8	14	54	19	2	2	1
	Бентос Benthos 23	21	–	–	14	–	3	–	3

Примечание. о – олигосапроб, β – β мезосапроб, α – α мезосапроб, р – полисапроб.

Note. о – oligosaprob, β – β mesosaprob, α – α mesosaprob, р – polysaprob.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современное сообщество донных организмов оз. Неро и устьевого участка впадающей в него р. Сара было представлено небольшим числом видов (23) с доминированием хириноид *Chironomus* f.l. *plumosus*. Основное видовое богатство беспозвоночных сосредоточено в зоне зарослей, где выявлено >200 видов.

По биомассе преобладали (~90%) фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, представленные личинками комаров-звонцов и некоторыми личинками амфибиотических насекомых. В целом, сообщество можно характеризовать как “хириноидное”.

Общая биомасса сообщества была низкой и составляла 1.7–2 г/м² в озере и 3–8 г/м² в р. Сара. Это обусловлено в первую очередь неблагоприятным кислородным режимом водоема (зимние заморы и присутствие сероводорода в верхнем слое илов летом), а также жидкими илами, мало пригодными для роющих форм бентоса. На трех станциях в июне и пяти в июле донные организмы отсутствовали (15–25% обследованных биотопов). Наибольшее

количество бентоса (в среднем 3.4, максимум до 8 г/м²) обнаружено в зарослях тростника, рогоза в северо-восточной части озера и кубышки в устье р. Сара. На отдельных станциях (ст. 8), вблизи г. Ростова, биомасса бентоса была так же была высокой (6–7 г/м²). По сравнению с началом 1990-х гг. изменилось соотношение основных групп макрозообентоса в сторону преобладания хириноид как по численности, так и по биомассе, тогда как ранее по численности доминировали олигохеты-тубифициды *Pothamothrix hammoniensis*. Сильно уменьшилась (почти в 7 раз) биомасса зообентоса в наиболее заселенном биотопе – в зарослях макрофитов, ранее она достигала 22–23 г/м². В целом, озеро по биомассе макробентоса (2 г/м²) соответствует малокормному водоему, тогда как ранее средняя биомасса по озеру была в 1.5–2 раза выше (3–4 г/м²) и водоем характеризовался как средnekормный. В настоящее время, исходя из биомассы макробентоса, оз. Неро является олиготрофным и α-мезосапробным водоемом, ранее его

характеризовали как мезотрофное. Несмотря на большое количество видов-индикаторов β -мезосапробной зоны, их количественное развитие невелико, доминируют представители поли- и α -мезосапробной зон, а индекс сапробности в целом соответствует α -мезосапробному. Несоответствие статуса озера по бентосу, таковому по планктону [Babanaz-

rova et al., 2018] характерно для гипертрофных экосистем с экстремальными гидрофизическими условиями вблизи дна и верхнем слое грунтов. Исходя из показателей индекса Вудивисса и индекса сапробности Пантле-Букка, в оз. Неро вода соответствует IV–V классу качества, то есть грязная–загрязненная.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН: Малину М.И., Цветкову А.И., Сабитовой Р.З. за помощь в сборе материала. Отбор, обработка и анализ проб макробентоса выполнен в рамках государственного контракта “Комплекс мероприятий по анализу состояния озера Неро и необходимости проведения работ по его комплексной экологической реабилитации” и государственного задания ФАНО России (№ г/р ААААА181180126901067).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 1981. 248 с.
- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Баканов А.И. Бентос оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1991. С. 108–129.
- Баканов А.И. Бентос открытой части оз. Неро // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 79–89.
- Бурлакова Л.Е. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее роль в структуре и функционировании водных экосистем. Автореф. ... канд. биол. наук. Минск, 1998. 22 с.
- Грезе Б.С. Исследования оз. Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 2. Бентос // Ростовский краевед. 1930. Вып. 2. С. 3–27.
- Жгарева Н.Н. Фауна зарослей оз. Неро // Труды Института биологии внутренних вод Академии наук СССР. 1991. № 65. С. 130–145.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В., Экзерцев В.А. Сообщества прибрежных и водных растений оз. Неро и их фауна // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Ярослав. гос. пед. ин-т, 1970. С. 304–318.
- Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М., и др. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований // Труды БГУ 2012. Т. 7, ч. 1. С. 135–148.
- Папченков В.Г., Борисова М.А., Сатина С.Ю., Ремизов И.Е., Папёнова Н.П. Макрофиты // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / Отв. ред. В.И. Лазарева. М.: Наука, 2008. С. 97–116.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.
- Поддубная Т.Л. Фауна дна и зарослей озера Неро // Биология и экология водных организмов: Труды ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1986. Выпуск 53 (56). С. 138–154.
- Половкова С.Н., Надилов С.Н., Мудрова С.В., Дроздова Е.М., Лебедева Т.В. Питание рыб // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 181–196.
- Пряничникова Е.Г. Таксономический состав макробентоса озера Плещеево // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2019. Вып. 86(89). С. 57–71.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Zhdanova S.M., Litvinov A.S., Ovseenko, A. S., Korovkina, K.P. Water Level in a Shallow Highly Eutrophic Lake: Development Factor by Macrophyte or Phytoplankton Type: Case Study of Lake Nero, Yaroslavl Oblast. *Water Resources*, 2018, vol. 45, no. 6, pp. 897–907.

REFERENCES

- Alimov A.F. *Funkcional'naya ekologiya presnovodnykh dvustvorchatykh mollyuskov* [Functional Ecology of Freshwater Bivalves]. Leningrad: Nauka. 1981, 248 p. (In Russian)
- Alimov A.F. *Elementy teorii funkcionirovaniya vodnykh ekosistem* [Elements of the Theory of Aquatic Ecosystem Functioning]. St. Petersburg: Nauka, 2000, 147 p. (In Russian)
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Zhdanova S.M., Litvinov A.S., Ovseenko, A. S., Korovkina, K.P. Water Level in a Shallow Highly Eutrophic Lake: Development Factor by Macrophyte or Phytoplankton Type: Case Study of Lake Nero, Yaroslavl Oblast. *Water Resources*, 2018, vol. 45, no. 6, pp. 897–907.
- Bakanov A.I. Benthos of Lake Nero. *Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy oz. Nero* [The current state of the ecosystem of the Lake Nero]. Rybinsk, In-t biologii vnutr. vod RAN, 1991, pp. 108–129. (In Russian)
- Bakanov A.I. Benthos open part of the lake Nero. *Biol. vnutr. vod*, 2000, no. 3, pp. 79–89. (In Russian)

- Burlakova L.E. Ecology of *Dreissena polymorpha* Pallas and its role in the structure and functioning of aquatic ecosystems. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Minsk, 1998. 22 p. (In Russian)
- Greze B.S. Research Lake Nero in hydrobiological and fishery terms. Part 2. Benthos. *Rostovskiy krayeved*, 1930, vol. 2, pp. 3–27. (In Russian)
- Kitaev S.P. Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk, KNTS RAN, 2007. 395 p. (In Russian)
- Metodika izucheniya biogeocenoza vnutrennih vodoemov* [The method of biogeocenose studying of inland waterbodies]. Moscow, Nauka, 1975, 254 p. (In Russian)
- Monakov A.V., Ekzertsev V.A. Communities of coastal and aquatic plants of Lake Nero and their fauna. *Ozera Yaroslavs-koy oblasti i perspektivy ikh khozyaystvennogo ispol'zovaniya*. [Lakes of the Yaroslavl region and prospects for their economic use]. Yaroslavl, Yaroslav. gos. ped. in-t, 1970, pp. 304–318. (In Russian)
- Ostapenya A.P., Zhukova T.V., Mikheeva T.M., et al. Benthification of the lake ecosystem: causes, mechanisms, possible consequences, research prospects. *Trudy BGU*, 2012, vol. 7, ch. 1, pp. 135–148. (In Russian)
- Papchenkov V.G., Borisova M.A., Satina S.Yu., Remizov I.E., Papenova N.P. Macrophytes. *Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of Lake Nero at the beginning of the 21st century]. Moscow, Nauka, pp. 97–116. (In Russian)
- Pidgaiko M.L., Aleksandrov B.M., Ioffe T.I., et al. Brief biological production characteristic of reservoirs of the northeastern part of Soviet Union. *Izv. GosNIORKH*, 1968, vol. 67, pp. 205–228. (In Russian)
- Poddubnaya T.L. Fauna of the bottom and aquatic plants of Lake Nero. *Biologiya i ekologiya vodnykh organizmov: Trudy IBV AN SSSR*. Leningrad, Nauka, 1986, no. 53 (56), pp. 138–154. (In Russian)
- Polovkova S.N., Nadirov S.N., Mudrova S.V., Drozdova E.M., Lebedeva T.V. Nutrition of Fish. *Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of Lake Nero at the beginning of the 21st century]. Moscow, Nauka, 2008, pp. 181–196. (In Russian)
- Pryanichnikova E.G. Taxonomic composition of macrobenthos of Lake Pleshcheevo. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2019 issue 86(89), pp. 57–71. (In Russian)
- Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. *Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoy identifikatsii* [Quantitative Hydroecology: methods of system identification]. Tolyatti, IEVB RAN, 2003, 446 p. (In Russian)
- Zhgareva N.N. Fauna of aquatic plants of the lake Nero. *Tr. In-ta biolog. vnutr. vod AN SSSR*, 1991, no. 65, pp. 130–145. (In Russian)

MACROFAUNA OF INVERTEBRATE OF LAKE NERO

E. G. Pryanichnikova, N. N. Zhgareva

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia
e-mail: pryanichnikova_e@ibiw.ru*

The taxonomic composition of macrobenthos of Lake Nero and the mouth area of the river Sarah are shown. The main part of the benthos in the summer in the lake is formed by larvae of amphibiotic insects – chironomids, biting midges and mayflies. The macrobenthos of the lake and the mouth of the Sara River can be characterized as chironomid species complex. Relative to the results of previous studies, changes occurred in the dominant complex, a decrease in the total biomass of macroinvertebrates was noted. Together with a decrease in the species diversity, the only one dominant species (*Chironomus f.l. plumosus*) indicates a decrease in the homogeneity of the structure of benthic communities and its simplification. A decrease in the species richness, occurrence and density of oligochaetes was observed in comparison with the data of other studies. In contrast benthic communities, aquatic plants biotopes can be characterized as more favorable for both benthic and fitophilic invertebrates. The large number of invertebrate species makes it possible to evaluate the thicket as a biotope with very favorable environmental conditions. Rheophilic, limnophilic and obligate benthic species occurring here can coexist, rising from the bottom into thickets with a favorable oxygen regime, which allows them to survive in conditions of oxygen deficiency.

Keywords: bottom communities, fauna, species richness, frequency of occurrence, lake