

УДК 574.58

СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ КАМЕНИСТОЙ ЛИТОРАЛИ ВЫГОЗЕРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. А. Березина^{1,2}, Ю. И. Губелит¹, Л. В. Жакова¹, Т. М. Тимакова²,
В. А. Петухов¹, А. Н. Шаров²

¹ Зоологический институт РАН

² Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН

Впервые за последние 40 лет были изучены структурные характеристики планктонных и бентосных сообществ (фито- и бактериопланктон, фитоперифитон, мейо- и макрозообентос, высшая водная растительность) и спектр питания рыб в каменистой литорали Выгозерского водохранилища. Выявлена существенная разница в структурных характеристиках этих сообществ между северной и южной частями водохранилища. Максимальная биомасса фитопланктона была зарегистрирована в Сенной губе (6,5 мг/л) за счет массового развития колониальной диатомовой водоросли *Tabellaria flocculosa*, индикатора олиготрофных условий. В южной части отмечены относительно высокие значения биомассы зеленых и сине-зеленых водорослей перифитона и макрофитов, что свидетельствует об эвтрофировании. Донные организмы входят в состав спектра питания окуня, плотвы и сига, однако в целом слабое развитие мейо- и макрозообентоса (2–3 г/м²) в литорали водохранилища определяет смешанный характер питания рыб и использование в пищу планктонных ракообразных и дрифта.

К л ю ч е в ы е с л о в а: бактерии, фитопланктон, фитобентос, макрофиты, зообентос, питание рыб, трофические связи, численность, биомасса.

**N. A. Berezina, Y. I. Gubelit, L. V. Zhakova, T. M. Timakova,
V. A. Petukhov, A. N. Sharov. STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF BIOTIC
COMMUNITIES OF THE VYGOZERSKOE RESERVOIR LITTORAL ZONE**

For the first time during the past 40 years we studied the structural characteristics of planktonic and benthic communities (phyto- and bacterial plankton, phytoperiphyton, meio- and macrozoobenthos, higher aquatic vegetation), and the food spectrum of fish in the rocky littoral zone of the Vygozerskoe impounding reservoir. We found a significant difference in the structure of these communities between the northern and southern parts of the reservoir. The maximum biomass of phytoplankton was recorded in Sennaya Bay – 6.5 mg/l, due to the development of the colonial diatom alga *Tabellaria flocculosa*, an indicator of low concentrations of nutrients and oligotrophic conditions. The relatively high biomasses of phytoperiphyton (green and blue-green algae) and macrophytes in the southern part of the reservoir evidence the eutrophication process. Benthic organisms are a food for perch, roach and whitefish, but the low biomass of meio- and macrozoobenthos (2–3 g/m²) in the littoral zone of the reservoir causes the fish to feed on a mixed diet, utilizing drift and planktonic crustaceans as a food.

Key words: bacteria, phytoplankton, phytobenthos, macrophytes, zoobenthos, fish feeding, trophic links, abundance, biomass.

Введение

Текущее столетие характеризуется непрерывным нарастанием степени и масштаба воздействия антропогенных факторов на водные экосистемы. Актуальность исследований крупных водных экосистем Карелии определена их высокой изменчивостью в результате разномасштабных воздействий, включая загрязнение. Выгозерское водохранилище было образовано в 1932 г. путем повышения уровня воды на 6–7 м Надвоицкой плотиной на основе озер Выгозеро, Боброво и других мелких водоемов в долине р. Нижний Выг. На современном этапе это водохранилище занимает третье место среди озер Карелии по площади зеркала (1159 км²), характеризуется сложным рельефом дна и мелководностью (средняя глубина 6,2 м). По величинам первичной продукции планктона (85–582 мг С/м²сут.) и содержанию хлорофилла *a* (0,2 до 3 мг/м³) Выгозерское водохранилище может быть охарактеризовано как низкопродуктивный мезотрофный водоем [Современное состояние..., 1998]. Со времен создания оно используется в целях гидроэнергетики, судоходства, лесосплава, водоснабжения и рыбного промысла. В результате работы Сегежского целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК) эта экосистема с 1936 по 1976 год подвергалась загрязнению в северной части из-за поступления серо- и фосфатосодержащих стоков в устьевую часть р. Сегежа [Вислянская, Харкевич, 1985]. После ввода на Сегежском ЦБК сооружений биологической очистки сточных вод (1976 г.) содержание токсических веществ в воде снизилось до нормы, но биогенная нагрузка на водоем и уровень его загрязнения органическими веществами возросли, что привело к эвтрофированию [Тимакова, 1985; Теканова и др., 2011]. Кроме того, северная часть водохранилища подвержена загрязнению со стороны Надвоицкого алюминиевого завода в виде газовых выбросов фтористых соединений (0,05–0,12 мг/л фторидов) в воду Надвоицкого залива [Состояние..., 2007].

Большинство исследований биоты Выгозерского водохранилища проводили в глубоководной зоне, а мелководье оставалось слабоизученным. Исследования макрофитов и зообентоса в прибрежье водохранилища проводили в 1970-е годы [Гидробиология..., 1978], а современные данные о состоянии литоральных сообществ отсутствуют. В отличие от глубоководных биотопов, где условия среды примерно одинаковы и структура сообществ водных организмов относительно стабильна, мелководные биотопы более чувствительны к воздейст-

виям, что определяет их изменчивость и формирование сложных трофических связей.

Целью настоящего исследования является изучение состояния донных сообществ мелководной зоны (на глубинах 0–3 м) в разных районах Выгозерского водохранилища. Материалы были собраны в ходе экспедиции Института водных проблем Севера КарНЦ РАН на НИС «Эколог» в августе 2011 г. на северных и южных каменистых участках водохранилища. Изучены сообщества планктона (фито- и бактериопланктон), бентоса (фитоперифитон, мейо- и макрозообентос) и высшая водная растительность, а также изучены спектры питания массовых в прибрежье видов рыб – окуня *Perca fluviatilis* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и молоди сига *Coregonus lavaretus* (L.).

Материалы и методы

Пробы воды, грунта, обрастаний на камнях и высшей водной растительности собирали в каменисто-песчаной литорали в 2–3 повторностях в разных частях водохранилища (рис. 1): в северной части – в Надвоицком заливе (ст. 1; 63,834 °с. ш. 34,362° в. д.) и Сенной губе (ст. 2; 63,772 °с. ш. 34,594° в. д.), в юго-восточной (ст. 3; 63,487 °с. ш. 34,961° в. д.) и южной части – в Телекинском заливе (ст. 4; 63,261° с. ш. 34,885° в. д.). Также дополнительно отобраны пробы воды для анализа состава бактериопланктона в северном заливе Лайкоручей у г. Сегежи.

Пробы фитоперифитона были собраны с камней с учетом площади, покрытой растениями, смывы с камней фиксировали 4%-м формалином. Площадь проективного покрытия дна каменистым субстратом (галькой) на всех участках составляла от 70 до 100 %. Пробы фитопланктона отбирали в 1,5-литровые полиэтиленовые бутылки и моментально фиксировали йодно-формалиновым фиксатором, затем пробы концентрировали методом отстаивания. Подсчет водорослей проводили в камере Нажотта объемом 0,05 мл под световым микроскопом БИММ Р-13-1 по методу К. А. Гусевой [1959]. По индивидуальным объемам клеток водорослей рассчитывали биомассу.

Пробы воды для изучения бактериопланктона (500 мл) фиксировали 40%-м формалином (0,5 мл формалина на 100 воды). Проводили посевы микропроб воды на стандартных питательных средах по методике С. И. Кузнецова и Г. А. Дубининой [1989] для учета специфических групп бактерий (углеводородоокисляющих, нитрифицирующих, фенолрезистентных, целлюлозоразрушающих). Общую численность бактерий определяли по методу

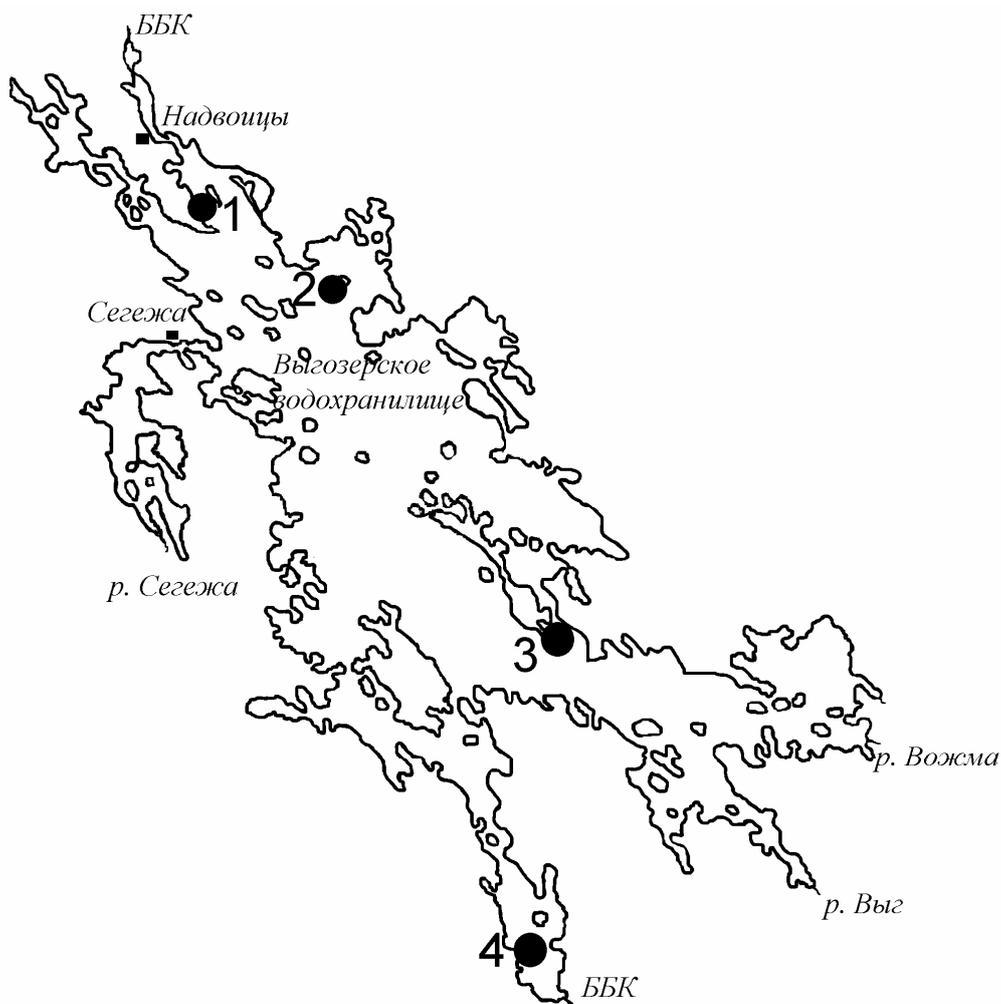


Рис. 1. Карта-схема Выгозерского водохранилища с отметкой станций исследования прибрежной зоны в северной части: ст. 1 – Надвоицкий залив и ст. 2 – Сенная губа; в юго-восточной части – ст. 3 и в южной части – ст. 4

В. И. Харламенко [1984]. Пробу воды (5 мл) смешивали с раствором акридиноранжа (3 мл) и проводили через предварительно окрашенный суданом Б ядерный фильтр. Фильтры анализировали под эпифлуоресцентным микроскопом. Численность сапрофитных бактерий определялась на стандартной агаризованной среде РПА, а количество олиготрофов – на обедненной среде (РПА : 10). Наличие энтеробактерий в воде определяли методом сбора пробы на мембранный фильтр и инкубации его в среде Эндо с последующим оксидазным тестом. Размеры бактерий определяли с помощью окуляр-микрометра. Расчет биомассы бактерий в углероде (С) проводили по методике С. И. Кузнецова и Г. А. Дубининой [1989]. В качестве дополнительных характеристик использовали санитарный показатель [Романенко, 1978] и индекс трофности, или соотношение олиготрофных и сапрофитных бактерий [Марголина, 1989].

Макрофиты отбирали при помощи трубы площадью сечения $1/32 \text{ м}^2$. Собранные растения высушивались на воздухе и взвешивались. Таксономический состав гидрофильных растений определяли по качественным сборам, а степень доминирования тех или иных таксонов оценивали по описаниям и фотоснимкам. Описание фитоценозов водной растительности проводили в соответствии с общепринятыми методиками [Катанская, 1981; Распопов, 1985]. Для видов растений, доминирующих в фитоценозах, относительное обилие, в %, рассчитано как массовая доля растений определенного вида к общей массе растений на пробной площадке.

Мейобентос отбирали трубчатым дночерпателем Мордухая-Болтовского и мерным стаканчиком объемом 75 см^3 , а макрозообентос – при помощи трубы высотой 100 см и площадью сечения $0,03 \text{ м}^2$ и гидробиологического сачка (с сетью ячейей 250 мкн) по три повторности

в каждой точке. Весь субстрат изымался из трубы в емкость с чистой водой, туда же отбирали верхний слой (3–5 см) подстилающего грунта. Прикрепленные организмы смывались или аккуратно счищались с камней скальпелем. В случае макробентоса пробы перед фиксацией (4%-м формалином) были промыты чистой водой через сито с ячейей 250 мкм, пробы мейобентоса фиксировали сразу после отбора. Обработку зообентоса проводили в лаборатории по стандартным методикам [Методические рекомендации..., 1984]. К мейобентосу относили всех мелких (< 1–2 мм) нематод, ветвистоусых и веслоногих ракообразных, водных клещей, олигохет и личинок хирономид 1–2 возраста. К макробентосу были отнесены олигохеты размером более 1–2 мм, моллюски, личинки и куколки (> 2 мм) хирономид, ручейников, поденок, веснянок.

Для исследования спектров питания были собраны не менее 20 экз. каждого вида рыб (окунь, плотва, молодь сига). Отлов рыб проводили ставными жаберными сетями с переменной ячейей (18 и 24 мм) в месте сбора планктонных и бентосных проб в Сенной губе. У всех рыб измеряли длину от головы до конца чешуйного покрова, определяли пол и массу. Желудки рыб фиксировали 4%-м формалином, вскрывали под микроскопом скальпелем и оценивали частоту встречаемости всех пищевых компонентов согласно Методическому пособию [1974].

Результаты и обсуждение

Бактерии. Подробные исследования бактериальных сообществ на всей акватории Выгозерского водохранилища в 1960–1970-х гг. выявили наиболее высокие значения численности и биомассы (1,2 млн кл./мл и 44,6 мкгС/л) бактериопланктона в его северной части, особенно

в местах сброса сточных вод Сегежского ЦБК [Филимонова, 1969, 1978]. Эти величины в 1,5–2 раза превышали содержание бактерий в других, более глубоководных участках водоема. Сброс неочищенных сточных вод, содержащих в своем составе большое количество органических веществ, определял доминирование в сообществах сапрофитных бактерий, обычно представленных *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Bacterium*, *Sarcina*, *Mycobacterium* и изредка *Bacillus nebulosus* Wright и *Bacillus myxodens* Flügge. Помимо них в массе отмечали сульфатредуцирующие, тионовые, денитрифицирующие и целлюлозоразрушающие бактерии [Филимонова, 1978]. В мелководной юго-восточной части водохранилища бактериальная обсемененность воды была почти вдвое ниже (табл. 1). Однако в зарослевой зоне и в районе впадения притоков общая численность бактерий достигала 1 млн кл./мл. Высокие численности сапрофитных бактерий (> 1 тыс. кл./мл) отмечены в прибрежье центральной части водоема, где ведется активное судоходство.

В 1980–1990-е гг. прибрежная зона Выгозерского водохранилища исследовались эпизодически и в основном только в северной части (заливе Лайкоручей), месте сброса неочищенных стоков ЦБК. Здесь общие численности бактерий в воде были высоки – 2–4 млн кл./мл (вблизи точки выпуска сточных вод – до 20 млн кл./мл), а численность сапрофитных бактерий – несколько десятков тысяч клеток в 1 мл. Снижение уровня производства в 1990-е годы привело к снижению бактериальной обсемененности воды почти на порядок [Современное состояние..., 1998].

В летний период 2011 г. выявлено, что максимальной обсемененностью воды бактериями, как и в предыдущие годы, отличались северные районы Выгозерского водохранилища,

Таблица 1. Среднее содержание бактерий в воде из прибрежной зоны в разных частях Выгозерского водохранилища в 1970-х [Филимонова, 1969, 1978] и в 2011 году

Район, год изучения	N, млн/мл	В, мкгС/л	САП, КОЕ/мл	ОЛ, КОЕ/мл	ФР, КОЕ/мл	УО, КОЕ/мл	Грибы КОЕ/мл
Северная часть							
Лайкоручей, 1970-е гг.	1,20	44,6	–	–	–	–	–
Лайкоручей, 2011 г.	1,44	35,5	2798	4380	7	742	1427
Ст. 1, 2011 г.	0,71	17,5	482	697	4	10	344
Ст. 2, 2011 г.	0,53	13,1	487	562	0	0	429
Юго-восточная часть							
1970-е гг.	0,76	24,7	–	–	–	–	–
2011 г.	0,52	10,35	211	369	231	126	65
Южная часть							
2011 г.	0,5	12,3	142	262	1	79	51

Примечание. N – общая численность, В – биомасса, САП – сапрофиты, ОЛ – олиготрофные, ФР – фенолрезистентные, УО – углеводородокисляющие.

Таблица 2. Численность и биомасса разных групп организмов в разных частях Выгозерского водохранилища в 2011 г.

Группа	Показатель	Надвоицкий залив	Сенная губа	Юго-восточная часть	Южная часть	Среднее для изученных участков
Фитопланктон	<i>N</i>	18	205	56	5	71
	<i>B</i>	1,2	6,5	1,7	0,5	2,5
Фитоперифитон	<i>B</i>	17,2	3,8	242,8	232,4	124,1
Макрофиты	<i>N*</i>	0	160	160	131	113
	<i>B**</i>	0	239	239	379	214,3
	<i>P</i>	0	0,072	0,014	0,506	0,15
Мейобентос	<i>N</i>	5,7	0,6	7,2	14,5	7
	<i>B</i>	0,33	0,04	0,23	0,11	0,18
Макробентос	<i>N</i>	2,5	2,2	2,3	1,15	2
	<i>B</i>	2,67	2,10	1,97	2,46	2,3

Примечание. *N* – численность, тыс. экз./м² (для фитопланктона – тыс. кл./л), *N** – численность экз./м²; *B* – сырая биомасса г/м² (для фитопланктона – мг/л), *P* – продуктивность кг/м². *B*** – масса растений приведена в величинах воздушно-сухого веса. В таблице приведены средние арифметические значения величин, рассчитанные для серии проб.

особенно залив Лайкоручей (см. табл. 1). Численность сапрофитных бактерий была очень высока (2798 КОЕ/мл) и составляла 0,19 % от общей численности бактерий, свидетельствуя о сильном загрязнении воды органическим веществом. Индекс трофности (1,57) позволяет оценивать этот район как умеренно эвтрофированный. Отмечено интенсивное развитие в воде грибковых форм и углеводородокисляющих бактерий, обусловленное близостью залива к г. Сегеже и возможному попаданию углеводородсодержащих веществ со стоками. Здесь отмечено высокое содержание бактерий группы кишечной палочки – до 79 тыс. КОЕ/л, что свидетельствует об эпидемиологическом неблагополучии в этой части водохранилища. Вместе с тем по сравнению с 1970-ми годами общая бактериальная обсемененность воды здесь значительно уменьшилась (см. табл. 1).

Остальные участки, исследованные в северной (Надвоицкий залив и Сенная губа), юго-восточной и южной частях водохранилища, по величинам индекса трофности, содержанию углеводородокисляющих и фенолрезистентных бактерий (см. табл. 1) охарактеризованы как относительно чистые с низким уровнем трофии. Однако бактерии группы кишечной палочки (0,86 на ст. 4 и 4,9 тыс. КОЕ/л на ст. 3) могут свидетельствовать о возможном загрязнении бытовыми стоками южных районов водохранилища. По сравнению с 1970-ми годами выявлены изменения в распределении бактерий по акватории водохранилища. Так, в районе северного побережья численность бактерий заметно снизилась, в то время как в южном районе наметилась тенденция к ее увеличению.

Фитопланктон. Первые сведения о микроводорослях оз. Выгозеро относятся к началу прошлого столетия, а подробно фитопланктон стали изучать с 1960-х гг. в северной части Выго-

зерского водохранилища [Вислянская, 1978; Вислянская, Харкевич, 1985; Чекрыжева, 2011]. В фитопланктоне пелагической части Выгозерского водохранилища за весь период изучения обнаружено 264 таксона планктонных водорослей, среди которых наиболее богаты видами диатомовые (45 % от общего числа видов) и зеленые (32 %) водоросли [Чекрыжева, 2011]. В 2011 г. в фитопланктоне изученных участков обнаружено 45 таксонов: Bacillariophyta – 16, Chlorophyta – 14, Cyanobacteria – 9, Dinophyta – 3, Cryptophyta – 2, Chrysophyta – 1. Состав доминирующих видов фитопланктона в литоральной зоне и открытой части водохранилища оказался сходным. Практически везде доминировали диатомовые *Aulacoseira islandica* (O. Muller) Simonsen, *Asterionella formosa* Hassall, *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kutz., *T. flocculosa* (Roth) Kutz. В Надвоицком заливе также часто встречались крупные динофитовые водоросли *Ceratium hirundinella* (O. F. Muller) Bregh. Средние значения численности и биомассы фитопланктона в литоральной зоне составляли 71 тыс. кл./л и 2,5 мг/л (табл. 2). Эти характеристики были выше, чем показатели пелагического планктона, средние биомассы которого не превышали 1 мг/л [Чекрыжева, 2011]. В соответствии с существующими шкалами типизации озер [Китаев, 2007], по уровню биомассы летнего фитопланктона литораль Выгозерского водохранилища характеризуется мезотрофными условиями.

Максимальная биомасса фитопланктона была зарегистрирована в Сенной губе (ст. 2) – 6,5 мг/л при численности 205 тыс. кл./л. Основную долю в биомассу фитопланктона в этом районе вкладывали колониальные диатомовые водоросли *T. flocculosa* (4,8 мг/л). Данный вид наиболее часто встречается при низких концентрациях фосфора, характеризуется как β-мезосапробный вид и обычен в планктонных и пери-

фитонных сообществах северных озер [Rumeau, Coste, 1988], что позволяет говорить о хорошем качестве воды в этом районе водохранилища. В его юго-восточной части доминировали диатомовые водоросли *A. islandica*, *A. formosa* и *T. flocculosa*. Биомассы фитопланктона невысоки и близки по уровню к биомассе в Надвоицком заливе (см. табл. 2). Наименьшие значения биомассы (0,5 мг/л) фитопланктона были отмечены в южной части водохранилища (ст. 4), где встречались в основном диатомовые водоросли *T. fenestrata* и *A. islandica* (рис. 2). В воде было много детрита, пыльцы и мертвых клеток диатомовых водорослей – вероятно, результат взмучивания грунта вследствие интенсивного судоходства в этом районе, прилежащем к трассе Беломорско-Балтийского канала.

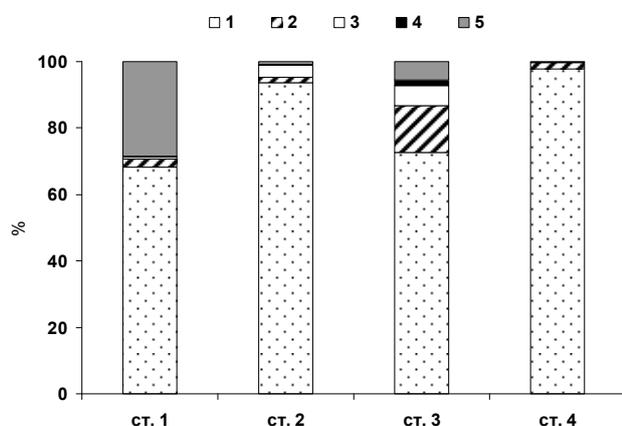


Рис. 2. Процентное соотношение разных групп фитопланктона в литорали Выгозерского водохранилища. 1 – Bacillariophyta, 2 – Chlorophyta, 3 – Cyanobacteria, 4 – Cryptophyta, 5 – Dinophyta

Фитоперифитон. В настоящее время в литературе встречаются отрывочные сведения о фитоперифитоне притоков Выгозерского водохранилища [Современное состояние..., 1998; Комулайнен и др., 2006], но информация о водорослях перифитона этого водохранилища в доступной литературе не найдена. В 2011 г. в составе фитоперифитона обнаружено 36 видов из трех отделов водорослей (Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria). Эти виды являются типичными представителями альгофлоры олиготрофных озер северо-запада России. Среди них наиболее характерны несколько представителей зеленых (*Bulbochaete* sp., *Mougeotia* sp., *Oedogonium* sp. и *Spirogyra* sp.), диатомовых (*Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt, *Fragilaria capucina* Desmazières, *F. crotonensis* Kitt.) и цианобактерий (*Anabaena constricta* (Szafer) Geitler, *Aphanothece saxicola* Nag., *Lyngbya epiphytica* Wille, *Merismopedia tenuissima*

Lemm., *Aphanocapsa pulverea* (Wood) Forti, *Rivularia coadunata* (Somm) Foslie. Эти водоросли составляли основу сообществ и доминировали на большинстве станций. Отдельно стоит отметить вид диатомовых водорослей *D. geminata*, который был встречен в массе в Надвоицком заливе и юго-восточной части водохранилища. В период изучения *D. geminata* формировала из слизистых стебельков плотные дерновинки и маты на дне, достигая > 80 % общей биомассы фитоперифитона. Обычно этот вид обилен в озерах с хорошим качеством вод [Whitton et al., 2009].

Биомасса фитоперифитона на северных участках была существенно ниже биомасс, отмеченных в южной и юго-восточной частях водохранилища (см. табл. 2). Так, если в южных частях озера биомасса водорослей перифитона могла достигать 250 г/м², то на севере она не превышала 17 г/м². Выявлены различия и в структуре сообществ фитоперифитона. На северных станциях вклад в общую биомассу всех трех отделов водорослей был > 20 %; на юго-восточном участке (ст. 3) более 90 % биомассы составляли цианобактерии, в основном *Nostoc caeruleum* Lyngb. ex Born et Flah., *Tolypothrix distorta* Kutz., *Leptolyngbya amplivaginata* (van Goor) Anagnostidis, Komárek); на южном – зеленые водоросли из родов *Mougeotia* и *Oedogonium* (рис. 3).

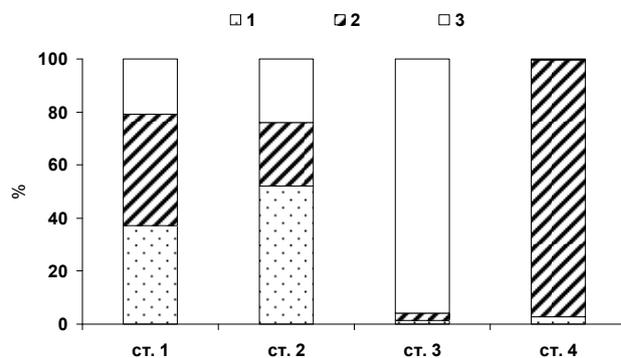


Рис. 3. Процентное соотношение разных групп фитобентоса в литорали Выгозерского водохранилища. 1 – Bacillariophyta, 2 – Chlorophyta, 3 – Cyanobacteria

Высшая водная растительность. Превращение Выгозера в водохранилище вызвало большие изменения в структуре макрофитных сообществ водоема. Ряд работ по изучению водной растительности Выгозерского водохранилища в 1930–1970-е гг. указывали на очень слабое развитие в нем водных растений [Клюкина, 1978]. Из 57 видов, отмеченных за всю историю водохранилища, наиболее часто отмечались тростник, осоки, рдесты и вахта трехлистная, ребе хвоц, кубышка, ежеголовник, сабельник, белокрыльник.

В составе травостоя каменистой литорали Выгозера в 2011 г. были выявлены широко распространенные фитоценозы, участвующие в зарастании многих водоемов Северо-Западного региона России. Среди доминантов отмечено 12 видов макрофитов из 3 классов, 10 семейств, 11 родов. Из них 11 видов (*Potamogeton gramineus* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Carex acuta* L., *C. rostrata* Stokes, *Juncus alpino-articulatus* Chaix, *Nuphar pumila* (Timm), *Ranunculus repens* L., *Lythrum salicaria* L., *Menyanthes trifoliata* L.) относятся к цветковым растениям, один вид (*Equisetum fluviatile* L.) – к хвощевидным. Большинство этих видов – гелофиты, или воздушно-водные растения, и гигрофиты – растения переувлажненных местобитаний. Гидрофиты, или настоящие водные растения, представлены только двумя видами (*N. pumila* и *P. gramineus*) с плавающими листьями, что свидетельствует о неподходящих условиях для погруженных растений в водохранилище.

Среди основных причин бедности флоры водоема – низкая минерализация и малая прозрачность воды, а также преобладание каменистых субстратов и высокая прибойность берегов. В Надвоицком заливе субаквальная литораль фактически лишена высшей водной растительности (см. табл. 2), а редкие куртины гелофитов (с широко распространенными видами водного разнотравья) были встречены только в зоне заплеска на берегу. В Сенной губе (ст. 2) растительность была также развита слабо. На пятнах песка между камнями встречены небольшие куртины гидрофильного разнотравья, в которых доминировали два вида осок: острая *C. acuta* и вздутая *C. rostrata* (численность в пятне 160 экз. на м², средняя высота 0,41 ± 0,09 м, фитомасса в куртине 239 г/м², обилие 88–92 %) и лютик Чекрыжева, 2011 *R. repens* (обилие 0,4 %). Низкое видовое богатство сообществ и низкая продуктивность в сообществе – 0,01 кг/м² фитомассы – типично для литорали северного побережья Выгозерского водохранилища. В юго-восточной части (ст. 3) на песчано-каменистой литорали разнообразие и продуктивность макрофитов была выше, чем в северной части водохранилища. Кроме куртин осоки *C. rostrata* (10 %) отмечены также ситник *J. alpino-articulatus*, лютик *R. repens*, дербенник *L. salicaria*, двукисточник *P. arundinacea* и вахта *M. trifoliata*. Продуктивность фитоценозов невелика – 0,07 кг/м².

Пятна зарослей из тростника обыкновенного *P. australis* встречены только в южной части водохранилища, чистые или с участием гидро-

фитов и гигрофильного разнотравья. Они образуют узкую (шириной 1–15 м) разорванную полосу вдоль берега. Гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями встречались среди зарослей надводной растительности довольно редко и не образовывали сомкнутого яруса. В составе наиболее распространенных фитоценозов по обилию и фитомассе доминировал тростник обыкновенный (*P. australis*: численность 128 экз./м², средняя фитомасса 275 г/м², весовое обилие 66 %). Другие сопутствующие виды имели невысокую фитомассу и обилие: кубышка – 58 г/м² и 12 %, хвощ – 41 г/м² и 8 %, рдест *P. gramineus* – 40 г/м² и 8 %, лютик – 5 г/м² и 1 %. В южной части водохранилища видовое разнообразие и продуктивность сообществ (0,51 кг/м²) – относительно высокие, что свидетельствует о благоприятных условиях здесь для произрастания водных растений, а распространение такого вида-индикатора, как кубышка малая *N. pumila*, – о наличии эвтрофирования.

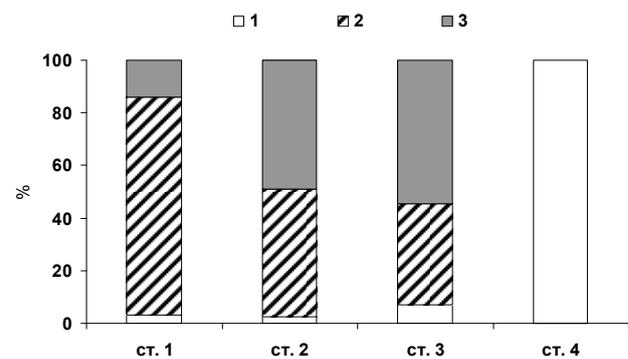


Рис. 4. Процентное соотношение разных групп мейобентоса в литорали Выгозерского водохранилища: 1 – Nematoda, 2 – Oligochaeta, 3 – Chironomidae

Зообентос. Мейобентос в литорали Выгозерского водохранилища беден, в 2011 г. отмечено 7 видов нематод: *Tobrilus gracilis* (Bastian), *T. helveticus* (Hoffmann), *Brevitobrilus stefanskii* (Micoletzky), *Epitobrilus mediu* (G. Schneider), *Dorylaimus stagnalis* Dujardin, *Mactinolaimus omercooperi* (Filipjev), *Ironus ignavus* Bastian. Видовое богатство нематод было в два раза ниже в литорали водохранилища, чем в литорали Онежского озера, обследованной в этот же период. Псевдомейобентос был представлен в основном личинками хирономид двух видов – *Polypedilum scalaenum* (Schrank) и *Tanytarsus lobatifrons* Kieffer. По численности в мейобентосе водохранилища доминировали нематоды, превышая 80 % от общей, а по биомассе – в основном хирономиды и олигохеты сем. Naididae (рис. 4). В целом биомассы не-

матод были существенно ниже на северных участках литорали – $< 0,01 \text{ г/м}^2$ (см. табл. 2), чем на южных – $0,02\text{--}0,12 \text{ г/м}^2$. Особенно высокого развития достигали нематоды на ст. 4 – $0,12 \text{ г/м}^2$, что указывает на значительный уровень трофности в этом районе водохранилища.

Макрозообентос прибрежной зоны Выгозерского водохранилища достаточно подробно изучали в 1960–70-х гг. [Соколова, 1978]. В современных условиях по обилию и широкому распространению выделяются всего несколько видов из таких групп, как Oligochaeta, Plecoptera, Ephemeroptera, Diptera (главным образом Chironomidae) и Mollusca. Наиболее часто встречались олигохеты *Stylaria lacustris* (L.), *Lumbriculus variegatus* Grube, *Tubifex tubifex* Muller, *Limnodrilus* spp., *Uncinails uncinata* (Orsted), Enchytraeidae gen. sp, моллюски *Sphaerium corneum* (L.), *Lymnaea ovata* (Draparnaud), поденки *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius), *Ephemerella ignita* (Poda), *Ephemera vulgata* L., веснянки *Capnia nigra* (Pictet), ручейники *Agraylea multipunctata* Curtis, *Mystacides azureus* (L.), *Phryganea bipunctata* Retzius и хирономиды родов *Tanytarsus*, *Cladotanytarsus*, *Cricotopus*, *Polypedilum*, *Cryptochironomus*, *Procladius*, *Ablabesmyia*.

В целом биомассы зообентоса на изученных участках литорали водохранилища примерно сходны (см. табл. 2), но обнаружены существенные различия в таксономическом составе сообществ (рис. 5). Наибольшие биомассы ($2,46$ и $2,57 \text{ г/м}^2$) отмечены в Надвоицком заливе и на ст. 4 в южной части. Как и в прошлые годы [Соколова, 1978], макрозообентос Надвоицкого залива (ст. 1) характеризовался низкими биомассами хирономид и доминированием мелких двусторчатых моллюсков и олигохет сем. Tubificidae. Это может свидетельствовать о текущем эвтрофировании и вторичном загрязнении залива органическими веществами, накопленными в донных отложениях и др. В Сенной губе (ст. 2) и юго-восточной части (ст. 3) доминировали личинки насекомых. При этом в Сенной губе около 50 % общей биомассы представлено личинками хирономид, а на литорали в юго-восточной части высокого развития достигали личинки веснянок и ручейников, индикаторы олиготрофных условий (см. рис. 5).

Средние величины биомасс зообентоса в литорали водохранилища ($2\text{--}2,5 \text{ г/м}^2$) оказались в несколько раз выше, чем в профундали. Так, в профундали северной, наиболее загрязняемой части Выгозерского водохранилища биомассы в среднем составляли $0,2\text{--}0,6 \text{ г/м}^2$, а в центральной – до $1,1 \text{ г/м}^2$ [Современное состояние..., 1998].

В 1950–1960-х гг. в Выгозерском водохранилище встречались три вида амфипод – палеарктический *Gammarus lacustris* G.O. Sars (синоним *Rivulogammarus scandinavicus*) и два гляциальных реликта *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars и *Monoporeia affinis* (Lindström) [Фауна..., 1965]. Реликтовых мизид *Mysis relicta* Lovén также отмечали в Выгозере в середине прошлого века [Герд, 1946; Фауна..., 1965]. В 1976 г. численность *P. quadrispinosa* составляла 3 экз./ м^2 при биомассе $0,6 \text{ г/м}^2$ [Соколова, 1978]. Типичные ранее как в профундальных, так и в прибрежных станциях амфиподы *G. lacustris* и *P. quadrispinosa* при исследовании в 2011 г. не были обнаружены. Эти ракообразные относятся к холодолюбивым оксифильным видам, оптимумом для них являются температура $6\text{--}12 \text{ }^\circ\text{C}$ и высокая насыщенность воды кислородом ($80\text{--}100 \%$). В период зимней стагнации воды в отдельных районах Выгозерского водохранилища, особенно в северных районах, наиболее загрязненных сточными водами, зачастую создается дефицит кислорода в воде – 40% [Состояние..., 2007]. Вероятно, неблагоприятный кислородный режим – одна из возможных причин исчезновения этих ракообразных.

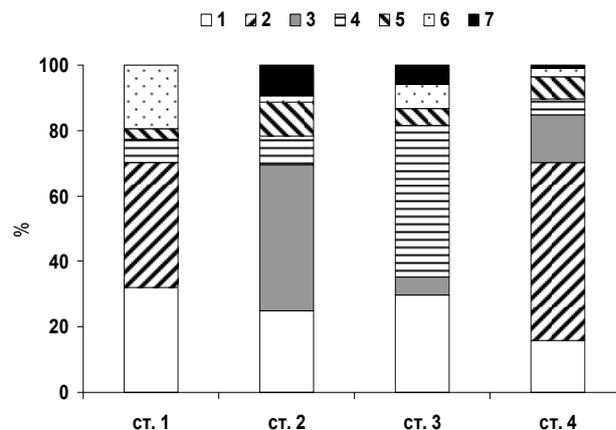


Рис. 5. Процентное соотношение разных групп макрозообентоса в литорали Выгозерского водохранилища. 1 – Oligochaeta, 2 – Mollusca, 3 – Chironomidae, 4 – Plecoptera, 5 – Ephemeroptera, 6 – Trichoptera, 7 – прочие

Питание рыб. Результаты анализа спектров питания рыб, пойманных в литорали, приведены в таблице 3. Основу питания окуня *P. fluviatilis* составляют крупные клadoцеры родов *Bythotrephes* и *Polyphemus*, а также другие планктонные ракообразные. Из бентосных беспозвоночных окуни активно употребляли личинок и куколок насекомых, главным образом Chironomidae, Trichoptera. Такой пищевой спектр не характерен для окуня. В других водо-

Таблица 3. Частота встречаемости (%) разных групп организмов в питании рыб окуня *Perca fluviatilis*, плотвы *Rutilus rutilus* и молоди сига *Coregonus lavaretus* в литорали Выгозерского водохранилища (2011 г.)

Пищевые объекты	Окунь		Плотва		Сиг	
	Длина рыб, мм					
	70–120	130–240	90–150	151–250	150–220	270–350
Растительная масса	20	20	100	100	0	0
Зоопланктон	100	100	100	100	100	0
<i>Bosmina</i> sp.	10	–	20	80	10	–
<i>Chydorus</i>	20	20	50	50	50	–
<i>Polyphemus</i>	40	80	–	–	100	–
<i>Bythotrephes</i> sp.	100	100	–	–	30	–
<i>Cyclops</i>	10	–	10	10	10	–
Зообентос	100	100	100	100	100	100
Личинки Chironomidae	40	80	40	30	20	–
Личинки Chaoboridae	–	–	–	–	100	100
Личинки и преимаго Ephemeroptera	50	40	–	–	100	100
Куколки Diptera	100	100	–	–	100	100
Личинки Trichoptera	30	50	–	–	80	50
Личинки и преимаго Plecoptera	–	–	–	–	50	50
Наземные насекомые	–	–	–	–	100	100
Зоогенный детрит	100	100	20	100	–	–

емах основу питания окуня в возрасте 2+ и 3+ (70–140 мм) составляют бентосные организмы, а к хищному питанию окуни начинают переходить, достигая размеров 150 мм [Попова, Ассман, 1993; Иванова и др., 2006]. Изотопный анализ питания подтверждает эту особенность для окуня большинства малых озер Финляндии, когда при длине тела 10 см он становится бентоядным, а достигая 15 см длины – рыбадыным хищником [Иванова и др., 2006]. Исследованные нами окуни в основной массе превосходили этот «порог», рыбные останки не были встречены даже у самых крупных экземпляров. В первую очередь, это может свидетельствовать о слабой представленности мальков рыб в литорали Выгозерского водохранилища из-за отсутствия выраженных зарослей высшей водной растительности. Кроме этого, появление после ряда акклиматизационных мероприятий в трофической сети водохранилища крупного хищника – судака [Рюкшиев, 2007] – также может приводить к сильному снижению численности молоди мелких рыб (окуня, плотвы) и оказывать трансформирующий эффект на их трофические связи с кормовыми объектами и структурные характеристики последних.

Плотва питалась в основном растительным детритом и фитоперифитоном. Также в желудках часто встречались личинки водных насекомых сем. Chironomidae и мелкие ракообразные Cladocera, составляя не более 50 % по массе.

Наиболее разнообразным спектром питания выделялись сиги. В состав их пищи входили зообентосные организмы (личинки и куколки на-

секомых), встречаясь фактически у 100 % рыб. Крупные кладоцеры *Polyphemus* поедались мелкими рыбами и отсутствовали в питании крупных сигов (табл. 3). Кроме того, значительную роль (50–70 % по массе) в питании сигов играли наземные насекомые (мелкие жуки, муравьи) и детрит зоогенного происхождения.

Отметим, что спектры питания изученных рыб были достаточно однообразны, хотя многие компоненты литорального сообщества (фитоперифитон, зообентос, зоопланктон и детрит) активно использовались массовыми рыбами в пищу. Вместе с тем биомасса мейо- и макрозообентоса составляла 2–3 г/м² в литорали водохранилища, и хотя это на порядок выше, чем в его профундали, но, по-видимому, недостаточно для полного удовлетворения пищевых потребностей рыб. Недостаточность кормовой базы, возможно, является основной причиной использования рыбами наземного дрифта, детрита и нехарактерных пищевых объектов. В 1970-е годы мизиды и амфиподы были основными объектами питания сига, ерша и окуня [Гидробиология..., 1978], а в современных условиях в связи с исчезновением этих ракообразных изменения произошли и в спектре питания рыб.

Выводы

Мелководья Выгозерского водохранилища отличаются высокими биомассами организмов, в том числе фитопланктона – до 6,5 мг/л, фитоперифитона – до 243 г/м² и высших вод-

ных растений – до 380 г/м² (сухого вещества). Вместе с тем биомассы макрозообентоса (до 2,7 г/м²) и мейобентоса (до 0,3 г/м²) невысоки и характерны для большинства северных озер с низким уровнем трофии.

Каменистая литораль водохранилища, по-видимому, основное место нагула рыб. Фитоперифитон (в среднем 124 г/м²), хорошо развитый в этом биотопе водохранилища, – один из важных источников пищи растительноядных форм зообентоса и рыб. Донные беспозвоночные также входят в состав пищевого спектра окуня, плотвы и молоди сига.

По ряду изученных структурных показателей прибрежная зона водохранилища характеризуется мезотрофными условиями, а наилучшим качеством воды выделяется Сенная губа. На современном этапе (2000-е годы) в целом прослеживается снижение антропогенной нагрузки на этот водоем. Выявлены различия в составе сообществ между северным и южным его побережьем.

Дальнейшее изучение литоральной зоны и мелководных заливов Выгозерского водохранилища, а также развитие программы его мониторинга необходимы и позволят более четко выявить основные тенденции в сукцессии его сообществ.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 10-05-00963 и № 11-04-00591-а.

Литература

Вислянская И. Г. Фитопланктон Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1978. С. 15–42.

Вислянская И. Г., Харкевич Н. С. Фитопланктон и первичная продукция Выгозерского водохранилища // Органическое вещество и биогенные элементы в водах Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 144–165.

Герд С. В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1946. Т. 2. С. 27–139.

Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1978. 185 с.

Гусева К. А. К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та Биологии водохранилищ АН СССР. 1959. Т. 2. С. 44–51.

Иванова Т. С., Березина Н. А., Мовчан Е. А., Шатских Е. В. Питание окуня (*Perca fluviatilis* L.) в прибрежной зоне озера Кривое (Карельский берег Белого моря) // Вестник СПбГУ. Серия 3: Биология. 2006. № 4. С. 79–90.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.

Клюкина Е. А. Распределение и продукция высшей водной растительности Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 42–58.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 81 с.

Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 286 с.

Марголина Г. Л. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М.: Наука, 1989. 120 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1984. 52 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.

Попова О. А., Ассман А. В. Питание молоди окуня и ерша в прибрежной зоне Сямозера (Южная Карелия) // Биология речного окуня. М., 1993. С. 112–121.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер северо-запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.

Романенко В. И. Микрофлора // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 105–121.

Современное состояние водных объектов Карелии. По материалам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 188 с.

Рюкшиев А. А. Результаты вселения судака в Выгозеро // Рыбоводство и рыболовство. 2007. Т. 23, № 2. С. 25–26.

Соколова В. А. Донная фауна Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1978. С. 89–103.

Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 209 с.

Теканова Е. В., Лозовик П. А., Калинкина Н. М., Куликова Т. П., Полякова Т. Н., Рябинкин А. В., Сластина Ю. Л., Тимакова Т. М., Чекрыжева Т. А. Современное состояние и трансформация северной части Выгозерского водохранилища // Тр. КарНЦ РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. 2011. № 4. С. 50–57.

Тимакова Т. М. Экология целлюлозоразрушающих бактерий в некоторых водоемах Карелии // Органическое вещество и биогенные элементы в водах Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР. 1985. С. 128–143.

Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. 325 с.

Филимонова З. И. Влияние сточных вод целлюлозно-бумажных комбинатов на развитие зоопланктона // Вопросы гидрологии, озераведения и водно-

го хозяйства Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1969. С. 154–182.

Филимонова Н. А. Микробиологическая характеристика Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск, 1978. С. 4–14.

Харламенко В. И. Определение численности и биомассы водных бактерий эпифлуоресцентным методом с использованием отечественных ядерных микрофильтров // Микробиология. 1984. Т. 53. С. 165–166.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон Выгозерского водохранилища Республики Карелия (Россия) // Гидробиол. журн. Киев. 2011. Т. 47. № 5. С. 13–21.

Rumeau A., Coste M. Initiation a la systématique des diatomées d'eau douce pour l'utilisation pratique d'un indice diatomique générique. Bulletin Francais de la peche et de la Pisciculture 1988. Vol. 309. P. 1–69.

Whitton B. A., Ellwood N. T. W., Kawecka B. Biology of the freshwater diatom *Didymosphenia*: a review // Hydrobiologia. 2009. Vol. 630. N 1. P. 1–37.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Березина Надежда Александровна

старший научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
эл. почта: na-berezina@rambler.ru
тел.: (812) 3281311, (8142) 576520

Губелит Юлия Ивановна

научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
эл. почта: gubelit@list.ru
тел.: (812) 3284609

Жакова Любовь Васильевна

младший научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
эл. почта: luba_zhakova@mail.ru
тел.: (812) 3284609

Тимакова Тамара Михайловна

старший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030

Петухов Василий Александрович

старший научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
эл. почта: ecology@zin.ru
тел.: (812) 3280211

Шаров Андрей Николаевич

старший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
эл. почта: sharov_an@mail.ru
тел.: (8142) 576520

Berezina, Nadezhda

Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034 St. Peterburg, Russia
Northern Water Problems Institute,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
50 Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: na-berezina@rambler.ru
tel.: (812) 3281311, (8142) 576520

Gubelit, Yulia

Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034, St. Peterburg, Russia
e-mail: gubelit@list.ru
tel.: (812) 3284609

Zhakova, Liubov

Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034 St. Peterburg, Russia
e-mail: luba_zhakova@mail.ru
tel.: (812) 3284609

Timakova, Tamara

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia

Petukhov, Vasily

Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034 St. Peterburg, Russia
e-mail: ecology@zin.ru
tel.: (812) 3280211

Sharov, Andrey

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: sharov_an@mail.ru
tel.: (8142) 576520