

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Барбашова Марина Александровна

МАКРОБЕНТОС ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ ПОД
ВЛИЯНИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

03.02.08 – экология

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:

Слепухина Татьяна Дмитриевна,
доктор биологических наук

Курашов Евгений Александрович,
доктор биологических наук,
профессор

Санкт-Петербург, 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА	9
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	33
ГЛАВА 3. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ МАКРОБЕНТОСА	39
ГЛАВА 4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОБЕНТОСА ОТКРЫТЫХ РАЙОНОВ ОЗЕРА	48
4.1. Количественное развитие, структура и особенности распределения донных беспозвоночных	48
4.2. Сезонная динамика донных биоценозов в бухте Петрокрепость в 2004 г.	59
4.3. Многолетняя изменчивость макробентоса.....	63
4.4. Изменения в реликтовой фауне амфипод в многолетнем аспекте.....	77
ГЛАВА 5. СООБЩЕСТВА МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЕ ОЗЕРА	81
5.1. Структура сообществ макробентоса в зарослях макрофитов	82
5.2. Макробентос залива Щучий	89
5.3. Чужеродные виды амфипод в биоценозах литоральной зоны	98
ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА	110
6.1. Влияние факторов среды на структуру и количественные показатели макробентоса	110
6.2. Использование характеристик макробентоса для оценки качества вод различных районов озера	112
ВЫВОДЫ	121
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	124
ПРИЛОЖЕНИЕ А	146
ПРИЛОЖЕНИЕ В	149
ПРИЛОЖЕНИЕ С	153

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы.

Зообентос представляет собой очень разнообразное по таксономическому составу и образу жизни сообщество беспозвоночных, обитающих в зоне контакта воды и донных отложений. В состав макробентоса (размером более 3 мм) входят первичноводные (олигохеты, пиявки, моллюски, ракообразные и др.) и вторичноводные (личинки хирономид, поденок, ручейников и др.) организмы. Некоторые из них зарываются в грунт, другие обитают на его поверхности, а третьи – в придонном слое воды. Донная фауна участвует в круговороте веществ в водоеме, являясь промежуточным звеном в пищевых цепях. Беспозвоночные макробентоса играют большую роль в обменных реакциях между донными отложениями и водой, переносят частицы седиментов, вентилируют более глубокие слои и способствуют минерализации грунтов. Обитая на дне водоемов, где часто складывается наиболее напряженная ситуация, организмы зообентоса являются хорошими индикаторами сложившихся здесь условий.

Макробентос широко используется в различных странах при мониторинге континентальных водоемов (Баканов, 2000). Бентосные биоценозы закреплены локально, поэтому лучше других сообществ характеризуют экологическое состояние конкретного биотопа. Донные беспозвоночные отличаются сравнительно длительными жизненными циклами и могут интегрировать эффекты внешних воздействий за долгий период, а также реагировать на происходящие изменения перестройками структуры сообщества и количественного развития.

Ладожское озеро занимает шестнадцатое место по площади и четырнадцатое по объему среди крупнейших пресноводных водоемов планеты. Уникальность озера определяется не только его размерами и особенностями морфометрии озерной котловины, но и своеобразием флоры и фауны. Это единственный водоем в России, в котором в полном составе представлен комплекс ледниково-морских и ледниковых реликтовых организмов.

Ладожское озеро – основной источник питьевого, промышленного и сельскохозяйственного водоснабжения для Санкт-Петербурга, а также ряда других городов и поселков Ленинградской области и Карелии, расположенных на его побережье. Через озеро проходят важные водно-транспортные пути (Беломорско-

Балтийский и Волго-Балтийский). На озере ведется рыбный промысел, имеются возможности для массового туризма и отдыха. Кроме того, озеро оказывает существенное влияние на реку Неву, Невскую губу, восточную часть Финского залива. Такое большое значение озера в жизни Северо-Запада России требовало особого внимания к экологической ситуации в водоеме, к загрязнению его воды, донных отложений и состоянию экосистемы. Необходимо было постоянно иметь информацию обо всех основных биологических сообществах озера, к каковым, несомненно, относится и макрозообентос. В конце 1990-х гг. в рамках международной программы TACIS была разработана программа мониторинга по показателям зообентоса (Slepukhina et al, 2000), которая являлась составной частью комплексного мониторинга (Viljanen, Drabkova, 2000; Viljanen, et al, 2000).

Исследования донных беспозвоночных Ладожского озера, выполненные в Институте озероведения РАН, охватывают более пяти десятилетий. Наши работы продолжили многолетний ряд наблюдений. Актуальность постоянного изучения макробентоса в крупнейшем пресноводном водоеме обусловлена тем, что сведения об этом сообществе донных организмов необходимы для оценки экологического состояния экосистемы озера, эффективного управления его водными ресурсами и оценки тенденций изменения под воздействием факторов среды.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – оценить современное состояние макрозообентоса Ладожского озера и выявить тенденции его изменения под влиянием природных и антропогенных факторов.

Для достижения намеченной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить видовой состав донных макробеспозвоночных;
2. Оценить уровень количественного развития и особенности распределения макробентоса в открытых районах озера;
3. Проанализировать сезонные и межгодовые изменения макробентоса;
4. Оценить тенденции изменения макробентоса озера в связи с воздействием природных и антропогенных факторов;
5. Дать характеристику сообществ макробеспозвоночных в зарослях макрофитов;
6. Оценить изменения в структуре макробентоса литоральной зоны в связи с инвазиями чужеродных видов амфипод;

7. Проанализировать данные многолетнего мониторинга состояния донных биоценозов в Щучьем заливе, как модельном водоеме, подвергавшемся интенсивному антропогенному воздействию;

8. Провести оценку качества воды в различных районах озера по состоянию сообществ макробентоса.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. На современном этапе развития Ладожского озера макробентосные сообщества в профундали озера характеризуются стабильностью.

2. Инвазии чужеродных видов амфипод в настоящее время являются основным фактором трансформации сообществ макробентоса в литорали озера.

Научная новизна.

В результате исследований состава, распределения и количественного развития макробентоса оценено современное состояние донных беспозвоночных.

Выявлены особенности пространственного распределения макробентоса в открытых районах озера.

На основании многолетних наблюдений определен общий уровень развития макробентоса, выявлены пределы его межгодовых колебаний.

Установлено отсутствие отрицательных последствий антропогенного эвтрофирования и существующего уровня загрязнения для реликтовой фауны озера.

Показано, что в настоящее время *Gmelinoides fasciatus* продолжает оставаться доминирующим видом в литорали озера.

Впервые выявлены новые виды-вселенцы понто-каспийского происхождения *Pontogammarus robustoides*, *Chelicorophium curvispinum* и байкальского – *Micruropus possolskii*.

Практическая значимость.

Созданная база данных по макробентосу входит в состав базы данных «Ладожское озеро», представленной на сайте Института озероведения РАН (www.limno.org.ru).

Разработана программа мониторинговых исследований макробентоса Ладожского озера, которая является составной частью комплексного мониторинга.

Полученные материалы были использованы для оценки экологического состояния юго-западного района озера и разработке рекомендаций по выбору места альтернативного водозабора для г. Санкт-Петербург.

Все исследования выполнялись в соответствии с планом научно-исследовательских работ Института озераедения РАН по основным темам: «Исследование закономерностей функционирования и тенденций изменения экосистемы Ладожского озера, поиск путей совершенствования природопользования в его бассейне» (1991 – 1995); «Разработка системы управления качеством воды Ладожского озера на основе оценки его природно-ресурсного и экологического потенциала» (ГР. № 01.9.70004018, 1996 – 2000); «Экосистемный мониторинг Ладожского озера как основа диагностики стрессовых ситуаций при природных и антропогенных воздействиях» (ГР. № 01.2001.112571, 2001 – 2005); «Природно-ресурсный потенциал Ладожского озера и тенденции его изменения» (ГР. № 01.2006.11270, 2006 – 2008); «Разработка сценариев развития экосистемы Ладожского озера и качества его воды на перспективу до 2100 года» (ГР. № 01200958878, 2009 – 2012).

Материалы исследований были использованы:

– в проекте РФФИ N 96-04-49499 «Прибрежно-водные экотоны больших озер» (1996 – 1998);

– в международных проектах TACIS: «Разработка и реализация интегрированной программы природоохранного мониторинга Ладожского озера: охрана и устойчивое использование ресурсов (DIMPLA)» TSP40/97 (1998 – 2000); «Управление водными ресурсами Ладожского озера и его бассейна» (2002 – 2004);

– в договорах с ГУП «Водоканал СПб»: «Технико-экономическое и санитарно-экологическое обоснование альтернативного источника водоснабжения Санкт-Петербурга из Ладожского озера» (2006 – 2007); «Исследование качества воды, дна и береговой зоны в районе водозабора г. Приозерск» (2007); «Определение координат расположения водозабора завода по розливу питьевой бутилированной воды в районе г. Приозерск на основании исследований изменчивости гидрохимических и гидробиологических характеристик и обследований донных отложений в данном районе» (2008 – 2009);

– в программах Президиума РАН: проект № П-27 «Исследование закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна Финского залива Балтийского

моря» (ГР.№ 01200958873, 2009 – 2011); проект № 30 «Экологическая оценка последствий и прогноз биологического загрязнения водных экосистем Северо-Запада Европейской части РФ» (ГР.№ 01201261213, 2012 – 2014).

Личный вклад автора.

В основу работы положены материалы полевых исследований выполненных автором в ходе комплексных экспедиций Института озераедения РАН за период 1994 – 2012 гг.

Отбор проб в полевых условиях (в большинстве случаев), разборка проб, видовое определение донных беспозвоночных (до 1999 г. видовой состав групп Oligochaeta, Hirudinea, Amphipoda и Mollusca был определен Т. Д. Слепухиной), анализ, математическая и статистическая обработка материала выполнена непосредственно автором. В отдельные годы пробы макробентоса отбирались В.В. Гузиватым и Д.Д. Кузнецовым, в течение вегетационного сезона 2004 г. в бухте Петрокрепость и в литоральных рейсах 2006 г. и 2009 г. – Е.А. Курашовым.

Для проведения многомерного статистического анализа были использованы данные сотрудников лаборатории гидрохимии и гидрологии. Для оценки многолетних изменений использовались литературные и архивные материалы Г.А. Стальмаковой и Т.Д. Слепухиной.

Доля участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

Апробация работы и публикации.

Материалы диссертации докладывались и обсуждались на следующих симпозиумах и конференциях: VII съезде Гидробиологического общества РАН (Казань, 1996), Международной конференции «Крупные озера Европы - Ладожское и Онежское» (Петрозаводск, 1996), Всероссийском семинаре «Проблемы изучения краевых структур биоценозов» (Саратов, 1997), II, III и IV международных симпозиумах по Ладожскому озеру (Йоэнсуу, Финляндия, 1996; Петрозаводск, 1999; Великий Новгород, 2002), III Nordic Benthological Meeting (Ювяскюля, Финляндия, 1999), VI Всероссийском гидрологическом съезде (Санкт-Петербург, 2004), I и II международных конференциях «Биоиндикация в экологическом мониторинге пресноводных экосистем» (Санкт-Петербург, 2006, 2011), II Всероссийской научной конференции с международным участием «Проблемы изучения краевых структур биоценозов» (Саратов, 2008),

Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, 2008), II European Large Lakes Symposium. Vulnerability of large lake ecosystems - monitoring, management and measures (Нортелье, Швеция, 2009), V Поволжской гидроэкологической конференции (Казань, 2009), IV международной конференции «Современные проблемы гидроэкологии» (Санкт-Петербург, 2010), III и IV Международных симпозиумах «Чужеродные виды в Голарктике» (Мышкин, 2010; Борок, 2013), Международной конференции «Экология водных беспозвоночных» (Борок, 2010), конференции «Международный Полярный Год 2012 – от знаний к действиям» (Монреаль, Канада, 2012), Международной школе-конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных водоемов» (Борок, 2012), 32–м Лимнологическом Конгрессе (Венгрия, Будапешт, 2013), а также на научных семинарах лаборатории гидробиологии ИНОЗ РАН и отчетных сессиях Ученого Совета ИНОЗ РАН (1998, 2004, 2007).

По теме диссертации опубликовано 35 печатных работ, из них 2 статьи в журналах рекомендованных ВАК.

Благодарности.

Выражаю огромную благодарность моему научному учителю и руководителю Т.Д. Слепухиной. Искренне признательна своему научному руководителю Е.А. Курашову, а также В.В. Скворцову и В.П. Белякову за консультации на протяжении всех лет работы, ценные советы и замечания при написании диссертации. Хочу поблагодарить сотрудников лаборатории гидробиологии и коллег Института озераведения РАН за постоянное внимание и поддержку. Большое спасибо всем участникам экспедиций (в особенности В.В. Гузиватому, С.Г. Каретникову, Д.Д. Кузнецову, Ш.Р. Позднякову) помогавшим отбирать пробы макробентоса, а также команде НИС «Талан» за помощь во время многолетних полевых исследований на Ладожском озере.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы. Расположенное между 59° 54' и 61° 47' северной широты и 29° 48' и 32° 58' восточной долготы, оно является одним из самых северных среди великих озер. Площадь зеркала озера составляет 17765 км² при среднем многолетнем уровне 5.1 м, длина его – 219 км, а максимальная ширина – 125 км. Наибольшая глубина – 230 м, а средняя – 47.8 м. Объем воды в озере – 847.8 км³ (Науменко, 1998, 2013). Длина береговой линии (без островов, которых насчитывается более 500) равняется 1570 км (Черняева, 1966).

Водосборный бассейн озера площадью 282.6 тыс. км², расположен в умеренном поясе северного полушария в зоне тайги и включает четыре вторичных бассейна: частный бассейн Ладожского озера (48.3 тыс. км²), Онежско-Свирский (82.3 тыс. км²), Ильмень-Волховский (82.2 тыс. км²) и Саймо-Вуоксинский (69.8 тыс. км²) (Науменко, Каретников, 2005). На водосборе озера насчитывается более 48 тыс. водотоков общей протяженностью свыше 126.5 тыс. км. Все они связывают многочисленные озера (свыше 26260) в единую водную систему (Румянцев, Драбкова, 2007).

На формирование геосистемы Ладожского озера влияли тектонические и климатические факторы. Основные этапы истории озера в конце позднего плейстоцена и голоцене связаны со стадиями Балтики: озеро Рамсея, Балтийское ледниковое озеро, Иольдиевая стадия, Анциловое озеро, Литториновое море. Ладожское озеро на разных этапах своего развития являлось заливом Балтики или самостоятельным водоемом. Современное озеро начало формироваться около 5 тыс. лет назад. Окончательный разрыв Ладожско-Балтийского соединения произошел около 3.7 тыс. лет назад. В это время уровень озера упал до современных отметок (Кудерский и др., 2013).

Ладожское озеро является водоемом ледникового происхождения. Котловина озера в общих чертах оформилась в отдаленное геологическое время (между археем и протерозоем) и имеет разное строение в различных районах (История Ладожского..., 1990). Котловина озера расположена на границе Балтийского кристаллического щита и Русской плиты. Рельеф северной и средней частей котловины озера во многом определяется особенностями строения кристаллических пород. Ориентированные в направлении северо-северо-запад – юго-юго-восток тектонические нарушения

кристаллического фундамента предопределили значительную расчленённость рельефа и соответствующую ориентировку его форм (Субетто, 2009).

В северной части озера береговая линия изрезана, берега высокие, обрывистые, здесь сконцентрирована большая часть островов, проливов и врезанных в сушу заливов. Рельеф дна повторяет рельеф прилегающей суши и состоит из глубоководных впадин, чередующихся с более мелководными участками. Озеро отчетливо разделено на северную глубоководную и южную мелководную части, между которыми расположены участки дна со средними глубинами. Западный и восточный берега изрезаны слабо. Западное побережье (к югу от г. Приозерска) равнинное, сложено послеледниковыми отложениями, и на большом протяжении берег здесь образован каменистыми россыпями, лежащими на плотной серой глине, перекрытой тонким слоем песка. На значительном протяжении восточного побережья располагаются песчаные пляжи шириной до 50 м и более. В южной части озера находятся три крупных, мелководных залива: бухта Петрокрепость, губы Волховская и Свирская (Природные ресурсы, 1984).

На основе цифровой батиметрической модели, к настоящему времени в озере выделено шесть зон с равномерными средними уклонами дна в предположении, что для каждого из этих районов скорость прогрева и охлаждения, степень перемешивания водной толщи и темпы развития биологических сообществ будут иметь только им присущие величины (Науменко, 1995; Науменко, Каретников, 2002).

Мелководный район охватывает прибрежную зону с глубинами от 0 до 18 м (рис. 1.1). Это самый большой по площади район (5550 км²), в котором сосредоточено тем не менее только 5.5% (46.3 км³) объема озера. Удаленность границы района (18-метровая изобата) от берега в южной части водоема колеблется от 4 до 62 км. Для мелководной зоны характерно раннее замерзание и вскрытие. Тепло, приходящее с поверхности достигает дна в течение суток за счет турбулентного обмена. Граница района совпадает с границей распространения песка в донных отложениях. К особенностям района относятся более низкая прозрачность, а также повышенные концентрации взвешенного вещества и биогенных элементов.

Переходный район ограничен 18 и 50-метровыми изобатами. Это вторая по площади (4685 км²) и четвертая по объему водной масс (153.3 км³) зона озера. Район наибольшего вихреобразования, что связано с переходом от прибрежных процессов, где придонное трение играет главенствующую роль, к пелагиальной зоне, где влияние дна и

берегов не сказывается. В переходном районе наблюдается запаздывание прогрева водных масс.

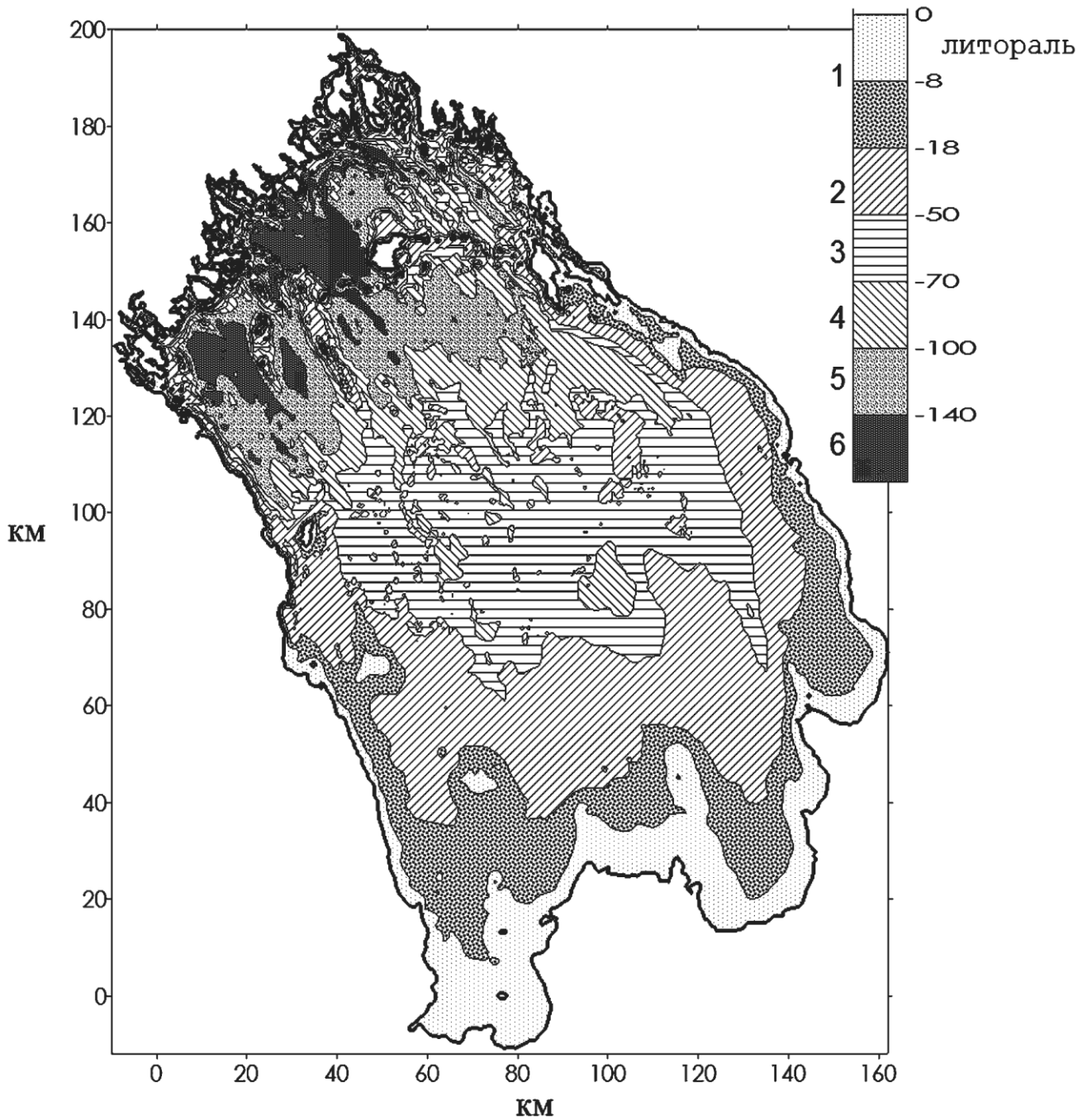


Рисунок 1.1 Лимнические районы Ладожского озера (Науменко, 1995): 1 – мелководный, 2 – переходный, 3 – район озерного уступа, 4 – склоновый, 5 – глубоководный, 6 – впадины.

Район озерного уступа (50 – 70 м) имеет практически такой же уклон дна, что и мелководный. В нем сосредоточен наибольший объем воды по сравнению с остальными

районами озера – 223.3 км³ или 27% водной массы Ладоги. По площади эта зона несколько меньше первых двух (3797 км²). Разгон ветра в этом районе максимален в силу наибольшей удаленности от берегов. К концу июля водная толща этого района практически полностью стратифицирована.

Склоновый район ограничен 70 и 100-метровыми изобатами. Практически с этого района наклон дна в некоторых местах начинает превышать 1°. Склоновый район занимает общую площадь 1746 км² при объеме вод 144.9 км³.

Глубоководный район (100 – 140 м) – район по площади (1521 км²) сравним со склоновым, но со средним уклоном дна в три раза большим. Обладает вторым после района озерного уступа объемом воды (178.4 км³).

Впадины (глубины более 140 м) обособлены друг от друга и занимают минимальные площади (568 км²) из всех выделенных районов, однако в них сосредоточен почти в два раза больший объем воды (91.7 км³), чем в мелководной зоне. Уклон дна во впадинах максимален. Они обладают наибольшей тепловой инерцией. В период нагревания они выделяются наименьшими температурами поверхности воды, в осенний и зимний периоды обладают наибольшими теплозапасами.

Донные осадки озера представлены всеми основными гранулометрическими типами от валунов до глин, распределение которых определяется особенностями рельефа котловины и характером гидродинамических процессов.

Гравийно-галечные отложения с валунами распространены на участках дна озера с повышенной гидродинамической активностью, в местах размыва преимущественно ледниковых отложений. Главным образом, это относится к прибрежной зоне, кроме северной, а также склонам и поверхностям отмелей. Зона распространения этих осадков ограничена изобатами 8 – 10 м (рис. 1.2).

Песчаные отложения (гравийно-песчаные, пески различной степени крупности и сортировки, алевритовые пески) распространены преимущественно в южной части мелководной части озера до глубин 25 – 30 м. Минеральный состав этого типа осадков – полевошпатово-кварцевый.

Алевритовые, глинисто-алеvритовые, алеврито-глинистые и глинистые отложения (илы) распространены преимущественно в центральной и северной глубоководных частях озера на глубинах от 30 м до 230 м и занимают около 70% площади дна. Мощность этих осадков сильно варьирует. В северной глубоководной

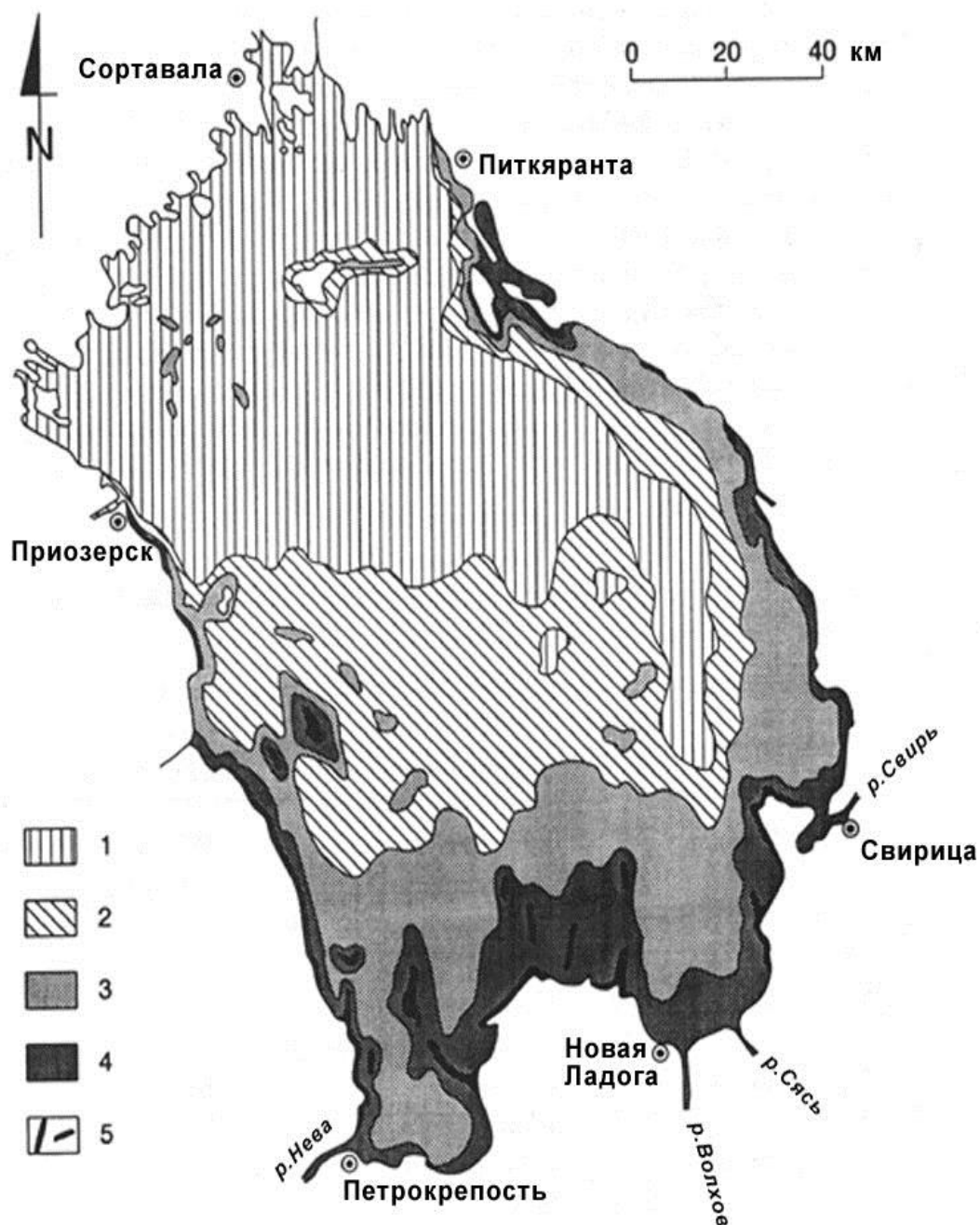


Рисунок 1.2. Литологическая карта донных отложений Ладожского озера (Субетто, 2002): 1 – алевритово-глинистые илы, 2 – алевриты, 3 – пески мелко- и среднезернистые, 4 – пески крупно- и грубозернистые, 5 – гравийно-галечные и валунные отложения.

зоне озера (глубины свыше 100 м) во впадинах аккумулируется преимущественно алеврито-глинистые и глинистые отложения, мощность которых может превышать 10 м. В центральном районе озера (глубины 50 – 100 м) накапливаются преимущественно глинисто-алевритовые осадки, мощность их не превышает 1 – 3 м. Южнее, в более

мелководной зоне (30 – 50 м) отложения представлены преимущественно алевритами мощностью не более 1 м. Окраска илов характеризуется зеленовато-серыми, серыми, зеленовато-бурыми и бурыми тонами. Их особенностью является диагенетическая полосчатость, обусловленная тонкими прослоями (1 – 2 мм) черного цвета, сложенными органикой и колломорфным гидротроилитом. По содержанию органического вещества илы относятся к классу минеральных (потери при прокаливании составляют 2.2 – 12.0 %). На поверхности осадка на контакте вода – дно в окислительных условиях образуются железо-марганцевые корки, стяжения и конкреции, в которых преобладают окислы и гидроокислы марганца и железа. Мощность окисленной зоны может достигать 5 – 10 см, а рудных корок – до 1.5 – 2.0 см. Илы являются хорошим сорбентом, с ними могут быть связаны зоны техногенного загрязнения (Субетто, 2009).

Основными элементами водного баланса Ладожского озера служат приток и сток, составляющие в его приходной и расходной частях около 86 и 92% соответственно. Главными реками являются Вуокса, Свирь и Волхов, дающие 86% общего поступления в него поверхностных вод. В силу их естественной и искусственной зарегулированности внутригодовое распределение общего притока отличается равномерностью. Весенний приток составляет 27% годового, летний – 15%, осенний – 23% и зимний – 25%. Наибольший приток отличается в мае, наименьший – в марте. Сток из озера происходит по р. Неве равномерно в течение года и составляет в среднем 24 – 29% за сезон и только летом сокращается до 20% годовой величины. Малая величина отношения стока из озера к объему его водной массы (коэффициент условного водообмена равен 0.08) свидетельствует о замедленном внешнем водообмене озера и большой консервативности озерной системы (Природные ресурсы, 1984).

Годовой термический цикл озера складывается из 4 периодов: весеннего нагревания (середина марта – середина июля), летнего прогревания или гидрологического лета (середина июля – конец августа), осеннего охлаждения (начало сентября – конец декабря) и зимнего охлаждения (конец декабря – середина марта) (Тихомиров, 1964).

В начале периода весеннего нагревания формируется **термический бар** – вертикальная толща воды наибольшей плотности при температуре +4°C, простирающаяся вдоль береговой линии, отделяющая прибрежные воды с температурой выше 4°C от более глубоководных холодных районов озера. Термобар делит озеро на

прибрежную теплоактивную и центральную глубоководную теплоинертную область, которые резко различаются по физико-химическим и лимнологическим свойствам и условиям обитания организмов. По мере аккумуляции тепла водной массой термобар перемещается по уклону дна вдаль от берега, пока не исчезает с поверхности в начале гидрологического лета. Осенью происходит обратный процесс.

К началу гидрологического лета отмечается наибольшее различие (до 20°C) в температуре воды верхнего слоя. С исчезновением термобара в озере образуется купол плотной воды с вершиной над глубоководным районом, устанавливается прямая термическая стратификация со слоем температурного скачка по всему водоему. Наибольших значений средняя температура верхнего слоя воды (16°C) и температура водной массы (7.5°C) достигают в августе. Минимальная температура воды приходится на середину марта (0.6°C). Лед на озере устанавливается от прибрежной зоны в соответствии с нарастанием глубин. Озеро полностью покрывается льдом в среднем около 15 февраля, однако раз в 4 – 5 лет его центральная часть не замерзает. Средняя толщина льда в марте составляет 50 – 60 см. Полностью озеро очищается ото льда около 5 – 10 мая (Тихомиров, 1966, 1968).

В Ладожском озере наблюдаются следующие виды **течений**: *плотностные* – создаваемые неравномерным распределением плотности, что вызывается неравномерным прогреванием воды в разных районах озера; *ветровые* – вызываемые действием ветра на водную поверхность озера; *стоковые* – возникающие от впадения в озеро рек.

В открытой части озера основными течениями являются плотностные течения, имеющие довольно постоянный характер. В южной, мелководной части озера большое влияние на передвижение водных масс оказывает ветер. Здесь наблюдается антициклональное движение вод, которое при разных направлениях ветра охватывает или всю южную, или южную и юго-восточную части озера. Течения в заливах южной части озера (Свирской и Волховской губах и бухте Петрокрепость) еще в большей степени подвержены влиянию ветров, сгонно-нагонных явлений и стоку рек.

В разные сезоны перенос вод озера определяется господствующей системой течений. Весной, после очищения ото льда, озеро представляет собой относительно однородную водную массу, поэтому в водоеме преобладают ветровые течения. После начала активного прогревания и образования термобара, для теплоактивной области

характерно существование плотностных течений, которые при несильных ветрах преобладают над ветровыми. В теплоинертной области плотностные течения намного слабее, что обусловлено малыми температурными градиентами. Летом наличие горизонтальной термической неоднородности определяет существование плотностных течений, особенно сильно выраженных во вдольбереговых районах. Осенью, по мере охлаждения водной массы, доминирующими вновь становятся ветровые течения. Зимой перенос вод осуществляется стоковыми течениями, скорость которых очень мала (Охлопкова, 1966).

Гидрохимический режим

Главная роль в формировании химического состава воды Ладожского озера принадлежит речному стоку, который дает свыше 95% приходной части химического баланса озера. Доля трех основных притоков – Свири, Вуоксы и Волхова – в водном и солевом балансе далеко неодинакова. Бассейны Свири и Вуоксы большей частью лежат на кристаллических породах Балтийского щита, покрытых маломощными четвертичными отложениями. Основные типы почв здесь подзолистые. Сток этих рек отличается высокой степенью искусственного и естественного регулирования. Это обуславливает низкую природную концентрацию большинства химических компонентов в их воде. Южная часть Ладожского водосбора (бассейны рек Волхов и Сясь), сложенная мощной толщей четвертичных отложений, залегающих на палеозойских осадочных породах, является наиболее развитой в хозяйственно-экономическом отношении. Поэтому сочетание природных и антропогенных факторов приводит к тому, что река Волхов доминирует в выносе химических веществ с речным стоком (Расплетина и др., 2002а).

Вода Ладожского озера характеризуется низкой **минерализацией**, гидрокарбонатно-кальциевым составом, небольшим превышением содержания сульфатных ионов над хлоридными. Современная минерализация воды озера (60 – 65 мг л⁻¹) близка к средней минерализации воды трех главных притоков озера – рек Свирь, Бурная и Волхов. В 1970 – 1980-х гг. величина общей минерализации воды имела тенденцию к увеличению (Расплетина и др., 2002б), достигнув максимума в 2001 – 2004 гг. (до 71.6 мг л⁻¹). Несмотря на некоторое снижение (до уровня 1990-х гг.) в последние годы, содержание главных ионов все же заметно превышает значения в начале 1960-х гг.

(55 мг л⁻¹). Возросший уровень хозяйственной деятельности на территории водосбора привел к увеличению доли Na⁺, K⁺, SO₄²⁻ и Cl⁻ в основном ионном составе воды озера в 2000-х гг. по сравнению с 1960 г. (Сусарева, 2013).

В Ладожском озере в течение 2005 – 2009 гг. **значение рН воды** изменялось в пределах 6.7 – 9.0 при преимущественных значениях 7.0 – 7.3. Наибольшие значения рН отмечаются обычно в летний период в местах интенсивного развития фитопланктона в южной части озера – Волховской губе, а также в поверхностных слоях воды центральной глубоководной зоны. Наименьшие значения рН характерны для участков, подверженных влиянию рек Бурной и Вуокса. Осенью значение рН остается практически постоянным по всей толще воды и находится в пределах 7.1 – 7.4 (Сусарева, Игнатъева, 2013).

Ладожское озеро является нормально аэрированным водоемом с высоким содержанием растворенного в воде **кислорода** в течение всего годового цикла. Особенности современного кислородного режима озера, впервые отмеченные в 1980-х гг. (Трегубова, Кулиш, 1987), постоянно проявляются с 1990-х гг. и до настоящего времени. Весной в теплоинертной области относительное содержание кислорода по всему столбу воды составляет от 92 до 99% насыщения. Летом, даже при активном фотосинтезе, в поверхностных слоях воды содержание кислорода составляет 79 – 110%, в гипolimнионе – 76 – 105%. Осенью практически по всей акватории озера до глубины 50 м относительное содержание кислорода выравнивается и составляет 82 – 103%, на глубинах 150 – 200 м несколько ниже – 79 – 100% насыщения.

Для отдельных участков акватории озера, например, вблизи устья реки Волхов, характерно пониженное содержание кислорода (75 – 94%), что объясняется активным его потреблением на окисление органического вещества, в большом количестве приносимого речными водами (Сусарева, Игнатъева, 2013).

Важными составляющими гидрохимического режима озера, определяющими уровень биологической продуктивности водоема, являются биогенные элементы, прежде всего **фосфор** и **азот**.

В начале 1960-х гг. концентрация неорганического **фосфора** в воде озера изменялась от 1 до 25 мкг Р л⁻¹ при среднем значении 3 мкг Р л⁻¹; среднее содержание общего фосфора составляло 10 мкг л⁻¹. За последующие 15 – 20 лет поступление фосфора в озеро с водосборного бассейна сильно увеличилось. Причиной этому стали

интенсификация хозяйственно-экономической деятельности в регионе, и, как следствие, рост антропогенной нагрузки на озеро. Максимальные концентрации общего фосфора в воде наблюдались в 1970-е гг. В дальнейшем, в результате снижения поступления фосфора, уменьшилась и концентрация его в воде водоема. Если в среднем за 1976 – 1980 гг. содержание общего фосфора в воде озера составляло 26 мкг Р л^{-1} , то уже с начала 1980-х гг. отчетливо прослеживается тенденция снижения его концентраций (Расплетина, Сусарева, 2002). Начиная с 2003 г. среднегодовая концентрация общего фосфора в озере составляет $11 – 13 \text{ мкг Р л}^{-1}$, т. е. близка к нижней границе мезотрофии. Это позволяет определить трофический статус озера как слабomezотрофный (Игнатьева и др., 2013).

Среднее содержание общего азота за период с 1976 г. практически не меняется и составляет приблизительно 640 мкг N л^{-1} . Как показали наблюдения последних лет, нитритный азот в воде озера практически не обнаруживается. Содержание аммонийного азота преимущественно составляет $10 – 25 \text{ мкг N л}^{-1}$ и лишь в отдельных случаях достигает $50 – 80 \text{ мкг N л}^{-1}$. Доля аммонийного азота в воде озера, как правило, не более 5%. Неорганический азот находится преимущественно в форме нитратов, на долю которых приходится около 30% от общего содержания азота.

Поступление **кремния** с речными водами в озеро сохраняется на уровне 1960-х гг., при этом средняя концентрация в озере растворенного минерального кремния снизилась с 0.90 до $0.40 – 0.50 \text{ мг Si л}^{-1}$. В прибрежной зоне в период развития диатомовых водорослей концентрации кремния снижаются до $0.10 \text{ мг Si л}^{-1}$ (Петрова, Игнатьева, 2013а).

Содержание органического вещества в водной массе озера с периода 1956 – 1963 гг. до 1981 г. оставалось довольно постоянным (7536 тыс. т С). В 1976 – 1979 гг. средняя концентрация **общего органического углерода** по сезонам колебалась в пределах $8.1 – 13.7 \text{ мг С л}^{-1}$ в мелководных зонах и $8.2 – 10.4 \text{ мг С л}^{-1}$ в глубоководных (в среднем для озера – 8.3 мг С л^{-1}). Начиная с 2005 г. составляет около 7.0 мг С л^{-1} ($6.6 – 7.3 \text{ мг С л}^{-1}$), что соответствует запасу органического углерода в водной массе озера от 6468 до 7154 тыс. т. Содержание углерода органической взвеси в воде озера очень мало, поэтому концентрация общего органического углерода отражает в основном содержание растворенных форм. В последние годы наблюдается тенденция увеличения концентрации лабильного органического углерода и его доли в общем содержании

углерода во всех лимнических зонах озера. Весной и летом доля лабильного углерода от общего углерода составляет 10 – 16%, а осенью возрастает до 20 – 30%, в отдельных случаях до 40% (Петрова, Игнатъева, 2013б).

В химическом составе воды озера преобладающим в количественном отношении среди **металлов** является железо (до 182 мкг л⁻¹), в меньших концентрациях присутствуют алюминий (до 84 мкг л⁻¹) и марганец (20.1 мкг л⁻¹) (по данным 2008 г). Содержание этих элементов широко варьируется по акватории озера. Диапазон концентраций меди и свинца более узок. Высокие уровни металлов в прибрежной зоне определяются, главным образом, поступлением сюда вод южных притоков, и, в первую очередь, Волхова. Поэтому на участках, примыкающих к устью Волхова, наблюдаются концентрации металлов, нередко превышающие нормативы. Например, в 2008 г. на ст. 1 в Волховской губе весной концентрация Fe составила 1180 мкг л⁻¹ (Сусарева, Петрова, 2013).

К числу приоритетных загрязняющих веществ относятся **фенолы** и **нефтепродукты**. В период исследований с 1991 по 2011 г. наблюдалось увеличение содержания нефтяных углеводородов в поверхностном слое воды озера от 9 до 104.4 мкг л⁻¹. В открытой части озера повышенное содержание углеводородов и фенолов имеет исключительно вторичное происхождение – это продукты жизнедеятельности фитопланктона (Коркишко и др., 2001; Krylova et al., 2003). В местах локального загрязнения, так называемых «горячих точках» (Литоральная зона ..., 2011), повышенные концентрации этих соединений могут быть также обусловлены антропогенными источниками. В настоящее время наблюдается снижение среднегодовых концентраций фенолов в озере, что связано, в первую очередь, со снижением внешней фенольной нагрузки, а сезонный ход распределения фенолов в значительной степени обусловлен процессами их вторичного образования и сезонной активностью биоты. По данным последних лет содержание фенолов в воде озера преобладает на уровне 1 – 2 ПДК (Игнатъева и др., 2013).

В целом, по данным многолетних гидрохимических наблюдений экологическое состояние озера характеризуется как относительно стабильное, несмотря на возросший уровень антропогенного воздействия в 2000-е годы, как на водосборный бассейн, так и на само озеро. Качество вод озера можно охарактеризовать как хорошее и пригодное практически для всех видов водопользования. При этом ряд прибрежных районов,

наиболее подверженных антропогенному влиянию, характеризуется более высоким трофическим статусом и уровнем загрязнения. К ним относятся заливы северной Ладоги в районе населенных пунктов Приозерск, Лахденпохья, Сортавала, Ляскеля, Импилахти и Питкяранта, у устьев рек Сясь и Свирь, прибрежная зона в бухте Петрокрепость и Волховской губе (Игнатьева и др., 2013).

Гидробиологическая характеристика

Экологическое состояние экосистемы Ладожского озера результат сложного взаимодействия процессов, происходящих на водосборе и в озере под воздействием природных и антропогенных факторов. Биологические сообщества озера, их видовой состав и особенности функционирования первоначально сформировались под влиянием сложного комплекса природных факторов, в числе которых температурный и ветровой режим, сложная морфометрия дна и большие глубины озера, ионный состав воды, благоприятный газовый режим от поверхности до дна водоема, высокая прозрачность воды (Атлас..., 2002).

В конце 1950-х и 1960-х гг. флора и фауна озера были типичны для олиготрофных водоемов (Растительные ресурсы ..., 1968; Биологические ресурсы ..., 1968). Антропогенная нагрузка на Ладожское озеро, выразившаяся в его загрязнении и эвтрофировании (особенно в 1970 – 1980-х гг.) привела к изменениям сообществ гидробионтов в озере, и в целом всей его экосистемы. Снижение антропогенной нагрузки на озеро в середине и конце 1990-х гг. вследствие уменьшения экономической активности в регионе отразилось на структуре и функционировании экосистемы озера (Курашов и др., 2006а).

Флора **макрофитов** (исключая харовые водоросли и листостебельные мхи) насчитывает 108 видов растений. В их число входят 76 видов типично водных растений, или гидрофитов, а также 22 вида гигрофитов и 9 видов болотных растений. Гидрофиты разбиваются на три экологические группы – погруженные (гидатофиты) – 28 видов, растения плавающие и с плавающими листьями (нейстофиты) – 19 видов и воздушно-водные (гелофиты) – 29 видов (Распопов, 2002).

В зарастании литорали участвуют группировки макрофитов, относящиеся к 70 ассоциациям, эдификаторами которых являются 37 видов цветковых растений и хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.). Большой частью эдификаторные виды образуют по

одной, реже по две ассоциации. Тростник обыкновенный строит 13 ассоциаций, камыш озерный и хвощ приречный – по 4, горец земноводный – 5. Большинство сообществ являются редкими и занимают очень небольшую площадь. Во всех геоботанических районах доминируют почти чистая ассоциация тростника (*Phragmitetum australis subpurum*), ассоциация тростника с водными растениями (*Phragmitetum australis aqui-herbosum*), почти чистая ассоциация рдеста пронзеннолистного (*Potametum perfoliati subpurum*), ассоциация рдеста пронзеннолистного с водными растениями (*Potametum perfoliati aqui-herbosum*), кроме того в южном районе доминантами в зарастании литорали являются ассоциации камыша озерного – почти чистая (*Scirpetum lacustris subpurum*) и с другими водными растениями (*Scirpetum lacustris aqui-herbosum*). Помимо этого широкое распространение в шхерном районе получили ассоциации рдеста травяного с водными растениями (*Potametum graminei aqui-herbosum*), тростника с хвощом (*Phragmitetum australis equisetosum*) и тростника с камышом (*Phragmitetum australis scirposum*). Последняя ассоциация характерна и для южного района (Распопов, 2013).

Литоральная зона озера в связи с особенностями состава донных отложений, среди которых вдоль большей части берегов преобладают пески различной крупности, галька, гравий и валуны, а также благодаря значительной волновой активности, мало благоприятна для произрастания макрофитов. Площадь зарастания литорали в 1960-х годах составляла 103 км². Высшая водная растительность к концу 1980-х годов занимала 124.3 км² (Распопов, 1992), а в настоящее время – превышает 130 км², что соответствует 4.6% площади литорали. Наибольшее ценотическое разнообразие наблюдается на защищенной от волнения литорали шхерного района, где отмечено 60 ассоциаций, общая площадь которых составляет 16 км². Самые большие площади зарослей макрофитов находятся в южном районе – 109 км², основная часть которых приходится на группировки тростника обыкновенного, камыша озерного и рдеста пронзеннолистного. В целом в зарастании южного геоботанического района участвуют фитоценозы, относящиеся к 34 ассоциациям, причем ценозы рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.) и рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) появились здесь в процессе эвтрофирования Ладожского озера. Слабо заросшей из-за подверженности волнению является литораль западного и восточного побережий. Здесь же отмечается наименьшее

разнообразие группировок – 8 на литорали западного (площадь 3 км²) и 16 на литорали восточного берегов (4 км²) (Распопов, 2013).

Перифитон озера представлен 466 видами и внутривидовыми таксонами, принадлежащими к 8 отделам. Наиболее разнообразны отделы *Bacillariophyta* – 192 таксона (41%), *Chlorophyta* – 190 (41%) и *Cyanophyta* – 68 (14.5%). Остальные отделы представлены незначительным числом таксонов водорослей, и их вклад в общий список составляет менее 4%. Среди синезеленых водорослей большим разнообразием выделяются роды *Anabaena*, *Microcystis*, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, а из диатомовых – *Eunotia* (21 таксон), *Cymbella* (20), *Gomphonema* (15), *Achnanthes* (11). Среди зеленых водорослей наибольшим числом таксонов выделяются протококковые (96) и десмидиевые (62). Из них наибольшей видовой насыщенностью характеризуются роды *Scenedesmus* (13) и *Cosmarium* (28).

По численности в обрастаниях доминируют виды родов *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Cymbella*, *Achnanthes*, *Diatoma* из диатомовых, из зеленых – представители родов *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Cladophora*, *Ulothrix*, *Mougeotia*, из синезеленых – *Gomphosphaeria*, *Leptochaete*, *Microcystis*.

На открытых берегах озера, в эпилитоне (обрастания на каменистых и скалистых субстратах), имеет широкое распространение группировка с доминантом *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr.) Kütz. Только этот вид, прикрепляясь своими ризоидами к каменистому или скалистому субстрату, может выдерживать динамические нагрузки волн открытого озера. *Cladophora glomerata* (L)Kütz. – водоросль, широко распространенная в перифитоне многих водоемов мира, имеет локальное распространение в Ладожском озере. В отдельные годы *C. glomerata* обильна в Волховской и Шурыгской бухтах, в районе г. Питкяранты, вдоль западного берега Шлиссельбургской бухты (Рычкова, 2002; Rychkova, 1995). В вершинах многочисленных заливов, изолированных от волн открытой Ладоги в летние месяцы, обычно доминируют зеленые нитчатые водоросли, представители родов *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Bulbochaete*, реже – *Zygnema* и *Mougeotia*. Обильны здесь и диатомовые; но, как правило, это мелкие виды родов *Achnanthes*, *Gomphonema*, *Eunotia* и их доля в общей биомассе группировок незначительна. В вершинах заливов, в устьях рек и на выходе из заливов, там, где происходит смешение речных и озерных вод, обычно отмечается максимальное видовое разнообразие водорослей, формирующих группировки.

Процессы, обусловленные деятельностью человека и вызывающие загрязнение, как всей акватории озера, так и отдельных его участков тяжелыми металлами, бытовыми и промышленными стоками, оказывают влияние на видовой состав, биомассу и продукционные показатели группировок обрастаний. Наблюдения показывают, что среди видов-доминантов уменьшается доля олигосапробов – *Tabellaria fenestrata* (Lung.) Kütz., *T. flocculosa* (Roth.) Kütz., *Fragilaria capucina* Desm., *F. crotonensis* Kitt., а также представителей родов *Rivularia* и *Gloeothrichia*. Увеличивается в перифитоне численность β -мезосапробов – *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen, *Cocconeis pediculus* Ehr, *C. placentula* Ehr, представителей родов *Gomphonema*, *Eunotia*. Особенно сильные изменения в перифитоне произошли в устьях рек и в вершинах заливов, испытывающих влияние антропогенных факторов. На берегах открытой Ладоги происходит уменьшение площадей, занятых *Ulothrix zonata* (Рычкова, 2013).

Ладожский **фитопланктон** в 1960-е гг. представлял собой холодноводный пелагический комплекс, свойственный большим олиготрофным водоемам Севера. В течение всего вегетационного периода преобладали диатомовые водоросли (Петрова, 1968). В 1970-е гг. увеличение антропогенной нагрузки на водоем, и соответственно, концентрации соединений фосфора в воде озера привело к изменениям в комплексе массовых видов (особенно летнего фитопланктона) и уровне его функциональных показателей. При этом количество обнаруженных видов водорослей (214 таксонов рангом ниже рода) практически не изменилось (Петрова, 1990), а главное соотношение количества видов в основных систематических отделах (Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanophyta) стабильно до настоящего времени. За период исследования с 1992 по 2009 г. в планктоне встречено 257 таксонов водорослей рангом ниже рода. Наиболее разнообразно представлены зеленые, диатомовые и синезеленые (Летанская, Протопопова, 2013).

Общие закономерности пространственно-временного и вертикального распределения фитопланктона озера сохраняются на протяжении длительного периода времени, поскольку они обусловлены особенностями гидрофизического режима озера, который достаточно стабилен и обладает большой инертностью (Летанская, Протопопова, 2012).

Весной фитопланктон представлен диатомовыми водорослями с доминированием *Aulacoseira islandica* (O.Mull) Sim. Горизонтальное распределение водорослей связано с границей термобара в момент наблюдений на озере. Уровень развития фитопланктона в теплоактивной (прибрежной) области на порядок выше, чем в теплоинертной (глубоководной) области. Распределение водорослей по вертикали, при отсутствии температурной стратификации водной толщи, достаточно равномерное.

Летом структура сообщества резко меняется. На основной акватории озера доминируют синезеленые (*Anabaena spiroides* Kleb., *A. flos-aguae* Breb., *A. circinalis* Raben., *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk., *Aphanizomenon flos-aguae* (L.) Ralfs). Содоминантами синезеленых являются криптофитовые водоросли. Их вклад в районе больших и средних глубин колеблется от 20 – 30%. Преобладают *Cryptomonas erosa* Ehr., *Rhodomonas lacustris* Pasch. et Rutt. Видовой состав криптононад в течение вегетационного сезона не меняется. На южных мелководьях значительный вклад в биомассу синезеленых вносят виды из рода *Microcystis*. Диатомовые с летним набором видов (*Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kutz., *Asterionella formosa* Hass., *Stephanodiscus rotula* (Kutz.) Hendy) находятся на положении субдоминантов. Их вклад в общую биомассу на основной акватории озера не превышает 5%. Горизонтальное распределение фитопланктона по озеру весьма мозаично, поскольку контролируется ветровыми течениями различных направлений. В условиях летней стратификации озера, основная часть водорослей сосредоточена в гомотермном эпилимнионе (0 – 10 м), а максимальные величины наблюдаются в эвфотном слое, величина которого не превышает 4 – 6 м в зависимости от района озера. В прибрежье четкая закономерность в распределении водорослей наблюдается редко, так как часто нарушается ветровым перемешиванием.

Осенью, при снижении температуры воды и инсоляции, происходит постепенное затухание вегетации водорослей. Структура сообщества имеет летний состав, с относительно меньшим вкладом в биомассу криптофитовых. Среди синезеленых доминирует *A. flos-aquae*. На южных мелководьях увеличивается относительный вклад диатомовых в общую биомассу за счет весеннего вида *A. islandica*. Распределение фитопланктона и различия в уровне его развития в прибрежных и глубоководных районах озера аналогичны весенней ситуации.

Количественные характеристики фитопланктона (биомасса – 1.3 – 1.9 г м⁻³, хлорофилл «а» – 4.4 – 8.6 мг м⁻³ (Летанская, 2002) и интенсивность фотосинтеза – 200 – 600 мг С м⁻² сутки (Летанская, Русанов, 2013)) характеризуют озеро как мезотрофное. Значения количественных параметров фитопланктона позволяют отнести поверхностные воды Ладожского озера к мезотрофному типу вод лишь летом, а прибрежные районы – весной и осенью. Остальные районы (весной и осенью) и основная водная масса озера глубже 25 м в течение всего вегетационного сезона характеризуются низкими показателями развития фитопланктона и соответствуют олиготрофному статусу.

Межгодовые колебания структурно-функциональных параметров фитопланктона в летний период не имеют четкой направленности и связаны с внутрисезонной сукцессией водорослей и их ролью в сообществе в течение июля-августа, а также климатическими условиями соответствующих лет наблюдений. Достоверного тренда в изменении трофического статуса озера не обнаружено, несмотря на значительные колебания первичной продукции в период максимального эвтрофирования водоема. Возможно, это объясняется замедленным водообменом озера и господством в современных условиях криптонад, которые поддерживают стабильность общей продуктивности фитопланктона (Летанская, Протопопова, 2013).

Характер пространственно-временного распределения **бактериопланктона** по акватории озера не изменился с 1980-х годов и определяется, в основном, особенностями термического и гидродинамического режимов. В прибрежной мелководной зоне обычно наблюдается следующая стадийность: весенний (паводковый) пик – поздневесенняя депрессия – летний пик (июль, август) – осенняя депрессия (конец сентября – ноябрь). В глубоководных районах, как правило, идет медленное повышение количества бактерий от зимы к лету – летний пик (конец июля – начало августа) – слабая осенняя депрессия, а иногда осенний пик (сентябрь, октябрь), затем постепенное снижение численности. В зоне средних глубин (15 – 52 м) в зависимости от гидрофизической ситуации могут наблюдаться оба сценария. В весенний период, в связи с явлением термобара концентрация микроорганизмов в теплоактивной зоне ($0.7 - 5.2 \times 10^6$ кл мл⁻¹) превышает аналогичную величину в теплоинертной зоне ($0.22 - 1.1 \times 10^6$ кл мл⁻¹), в среднем в 3 – 6 раз. Основными факторами, детерминирующими численность микроорганизмов в различных зонах весной, являются: концентрация

легкоокисляемого органического углерода в мелководной термически стратифицированной зоне; температура воды в глубоководных (гомотермических) районах. К лету общая численность бактерий в пелагиали постепенно увеличивается, достигая максимума во второй половине июля с общей численностью бактерий в прибрежном районе – $1.1 - 8.0 \times 10^6$ кл. мл⁻¹, а в эпи- и гипolimнионе глубоководных зон – $0.5 - 5.0 \times 10^6$ кл. мл⁻¹ и $0.45 - 1.1 \times 10^6$ кл. мл⁻¹, соответственно. Летом на пространственное распределение бактериопланктона основное влияние оказывают воздействие вод притоков, создание зон смешения их с собственно озерными водами. Осенью распределение бактериопланктона по акватории обычно более равномерное по сравнению с летним периодом в связи с интенсивными процессами перемешивания водных масс (Капустина, 2006).

В зависимости от сезона и глубин в озере наблюдаются различные типы вертикального распределения бактериопланктона. Весной в теплоактивной зоне озера (глубины до 15 м) микроорганизмы, как правило, равномерно распределены в толще воды. Вертикальное распределение бактериопланктона в глубоководной части озера также равномерно или с некоторым превышением его численности на больших глубинах, где пока сохраняется обратная температурная стратификация, а развитие фитопланктона еще не началось. Летом в мелководной части озера микроорганизмы, так же как весной, равномерно распределены в столбе воды. В более глубоководных районах в начале лета концентрация бактерий существенно увеличивается только в верхнем 2 – 5-метровом слое воды. К концу лета в связи с увеличением толщины эпилимниона повышенная численность бактериопланктона обнаруживается уже в верхнем 10 – 20-метровом, а иногда и в 50 – 60-метровом слое воды, тогда как ниже она резко уменьшается и вплоть до дна остается практически постоянной. Осенью, в связи с заглублением слоя скачка, во всех районах озера отмечается более равномерное распределение бактериопланктона в столбе воды, чем в летний период.

В начале 1960-х гг. на фоне низкой концентрации общего фосфора в воде численность микроорганизмов была крайне незначительна ($0.06 - 0.3 \times 10^6$ кл. мл⁻¹) и наблюдалось практически равномерное распределение бактериопланктона по акватории. Исследования 1976 – 1980 гг. показали значительное увеличение уровня развития бактериопланктона по сравнению с предыдущими наблюдениями (общая численность микроорганизмов до 3×10^6 кл. мл⁻¹, темновая фиксация CO₂ до 11 мкгС л⁻¹

сут⁻¹, дыхание бактериального сообщества до 0.7 мг О₂ л⁻¹ сут⁻¹ (Капустина, 2013)) и выявили гетерогенное пространственное распределение микроорганизмов. Концентрация бактерий увеличилась в 3 раза по сравнению с 1960 – 1961 гг. в южном прибрежном районе, особенно в Волховской губе и почти в два раза в профундальном и ультрапрофундальном районах. В конце 1970-х гг. величины микробиологических параметров в озере колебались в пределах свойственных как олиготрофным, так и мезотрофным водоемам, а в южном прибрежном районе иногда достигали значений, характерных для эвтрофных водоемов. Эти изменения происходили на фоне резкого увеличения концентрации общего фосфора. Вплоть до начала 1990-х гг. наблюдалась тенденция постоянного увеличения общей численности бактериопланктона (максимум в эпилимнионе – 5×10^6 кл. мл⁻¹), особенно отчетливо проявляющаяся в гиполимнионе глубоководных районов, в дальнейшем наблюдались обычные межгодовые колебания общей численности бактерий (Капустина, Каурова, 2002).

Величины микробиологических параметров в Ладожском озере в 2000-е гг. демонстрируют относительную стабильность. В настоящее время, трофический статус Ладожского озера по микробиологическим показателям изменяется от мезотрофного в мелководных прибрежных районах до олиго-мезотрофного в пелагиали (Капустина, 2013).

Зоопланктон озера характеризуется большим разнообразием видов. В центральной части доминируют *Asplanchna priodonta* Gosse, *Conochilus unicornis* Rousselet, *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Notholca caudate* Carlin, *Keratella cochlearis* (Gosse), *Bosmina longispina* Leydig, *B. crassicornis* (P.E. Müller), *B. kessleri* (Uljanin), *Daphnia cristata* Sars, *Bythotrephes cederstroemii* Shoedler, *Eudiaptomus gracilis* (Sars), *Mesocyclops leuckarti* Claus, *M. oithonoides* Sars, *Cyclops lacustris* Sars, *Limnocalanus macrurus* Sars.

Видовой состав зоопланктона открытой литорали (западного и восточного побережий) очень сходен с таковым эпилимниона пелагиали центральной зоны озера. Здесь преобладают те же виды, за исключением *C. lacustris* и *Limnocalanus*. В южных заливах озера среди доминант отмечаются такие виды как *Limnosida frontosa* Sars, *D. cucullata* Sars, *Eurytemora lacustris* (Poppe) (Атлас ..., 2002). Характерной чертой зоопланктона открытой литорали является значительно большее развитие Cladocera по сравнению со слоем 0 – 10 м пелагиали, в среднем 15% против 4% по численности и 43% против 29% по биомассе (Андроникова, 2002).

В целом, в результате почти векового исследования литоральной фауны зоопланктона озера в его видовом составе обнаружено 334 таксона, из них Rotifera – 214 (64.1%), Cladocera – 84 (25.1%), Calanoida – 7 (2.1%), Cyclopoida – 27 (8.1%), Harpacticoida – 2 (0.6%) (Родионова, 2011).

В пелагиали озера структура сообщества зоопланктона сложна и динамична как во времени, так и в пространстве. Для светлого времени суток характерна четкая дифференциация зоопланктона отдельных слоев по видовому составу, размерным характеристикам и уровню обилия. Вертикальное распределение зоопланктона соответствует расслоению водной толщи в летний период. Слой 0 – 5 м характеризуется близкой к максимуму численностью и максимальной (около 2 г м^{-3}) биомассой зоопланктона. Особенность этого слоя – доминирование *Asplanchna*, составляющей 53% численности и 89% биомассы. В существенном количестве представлены циклопы родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, значимость остальных ракообразных крайне мала. В слое 5 – 10 м доминируют мелкие циклопы, составляя 86 и 48% от суммарных численности и биомассы соответственно. Величина биомассы зоопланктона низка (около 0.3 г м^{-3}). Слой 10 – 15 м характеризуется максимальной численностью (30 тыс. экз. м^{-3}) и вторым максимумом биомассы (0.64 г м^{-3}). По численности, как и в предыдущем слое, доминируют мелкие циклопы, однако по биомассе преобладают каланиды, в частности *E. gracilis*, составляющие 55% биомассы зоопланктона. По сравнению с верхними слоями возрастает значимость кладоцер, представленных в основном *D. cristata*. Наиболее характерной особенностью зоопланктона слоя 15 – 20 м является доминирование кладоцер, в частности *B. longispina*, которые составляют 76 и 45% от общей численности и биомассы. Помимо босмин существенную часть биомассы составляют крупные копеподы *C. lacustris* и *L. macrurus*. В слоях ниже 20 м зоопланктон представлен исключительно *C. lacustris* и *L. macrurus*, биомасса которых благодаря крупным размерам довольно значительна (Авинский, 2002).

Сопоставление данных по зоопланктону за период с 1948 г. по 1990-е гг. показало стабильность показателей зоопланктона в многолетнем аспекте. Так, диапазон численности (N) для столба воды 0 – 70 м составлял от 11.1 до 16.4 тыс. экз. м^{-3} , биомассы (B) – от 214 до 298 мг м^{-3} , т. е. количественные показатели не выходили за пределы олиготрофного типа. Значения для эпилимниона (0 – 10 м) за три десятилетия 1970-х, 1980-х и 1990-х гг. были несколько выше и составляли для численности 70 ± 25 ,

90 ± 20 , 53 ± 10 тыс. экз. м^{-3} , для биомассы – 1200 ± 460 , 930 ± 192 , 601 ± 217 мг м^{-3} соответственно. Среднее значение биомассы за эти годы (910 мг м^{-3}) является граничной величиной между олиготрофным и слабomezотрофным типами (Andronikova, 1996).

Соотношение основных таксономических групп для столба воды 0 – 70 м, также не выявила закономерностей, характеризующих процесс эвтрофирования. Слабый тренд этого процесса прослеживался в эпилимнионе. К концу 1990-х гг. по сравнению с 1970-ми гг. несколько увеличилась биомасса коловраток (45 против 33%), биомасса *Copepoda* уменьшилась (19 против 34%). *Cladocera* – основные представители эвтрофных водоемов – показали стабильность (33 – 35%). Отношение $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cop}}$ увеличилось от 0.40 до 0.53, $V_{\text{Cycl}}/V_{\text{Cal}}$ — от 1.0 до 1.4. Эти незначительные изменения показателей статистически не подтверждены. Более показательными оказались данные для *L. macrurus*. Его численность для столба воды 0 – 70 м уменьшилась в 3 раза, для слоя гипolimниона – в 6 раз.

Долговременные исследования зоопланктона не выявили глубоких изменений в сообществе. По показателям зоопланктона водоем не приблизился к рангу эвтрофного типа не только по количественным показателям, но и по таксономическому составу, где среди массовых видов отсутствовали индикаторы эвтрофии. Статус пелагиали Ладожского озера, включающей мелководную зону с заливами и слой гипolimниона, по-прежнему определяется как олиго-мезотрофный, а эпилимнион центрального района следует отнести к слабomezотрофному (Андроникова, 2013).

В составе **мейобентоса** (животные размером от 0.1 до 3 мм) выделяют следующие группы организмов: постоянные компоненты мейобентоса (нематоды, остракоды, гарпактициды, донные циклопы, тардиграды и др.); младшие возрастные стадии организмов макробентоса (олигохеты, хирономиды, моллюски и др.); донные стадии обитателей пелагиали (например, копеподитные стадии планктонных циклопов). К настоящему времени выявлено 324 видов и форм беспозвоночных, из которых 13 относится к *Nematoda*, 2 – к *Turbellaria*, 52 – к *Acari*, 51 – к *Oligochaeta*, 8 – к *Tardigrada*, 35 – к *Cyclopoida*, 15 – к *Harpacticoida*, 30 – к *Ostracoda*, 50 – к *Cladocera*, 68 – к *Chironomidae* (Курашов и др., 2013).

Встречаемость групп животных мейобентоса, за исключением хирономид, в открытой части озера довольно высока: (53 – 97)%, а для нематод – 100%. По численности (в среднем по озеру) преобладают нематоды (62.5%), доля гарпактицид и

циклопов – 11.8 и 14.5% соответственно, на остальные группы приходится в среднем 11.2% общей численности мейофауны. Наибольшую значимость по биомассе (21 – 22%) имеют три группы: *Nematoda*, *Cyclopoida*, *Oligochaeta*. Средняя численность мейобентоса в открытой зоне озера составляет 58.25 ± 5.70 тыс.экз. m^{-2} , а биомасса – 868 ± 136 мг m^{-2} (Курашов, 1994, 1997).

Мейобентос играет важную роль в процессах создания вторичной продукции зообентосом в озере. Наибольшее значение в этом процессе имеют организмы донной мейофауны в прибрежной зоне, где на их долю приходится 62.3% всей продукции, создаваемой мирными компонентами зообентоса. В более глубоких зонах озера вклад мейобентоса в общую продукцию бентоса снижается до 28 – 32%. Прибрежная зона характеризуется наибольшим участием мейобентоса (и всего зообентоса) в общих процессах трансформации вещества и энергии. Отношение продукции нехищного мейобентоса к первичной продукции планктона составило в этой зоне 2.64%, а для всего мирного зообентоса – 4.23%. С ростом глубин наблюдается закономерное снижение этих показателей. Это обусловлено тем, что даже при высоких значениях первичной продукции большая часть органического вещества минерализуется в толще воды планктонными сообществами и лишь небольшая часть достигает дна (Курашов, 2002).

Проводившиеся с начала 1980-х гг. исследования мейобентоса Ладожского озера застали время, когда большие площади озера содержали еще ненарушенные сообщества донной мейофауны. Изменения мейобентоса под влиянием антропогенного фактора наблюдались только в отдельных губах на юге Ладоги и некоторых заливах в северной шхерной зоне озера (Курашов, 1994).

До середины 1990-х гг. состав мейобентоса и его количественное развитие в открытых районах озера колебались в пределах незначительных межгодовых изменений. Повышение количественных показателей мейобентоса в период 1991 – 1994 гг. по сравнению с состоянием, наблюдавшимся до 1986 г., указывало на определенную тенденцию, но было статистически не достоверно и не сопровождалось изменением его видовой и трофической структур (Курашов, 2002). Особенностью результатов исследований за период 1998 – 2004 гг. является то, что в пробах из центральной зоны Ладоги (глубины от 50 до 220 м) стали обнаруживаться большие количества диапаузирующих циклопов (30 – 98% суммарной численности и биомассы мейобентоса) преимущественно рода *Cyclops*, чего в более ранние годы на этих станциях не

отмечалось. Структура мейобентоса с доминированием (или большой долей) диапаузирующих циклопов характерна для тех больших озер (или для отдельных участков в них), экосистема которых значительно трансформирована под воздействием антропогенного эвтрофирования и загрязнения. Кроме того наблюдалось значительное увеличение количественных показателей мейобентоса на станциях центральной части озера. Начиная с 2007 г. отмечалось снижение количественных показателей развития мейобентоса и резкое сокращение или полное исчезновение скоплений диапаузирующих циклопов в открытых районах озера. Структура сообщества стала близка к той, которая наблюдалась до 1990-х гг.

Прекращение образования скоплений диапаузирующих циклопов и снижение количественных показателей мейобентоса с середины 2000-х гг. по 2012 г. свидетельствует о переходе экосистемы озера в более благоприятное состояние (Курашов, Дудакова, 2013).

Ихтиофауну озера составляют 53 вида и разновидности рыб, по происхождению относящихся к ледниково-морским (ладожская рогатка), ледниковым реликтам (лосось, форель, палия, сиви, ряпушка, корюшка, минога и др.), южным формам (лещ, сырть, синец, густера, красноперка, жерех, сом, судак, и др.) и видам с широким географическим распространением (плотва, окунь, щука, налим и др.).

Для озера – холодного северного водоема – наиболее характерны лососевые и сиговые рыбы, распространенные по всей акватории, в отличие от южных форм, обитающих преимущественно в мелководной южной части озера.

Антропогенное воздействие на водоем снижает численность ценных рыб – лосося, форели, палии, озерно-речных сегов и других, а атлантический осетр и волховской сиг занесены в Красную книгу России.

В промысле ведущее значение имеют около 10 видов рыб, среди которых наиболее массовыми являются ряпушка, рипус и корюшка. Достаточно многочисленны также судак и различные формы озерных сегов.

При уменьшении запасов ценных долгоживущих рыб и рыб, размножающихся в реках, в уловах повышается удельный вес скороспелых видов с коротким жизненным циклом, что снижает рыбопродуктивность и качество уловов.

К наиболее продуктивным районам относится мелководная южная часть озера с глубинами до 15 – 20 м, где и сосредоточен основной промысел рыбы, а к наименее

продуктивным – северный шхерный район. В центральном районе озера от глубин 40 – 50 м до максимальных промысловое скопление рыбы отсутствует (Атлас..., 2002).

В целом можно отметить, что определенные изменения в биологических сообществах происходили в конце XX – начале XXI вв. в результате воздействия антропогенного фактора. Однако в настоящее время природные процессы продолжают оставаться определяющими в формировании и функционировании биоценозов озера. Это происходит из-за того, что, являясь огромным глубоководным водоемом с замедленным водообменом, Ладожское озеро по природе своей обладает высокой устойчивостью к внешним воздействиям. Гомеостаз озерной экосистемы также поддерживается за счет внутренних структурных перестроек сообществ гидробионтов, что приводит к стабильному состоянию озерной биоты. Характерные изменения сообществ гидробионтов под воздействием антропогенного фактора наиболее сильно проявляются в зонах, прилегающих к источникам повышенной антропогенной нагрузки (Ладога, 2013).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы по макробентосу, собранные автором при комплексном исследовании Ладожского озера, проводимом Институтом озероведения РАН.

Материал включает:

1. Серии проб (29 съежек), отобранных по всей акватории озера с 1994 г. по 2012 г. во время рейсов НИС «Талан». Отбор проб осуществлялся летом – осенью (июнь – ноябрь, табл. 2.1.);
2. Серию проб, взятых в 2004 г. (с мая по ноябрь) в бухте Петрокрепость на ст. 114;
3. Мониторинговые съёмки 1 – 2 раза в год в Щучьем заливе с 1994 по 2012 г.;
4. Съёмки литоральных рейсов в 2006 г. и 2009 г.

Схема точек отбора проб в открытых районах озера показана на рисунке 2.1., характеристика станций приведена в приложении А. Места расположения исследованных местообитаний литоральной зоны представлены на рисунке 2.2., описание биотопов литоральной зоны – в приложении В.

Всего за период исследования собрано 510 количественных проб: 434 пробы на 80 станциях открытой части озера, 45 проб на 3 станциях Щучьего залива, 31 проба в зарослях макрофитов по всему периметру озера.

При обобщении и анализе данных учитывалось районирование озера на шесть лимнических районов: впадины, глубоководный, склоновый, район озерного уступа, переходный и мелководный (Науменко, 1995). В литорали озера придерживались зонирования ее на три геоботанических района: южный, открытых берегов (с подразделением на западный и восточный) и шхерный (Raspopov et al, 1996).

В открытой части озера и в Щучьем заливе для сбора макробентоса на песчаных грунтах применялся дночерпатель Петерсена, на илистых – Экмана-Берджа (площадь захвата $1/40 \text{ м}^2$; по 2 выемки в каждой точке). Пробы грунта промывались через капроновый газ № 38 (размер ячеи 168 мкм) и разбирались в полевых условиях. Макробеспозвоночные фиксировались 70% этиловым спиртом. Через 2 – 3 месяца после фиксации (когда беспозвоночные в пробах достигали постоянного веса) проводилась разборка проб по систематическим группам, подсчет и взвешивание.

Таблица 2.1. Периоды сборов в открытых районах озера и количество собранного материала, использованного в работе.

Период исследования (год, месяц)		Количество проб
1994	июль – октябрь	11
1995	сентябрь	9
1996	август – октябрь	20
1997	август	25
1998	сентябрь – октябрь	12
1999	сентябрь – ноябрь	22
2000	июль – сентябрь	27
2001	август – октябрь	23
2002	сентябрь – ноябрь	31
2003	сентябрь – октябрь	21
2004	октябрь	8
2004	сезонные наблюдения	18
2005	август – сентябрь	19
2006	июль – август	24
2007	июль – октябрь	34
2008	июль – октябрь	26
2009	июнь – август	40
2010	август	24
2011	июнь	22
2012	август – сентябрь	18

Отбор проб в зарослях макрофитов осуществлялся с помощью пробоотборника Панова-Павлова (трубы из листового железа с площадью захвата 0.125 м² (Панов, Павлов, 1986)). Данный прибор позволяет собрать количественные пробы беспозвоночных, обитающих как на грунте, так и среди растений. На двух литоральных станциях в Щучьем заливе пробы отбирались с помощью пластиковой трубы с площадью захвата 0.08 м², модифицированного пробоотборника Панова-Павлова (Барков, 2006). Пробы промывались через капроновый газ с диаметром ячеек 125 мкм и

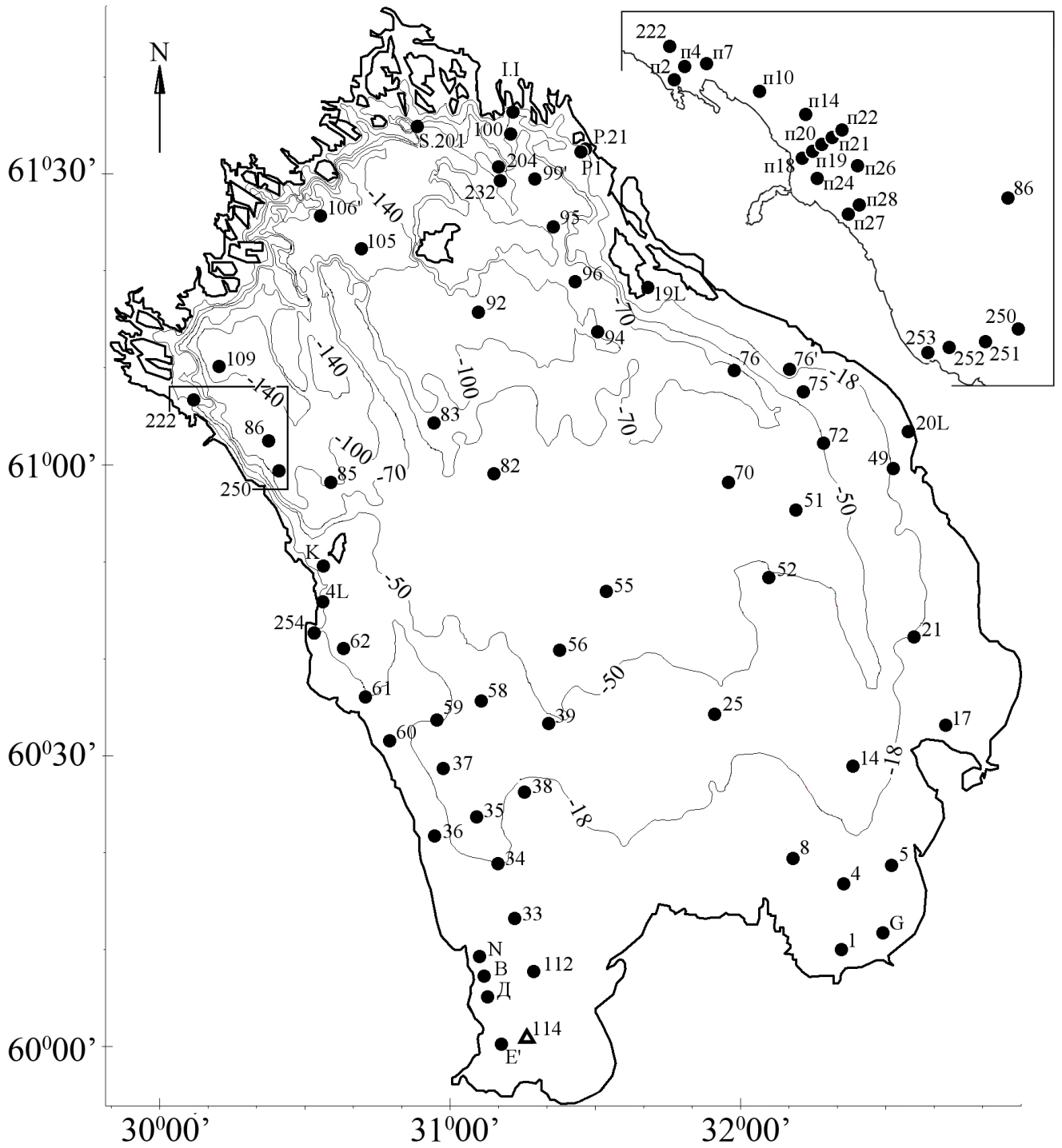


Рисунок 2.1. Схема станций отбора проб макробентоса в Ладожском озере.

Цифры – номера станций; линии с цифрами – изобаты глубин.

Треугольник – точка сезонных исследований в 2004 г.

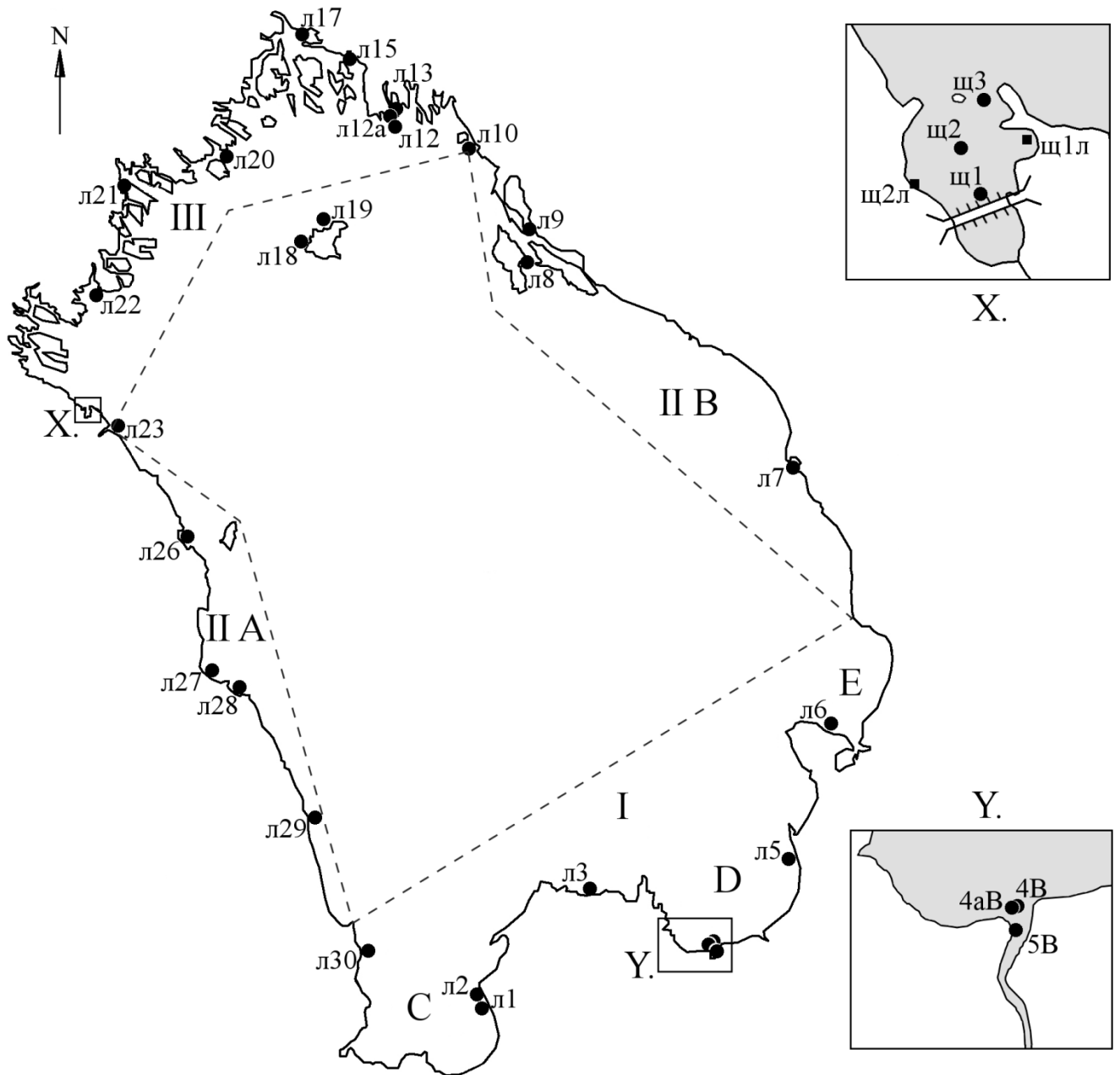


Рисунок 2.2. Схема расположения станций в литоральной зоне озера.

X. Щучий залив (ст. щ1 – у дамбы, ст. щ2 – в центре, ст. щ3 – на выходе из залива; ст. щ1л и щ2л – литоральные станции).

Y. Литораль Волховской губы.

Южные заливы озера: С – Бухта Петрокрепость, D – Волховская губа, E – Свирская губа.

Геоботанические районы озера: I – южный; II – район открытых берегов (A – западный, B – восточный); III – северный шхерный.

фиксируются 4% формальдегидом. В лаборатории пробы разделяли на фракции с помощью набора почвенных сит с отверстиями диаметром от 2 до 10 мм. Сита ставили в сачок, куда попадали самые мелкие беспозвоночные. Промытые крупные фракции пробы, оставшиеся на почвенных ситах, разбирали целиком в кювете с чистой водой. Мелкую фракцию просматривали под биноклем в счетной камере. Беспозвоночных сортировали по группам, подсчитывали количество особей и определяли биомассу беспозвоночных.

Масса обнаруженных животных в обоих случаях определялась на торсионных весах ВТ-500. Перед взвешиванием беспозвоночных обсушивали на фильтровальной бумаге.

Для определения видовой принадлежности донных организмов использовались следующие определительные таблицы: В.Я. Панкратовой (1970, 1977, 1983), О.В. Чекановской (1962), Определитель пресноводных ... (1977), В. И. Попченко (1988), Т. Timm (1999), С.Г. Лепневой (1964, 1966).

Для характеристики состояния сообществ донных беспозвоночных учитывали видовой состав, число видов, частоту встречаемости (f , %), численность, (N , экз. m^{-2}), биомассу (B , г m^{-2}), индекс видового разнообразия Шеннона (H , бит экз. $^{-1}$), индекс выровненности Пиелу (P). Биологические характеристики (численность и биомасса) были выражены как средняя арифметическая $\pm SE$ (стандартная ошибка).

Индексы рассчитывались по формулам:

$$\text{Индекс видового разнообразия Шеннона (H, бит экз.}^{-1}\text{)} - H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i,$$

где n – количество видов, p_i – отношение численности вида к общей численности всех видов в пробе.

$$\text{Индекс выровненности Пиелу (P)} - P = \frac{H}{\log_2 n},$$

где H – значение индекса Шеннона, n – количество видов в пробе.

Для оценки качества вод и в различных районах озера использовали интегральный индекс Балускиной (Балускина, 1997), в который включены: индекс сапротоксности Яковлева, биотический индекс Вудивисса в модификации Яковлева, хирономидный индекс Балускиной (Балускина, 1987) и олигохетный индекс Гуднайта и Уитлея (Goodnight, Whitley, 1961).

Расчет индекса сапротоксности Яковлева (St) проводился по формуле:

$$St = \frac{\sum_{i=1}^k (St_i \times n_i)}{\sum_{i=1}^k n_i},$$

где St_i – значение индекса сапротоксности индикаторного вида, n_i – количество особей индикаторного вида, k – число выбранных видов-индикаторов. Величины сапротоксности видов брали из работы В.А. Яковлева (1988).

Хирономидный индекс Балушкиной (Kch) вычисляли по формуле:

$$Kch = \frac{\alpha_t + 0,5 \alpha_{ch}}{\alpha_{or}},$$

где $\alpha = N + 10$; N – относительная численность особей всех видов данного подсемейства в процентах от общей численности особей всех хирономид; α_{or} – относительная численность личинок п/сем. Orthocladiinae и Diamesinae; α_t – численность Tanypodinae; α_{ch} – численность Chironominae.

Индекс Гуднайта и Уитлея (No/Nc) равен отношению численности олигохет (No) к суммарной численности зообентоса (Nc) в процентах. Значение биотического индекса (BI) дается по таблице предложенной В.А. Яковлевым (1988). Для расчета интегрального показателя Балушкиной индексы St , Kch , No/Nc и величина обратная индексу Вудивисса в модификации Яковлева ($1/BI$) были выражены в процентах от их максимального возможного значения, а затем суммированы.

В Щучьем заливе и близлежащей акватории озера использовали индекс «разности выравниности» (D_E) (Денисенко, 2006) . Формула расчета индекса представлена в разделе 6.2.

Для изучения связей в бентосных сообществах, а также влияния различных факторов среды использовали методы многомерной статистики (кластерный, факторный анализ методом главных компонент).

Для оценки достоверности различий между периодами наблюдений использовали метод дисперсионного анализа. Перед статистической обработкой данные преобразовывали путем логарифмирования $\ln(x+1)$.

Весь массив собранного и обработанного материала был обобщен в виде электронной базы данных, созданной в пакете MS Excel.

Для обработки полученных данных и графического представления статистических связей был использован стандартный пакет Statistica 8.0 для Windows.

ГЛАВА 3. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ МАКРОБЕНТОСА

Первые сведения о донной фауне Ладожского озера относятся к 1819 г., когда Ламарк (Lamarck, 1819) опубликовал описание моллюска *Anodonta sulcata* Lam. из этого водоема. Позднее появляется ряд публикаций, вызванных интересом к дискуссии вокруг теории Ловена (Loven, 1863) о соединении в иольдиевое время Балтийского и Белого морей: исследования К.Ф. Кесслера (1868), О. Нордквиста (Nordquist, 1887), Н.Ю. Зоографа (1895). К изучению различных сторон экологии реликтовых беспозвоночных в Ладожском озере и к вопросу их проникновения в этот водоем исследователи неоднократно обращались и в более поздние годы – С. Экман (Ekman, 1920), С. Сегерштреле (Segerstrelé, 1957), О.Н. Гордеев (1952), Р.С. Деньгина и Г.А. Стальмакова (1968), Л.М. Сушня и др. (1986) и З.С. Кауфман (2011).

В связи со строительством водопровода для Петербурга в составе специальной экспедиции по изучению качества воды в Ладожском озере А.С. Скориковым (1911) был собран и опубликован материал по зоопланктону и зообентосу южной части озера. В работах начала XX в. представлены сведения о ручейниках (Silfvenius, 1906), турбелляриях (Насонов, 1917), моллюсках (Lindholm, 1911), водных насекомых (Римский-Корсаков, 1925) и олигохетах (Svetlov, 1936).

В 1930-е годы началось исследование озера как рыбохозяйственного водоема. Работы по зообентосу были проведены Ц.И. Иоффе (1948), давшей первое описание донных биоценозов озера (за исключением северных глубоководных районов) и опубликовавшей первые списки его донной фауны. Роль бентоса в питании рыб представлена в статьях М.П. Сальдау (1940, 1956); И.И. Соколовым (1956) подробно описана бентофауна литорали южной части озера.

С 1956 по 1963 гг. по результатам комплексной экспедиции Лаборатории озероведения АН СССР было составлено подробное описание биоценозов дна, дан список видового состава бентоса, а также сведения о его численности и биомассе в различных районах озера. Особое внимание было уделено донной фауне северных шхер (Стальмакова, 1961, 1962, 1968). Подробно были изучены макрофитные ассоциации и связанные с ними беспозвоночные (Распопов и др., 1968).

С 1975 г. Институтом озероведения РАН продолжено исследование бентоса Ладожского озера (Слепухина, 1986; Меншуткин и др. 1987; Slepukhina, 1990;

Slepukhina et al, 1996). В изучении беспозвоночных литоральной зоны принимали участие сотрудники Зоологического института РАН (Rasporov et al, 1996; Kurashov et al, 1996; Panov, 1996); работы в южной части озера проводились ГосНИОРХом (Сношкина, 1988; Lavrentieva et al, 2000). В северных районах в 1990-е годы регулярные наблюдения за зообентосом велись сотрудниками Карельского научного центра (Kovalenko et al, 1995, Полякова, 1998). Таким образом, к настоящему времени донные биоценозы озера изучены достаточно полно.

Подробный список видов зообентоса опубликован в работах предыдущих исследователей. С.В. Герд (1946) приводит 403 вида и форм донных беспозвоночных. Г. А. Стальмакова (1968) отмечает 385 видов донных организмов. Списки видов в данных работах составлены с учетом фитофильной фауны и мелкоразмерной группы бентоса – мейобентоса.

Всего за период исследований 1994 – 2012 гг. в составе донной и фитофильной фауны макробентоса нами отмечено 259 таксонов животных, из которых наиболее широко представлены хирономиды (83 вида и форм), олигохеты (45 видов), моллюски (26 двустворчатых и 17 видов брюхоногих), ручейники (24 вида). Зарегистрировано также 10 видов пиявок, 9 – жуков, по 7 видов амфипод и поденок, 7 – двукрылых (без хирономид), 4 – водных клопов, 3 – турбеллярий, по 2 вида изопод, пауков и стрекоз, а также по одному виду мизид, ногохвосток, вислоккрылок и сетчатокрылых. До вида не определялись группы Hydridae, Mermithidae, Hydracarina, Lepidoptera, некоторые Enchytraeidae, Diptera и Turbellaria. Большинство встреченных видов имеет широкое географическое распространение (всесветное, Голарктика, Палеарктика). Список видового состава донных беспозвоночных приводится в приложении С.

На долю олигохет приходилось 17% видового состава всей фауны. По составу преобладали представители семейств Naididae, Tubificidae. В профундали озера, отличающейся однородностью внешних условий, постоянным компонентом бентоса были люмбрикулиды *Lamprodrilus isoporus* и *Stylodrilus heringianus*, а также тубифициды *Spirosperma ferox*. Наиболее широко распространенным видом является *L. isoporus*. П.Г. Светлов (Svetlov, 1936) и Ц.И. Иоффе (1948) относят этот вид к гляциально-пресноводным реликтам. На всех глубинах также были отмечены тубифициды р. *Limnodrilus*, *Potamothrix hammoniensis* и Tubificidae gen. sp. juv.

В сублиторали и нижней литорали наблюдается более богатый видовой состав олигохет. К видам, обычным для центральных районов озера (*S. heringianus*, *L. isoporus*, *S. ferox*), здесь добавляются *Psammoryctides albicola*, *P. barbatus*, *Isochaetides michaelsoni*, а также *Uncinails uncinata* и другие *Naididae*. Крупные тубифициды *Tubifex newaensis* не обитают на значительных глубинах, и предпочитают песчаные грунты и заиленные пески. В наших сборах они встречались до 29 м в южной части озера.

Прибойное песчаное побережье озер является малоблагоприятным для жизни олигохет. На подвижных песках литорали они нередко отсутствуют вовсе (Попченко, 1988). Изредка в таких условиях могут встречаться *Stylaria lacustris*, *Propappus volki* и мелкие энхитреиды.

Наиболее богата и разнообразна фауна олигохет в зарослях макрофитов. Очень многочисленны здесь наидиды. На поверхности грунта наиболее часты *Nais barbata*, *N. variabilis*, *N. communis*. В илистом грунте среди корней растений преобладают тубифициды (*Limnodrilus udekemianus*, *L. hoffmeisteri*, *S. ferox*, *Tubifex ignotus*), люмбрикулиды (*Lumbriculus variegatus*) и энхитреиды. С обрастаниями стеблей и листьев макрофитов связаны *S. lacustris*, *Ophidonais serpentina* и другие.

В наших сборах ресничные черви иногда отмечались на песчано-илистой сублиторали в южных районах озера. Наибольшее развитие этой группы было приурочено к прибойной каменисто-песчаной литорали озера, там чаще других наблюдались *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria torva*, *Polycelis nigra*.

Hirudinea представлены 10 видами. Из пиявок в открытых районах озера до глубин 28 м в южной части озера встречалась *Piscicola geometra*, а на песчаных мелководных биотопах эпизодически – *Helobdella stagnalis* (глубины до 38 м на ст. 222) и *Erpobdella octoculata* (глубины до 8 м на ст. 8). Наибольшее разнообразие пиявок наблюдалось в литорали озера, где наиболее многочисленны *H. stagnalis* и *E. octoculata*.

В сборах выявлено 43 вида моллюсков: 26 двустворчатых и 17 брюхоногих. В открытых районах озера моллюски встречались в основном до глубин 30 м и были представлены видами *Euglesa henslowana*, *E. casertana*, *E. nitida*, *E. lilljeborgi* и *Conventus conventus*. В профундали озера на глубинах более 50 м изредка попадались только *C. conventus*. В южных мелководных бухтах среди двустворчатых моллюсков обычны виды сем. Sphaeriidae (р. *Sphaerium*, *Amesoda*), Pisidiidae (р. *Pisidium*, *Neopisidium*) и Euglesidae (р. *Euglesa*). В прибрежье в приустьевых участках рек

отмечались также моллюски сем. Unionidae. Среди Gastropoda обычны затворки р. *Valvata*.

В литорали в зарослях макрофитов отмечалась более разнообразная фауна моллюсков. Здесь возрастает роль брюхоногих моллюсков, большая часть которых принадлежала родам *Lymnaea*, *Anisus*, *Bithynia*, *Planorbis*, *Valvata*, *Viviparus*. Широко распространены двустворчатые моллюски *Pisidium amnicum*, *Sphaerium corneum* и р. *Euglesa*.

Своеобразие фауны Ладожского озера придает наличие реликтовых ракообразных: мизиды *Mysis oculata var. relictata*, изоподы *Saduria entomon*, а также амфипод *Monoporeia affinis*, *Pallasiola quadrispinosa* и *Relictocanthus lacustris*.

M. relictata – представитель пресноводной и солоновато-водной фауны ракообразных, имеет широкое распространение в северных регионах Евразии и Америки. Охотясь за ветвистоусыми и веслоногими рачками или спасаясь от рыб, мизиды совершают вертикальные миграции в водной толще (Яковлев, 2005). Это эвритермный вид, у которого сохранилась способность размножаться при низкой температуре (Деньгина, Стальмакова, 1968). Температурный оптимум мизиды находится в пределах 6 – 12°C. Она чувствительна к недостатку кислорода в воде, обычно встречается в водах с содержанием растворенного кислорода не ниже 65%, кислородный оптимум 80 – 100% (Гордеев, 1965). Учитывая способность этого вида совершать активные миграции реально оценить количественное развитие популяции мизиды довольно трудно. В наших дночерпательных пробах она отмечалась единично, ее биомасса варьировала в пределах 0.04 – 0.58 г м⁻². Схожие величины получены и для Онежского озера, где этот показатель в период 2001 – 2006 гг. не превышал 0.54 г м⁻² (Рябинкин, Полякова, 2008).

Ледниково-морской реликт *S. entomon* (морской таракан), представитель отряда Isopoda, кроме Ладожского озера в Фенноскандии известен для шведских озер Веттерн и Мелар (Кауфман, 2005). *S. entomon* изредка встречалась на глубинах 29 – 52 м вдоль западного берега от Приозерска до устья р. Бурной на заиленных песках и илах, единично – у восточного берега на глубине 54 м (ст.76) и на глубине 220 м в северной части озера (ст.105). Температура придонного слоя в местах обитания *S. entomon* равнялась 4.38 – 5.23°C, содержание кислорода составляло 82 – 86% насыщения.

Вторым представителем отряда Isopoda, не входящим в комплекс реликтовых

ракообразных, является широко распространенный по всей Европе вид *Asellus aquaticus*. Излюбленными местами обитания водяного ослика являются затишная зарослевая литораль на глубинах 0.1 – 2 м, хотя рачок обычен и в открытой нижней литорали. Так в наших сборах в Волховской губе он встречался на глубине 12 м.

Самым массовым видом среди реликтовых амфипод является *M. affinis*. В Ладожском озере она наблюдалась на всех типах грунтов в широком диапазоне глубин (3 – 230 м). Это холодолюбивый вид, хотя может переносить прогревание воды до 20 – 20.5 °С. Температурный оптимум *M. affinis* 10 – 13°С летом и 2 – 4°С зимой. Оптимальные кислородные условия 95 – 97% насыщения. В озерах Карелии она обитает при содержании кислорода не ниже 50 – 60% насыщения. (Гордеев, 1965). Однако имеется ряд сведений, показывающих, что эти реликты способны обитать при низком содержании растворенного кислорода – 1 – 2 мг л⁻¹ (Сущеня и др., 1986).

P. quadrispinosa – единственный вид реликтовых ракообразных, для которого не установлена морская родственная форма. Этот рачок является гляциально-пресноводным реликтом. В отличие от других реликтовых амфипод *P. quadrispinosa* шире адаптирован к температурным условиям и к содержанию в воде растворенного кислорода, могут жить при меньшем насыщении воды кислородом (до 60%). В озерах Карелии они обитают в мелководье даже при температуре до 22.5°С, предпочитая температуру воды в 7 – 12°С (Гордеев, 1965).

R. lacustris – холодолюбивый вид, населяющий глубокие олиготрофные озера Фенноскандии. В Ладожском озере этот бокоплав встречается крайне редко, преимущественно на глубинах 30 – 50 м. В настоящее время *R. lacustris* рассматривается, как исчезающий вид и занесен в Красную книгу Карелии. В Онежском озере считается вымирающим реликтом (Рябинкин, Полякова, 2008). В то же время, по мнению З.С. Кауфмана (2011) степень развития осморегуляции пресноводной формы *R. lacustris* очень близка к морской, что свидетельствует о его сравнительно недавнем вселении в пресные водоемы и еще недостаточной адаптации к условиям существования в них. Именно это определяет их малочисленность и редкую встречаемость.

До 1980-х годов в Ладожском озере обитало четыре вида амфипод: три ледниковых реликта перечисленных выше и один вид пресноводного происхождения обитатель каменистой литорали озера *Gammarus lacustris* Sars. В последние десятилетия наблюдается увеличение видового разнообразия амфипод, в основном из-за расширения

ареалов видов байкальского и понто-каспийского происхождения. Проникновению амфипод в озеро способствовали факторы в той или иной степени связанные с деятельностью человека.

В настоящее время в фауне озера прибавилось 4 вида амфипод. Первым новым видом стал байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Панов, 1994). Вектором первичной инвазии *G. fasciatus* в различные регионы России послужили намеренные интродукции с целью улучшения кормовой базы рыб. Этот вид после самопроизвольного вселения из озер Карельского перешейка в первой половине 1980-х годов XX столетия занял доминирующее положение в большинстве литоральных биоценозов озера (Panov, 1996; Курашов и др., 2006б). Другой байкальский вид *Micruropus possolskii* был обнаружен нами в 2012 г. в заливе Щучий (Барбашова и др., 2013). Скорее всего, в результате случайной непреднамеренной интродукции *M. possolskii* был занесен в бассейн Ладожского озера вместе с *G. fasciatus* и в дальнейшем проник в озеро.

Появлению в озере представителей понто-каспийского комплекса, вероятно, способствовал ряд причин: интенсификация судоходства, климатические изменения, повышенная минерализация воды в Волховской губе. В 2006 г. в этом районе озера был встречен *Pontogammarus robustoides* (Kurashov, Barbashova, 2008), а в 2009 г. – *Chelicorophium curvispinum* (Курашов и др., 2010). Ареал обитания этих чужеродных амфипод пока ограничен границами Волховской губы.

Вместе с тем в озере стал редок *G. lacustris*, который ранее был широко распространенный на каменистой слабоприбойной литорали озера (Кузьменко, 1964, Стальмакова, 1968). Его ареал обитания сузился, так как во многих местообитаниях его заместил *G. fasciatus*. Именно после вхождения в состав сообществ зообентоса озера байкальского эндемика было отмечено значительное снижение численности, и даже исчезновение аборигенного *G. lacustris* (Слепухина и др., 2000, Panov, Berezina, 2002). *G. lacustris* до сих пор в единичных экземплярах отмечается в различных местообитаниях литорали озера. В 2000 г. *G. lacustris* был встречен в Волховской губе, заливе Хауккалаhti и у о. Ваалам, а в 2005 г. – только в районе залива Хауккалаhti (Berezina et al, 2009). *G. lacustris* также регистрировался на валунной и каменистой литорали о. Валаам в 2002 г. (Курашов и др., 2006б) и в 2011 – 2012 гг. (Зуев, Зуева, 2013). В наших сборах *G. lacustris* не был обнаружен.

Представители класса Insecta занимают одно из ведущих мест (54% общего числа видов) в донной фауне озера, однако фактически не обитают в глубоководной зоне озера. В мелководных южных бухтах, вдоль западного и восточного побережий на песчаных биотопах эпизодически встречались личинки поденок, ручейников и хелеид.

В литоральных биотопах озера из ручейников обычны *Oecetis lacustris* и *Phryganea bipunctata*. Три вида поденок *Cloen depterum*, *Caenis macrura* и *Baetis sp.* чаще других отмечались на исследованных биотопах. Наиболее встречаемый вид водных клопов *Sigara sp.* Из отряда Coleoptera более широкое распространение имеют виды р. *Donacia* и *Gyrinus marinus*.

Отряд Diptera (35% всей фауны) – самая многочисленная и разнообразная группа в классе насекомых. Доля видового богатства хирономид составила 32% общего видового списка макробеспозвоночных.

Хирономиды редко наблюдались на глубинах более 50 м. В северной глубоководной и в центре озера наиболее типичными представителями хирономид являются *Trissocladius parataticus* и *Paracladopelma camptolabis* гораздо реже встречался *Heterotrissocladus grimshawi*.

На глубинах до 50 м кроме видов, характерных для более глубоких зон озера, обычны представители подсем. Orthoclaadiinae – *Pseudodiamesa bathyphila*, *Heterotrissocladus marcidus*, *Limnophyes karelicus*; подсем. Chironominae – *Polypedilum scalaenum*, *Harnischia curtilamellata*, *Tanytarsus sp.*, *Micropsectra praecox* и подсем. Tanypodinae – *Procladius choreus*, *P.ferrugineus*, *Ablabesmia sp.*

В фауне хирономид литоральной зоны в зарослях макрофитов наиболее часты виды подсем. Orthoclaadiinae – *Cricotopus silvestris*, *C. algarum*, *Synorthocladus semivirens*, *Psectrocladius psilopterus*; подсем. Chironominae – *Glyptotendipes glaucus*, *Microtendipes pedellus*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Demicryptochironomus vulneratus*, *Pentapedilum exectum*, *Endochironomus albipennis*, *Tanytarsus gregarius*, *Paratanytarsus lauterborni*, *Cladotanytarsus mancus* и подсем. Tanypodinae – *Ablabesmyia monilis*, *P. ferrugineus*.

Семейства двукрылых Limoniidae, Heleidae, Rhagionidae, Tabanidae и Chaoboridae в литорали озера представлены 1 – 2 видами, которые встречались редко и в небольших количествах. Остальные группы беспозвоночных Mermithidae, Hydracarina, Aranei, а также отряды насекомых Collembola, Odonata, Megaloptera, Neuroptera, Lepidoptera отмечались эпизодически и их количественное развитие незначительно.

Известно, что небольшой возраст (8 – 9 тысяч лет) больших северных ледниковых озер не позволил сформироваться в них специфическому глубоководному комплексу видов (Стальмакова, 1968). В озере отсутствуют эндемичные виды и исторически сложившиеся фаунистические различия между зонами литорали и профундали.

В открытых районах озера на глубинах от 4 до 236 м донные животные представлены в основном 4 таксономическими группами: Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda и Mollusca. Малощетинковые черви – самая распространенная группа животных. Они обитают в озере на всех глубинах и типах грунтов. Встречаемость олигохет составила 99.5 %, хирономид – 88.5%, амфипод – 77%, моллюсков – 34.8%. Сравнивая наши данные с материалами базы данных за период 1976 – 1984 гг. (Меншуткин и др., 1987) можно отметить, что встречаемость основных групп в целом осталась прежней, а комплекс доминирующих видов не изменился (табл. 3.1).

Число таксонов сокращается по мере увеличения глубины. Для открытых районов озера характерен бедный видовой состав донной фауны, особенно ниже изобаты 50 м. Минимальное количество таксонов (10) обнаружено в глубоководном районе, максимальное (121) – в мелководном районе. Наибольшее видовое разнообразие отмечалось в Волховской губе (индекс Шеннона 3.08 ± 0.07 бит экз.⁻¹) и бухте Петрокрепость (2.8 ± 0.07 бит экз.⁻¹).

В целом, видовой состав макробентоса с середины XX века не претерпел существенных изменений в открытых районах озера и обогатился в литоральной зоне за счет инвазии и развития амфипод байкальского и понто-каспийского происхождения.

Таблица 3.1. Встречаемость (%) основных групп и видов макробентоса в открытых районах озера за периоды 1976 – 1984 гг. (Меншуткин и др., 1987) и 1994 – 2012 гг. (наши данные).

Группы	Виды	Период исследования	
		1976 – 1984 гг.	1994 – 2012 гг.
Oligochaeta		92.9	99.5
	<i>Lamprodrilus isoporus</i>	36.3	82.3
	<i>Stylodrilus heringianus</i>	10.8	57.1
	<i>Spirosperma ferox</i>	35.8	52.1
	<i>Tubifex newaensis</i>	16.1	25.3
Chironomidae		72.4	88.5
	<i>Trissocladius parataticus</i>	15.8	37.1
	<i>Pseudodiamesa bathyphila</i>	12.6	29
Amphipoda		65.0	77.0
	<i>Monoporeia affinis</i>	56.8	72.4
	<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	7.4	13.8
Mollusca		14.2	34.8
Varia		13.4	11.8
Объем выборки		380 проб	434 проб

ГЛАВА 4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОБЕНТОСА ОТКРЫТЫХ РАЙОНОВ ОЗЕРА

4.1. Количественное развитие, структура и особенности распределения донных беспозвоночных

Отдельные лимнические районы отличаются как по абсолютным значениям количественных показателей, так и по соотношению основных групп макробентоса.

Впадины (глубины более 140 м) находятся в северной части озера. Дно впадин покрыто илами. В этом районе пределы колебания численности составили 40 – 1656 экз. м⁻², биомассы – 0.04 – 3.76 г м⁻². Преобладали олигохеты (в среднем 94 % численности и 95 % биомассы). Олигохеты были представлены как видами олигосапробного и β-мезосапробного комплексов *Lamprodrilus isoporus*, *Stylodrilus heringianus*, *Spirosperma ferox*, так и α-мезосапробного – *Limnodrilus sp.* и *Potamothrix hammoniensis*, причем доля α-мезосапробных видов олигохет значительна (в среднем 41% численности олигохет). В 1998 г. впервые в этом районе была обнаружена *Saduria entomon*, в 2000 г. – *Trissocladius parataticus* и *Monoporeia affinis*. Наиболее высокая биомасса бентоса отмечалась в сентябре 2000 г. на ст. 106' (3.76 г м⁻²). Такая величина биомассы была связана с развитием *L. isoporus*, вклад которого составил 91%.

Глубоководный район (глубины 100 – 140 м) с илистыми грунтами также как и впадины характеризуется постоянно низкими температурами воды у дна (+2° – +5 °С) и бедным видовым составом донных сообществ. Здесь количественные показатели изменялись в пределах: 80 – 2140 экз. м⁻²; 0.04 – 5.82 г м⁻² (таблица 4.1.1). Доминировали олигохеты (68% численности и 73% биомассы). Их видовой состав близок к таковому во впадинах. Представители амфипод (*M. affinis*) и хирономид (*T. parataticus*, *P. camptolabis*) редки.

Для **склонового района** (глубины 70 – 100 м) характерны серые и коричневые илы иногда с рудными прослоями. Численность макробентоса колебалась от 40 до 3000 экз. м⁻², биомасса – от 0.04 до 8.78 г м⁻², при этом доля малощетинковых червей равнялась в среднем 48% общей численности и 52% биомассы (рис. 4.1.1, а). Обычны те же виды амфипод и хирономид, что и на более глубоких станциях. Если на глубинах более 100 м преобладали олигохеты, то с уменьшением глубин возрастала роль амфипод, так в

Таблица 4.1.1. Средние показатели численности (N, $X \pm SE$, экз. m^{-2}), биомассы (B, $X \pm SE$, г m^{-2}) и пределы их колебания (min–max) макробентоса и его основных групп в различных районах озера в период с 1994 по 2012 гг.

Район		Total benthos	Oligochaeta	Chironomidae	Amphipoda	Mollusca	Varia
1		2	3	4	5	6	7
Впадины n – 22	N	451 ± 104 40 – 1656	424 ± 97 40 – 1520	11 ± 6 0 – 127	13 ± 6 0 – 100	2 ± 2 0 – 40	1 ± 1 0 – 20
	B	0.99 ± 0.23 0.04 – 3.76	0.942 ± 0.216 0.04 – 3.68	0.015 ± 0.007 0 – 0.127	0.025 ± 0.013 0 – 0.26	0.004 ± 0.004 0 – 0.08	0.002 ± 0.002 0 – 0.04
Глубоководный n – 19	N	493 ± 131 80 – 2140	337 ± 74 40 – 1240	21 ± 6 0 – 100	135 ± 58 0 – 840	– –	– –
	B	1.26 ± 0.34 0.04 – 5.82	0.92 ± 0.232 0.04 – 4.18	0.03 ± 0.01 0 – 0.18	0.309 ± 0.121 0 – 1.56	– –	– –
Склоновый n – 24	N	693 ± 156 40 – 3000	333 ± 70 40 – 1380	53 ± 9 0 – 140	304 ± 103 0 – 1900	2 ± 2 0 – 40	– –
	B	1.91 ± 0.44 0.04 – 8.78	0.986 ± 0.17 0.04 – 3.02	0.065 ± 0.011 0 – 0.2	0.857 ± 0.358 0 – 7.86	0.002 ± 0.002 0 – 0.04	– –
Озерного уступа n – 62	N	1115 ± 126 140 – 6140	391 ± 42 40 – 2380	91 ± 11 0 – 540	625 ± 85 40 – 3380	6 ± 4 0 – 260	1 ± 1 0 – 20
	B	3.03 ± 0.32 0.36 – 15.06	1.084 ± 0.086 0.16 – 4.1	0.098 ± 0.015 0 – 0.8	1.782 ± 0.229 0.04 – 8.86	0.006 ± 0.004 0 – 0.2	0.056 ± 0.039 0 – 1.76
Переходный n – 106	N	1989 ± 183 220 – 11440	605 ± 38 40 – 2360	201 ± 29 0 – 2580	1169 ± 160 0 – 10720	12 ± 3 0 – 260	2 ± 1 0 – 40
	B	5.04 ± 0.5 0.2 – 31.38	1.101 ± 0.072 0.1 – 4.08	0.214 ± 0.055 0 – 5.7	3.682 ± 0.465 0 – 28.56	0.017 ± 0.004 0 – 0.36	0.025 ± 0.013 0 – 1.1
Мелководный n – 201	N	1788 ± 120 20 – 10060	791 ± 66 0 – 6700	695 ± 64 0 – 5380	202 ± 34 0 – 4220	94 ± 15 0 – 1960	7 ± 2 0 – 240
	B	4.01 ± 0.34 0.01 – 28	1.829 ± 0.173 0 – 14.72	1.035 ± 0.14 0 – 14.36	0.606 ± 0.109 0 – 15.04	0.53 ± 0.1 0 – 9.18	0.013 ± 0.004 0 – 0.58

Таблица 4.1.1. продолжение

1		2	3	4	5	6	7
Участки мелководного района							
Бухта Петрокрепость n – 66	N	1721 ± 151 140 – 5560	680 ± 77 20 – 2600	735 ± 91 0 – 3680	171 ± 25 0 – 1280	128 ± 22 0 – 820	7 ± 2 0 – 80
	B	3.68 ± 0.44 0.18 – 19.8	1.758 ± 0.248 0.02 – 9.2	1.051 ± 0.231 0 – 10.26	0.433 ± 0.054 0 – 1.9	0.416 ± 0.125 0 – 7.12	0.018 ± 0.009 0 – 0.58
Волховская губа n – 54	N	2715 ± 299 560 – 10060	1261 ± 147 220 – 5340	1251 ± 174 20 – 5380	32 ± 10 0 – 420	164 ± 46 0 – 1960	6 ± 2 0 – 60
	B	6.89 ± 0.92 0.6 – 28	3.203 ± 0.422 0.14 – 14.72	2.205 ± 0.389 0.08 – 14.36	0.049 ± 0.016 0 – 0.58	1.416 ± 0.309 0 – 9.18	0.013 ± 0.005 0 – 0.22
Свирская губа n – 13	N	989 ± 142 200 – 2040	386 ± 60 20 – 760	557 ± 140 140 – 1660	18 ± 9 0 – 80	25 ± 7 0 – 60	3 ± 3 0 – 40
	B	1.93 ± 0.9 0.22 – 12.12	1.294 ± 0.835 0.1 – 10.82	0.509 ± 0.145 0.06 – 1.8	0.045 ± 0.024 0 – 0.24	0.078 ± 0.034 0 – 0.4	0.002 ± 0.002 0 – 0.03
Западный берег n – 56	N	1179 ± 200 20 – 6960	555 ± 138 0 – 6700	185 ± 29 0 – 920	415 ± 108 0 – 4220	19 ± 7 0 – 320	4 ± 2 0 – 80
	B	2.32 ± 0.45 0.01 – 16.82	0.808 ± 0.214 0 – 10.8	0.145 ± 0.041 0 – 2.04	1.331 ± 0.354 0 – 15.04	0.024 ± 0.009 0 – 0.32	0.008 ± 0.007 0 – 0.39
Восточный берег n – 12	N	1687 ± 470 220 – 4260	817 ± 296 80 – 2860	500 ± 198 20 – 1860	340 ± 133 0 – 1340	8 ± 4 0 – 40	22 ± 21 0 – 240
	B	3.09 ± 0.81 0.35 – 7.21	1.38 ± 0.558 0.12 – 5.94	0.398 ± 0.126 0.01 – 1.18	1.282 ± 0.439 0 – 4.72	0.02 ± 0.01 0 – 0.28	0.014 ± 0.014 0 – 0.16

Примечание: n– количество наблюдений

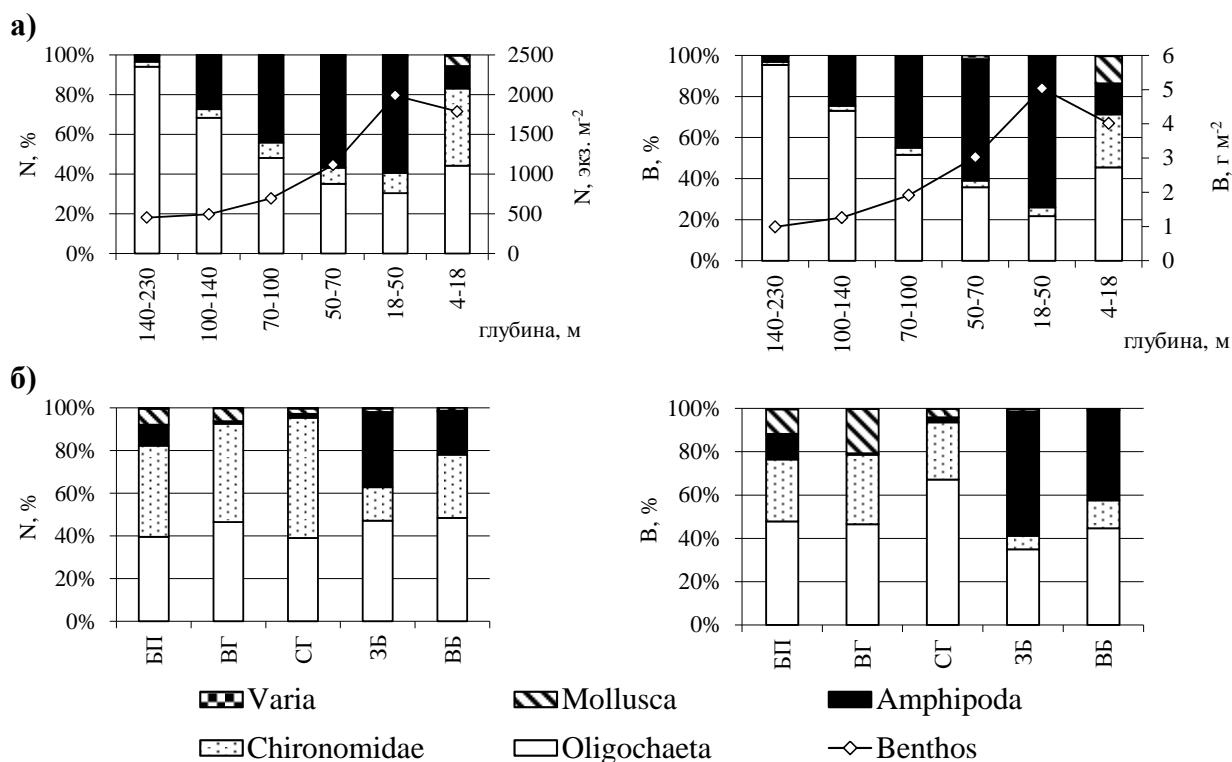


Рисунок 4.1.1. Структура сообщества макробентоса по численности (N) и биомассе (B) в открытых районах озера (усредненные данные за 1994 – 2012 гг.): а) на различных глубинах; б) на участках мелководного района (БП – бухта Петрокрепость, ВГ – Волховская губа, СГ – Свирская губа, ЗБ – западный берег, ВБ – восточной берег).

склоновом районе эта группа уже составляла 44% численности и 45% биомассы макробентоса. *M. affinis* – это единственный вид амфипод, который встречался ниже изобаты 60м.

В районе озерного уступа (глубины 50 – 70 м) дно покрыто различными илами (глинисто-алевритовые осадки часто с рудными прослоями или корками); температура воды у дна почти не меняется, на глубине 50 м она достигает 6°C. Численность донных беспозвоночных варьировала от 140 до 6140 экз. м⁻², а биомасса от 0.36 до 15.06 г м⁻². Существенную роль в бентофауне играли амфиподы, составляющие в среднем 56% численности и 59% биомассы, а также олигохеты – 35% и 36% соответственно. Доля хирономид мала (10% численности и 4% биомассы). Видовой состав схож с более глубоководными районами, но α-мезосапробные олигохеты *Limnodrilus sp.* и Tubificidae gen. sp. juv. встречались реже. Единственным представителем двустворчатых моллюсков был *Conventus conventus*. На глубинах более 50 м изредка попадались

изоподы *Saduria entomon*. На глубинах 29 – 54 м количественное развитие этой изоподы мало: средняя численность равнялась 20 экз. м⁻², а биомасса – 0.96 г м⁻².

Для **переходного района** (глубины 18 – 50 м) характерно большое разнообразие грунтов от серых тонких илов до песков различной крупности, а также сезонное изменение температуры придонной воды, что вызывает большое разнообразие обитающих здесь организмов. Район удален от источников загрязнения, это – место нагула промысловых рыб, в том числе и бентосоядных, для которых здесь достаточно пищи и благоприятный температурный режим. Кроме того, отмечается довольно высокое содержание кислорода у дна.

В этом районе наблюдался наиболее высокий уровень количественных показателей макробентоса (пределы колебания: 220 – 11440 экз. м⁻², 0.20 – 31.38 г м⁻²), что связано с массовым развитием реликтовых амфипод (в среднем 59% численности и 73% биомассы донных беспозвоночных). Преобладающим видом является *M. affinis*. Наибольшие количественные показатели этого ракообразного регистрировались на глубинах 18 – 50 м (рис. 4.1.2). За период 1994 – 2012 гг. в переходном районе озера его средняя численность составила 1120 ± 163 экз. м⁻² (пределы колебания 20 – 10720 экз. м⁻²), а биомасса – 3.30 ± 0.43 г м⁻² (0.02 – 28.56 г м⁻²). Максимальная биомасса *M. affinis* при численности 6400 экз. м⁻² отмечалась на глубине 29 м в южном районе озера (ст. 14) в июле 2000 г.

Бокоплав *Pallasiola quadrispinosa* обычно встречался на глубинах от 5 до 54 м. На данных глубинах его средняя численность равнялась 39 ± 4 экз. м⁻² (20 – 140 экз. м⁻²), средняя биомасса – 1.27 ± 0.33 г м⁻² (0.01 – 12.8 г м⁻²). *P. quadrispinosa* отмечалась значительно реже *M. affinis*, но его вклад в биомассу бывает довольно высок. Так, в 2000 г. в юго-восточной части озера (ст. 25) на глубине 33 м биомасса этого рачка достигала 12.8 г м⁻² при численности 120 экз. м⁻². Еще один представитель ледникового комплекса *Relictocantus lacustris* наблюдался крайне редко. В последний раз он регистрировался нами в 2000 г. на глубине 47 м в северо-восточной части озера на ст. 204, где его численность составила 40 экз. м⁻², а биомасса 0.2 г м⁻².

Мелководный район характеризуется нестабильными природными условиями (разнообразие грунтов, сезонный и суточный ход изменений температуры воды, повышенная динамика вод, колебания физико-химических параметров), что обуславливает неоднородность распределения донных биоценозов. Отдельные участки

озера (западное и восточное открытые побережья, южные губы) также отличаются по интенсивности антропогенного воздействия.

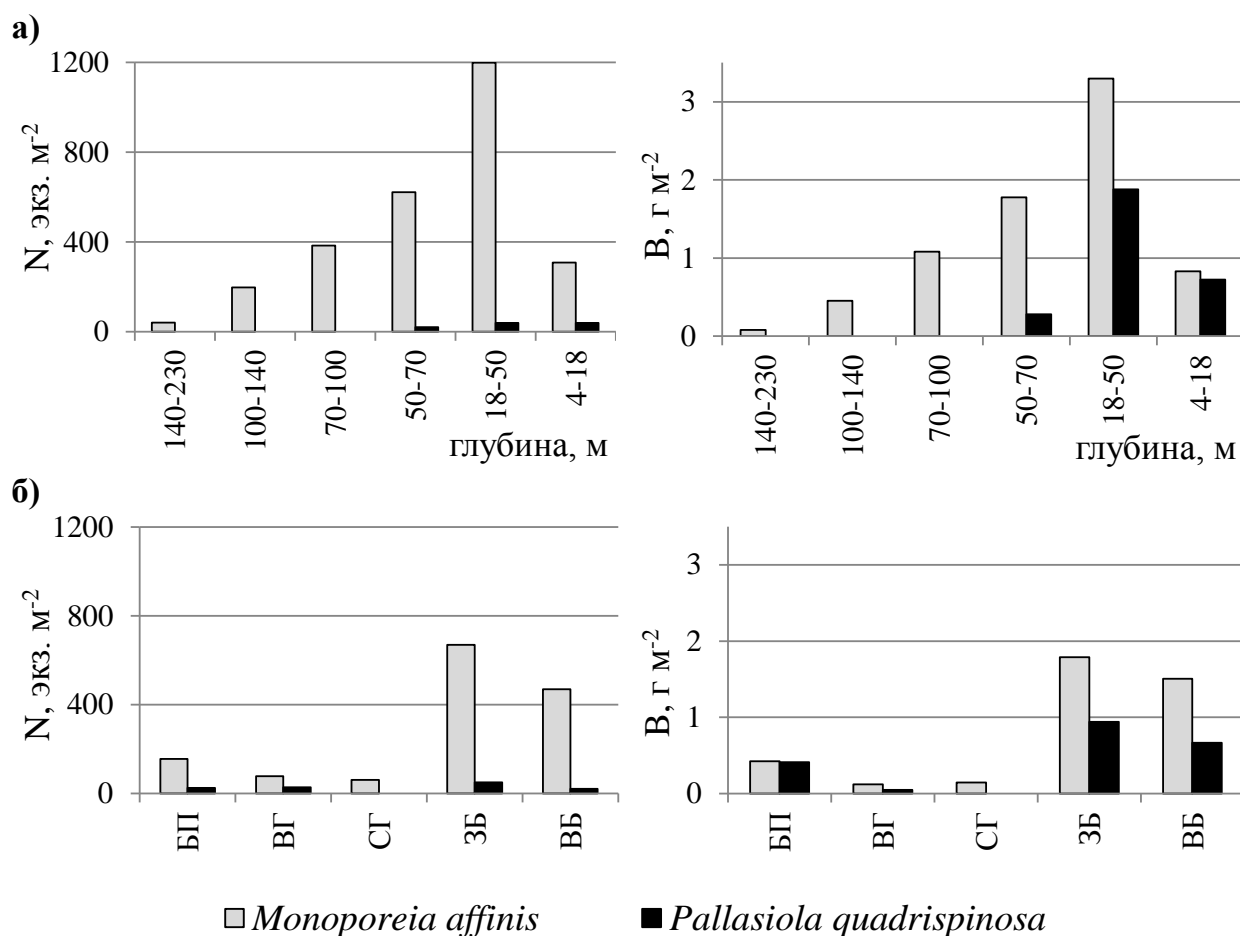


Рисунок 4.1.2. Распределение численности (N) и биомассы (B) некоторых видов амфипод (усредненные данные за 1994 – 2012 гг.): а) по глубинам; б) участкам мелководного района (сокращения как на рисунке 4.1.1)

В этом районе численность макробентоса изменялась в достаточно широком диапазоне от 20 до 10060 экз. м⁻², биомасса от 0.01 до 28 г м⁻². Здесь значительна доля олигохет (в среднем 44% численности, 46% биомассы) и хирономид (39% и 26% соответственно). На долю амфипод приходилось 11% численности и 15% биомассы всего бентоса. Вдоль всего побережья кроме реликтовых ракообразных *M. affinis* и *P. quadrispinosa* на глубинах до 15 м обитает байкальский вселенец *G. fasciatus*. В открытых районах озера (глубины 4 – 15 м) его количественные характеристики невелики – 155 ± 49 экз. м⁻², 0.24 ± 0.07 г м⁻², в отличие от литорали озера, где в

настоящее время в зарослях макрофитов биомасса *Gmelinoides* может достигать 50.75 г м⁻² (Барбашова, Курашов, 2011).

Бухта Петрокрепость – мелководный залив, расположенный в юго-западном районе прибрежной зоны озера. Площадь его составляет 867 км², объем водной массы – 6 км³, средняя глубина – 5.8 м (Гусаков, Петрова, 1992). Залив имеет свободный водообмен с озером и по своим гидрохимическим характеристикам не отличается от основной водной массы. Дно залива покрыто песчаными грунтами и каменистыми грядами. Гидрологический режим и характер седиментации в заливе определяется тем, что из него вытекает р. Нева (Рыбалко, Федорова, 1996). Условия существования бентоса в этом районе характеризуются большой изменчивостью, что и влечет за собой значительные флуктуации в его количественном развитии, соотношении групп и видов. По численности и биомассе на разных станциях центральной части бухты в разные годы преобладали олигохеты, хирономиды, либо амфиподы (Финогенова и др., 1999).

Уровень количественного развития бентоса в бухте Петрокрепость невысок: численность беспозвоночных варьировала от 140 до 5560 экз. м⁻², а биомасса – от 0.18 до 19.80 г м⁻². По численности в среднем преобладали олигохеты (40%) и хирономиды (43%), основу биомассы зообентоса составляли олигохеты (48%), хирономиды (29%), амфиподы (12%) и моллюски (11 %). Доминирующим видом олигохет является *L. isoporus*, обычны – тубифициды *Tubifex newaensis*, *Isochaetides michaelsoni*, *S. ferox* и наидиды *Uncinaiis uncinata*. Из хирономид наиболее многочисленны виды характерные для олиготрофных и слабomezотрофных водоемов – *Pseudodiamesa bathyphila*, *Heterotrissocladius grimschawi*, *Polypedilum scalaenum*, *Cladotanytarsus mancus*, *Micropsectra praecox*. Однако встречаются также виды характерные и для эвтрофных вод, например, *Chironomus plumosus*, р. *Procladius*. Моллюски представлены в основном мелкими бивальвиями р. *Sphaerium*, *Euglesa* и *Neopisidium*.

Волховская губа – крупнейшая эстуарная бухта, расположенная в южной части озера. Площадь губы равна 807.8 км², средняя глубина – 8.1 м, объем водной массы – 6.6 км³, что составляет около одной седьмой как от объема, так и от площади прибрежной зоны всего озера, ограниченной 18 метровой изобатой. Около 53% площади залива относится к литоральной зоне, что соответствует 25% объема губы. Бухта имеет свободный водообмен с озером. В нее впадают две крупные реки – Волхов и Сясь, несущие свои воды из наиболее освоенных южных районов водосборного бассейна

озера, что определяет природные особенности и значительную антропогенную нагрузку этого участка озера. Преобладающими типами донных отложений губы являются пески различной крупности и валуны, хотя встречаются заиленные пески и даже илы. Практически по всей площади донные отложения подвержены волновому воздействию. Это один из самых тепловодных заливов, в котором наблюдается наименьшая прозрачность воды по сравнению с другими участками прибрежной зоны озера. Волховские воды характеризуются повышенными минерализацией, концентрацией биогенных элементов и органического вещества.

Макробентос Волховской губы отличается от донных сообществ других участков прибрежной зоны озера высоким уровнем количественного развития. Численность бентоса изменялась от 560 до 10060 экз. м⁻², биомасса – от 0.60 до 28.00 г м⁻² (табл. 4.1.2). Здесь существенна роль олигохет (в среднем 47% численности и биомассы всего бентоса), хирономид (46% и 32% соответственно), вклад моллюсков в биомассу составил 21%. В отдельные годы в дночерпательные пробы попадались крупные двустворчатые моллюски. Так, в июле 2008 г. на ст. 1 была встречена унионида *Unio tumidus* (20 экз. м⁻², 115.6 г м⁻²). Необходимо отметить, что все расчеты средних величин показателей макробентоса, проводились без учета крупных моллюсков.

В составе донных сообществ из олигохет наиболее обильны были *T. newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*; из хирономид – виды р. *Chironomus*, *Procladius*, *Microtendipes pedellus* и *Einfeldia pagana*. В южной части губы в приустьевых участках рек Волхов и Сясь амфиподы отмечались единично. В центре губы и ближе к открытому озеру они малочисленны и были представлены тремя видами: *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *G. fasciatus*.

Мониторинговые исследования в этом районе озера проводились на 5 станциях: ст. 1 и ст. G в приустьевых участках рек, ст. 4 и ст. 5 в центральной части залива и ст.8, которая условно находится на границе залива и открытого озера. Волховская губа характеризуется мозаичностью распределения бентоса (Слепухина, Алексеева, 1982). Непосредственно приустьевые участки залива, куда поступает значительное количество взвеси и биогенных элементов, выделялись более высокими величинами численности и биомассы макробентоса. Большие биомассы на ст. 5 (грунт песок заиленный) определялись развитием моллюсков *Pisidium amnicum* и *Sphaerium corneum*. На ст. 8 (грунты разнозернистый песок с гравием) наблюдались самые низкие биомассы

Таблица 4.1.2. Средние показатели численности (N, $X \pm SE$, экз. m^{-2}), биомассы (B, $X \pm SE$, г m^{-2}) и пределы их колебания (min – max) макробентоса и его основных групп в Волховской губе в период с 1994 по 2012 гг. (n – количество наблюдений).

Станция		Total benthos	Oligochaeta	Chironomidae	Amphipoda	Mollusca	Varia
1	N	3358 ± 483 760 – 8960	1299 ± 275 240 – 5340	1743 ± 268 280 – 4500	3 ± 2 0 – 20	308 ± 104 0 – 1960	6 ± 3 0 – 60
	n-21 B	10.494 ± 1.715 1.52 – 28	4.8 ± 0.818 0.14 – 14.72	3.077 ± 0.586 0.24 – 8.8	0.006 ± 0.004 0 – 0.07	2.608 ± 0.633 0 – 9.18	0.004 ± 0.002 0 – 0.04
G	N	2570 ± 673 960 – 3540	1125 ± 315 360 – 1640	1210 ± 251 600 – 1560	– –	235 ± 196 0 – 740	– –
	n-4 B	5.658 ± 2.079 1.82 – 9.36	3.56 ± 1.53 0.66 – 6.86	1.4 ± 0.358 0.64 – 2	– –	0.698 ± 0.49 0 – 1.93	– –
4	N	2918 ± 596 820 – 10060	1622 ± 262 460 – 4660	1213 ± 379 20 – 5380	36 ± 18 0 – 300	42 ± 14 0 – 200	4 ± 2 0 – 20
	n-17 B	5.343 ± 1.258 1.02 – 17.95	2.468 ± 0.46 0.8 – 6.52	2.458 ± 0.931 0.08 – 14.36	0.061 ± 0.024 0 – 0.36	0.349 ± 0.156 0 – 1.72	0.007 ± 0.005 0 – 0.08
5	N	3770 ± 3408 1360 – 6180	1890 ± 1315 960 – 2820	1450 ± 1598 320 – 2580	210 ± 297 0 – 420	220 ± 198 80 – 360	– –
	n-2 B	10.95 ± 6.661 6.24 – 15.66	4.07 ± 4.285 1.04 – 7.1	1.58 ± 1.895 0.24 – 2.92	0.29 ± 0.41 0 – 0.58	5.01 ± 0.071 4.96 – 5.06	– –
8	N	852 ± 79 560 – 1240	498 ± 56 220 – 760	258 ± 52 40 – 600	58 ± 23 0 – 200	22 ± 10 0 – 80	16 ± 7 0 – 60
	n-10 B	1.596 ± 0.301 0.6 – 3.38	0.782 ± 0.151 0.42 – 1.8	0.392 ± 0.117 0.08 – 1.18	0.09 ± 0.048 0 – 0.46	0.284 ± 0.179 0 – 1.52	0.048 ± 0.025 0 – 0.22

в течение всего периода наблюдений (рис.4.1.3). Здесь численность колебалась от 560 до 1240 экз. м⁻², составляя в среднем 852 экз. м⁻², биомасса – от 0.6 до 3.38 г м⁻² (в среднем 1.596 г м⁻²).

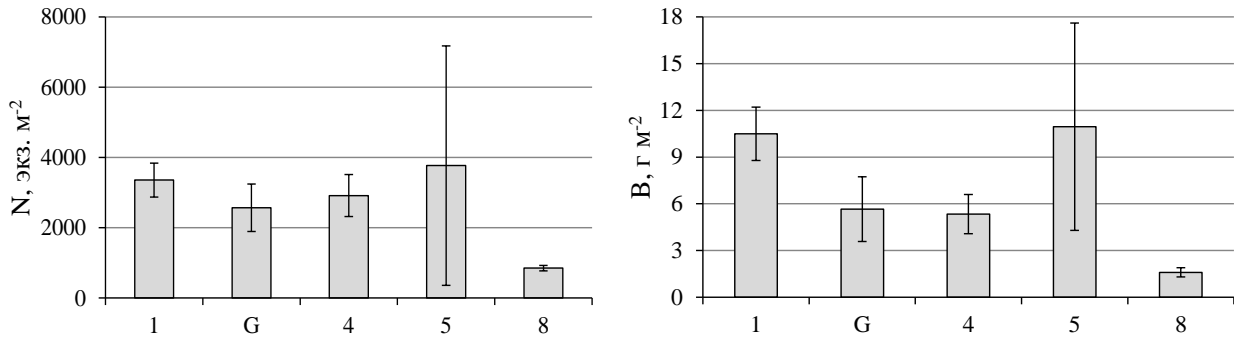


Рисунок 4.1.3. Средние показатели численности (N) и биомассы (B) макробентоса на станциях Волховской губы за период 1994 – 2012 гг.

Согласно существующим в настоящее время классификационным шкалам (Китаев, 1984) и особенностям таксономической структуры, сообщество макробентоса губы в целом характерно для типично мезотрофных вод.

Свирская губа находится в юго-восточной части озера. Площадь залива составляет 400 км², объем водной массы – 3.6 км³, средняя глубина – 10.3 м (Гусаков, Петрова, 1992). Залив характеризуется свободным водообменом с основной акваторией озера. Донные отложения представлены песчаными грунтами иногда заиленными. В южной части залива в него впадает р. Свирь, которая имеет менее минерализованные воды, чем озеро. Гидрохимический режим бухты очень неустойчив и зависит от ветровой обстановки. При штиле и ветрах восточных направлений здесь преобладают воды р. Свири. При ветрах западной составляющей волховские воды, распространяющиеся в озере вдоль восточного побережья, попадают в Свирскую губу, значительно повышая ее минерализацию (Сусарева, 2013).

В этом районе озера численность макробентоса изменялась от 200 до 2040 экз. м⁻², биомасса от 0.22 до 12.12 г м⁻². Однако при исключении экстремально высоких значений биомассы в сентябре 2003 г., которые были обусловлены массовым развитием популяции крупных тубифицид *T. newaensis*, диапазон варьирования биомассы гораздо меньше (0.22 – 2.28 г м⁻²), а среднемноголетняя биомасса равнялась 1.08 ± 0.19 г м⁻².

Основу макробентоса составляли личинки хирономид (в среднем 56% численности, 26% биомассы) и олигохеты (39% и 67% соответственно). Песчаные биотопы определяют схожесть видового состава в бухтах Петрокрепость и Свирской. Наиболее часто встречаемые виды среди олигохет были *L. isoporus*, *T. newaensis*, *I. michaelsoni* и *U. uncinata*; хирономид – *P. bathyphila*, *P. scalaenum*, *C. plumosus*, *Tanytarsus gr. gregarius*, *Procladius ferrugineus*; амфипод – *M. affinis*.

Вдоль открытого западного побережья на всем протяжении береговой линии отдельными участками встречаются валунно-галечные отложения, которые сменяются разнозернистыми песками с галькой и гравием. Численность организмов изменялась от 20 до 6960 экз. м⁻², биомасса – от 0.01 до 16.82 г. м⁻². Из олигохет многочисленны *L. isoporus*, *S. heringianus*, из хирономид – *P. bathyphila*, *M. praecox*. Вдоль восточного побережья на песчаных биотопах количественные показатели колебались в пределах: 220 – 4260 экз. м⁻²; 0.35 – 7.21 г м⁻². Как у западного, так и восточного побережья высока роль амфипод (*M. affinis*, *P. quadrispinosa*), составляющих в среднем 20 – 35 % численности и 41 – 58 % биомассы (рис. 4.1.1, б).

Таким образом, для пространственного распределения макробентоса в открытых районах озера характерны следующие закономерности. С увеличением глубины количественные показатели (численность, биомасса) зообентоса понижаются, в составе донного сообщества увеличивается доля малощетинковых червей. Наиболее продуктивной зоной открытых районов озера является переходный район озера (глубины 18-50 м), где в массе развиваются амфиподы (прежде всего *M. affinis*). Показатели количественного развития зообентоса низки в северных глубоководных участках Ладожского озера и на порядок выше в южных, в частности в Волховской губе. Уровень количественного развития бентоса в бухте Петрокрепость и Свирской губе соответствует продуктивности бентоса в олиготрофных и слабо мезотрофных водоемах, а в Волховской губе типично мезотрофных. Аналогичное распределение макробентоса по глубинам характерно для Онежского озера, где также по мере увеличения глубины количество видов и плотность животных снижаются, и упрощается структура донных биоценозов (Полякова, 1999).

4.2. Сезонная динамика донных биоценозов в бухте Петрокрепость в 2004 г.

Особенности сезонной динамики количественных показателей макробентоса рассмотрим на основе исследований, которые проводились с 20 мая по 4 ноября 2004 г. на ст. 114. На песчаном биотопе за период наблюдений был отмечен 41 таксон донных животных. Наиболее разнообразны по видовому составу хирономиды (20 видов и форм), олигохеты (8 видов), моллюски (6 видов двустворчатых и 1 вид брюхоногих) и амфиподы (2 вида). Единично встречались личинки ручейников (*Oecetis lacustris*, *Agraylea multipunctata*), гидры и гидракарины.

Сообщество макробентоса характеризовалось высоким видовым разнообразием (в среднем 3.41 ± 0.19 бит экз.⁻¹). Минимальное значение (2.2 бит экз.⁻¹) наблюдалось в середине июня, что связано с сильным доминированием олигохеты *Lamprodrilus isoporus*. Количество видов изменялось от 10 до 25 (табл. 4.2.1).

Таблица 4.2.1. Некоторые характеристики макробентоса (численность (N, экз. м⁻²), биомасса (B, г м⁻²), индекс видового разнообразия Шеннона (H, бит экз.⁻¹), количество видов (n)) и химические показатели поверхностного слоя воды на ст. 114 в 2004 г.

Дата	Характеристики бентоса				Химические показатели*					
	N	B	n	H	t, °C	pH	мгО ₂ л ⁻¹	O ₂ , %	P _{общ.} , мгP л ⁻¹	N _{общ.} , мгN л ⁻¹
20.05	1800	9.965	17	3.33	7.4	7.66	11.97	103	14.6	0.73
03.06	3040	5.520	16	3.47	10.2	7.66	11.93	110	12	0.64
18.06	3000	5.892	15	2.20	13.2	7.71	11.3	111	12.5	0.69
13.07	5180	4.250	25	3.55	17.7	8.01	8.97	97	10	0.65
28.07	2620	2.360	22	3.91	20.05	7.88	9.4	106	13	0.60
11.08	2700	2.420	23	4.16	18.2	7.88	9.35	102	10.5	-
14.09	1600	2.746	19	3.92	14.6	7.76	9.78	99	11.5	0.66
08.10	1180	2.330	14	3.45	9.95	7.5	10.2	94	16.8	-
19.10	920	1.720	14	3.41	6.8	7.53	9.75	82	14.8	-
04.11	960	7.186	10	2.66	5.1	7.49	10.89	88	12	-

Примечание: *- данные лаборатории гидрохимии ИНОЗ РАН.

Численность зообентоса в течение вегетационного сезона варьировала от 920 до 5180 экз. м⁻², а биомасса от 1.72 до 9.965 г м⁻² (в среднем 2300 экз. м⁻² и 4.439 г м⁻²). По численности в среднем за сезон преобладали хирономиды (43.8%) и олигохеты (38.4%), доля моллюсков и амфипод составила 11.1% и 5.7% соответственно, на остальные группы приходилось только 1% общей численности макрофауны. По биомассе доминировали олигохеты (63.4%), хирономиды (17.5%), доля моллюсков составила 11.9%, амфипод 6.8%. Изменения соотношения основных таксономических групп макробентоса показаны на рисунке 4.2.1.

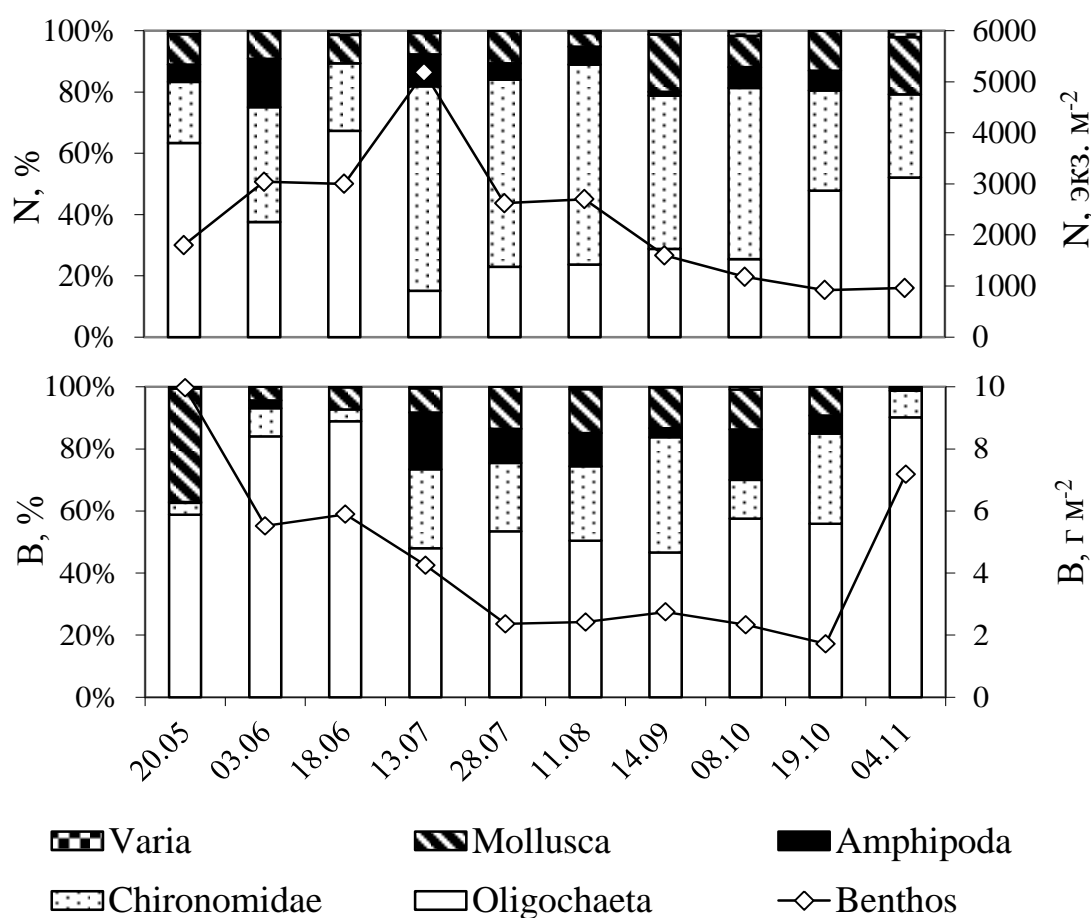


Рисунок 4.2.1. Сезонная динамика численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) макробентоса и соотношение основных таксономических групп на станции 114 в 2004 году.

Сезонная динамика олигохет обусловлена изменениями доминирующих видов: *L. isoporus* и *Tubifex newaensis*. В мае численность олигохет составила 1140 экз. м⁻². Повышение этого показателя в середине июня было связано с максимальным развитием *L. isoporus* (1860 экз. м⁻²; 4.2 г м⁻²). Снижение численности олигохет до 780 экз. м⁻²

отмечалось в середине июля, затем регистрировался дальнейший спад, и с конца июля до ноября численность изменялась от 300 до 640 экз. м⁻² (рис. 4.2.2).

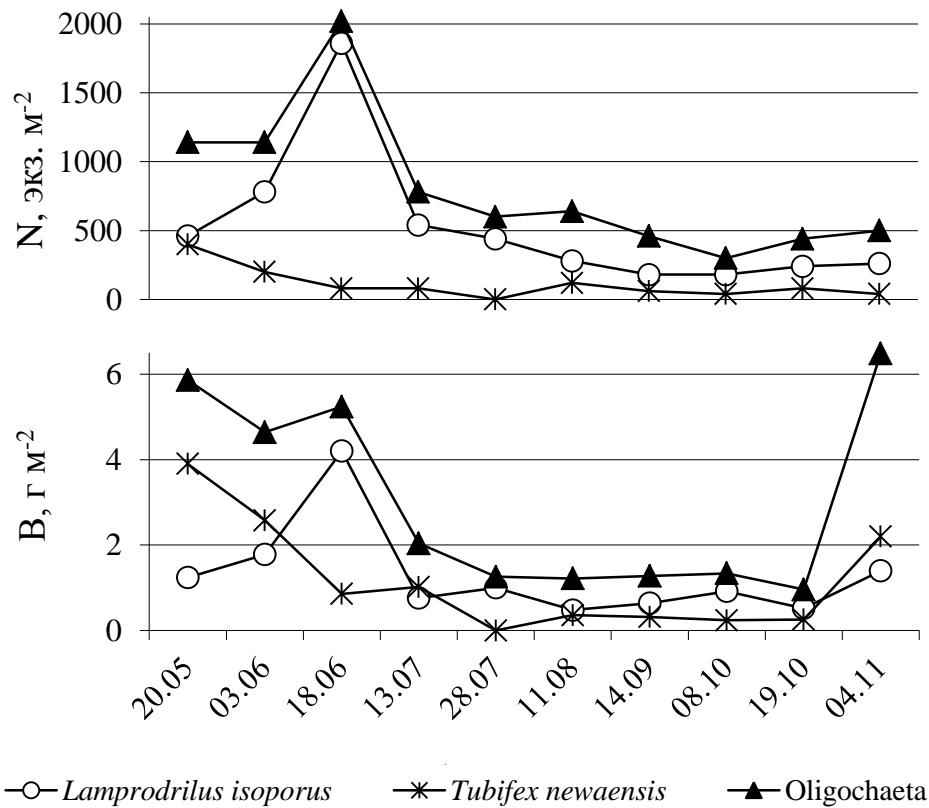


Рисунок 4.2.2. Сезонное изменение численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) доминирующих видов олигохет *L. isoporos* и *T. newaensis* на станции 114 в 2004 году.

В мае наблюдались высокие значения биомассы олигохет (5.86 г м⁻²), это в основном крупные половозрелые *T. newaensis* (67%). В начале июня отмечалось небольшое снижение биомассы олигохет (4.64 г м⁻²), затем небольшой рост этого показателя (5.24 г м⁻²) с последующим уменьшением к середине октября (0.96 г м⁻²). Увеличение биомассы олигохет до 6.48 г м⁻² происходило в ноябре, когда среди донных животных вновь появлялись крупные тубифициды: *T. newaensis* (40 экз. м⁻²; 2.2 г м⁻²) и *Isochaetides michaelsoni* (200 экз. м⁻²; 2.88 г м⁻²). Наибольших значений биомассы олигохеты достигали весной и осенью при температуре воды, равной 7.4°C и 5.1°C соответственно. Кроме перечисленных выше олигохет здесь также обитали тубифициды – *Spirosperma ferox*, *Psammorictides barbatus*, *Limnodrilus sp*; люмбрикулиды – *Stylodrilus heringianus*; наидиды – *Uncinaiis uncinata*.

Сезонная динамика численности хирономид также характеризовалась одним летним пиком (3460 экз. м⁻²), который приходился на середину июля, когда температура воды достигала 17.7°C. Доминировал *Cladotanytarsus mancus* (1520 экз. м⁻², 0.4 г м⁻²). При увеличении температуры воды в конце июля до 20.1°C происходил интенсивный вылет насекомых, и за счет этого падала их численность и биомасса (рис. 4.2.3). В течение сезона массовыми видами были: *Pseudodiamesa bathyphila*, *Heterotrissocladius grimschawi*, *Polypedilum scalaenum*, *C. mancus*, *Tanytarsus gregarius*, *Procladius ferrugineus*. Динамика биомассы хирономид имела более сложный характер, что обусловлено богатым видовым составом этой группы бентоса. Биомасса на протяжении всего исследованного периода оставалась сравнительно низкой и колебалась от 0.22 г м⁻² до 1.08 г м⁻². Осенью доминировал *Chironomus plumosus*, так его биомасса в середине сентября составила 0.38 г м⁻² (40% общей биомассы хирономид), а в ноябре - 0.44 г м⁻² (72%).

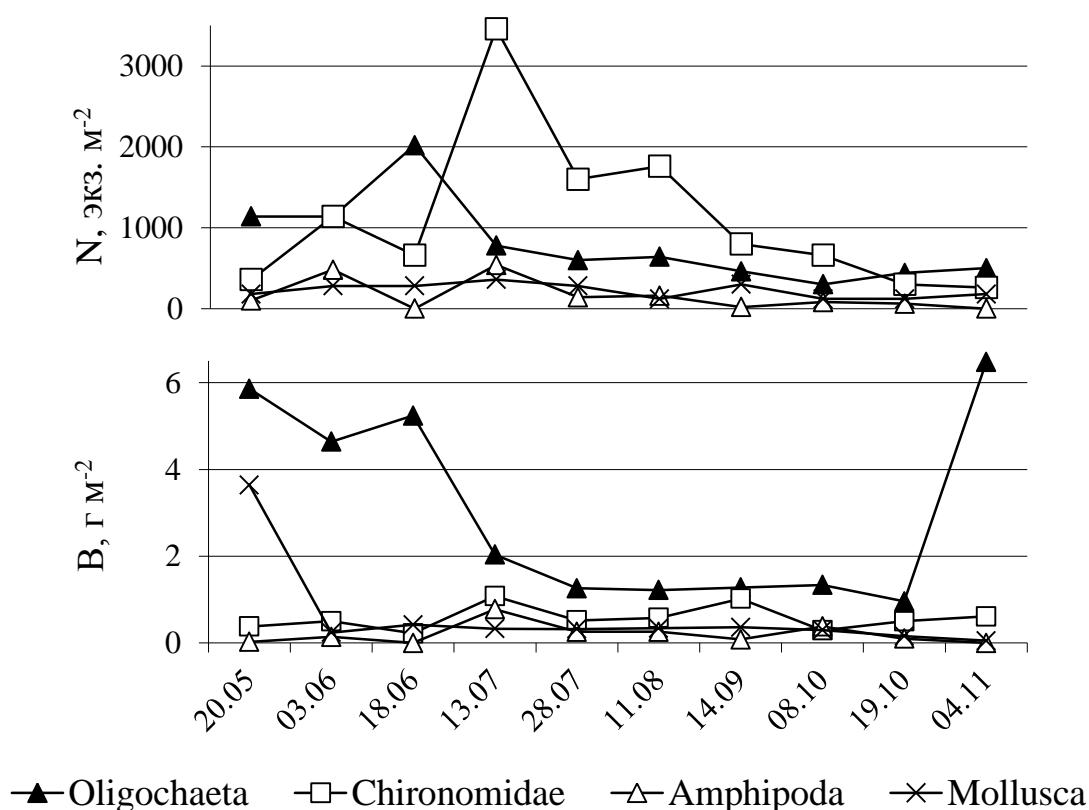


Рисунок 4.2.3. Сезонное изменение численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) основных систематических групп на станции 114 в 2004 году.

Амфиподы были представлены двумя видами: *Monoporeia affinis* и *Gmelinoides fasciatus*. Наибольшие значения численности (540 экз. м⁻²) и биомассы (0.78 г м⁻²) амфипод достигались в середине июля при температуре 17.7° С, при доминировании *M. affinis*. Летом встречались оба вида, а осенью в октябре преобладал *G. fasciatus*.

Численность моллюсков колебалась от 120 до 360 экз. м⁻². Наибольшая биомасса (3.64 г м⁻²) регистрировалась в мае, этот пик был обусловлен развитием моллюска *Amesoda draparnaldi* – 3.44 г м⁻². В июне наблюдалось резкое падение биомассы моллюсков, которая до ноября изменялась в пределах 0.05 – 0.42 г м⁻². Доминировали более мелкие виды семейства Pisidiidae: *Neopisidium tenuilineatum* и *N. moitessierianum*.

В целом, сезонная динамика сообщества макробентоса в 2004 г. на мелководном песчаном биотопе характеризовалась одним ярко выраженным летним пиком численности (5180 экз. м⁻²), который приходился на середину июля и двумя пиками биомассы: в мае (9.965 г м⁻²) и в ноябре (7.186 г м⁻²). Максимальная численность донных беспозвоночных связана с массовым развитием хирономид (66%), а высокие значения биомасс – с развитием олигохет (59% в мае; 90% в ноябре). Динамика количественных показателей макробентоса обусловлена изменениями доминирующих групп (олигохет и хирономид).

Учитывая схожесть донных отложений, температурного режима и видового состава макробентоса в южной мелководной части озера можно предположить, что ход сезонной динамики в Волховской и Свирской губах на песчаных биотопах будет достаточно близок к таковой, характерной для бухты Петрокрепость.

4.3. Многолетняя изменчивость макробентоса

Многолетние изменения макробентоса, его количественное развитие, структурные и функциональные характеристики в различных районах озера отражают экологическое состояние водоема и могут служить основой для его прогноза. Наблюдения на отдельных станциях по программе мониторинга позволила на регулярной основе по определенной сетке станций вести наблюдение за текущим состоянием и изменениями в сообществе макробентоса, а также сравнивать полученные результаты с данными за 1960-е годы, когда озеро еще не подвергалось антропогенному прессу.

В районе **впадин** долговременные исследования проводились на ст. 105. В работе Г.А. Стальмаковой (1968) в профундали озера для глубин более 50 м в составе фауны

олигохет указывалось только три вида: *Lamprodrilus isoporus*, *Stylodrilus heringianus*, *Spirosperma ferox*. Эти виды характерны для олиготрофных и мезотрофных водоемов. В середине 1980-х годов на глубинах более 100 м стали встречаться также α -мезосапробные виды олигохет *Limnodrilus sp.* и *Potamothrix hammoniensis*, которые являются показателями органического и токсического загрязнения. Было высказано предположение, что возрастание доли α -мезосапробных олигохет связано прежде всего с процессом антропогенного эвтрофирования озера (Slepukhina et al, 1996, Slepukhina 1990, Слепухина и др. 2000).

Более высокие биомассы в 1990-е, а особенно в начале 2000-х позволили предположить тенденцию увеличения количественных показателей бентоса. Однако дальнейшие исследования не подтвердили эту тенденцию, и выявили снижение количественного развития макробентоса в районе впадин. Как оказалось, столь высокие значения численности и биомассы приходились на осенний период, в то время когда донные животные достигают своих максимальных индивидуальных размеров. Хотя вплоть до настоящего времени на самых глубоководных станциях сообщество бентоса по-прежнему было представлено как видами эвтрофных мест обитаний, так и олиготрофных (Барбашова, Слепухина, 2002а). Причем процентное соотношение этих групп олигохет в разные годы на разных станциях (105, 106' и 109) значительно варьировало (рис. 4.3.1).

Кроме того, в архивных материалах Г.А. Стальмаковой были найдены данные за июль 1960 г., где указывалось, что кроме олигохет *L. isoporus*, *S. heringianus*, были встречены *P. hammoniensis* и Tubificidae gen. sp. juv. Ювенильные тубифициды также отмечались в августе 1960 г. При этом доля α -мезосапробных олигохет составила 33 – 45% численности. Эти данные свидетельствуют о том, что нельзя связывать изменения в фауне олигохет с процессом антропогенного эвтрофирования.

Интересно отметить, что количество α -мезосапробных олигохет также значительно на глубинах более 70 м. В глубоководном районе (глубины 100 – 140 м) их доля в среднем составляет 48% от численности всех олигохет, а в склоновом районе (глубины 70 – 100 м) – 33%. В то же время α -мезосапробные олигохеты редки (4%) в районе озерного уступа на глубинах 50 – 70 м.

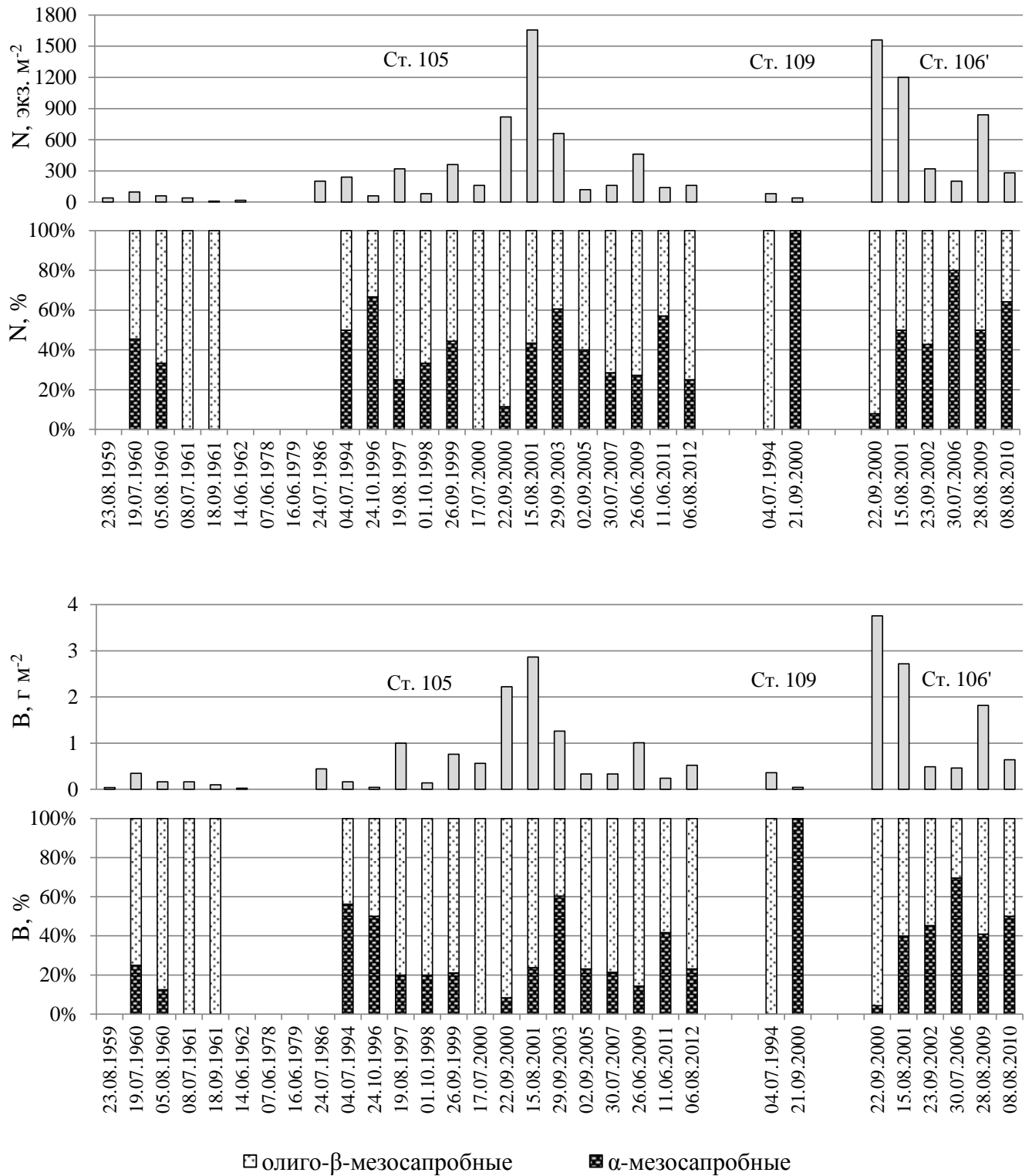


Рисунок 4.3.1. Изменение численности (N) и биомассы (B) макробентоса; соотношение олиго-β-мезосапробных и α-мезосапробных олигохет на станциях в районе впадин в разные годы; 1959 – 1962 гг. – данные Г.А. Стальмаковой, 1978 – 1986 гг. – данные Т.Д. Слепухиной, 1994 – 2012 гг. – наши данные; В 1959 г., 1962 г., 1986 г. – олигохеты до вида не определены; В 1978 г., 1979 г. – макробентос в пробе не обнаружен.

Известно, что район впадин является зоной интенсивного осадконакопления, где происходит аккумуляция тонкого взвешенного материала. Именно илистые грунты отличаются более высоким содержанием органического вещества. Кроме того, если на глубинах более 100 м донные отложения представлены в основном мягкими илистыми отложениями иногда с рудными прослоями или корками, то на глубинах 50 – 70 м чаще встречаются илы с рудными корками. Плотные железо-марганцевые корки на поверхности мягких илов могут служить механической преградой для процессов нормальной жизнедеятельности беспозвоночных. Это в свою очередь, может быть причиной крайне низких качественных и количественных показателей сообществ зообентоса (Ильящук, 2002).

Вероятно более широкое распространение в озере олигохет *L. isoporus*, *S. heringianus* и *S. ferox* на всех типах донных отложений связано с более длительной историей их проникновения в Ладожское озеро и способностью адаптироваться к грунтам с различной структурой. Видимо тубифициды предпочитают илистые грунты без рудных корок.

Таким образом, сопоставление данных за разные периоды исследования на станциях с максимальными глубинами показало, что нет достаточных оснований для утверждения о росте доли α -мезосапробных олигохет в донных сообществах макробентоса. Изменения в видовом составе олигохет в глубоководных районах связаны как с проявлением их экологических особенностей, так и со структурными особенностями грунта, при этом рудные корки являются естественным природным фактором ограничивающим развитие бентоса. В многолетнем аспекте можно констатировать определенную стабильность количественных показателей макробентоса в районе впадин.

В центральной части озера многолетний мониторинг проводился на двух стандартных станциях (55, 82). Обе станции расположены в пределах района озерного уступа. В данной зоне придонные воды отличаются низкой температурой, постоянно высокой концентрацией кислорода, рН близким к нейтральной среде, низкой минерализацией и небольшим содержанием биогенных элементов (табл. 4.3.1.). Устойчивая стратификация вод в течение всего вегетационного периода препятствует оседанию детрита.

Таблица 4.3.1. Характеристика биотопов, физико-химические показатели (min – max) в придонном слое воды в период открытой воды на станциях центральной части озера в 1994 – 2012 гг.

Показатель	Ст. 55	Ст. 82
Глубина (метр)	66.92 ± 0.71	63.9 ± 1
Характеристика грунта	Ил коричневый с рудными корками и бурым наилком	Ил серый с рудными прослоями и коричневым наилком
Т воды, °С*	3.39 – 6.4	3.85 – 6.4
рН*	7.06 – 7.59	7.17 – 7.56
О ₂ , мг/л*	10.3 – 12.7	10.4 – 13.1
О ₂ , % насыщения*	81 – 100	82 – 103
Общий органический углерод, мгС/л*	5 – 11.4	5 – 10.1
Удельная электропроводность, мкСм/см*	99 – 106	101 – 106

Примечание: * – данные лаборатории гидрохимии ИНОЗ РАН.

Всего за период 1994 – 2012 гг. на ст. 55 и 82 в составе макробентоса было отмечено 14 таксонов донных беспозвоночных, которые относились к следующим систематическим группам: Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda, Mollusca и Mermithidae. Основу фауны олигохет составили люмбрикулиды *L. isoporus*, *S. heringianus* и тубифициды *S. ferox*. Среди хирономид обычны *T. parataticus* и *P. camptolabis*, амфипод – *M. affinis*, двустворчатых моллюсков – *C. conventus*. Mermithidae отмечались единично и их количественное развитие было незначительно. Донные биоценозы представлены небольшим видовым составом организмов. Количество видов изменялось от 3 до 8. Индекс видового разнообразия Шеннона колебался от 0.68 до 2.39 бит экз.⁻¹.

На исследованных станциях численность бентоса варьировала от 140 до 2580 экз. м⁻², биомасса – от 0.36 до 8.78 г м⁻². По численности в среднем преобладали амфиподы (52.8%) и олигохеты (37.3%), доля хирономид равнялась 9.4%, на остальные группы бентоса приходилось 0.5% общей численности макрофауны. По биомассе

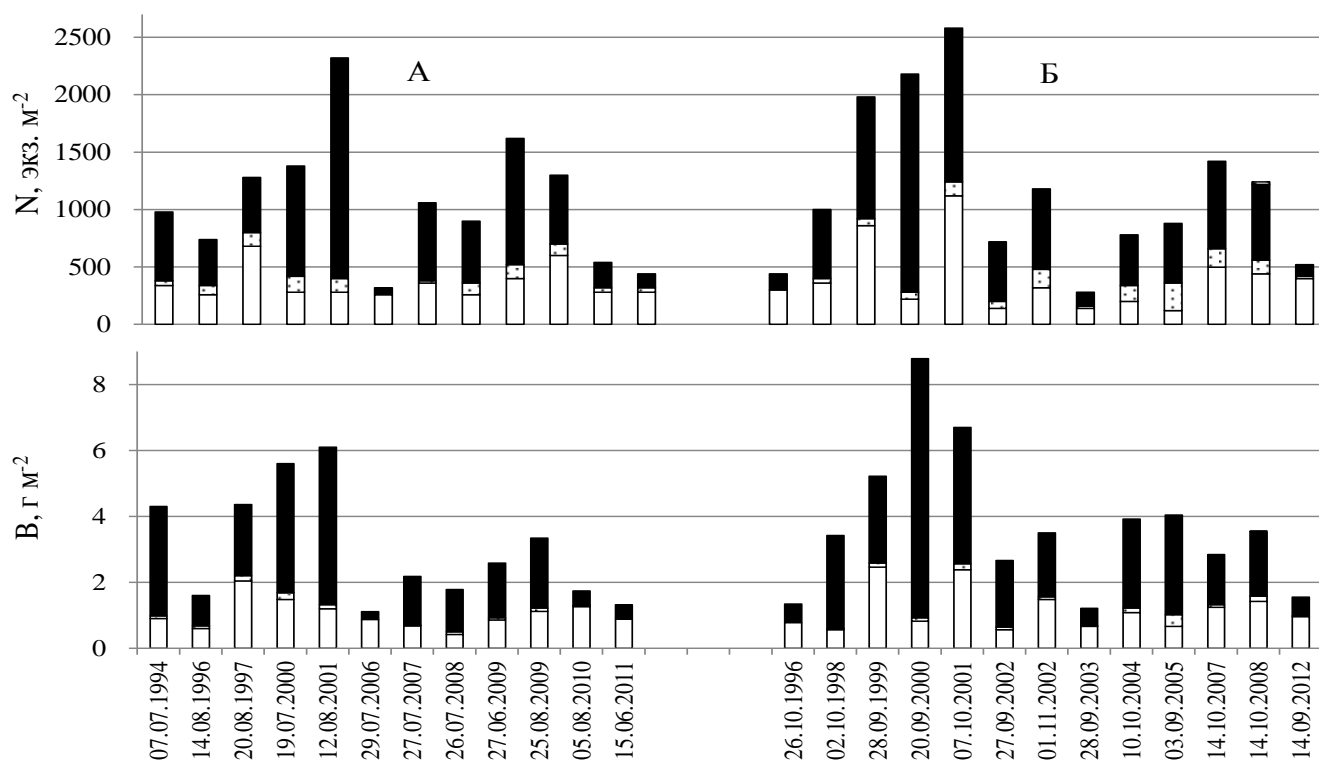
доминировали амфиподы (54.8%) и олигохеты (41.7%), доля хирономид составила 3.3%, моллюсков и мермитид – 0.2% (Барбашова, 2014).

В течение периода 1994 – 2012 гг. наблюдались существенные межгодовые колебания количественных показателей макробентоса (рис. 4.3.2). Характер этих колебаний в основном был обусловлен изменением численности и биомассы доминирующих видов: прежде всего бокоплава *M. affinis*, а также олигохет *L. isoporus* и *S. heringianus*. Среди олигохет преобладающим видом является *L. isoporus*. При средней численности 158 экз. м⁻² (50% численности олигохет) и биомассе 0.612 г м⁻² (61%) колебания его численности составили 20 – 1080 экз. м⁻², биомассы 0.06 – 2.20 г м⁻². Вклад *S. heringianus* также существенен, на его долю в среднем приходилось 39% численности и 29% биомассы олигохет.

M. affinis относится к организмам, способным совершать активные миграции, обитая как на дне водоема, так и в толще воды. Уровень развития *M. affinis* обусловлен сложным комплексом факторов как абиотических, так и биотических (взаимодействия внутривидовые и с другими организмами). Являясь детритофагом, в основном потребляет детрит с поверхности грунта, однако примерно четвертая часть пищевого рациона популяции *M. affinis* в Ладожском озере может удовлетворяться за счет животной пищи. Тем самым эти бокоплавы могут регулировать численность не только мейобентических, но и макробентических животных (хирономид, олигохет) на ранних стадиях их развития, когда они входят в состав мейобентоса (Курашов, 1994).

Для оценки многолетних изменений макробентоса были сопоставлены среднемноголетние значения за следующие периоды: 1960 – 1961, 1975 – 1986, 1993 – 2005 и 2006 – 2012 гг. Обращает на себя внимание тот факт, что в разные периоды исследования проводились в разные сезонные сроки. В 1960 – 1961 гг. пробы отбирались летом, в 1975 – 1986 гг. – в основном в весенне-летний период. В 1993 – 2005 гг. – отсутствовали наблюдения весной, наиболее часто отбор осуществлялся осенью. С 2006 г. исследования охватывали все сезонные сроки, но наибольшее количество проб было отобрано летом, поэтому нами условно был выделен период 2006 – 2012 гг.

Станция 55



Станция 82

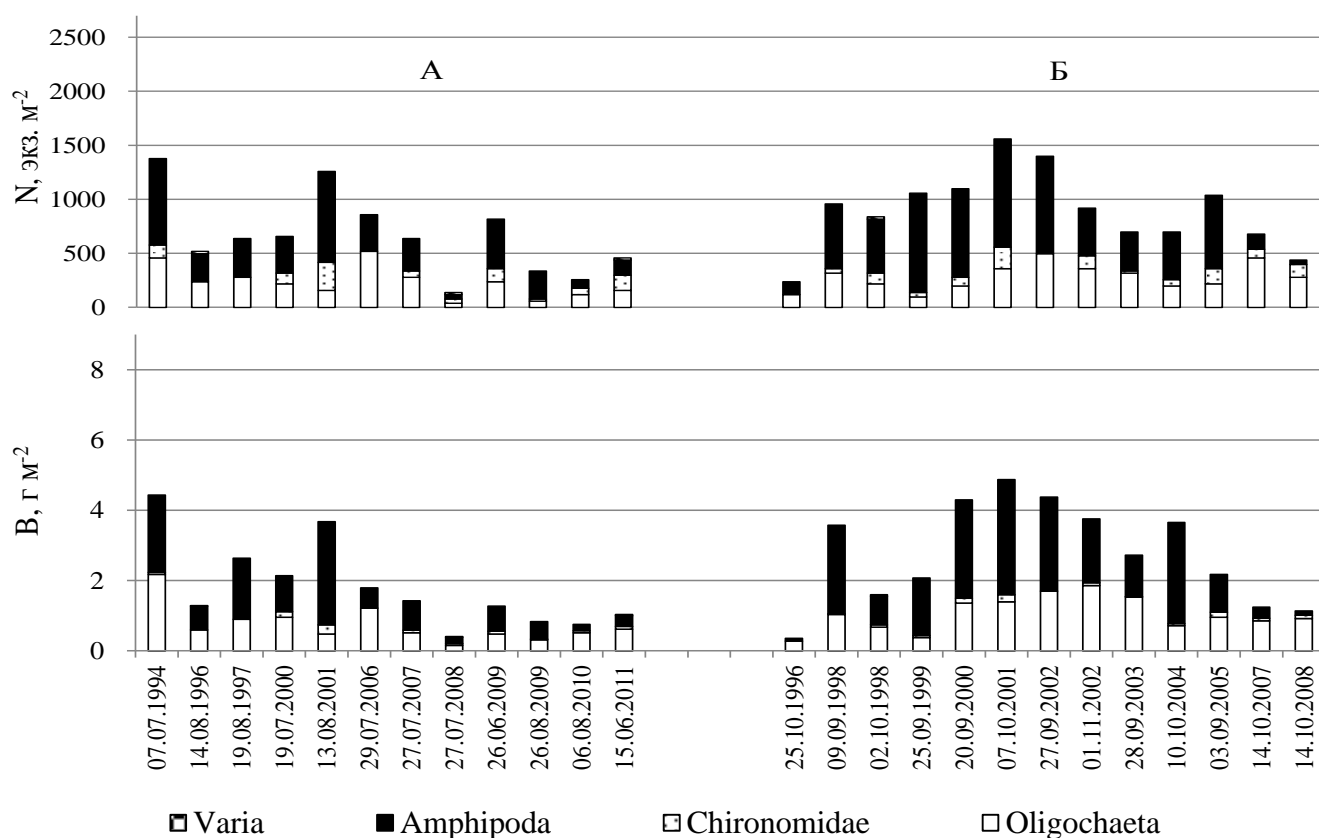


Рисунок 4.3.2. Межгодовые изменения (А – летний, Б – осенний периоды) численности (N) и биомассы (B) макробентоса на станциях центральной части озера в период 1994 – 2012 гг.

Дисперсионный анализ выявил значимые различия между периодами наблюдений по показателям численности и биомассы макробентоса и его отдельных групп (табл. 4.3.2). Анализ данных показал общую тенденцию увеличения уровня развития донных беспозвоночных вплоть до начала 2000-х годов. Значительное увеличение количественных показателей бентоса наблюдалось в период 1993 – 2005 гг. На ст. 55 по сравнению с 1960-ми годами в среднем биомасса всего зообентоса выросла в 6.5 раз, олигохет – 2.9, амфипод – 36. По сравнению с периодом 1975 – 1986 гг. величины биомассы увеличились в 2.3, 1.7 и 2.6 раз соответственно. На ст. 82 также отмечался рост этих показателей. По сравнению с 1960-ми годами – биомасса макробентоса выросла в 9 раз, олигохет – 5.3, амфипод – 18, а в сравнении с 1970 – 1980-ми годами – в 2.8, 2.5 и 3 раза соответственно.

Интересно ответить на вопрос, с чем связано столь значимое возрастание (в 36 раз) биомассы амфипод на ст. 55. Следует отметить, что здесь в августе 1960 г. амфиподы не были встречены. При общей численности 460 экз. м⁻² и биомассе 0.76 г м⁻² основу сообщества макробентоса формировали олигохеты (57% численности, 66% биомассы). Однако уже в 1961 г. при общей численности 232 экз. м⁻² и биомассе 0.512 г м⁻² на долю амфипод приходилось 52 % численности и 31% биомассы бентоса. Чисто механическое сравнение средних величин за 1960 – 1961 и 1993 – 2005 гг. показало значительное увеличение амфипод, но вывод о многократном увеличении количественных показателей амфипод вряд ли будет корректным, учитывая малое количество данных (2 пробы) в более ранний период. Тем более что во все остальные годы доля *M. affinis* в биомассе макробентоса существенна (в среднем 63%). Исключением в этом ряду наблюдений является май 1981 г., когда доля амфипод равнялась 9%. Схожая ситуация складывается на ст. 82, где в июле 1960 г. при общей численности 152 экз. м⁻² и биомассы 0.22 г м⁻² доля амфипод составила лишь 5% численности и 15% биомассы. Здесь также почти во все годы исследований вклад *M. affinis* в биомассу макробентоса довольно большой (в среднем 54%), кроме июня и августа 1979 г. (0 – 4%) и октября 2008 г. (11%).

Таблица 4.3.2. Оценка различий между периодами исследований по показателям численности (N, $X \pm SE$. экз. m^{-2}) и биомассы (B, $X \pm SE$ г m^{-2}) макробентоса и его основных групп (по результатам однофакторного дисперсионного анализа)

Группа		Период исследования				F	p
		1960 – 1961**	1975 – 1986***	1993 – 2005	2006 – 2012		
Ст. 55							
Количество наблюдений		2	15	17	9		
Oligochaeta	N	178 ± 148	175 ± 43	375 ± 54	378 ± 66	4.907	0.00477*
	B	0.41 ± 0.52	0.69 ± 0.15	1.18 ± 0.19	0.97 ± 0.23	3.626	0.01955*
Chironomidae	N	108 ± 33	13 ± 10	93 ± 12	72 ± 15	10.547	0.00002*
	B	0.15 ± 0.04	0.01 ± 0.01	0.12 ± 0.02	0.06 ± 0.02	13.640	0.00000*
Amphipoda	N	60 ± 295	362 ± 85	780 ± 108	484 ± 132	10.172	0.00002*
	B	0.08 ± 0.86	1.11 ± 0.25	2.89 ± 0.31	1.17 ± 0.38	16.687	0.00000*
Total benthos	N	346 ± 370	552 ± 107	1248 ± 135	936 ± 166	6.794	0.00067*
	B	0.64 ± 1.07	1.82 ± 0.31	4.18 ± 0.39	2.20 ± 0.48	8.361	0.00015*
Ст. 82							
Количество наблюдений		2	24	15	10		
Oligochaeta	N	60±89	119±32	286±30	240±42	5.075	0.00460*
	B	0.20±0.30	0.43±0.11	1.06±0.10	0.62±0.14	4.474	0.00856*
Chironomidae	N	36±66	46±24	107±23	71±31	0.455	0.71508
	B	0.04±0.06	0.038±0.02	0.10±0.02	0.06±0.03	0.531	0.66358
Amphipoda	N	88±171	233±62	609±59	200±81	6.562	0.00106*
	B	0.10±0.55	0.61±0.20	1.83±0.19	0.42±0.26	6.850	0.00081*
Total benthos	N	184±256	399±93	1005±88	516±121	7.705	0.00036*
	B	0.33±0.73	1.08±0.27	2.98±0.25	1.11±0.34	10.363	0.00003*

Примечание: * – значимые различия; ** – архивные материалы Г.А. Стальмаковой;

*** – архивные материалы Т.Д. Слепухиной.

Сопоставление данных за 2006 – 2012 гг. с предыдущим периодом наблюдений выявило снижение значений численности и биомассы. На ст. 55 биомасса макробентоса уменьшилась в 1.9, амфипод – 2.5 раз; на ст. 82 – в 2.7 и 4.4 раза соответственно. Фактически усредненные величины численности и биомассы макробентоса и его отдельных групп близки к усредненным данным за период 1975 – 1986 гг. В то же время более высокий уровень количественного развития, как макробентоса, так и *M. affinis* в 1993 – 2005 гг. свидетельствует о повышении трофического статуса донных биоценозов в центральной части озера.

Учитывая, что в период 1993 – 2005 гг. большинство проб отбирались в осенний период, вероятно межгодовые изменения макробентоса в центральном районе озера объясняются, прежде всего, большой сезонной вариабельностью показателей численности и биомассы *M. affinis*.

Кроме того, несмотря на существенные межгодовые флуктуации количественных показателей макробентоса, эти флуктуации не сопровождались изменением его видовой и трофической структур, а реликтовый бокоплав *M. affinis* во все годы (за редким исключением) остается доминирующим видом в сообществе донных животных. Эти факты свидетельствуют о стабильности макробентоса в районе озерного уступа. Кроме того, по результатам исследований, проведенных летом 1931 – 1933 гг., на глубинах 61 – 70 м численность *M. affinis* в среднем составляла 539 экз. м⁻², биомасса – 1.248 г м⁻² (Иоффе, 1948). Эти значения близки к нашим усредненным данным за период 1994 – 2012 гг. Так на ст. 55 ее численность равнялась 662 ± 102 экз. м⁻², биомасса 2.20 ± 0.35 г м⁻², на ст. 82 – 447 ± 61 экз. м⁻², 1.32 ± 0.21 г м⁻² соответственно.

Преимущественная роль *M. affinis* в формировании многолетней динамики донных сообществ при ограниченном видовом составе макробентоса характерна также для восточной части Финского залива. Здесь межгодовые колебания количественных показателей *M. affinis* связаны с внутривидовой конкуренцией за пищу и действием механизма плотностной регуляции. Зависимые от плотности рост и смертность приводят к такому соотношению биомасс родительского и дочернего поколений, при котором должны возникать незатухающие автоколебательные изменения численности популяции с периодом 6 – 7 лет. Чередование периодов изобилия и дефицита пищи, возникающие из-за наличия у популяции *M. affinis* автоколебательных свойств,

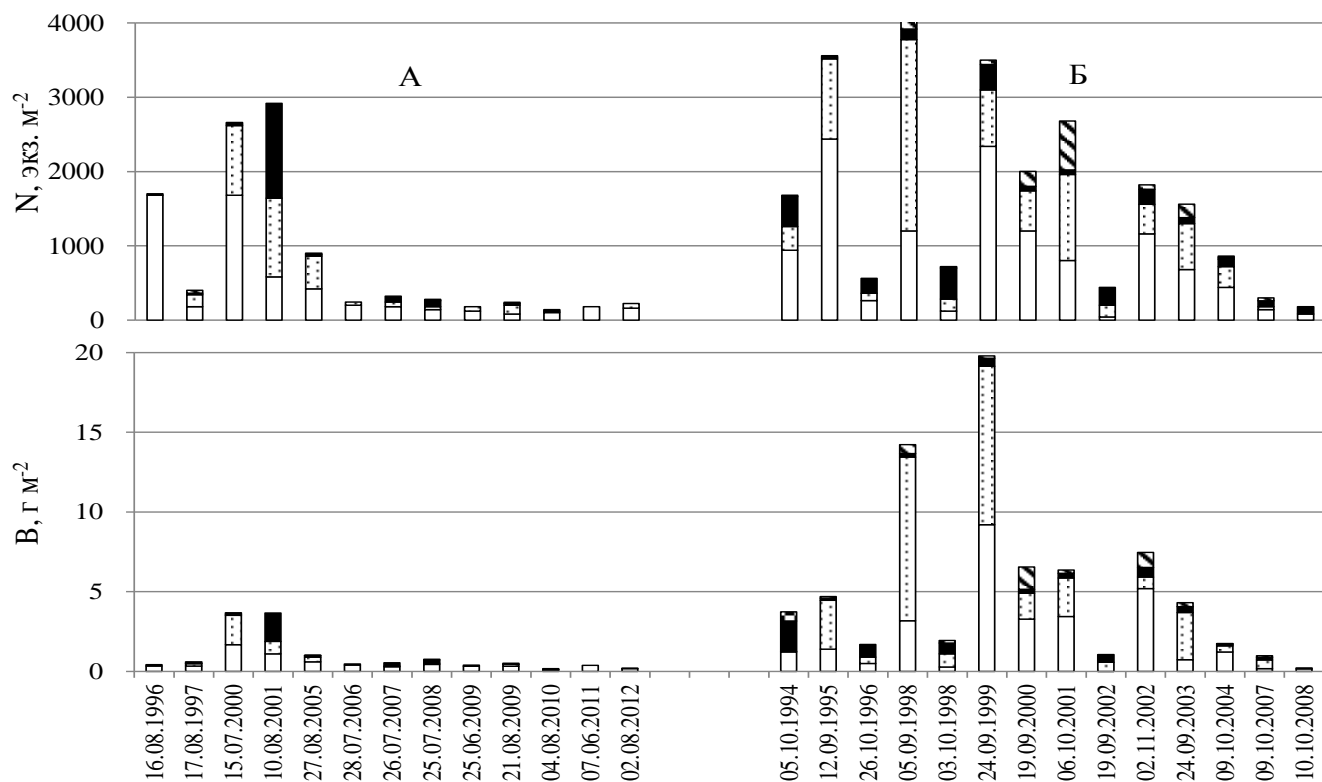
вызывает межгодовые колебания показателей обилия других донных животных и постоянные изменения распределения суммарной биомассы макробентоса по акватории залива. Значительные межгодовые колебания численности и биомассы достаточно типичны для *M. affinis* и эти изменения чрезвычайно затрудняют выявление многолетних тенденций (Максимов, 2000).

Таким образом, исследования структуры донных биоценозов в центральном районе озера на станциях 55 и 82 показало, что в суровых условиях среды профудали озера наблюдается естественное обеднение донной фауны. Сообщества макробентоса состоят из ограниченного числа видов беспозвоночных характерных для олиготрофных и слабо мезотрофных условий обитания. В донных сообществах преобладают *M. affinis* (до 54.8% общей биомассы) и олигохеты (до 41.7%). Характер межгодовых колебаний при ограниченном числе видов сильно зависит от особенностей индивидуального развития особей доминирующих в сообществе видов. Прежде всего, это бокоплав *M. affinis* и олигохеты *L. isoporus* и *S. heringianus*. Видовой состав донных биоценозов, их доминирующий комплекс и соотношение основных групп остаются достаточно стабильными на протяжении длительного периода времени. Низкая изменчивость глубоководных биоценозов сохраняется благодаря большому объему водной массы и инерции всех лимнологических процессов. Однако значения численности и биомассы бентоса в центральном районе озера несколько выросли по сравнению с 1960-ми годами прошлого столетия, что свидетельствует о повышении трофического статуса донных биотопов.

В бухте **Петрокрепость** донные сообщества изучались с середины 1970-х годов (Слепухина, Алексеева, 1982; Балушкина и др., 1996; Финогенова и др., 1999). В период 1994 – 2012 гг. на двух мониторинговых станциях (112, 114) количественные показатели бентоса значительно варьировали (рис. 4.3.3).

На ст. 112 биомасса макробентоса обычно не превышала 7.46 г м^{-2} (ноябрь 2002), однако в отдельные годы отмечались более высокие значения: в сентябре 1998 г. – 14.2 г м^{-2} , в сентябре 1999 г. – 19.8 г м^{-2} . На ст. 114 максимальные значения биомассы (10.64 г м^{-2}) также наблюдались в сентябрь 1999 г. Основными компонентами бентоса в это время являлись крупные личинки хирономид р. *Chironomus*, олигохет *Tubifex newaensis* и *L. isoporus*, достигающие в осенний период своих максимальных индивидуальных размеров.

Станция 112



Станция 114

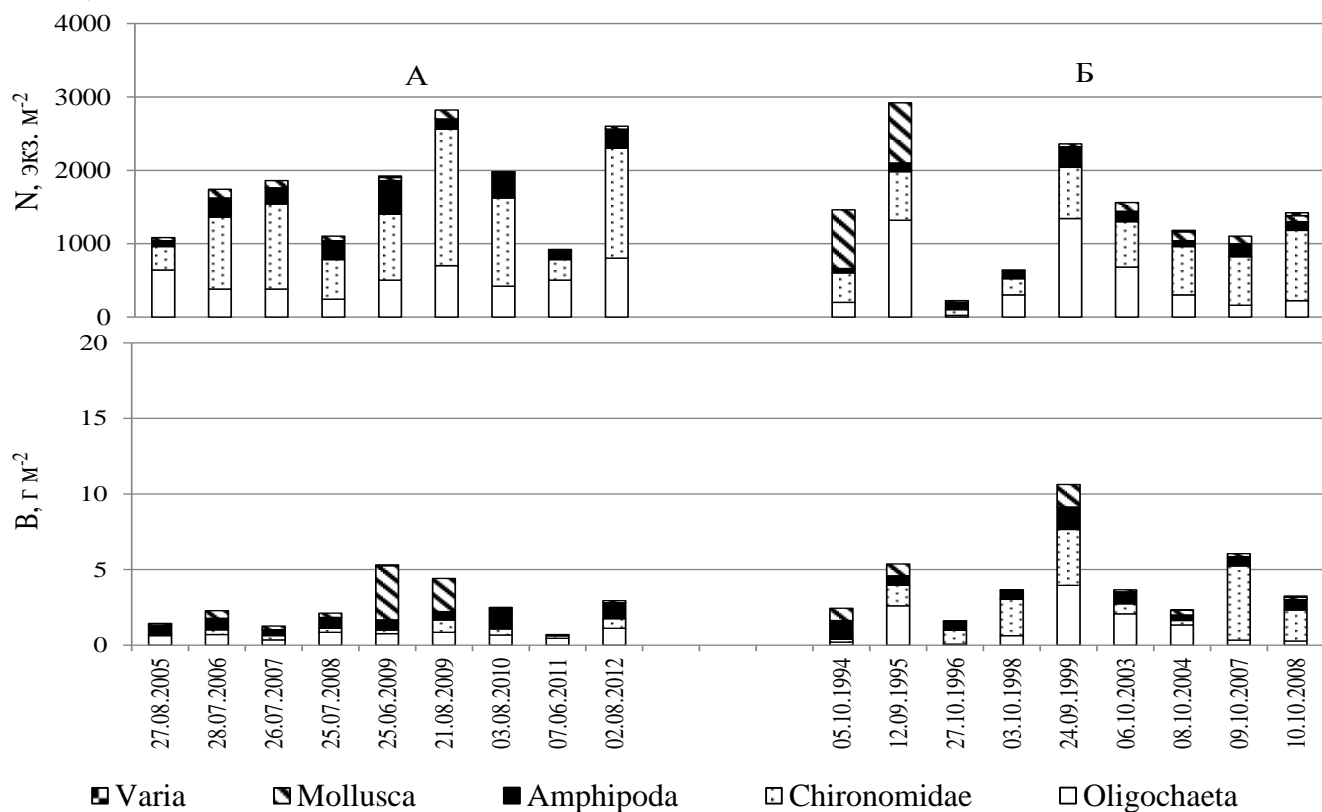


Рисунок 4.3.3. Межгодовые изменения (А – летний, Б – осенний периоды) численности (N) и биомассы (B) макробентоса на станциях в бухте Петрокрепость в период 1994 – 2012 гг.

Как видно из рисунка 4.3.3, после 2005 г. макробентос на ст. 112 характеризуется крайне низкими величинами биомассы. Средняя биомасса составила $0.47 \pm 0.09 \text{ г м}^{-2}$, при этом максимальная не превышала 0.99 г м^{-2} . В то же время, на ст. 114 диапазон колебания биомассы довольно большой от 0.71 до 6.06 г м^{-2} при средней равной $3.09 \pm 0.57 \text{ г м}^{-2}$.

Принимая во внимание то, что снижение количественных показателей наблюдалось только на ст. 112, можно предположить, что это связано с дноуглубительными работами, проводимых для расчистки и углубления судоходного фарватера, который проходит в бухте Петрокрепость.

В целом можно отметить, что до 2006 г. численность и биомасса бентоса варьировали в пределах межгодовых колебаний, а видовой состав донных биоценозов в бухте Петрокрепость фактически не изменялся. Сравнение данных за разные периоды исследования не выявило каких-либо достоверных трендов (табл. 4.3.3).

Таблица 4.3.3. Средние количественные показатели макробентоса в центральной части бухты Петрокрепость на песках в разные годы.

Период исследования	Численность, экз. м^{-2}	Биомасса, г м^{-2}
1978 – 1979*	1160	2.40
1982*	1640	5.70
1986*	1810	3.90
1993*	1600	5.90
1994 – 2005**	1870	4.63
2006 – 2012**	1005	1.67

Примечание: * – данные взяты из работы (Балушкина и др., 1996).

** – наши данные

В **Волховской губе** наиболее долговременные исследования проводились на ст. 1. Еще в 1961 г. (архив Г.А. Стальмаковой) на станции у входного буя в р. Волхов биомасса макробентоса составляла 30 г м^{-2} (Науменко и др., 2000), тогда как средняя биомасса бентоса южной части прибрежной зоны в начале 1960-х годов равнялась 1.7 г м^{-2} (Стальмакова, 1968). Характеризуя по бентосу Ладожское озеро как олиготрофный

водоем, автор относит Волховскую губу к эвтрофному типу по состоянию донной фауны.

Анализ межгодовых колебаний численности и биомассы макробентоса на ст. 1 за период 1994 – 2012 гг. показывает большую вариабельность количественных показателей (рис. 4.3.4). Причем амплитуды этих колебаний вполне сравнимы с величинами, отражающими неоднородность пространственного распределения макробентоса в южной части озера. За период исследования самые низкие биомассы ($1.52 - 2.16 \text{ г м}^{-2}$) наблюдались в 2008 – 2009 гг., однако уже в августе 2012 г. величина биомассы выросла до 17.17 г м^{-2} . Сотрудники ФГНУ «ГосНИОРХа» также отмечают снижение уровня развития бентоса в южной части озера в 2008 г. (Мицкевич, 2009) и в 2009 – 2010 гг. (Суслопарова и др., 2010, 2011)¹, что связывают с вероятным снижением биогенной нагрузки на этот район озера, а также комплексом гидрометеорологических условий каждого года.

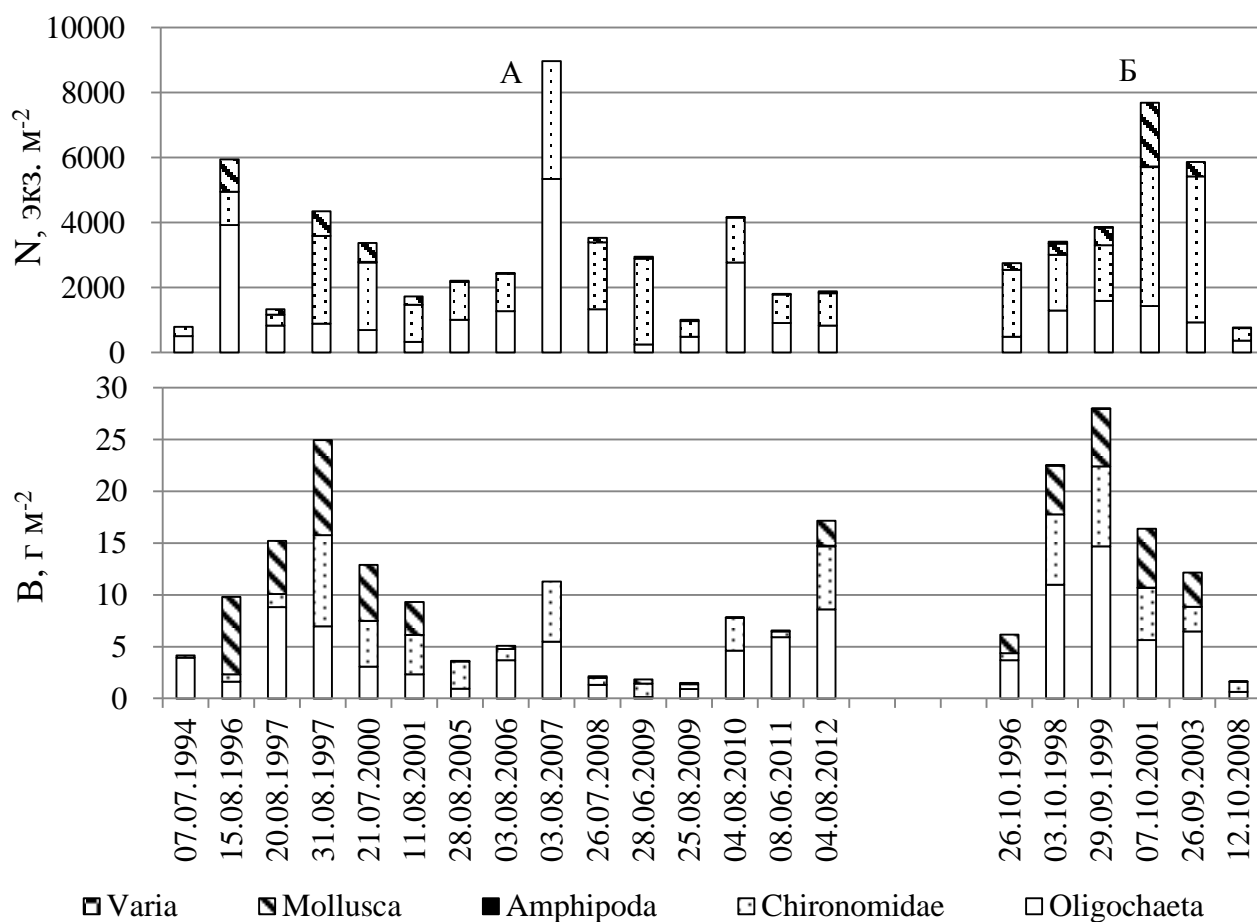


Рисунок 4.3.4. Межгодовые изменения (А – летний, Б – осенний периоды) численности (N) и биомассы (B) макробентоса на ст. 1 в Волховской губе в период 1994 – 2012 гг.

Таким образом, в южных бухтах видовой состав и структура сообщества макробентоса меняются незначительно, однако количественное развитие бентоса на некоторых станциях южного района озера находится у нижней границы пределов межгодовых колебаний.

4.4. Изменения в реликтовой фауне амфипод в многолетнем аспекте

Известно, что ледниковые реликты способны адаптироваться только к тому диапазону факторов среды, с которыми они сталкивались во время своего расселения и формирования отдельных популяций. Подтверждением их консерватизма служит то, что они не расширяют свой ареал, сформированный поздним оледенением, и в настоящее время границы их расселения под давлением изменяющейся среды постепенно сокращаются. Так, в некоторых озерах Белоруссии, в которых реликтовые ракообразные обитали в 1940-е гг., произошло выпадение отдельных видов из фаунистического комплекса или их численность значительно уменьшилась. Сокращение числа озер с реликтовой фауной прослеживалось также в Литве (Сущеня и др., 1986) и в Карелии (Кузьменко, 1988).

Основные причины, вызывающие снижение численности реликтов и разрушение реликтового комплекса – это эвтрофирование и загрязнение водоемов. При этом влияние эвтрофирования на реликтовую фауну ярко проявляется только при выраженном дефиците кислорода. Учитывая, что реликты весьма чувствительны к изменениям водной среды, вызванным хозяйственной деятельностью человека, их широко используют в качестве индикаторов загрязнения водоемов. Реликтовые ракообразные *Monoporeia (Pontoporeia) affinis* и *Pallasiola (Pallasea) quadrispinosa*, *Relictocanthus (Gammaracanthus) lacustris* переносят лишь слабую степень загрязнения органическими и токсическими веществами и служат показателями олиго-β-мезосапротоксобной зоны.

Известно, что *M. affinis* наиболее устойчив к загрязнению и даже развивается в массе в умеренно эвтрофных зонах водоема (Яковлев, 2005). Исследования, проведенные на Онежском озере, показывали, что *M. affinis* не встречался на загрязненных участках, прилегающих к зоне сброса сточных вод Кондопожского комбината, но по мере удаления от источника загрязнения численность ракообразного возрастала (Калинкина и др., 2011). В то же время, в период 1988 – 1993 гг. популяция

M. affinis достигала массового развития (5700 экз. м⁻² и 23.8 г м⁻²) в центральном плесе Петрозаводской губы, одном из наиболее загрязненных участков озера (Полякова, 1999). В Ладожском озере бокоплав *M. affinis* с 1930-х годов до настоящего времени сохранил свое широкое распространение в донных сообществах.

Ранее считалось, что антропогенное эвтрофирование Ладожского озера и его загрязнение привело к сокращению (*P. quadrispinosa*) и даже выпадению некоторых видов (*R. lacustris*) из реликтовой фауны амфипод (Меншуткин и др., 1987; Slepukhina et al, 1996). В работе В.В. Меншуткина с соавторами (1987) указывалось: «С увеличением трофии и загрязненности озера роль этих ракообразных значительно снизилась: *Pallasea* встречена всего на 26 станциях, а *Gammaracanthus* чрезвычайно редко попадает в дночерпательных пробах». Однако никаких количественных характеристик этих видов не приводится. Данный вывод также не был подтвержден статистическими расчетами.

В последующих публикациях эта гипотеза нашла свое продолжение. Более частое обнаружение в пробах *P. quadrispinosa* и изредка *R. lacustris* в 1990-х годах было воспринято как восстановление реликтовой фауны в связи со снижением антропогенной нагрузки и улучшением экологического состояния озера (Слепухина и др., 2000; Барбашова, Слепухина, 2002а; Барбашова, 2013 и др.).

Но было ли сокращение реликтовых ракообразных? В своей работе Ц.И. Иоффе (1948) пишет, что *P. quadrispinosa* «имеет значительно меньшее распространение» в озере, чем *M. affinis*, а *Gammaracanthus* «не принадлежит к численно-богатым видам в Ладожском озере». Автор также отмечает сложность количественных оценок данного вида в дночерпательных пробах: «из четырех станций, на которых был найден *Gammaracanthus*, лишь один раз 2 экземпляра попались в дночерпатель, на остальных трех станциях он попадался только в траловых ловах; всего с помощью трала добыто 242 экз.».

Проведенный сравнительный анализ данных по численности и биомассе амфипод за разные периоды исследования показал, что их характер распределения по глубинам (табл. 4.4.1) и типам грунта (табл. 4.4.2) не изменился. Современное распределение амфипод в озере мало отличается от распределения в 1930-е годы, а количественные характеристики реликтовых амфипод в разные периоды довольно близки.

Таблица 4.4.1. Средние показатели численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) реликтовых амфипод на различных глубинах в Ладожском озере.

Вид	Глубина (метр)	Период исследования			
		1931 – 1933 гг.*		1994 – 2012 гг.***	
		N	B	N	B
<i>Monoporeia affinis</i>	до 10	170	0.602	149	0.396
	11-20	753	1.789	512	1.255
	21-30	1038	2.433	1582	4.512
	31-40	2250	6.469	1239	3.459
	41-50	1541	4.994	639	1.743
	51-60	840	2.635		
	61-70	539	1.248	483	1.467
	71-80	**1200	**2.105	473	1.794
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	до 10	8	0.175	24	0.356
	11-20	37	0.440	41	0.748
	21-30	16	0.479	40	1.573
	31-40	4	0.141	44	2.114
	41-50	3	0.041	20	5.980
	51-60	1	0.0001	20	0.280

Примечание: * – данные взяты из работы Ц.И. Иоффе (1948); ** – одна станция; *** – наши данные

Г.А. Стальмакова (1968) также отмечает, что «... на глубине 5 – 6 м *Pontoporeia affinis* – уже обязательный элемент фауны, а *Pallasea quadrispinosa* появляются лишь в виде единичных экземпляров. Максимальное количество этих рачков обнаружено на глубинах 12 – 40 м. В сублиторали к ним присоединяется также *Gammaracanthus loricatus*, численность которого в Ладоге невелика». Далее в этой же статье можно прочитать: «*Gammaracanthus loricatus lacustris* встречался **спорадически** в количестве 5 – 15 экз. м⁻² на песчано-илистых грунтах сублиторали от глубин 20 – 30 м и глубже в профундали на илистых грунтах».

Как видно из приведенного материала все исследователи Ладожского озера указывают на более низкую встречаемость *P. quadrispinosa* чем *M. affinis*, а *R. lacustris* относят к редким видам. Более того сравнение встречаемости видов *M. affinis* и *P. quadrispinosa* за период 1976 – 1984 гг., когда наблюдалось выпадение видов из

реликтовой фауны, близко к нашим данным по встречаемости за период 1994 – 2012 гг. (табл. 3.1).

Таблица 4.4.2. Средние показатели численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) реликтовых амфипод на различных грунтах в Ладожском озере.

Вид	Грунт	Период исследования			
		1931 – 1933 гг. *		1994 – 2012 гг. **	
		N	B	N	B
<i>Monoporeia affinis</i>	ил	1485	4.176	656	1.809
	заиленный песок	1389	3.460	1034	2.594
	песок	209	0.777	274	0.651
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	ил	4	0.097	21	4.060
	заиленный песок	29	0.464	43	2.334
	песок	17	0.169	35	0.645

Примечание: *Данные взяты из работы Ц.И. Иоффе (1948); ** – наши данные

В наших сборах *R. lacustris* был обнаружен только два раза, в последний раз в 2000 г. на ст. 204. Однако это вряд ли свидетельствует об его исчезновении, учитывая, что отбор проб проводился только дночерпателем. Кроме того в 2011 – 2012 гг. он был встречен на каменистой литорали о. Валаам (Зуев, Зуева, 2013).

Таким образом, исследования последних лет показали, что характер современного распределения амфипод мало отличается от распределения амфипод в 1930-е, 1960-е и 1970 – 1980-е годы. Все эти данные свидетельствуют не в пользу теории о снижении роли и выпадении некоторых видов из фауны реликтовых амфипод в период, когда озеро подвергалось антропогенному эвтрофированию. В целом можно отметить, что не установлено отрицательного влияния антропогенного эвтрофирования и существующего уровня загрязнения на реликтовую фауну Ладожского озера. В озере обитают все амфиподы, которые относятся к комплексу реликтовых ракообразных. Такая встречаемость реликтовой фауны связана с наличием благоприятных условий для обитания этих организмов в озере, что и способствовало сохранению этой фауны до наших дней.

ГЛАВА 5. СООБЩЕСТВА МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЕ ОЗЕРА

В Ладожском озере площадь литоральной зоны (зоны произрастания высшей водной растительности до глубин 8 м) составляет 2543.0 км² (14.3% от площади водоема), объем водной массы – 9.67 км³ (1.1% от объема воды озера) (Науменко, 2013). Под влиянием различных природных факторов образовались биоценозы обширных песчаных пляжей (восточный берег), каменистых гряд (западный и южный участки побережья), открытых мелководных губ (бухта Петрокрепость, Волховская и Свирская губы), а также глубоких и мелких закрытых заливов, как заросших, так и свободных от растительности (северный шхерный район). Морфометрия дна и режим волнения, формирующие грунты, обуславливающие газовый режим придонного слоя воды, наличие или отсутствие макрофитов и перифитона, определяют развитие тех или иных биоценозов зообентоса и фитофильной фауны (Распопов и др., 1990, Барбашова, Слепухина, 2002б). Макробентос литоральной зоны озера характеризуется значительным видовым богатством, здесь отмечается до 85% общего числа видов обитающих в озере (Стальмакова, 1968).

В 1970-е и 1980-е годы 20-го столетия Ладожское озеро подвергалось значительному эвтрофированию и загрязнению (Антропогенное эвтрофирование ..., 1982, Современное состояние ..., 1987, Ладожское озеро ..., 1992). В северном районе озера наибольший антропогенный пресс испытывали залив Щучий под Приозерском, залив Хиденселькя у пос. Ляскеля в Сортавальских шхерах и залив у г. Питкяранта, где в конце 80-х годов образовались «мертвые зоны» (Slepukhina et al, 1996). В южной части озера отмечалось отсутствие бентоса у места сброса сточных вод Сясьского целлюлозно-бумажного комбината (Стальмакова, 1968). Кроме того, токсическое загрязнение среды вызывало появление большого количества особей гидробионтов с морфологическими уродствами. Подобные отклонения в строении ротового аппарата личинок хирономид и морфологии щетинок олигохет отмечались в загрязненных биотопах Сортавальских шхер у поселка Ляскеля (Davudova et al, 1992), близ выпусков сточных вод в районе г. Питкяранта и в Щучьем заливе у Приозерска (Slepukhina et al, 1996), в Волховской губе (Slepukhina, Kurashov, 1999). После прекращения стоков предприятий наблюдалось восстановление донных биоценозов (Слепухина, 1991;

Слепухина и др. 1993; Slepukhina, Belyakova, 1994).

В прибрежье озера участки интенсивного антропогенного воздействия чередуются с менее нарушенными участками (восточное и западное побережье) и чистыми заливами, где наименее сказывается эвтрофирование и загрязнение (прибрежье о. Валаам и о. Путсари, залив Хауккалаhti).

5.1. Структура сообществ макробентоса в зарослях макрофитов

Для характеристики макробентоса различных биотопов озера были использованы данные съемки 2006 г. Всего за период исследований в составе макробентоса отмечено 205 таксонов животных, из которых наиболее широко представлены хирономиды (68 видов), олигохеты (34 вида), моллюски (12 двустворчатых и 16 видов брюхоногих), ручейники (21 вид). Зарегистрировано 10 видов пиявок, 8 – жуков, 7 – поденок, 6 – двукрылых, 4 – водных клопов, по 3 вида турбеллярии и амфипод, 2 – пауков, по одному виду гидр, изопод, ногохвосток, стрекоз, вислокрылок и сетчатокрылых, а также не определенные до вида группы Mermithidae, Enchytraeidae, Hydracarina, Lepidoptera и некоторые Diptera. Наибольшее видовое богатство (57 видов) обнаружено в зарослях тростника в Якимварском и Тайполовском заливах, наименьшее (11 видов) – во Владимирской бухте в зарослях элеохариса, валеснерии и хары. На остальных станциях отмечено от 16 до 52 видов. Индекс Шеннона изменялся от 0.25 до 4.44 бит экз.⁻¹. Его низкие значения (0.25 – 0.63 бит экз.⁻¹) вдоль западного берега были обусловлены сильным доминированием *G. fasciatus* (92 – 97% численности и 93 – 99% биомассы бентоса).

В 2006 г. численность макробентоса варьировала от 2224 до 39784 экз. м⁻², биомасса – от 3.76 до 111.54 г м⁻² (табл. 5.1.1). Суммарная численность в среднем по озеру составила 14472 ± 2157 экз. м⁻², а биомасса – 30.57 ± 4.69 г м⁻². Донные биоценозы разнообразны по составу и соотношению отдельных таксонов в общей численности и биомассе. По численности в среднем преобладали амфиподы (58%) и хирономиды (21%), доля олигохет и моллюсков составила 14% и 3% соответственно, на остальные группы бентоса приходилось 4% общей численности макрофауны. По биомассе доминировали амфиподы (57%), моллюски (16%), доля хирономид составила 12%, олигохет 5%.

Таблица 5.1.1. Средние показатели численности (N, $x \pm SE$, экз. m^{-2}) и биомассы (B, $x \pm SE$, г m^{-2}) макробентоса и его основных групп, пределы их изменения (min-max) в зарослях макрофитов различных районов Ладожского озера в 2006 г.

Район (№№ станции)		Total benthos	Oligochaeta	Chironomidae	Amphipoda	Mollusca	Isopoda	Hirudinea	Trichoptera	Varia
Южный (л1, л2, л3, 4В, л5, л6)	N	11126±4001	1112±263	3626±1084	5680±3184	188±40	233±193	141±72	77±32	69±20
	min-max	3496-25624	376-1704	1216-6312	8-17336	88-344	0-1072	0-432	0-160	16-120
	B	23.68±8.89	1.04±0.19	4.44±2.32	12.67±6.69	3.97±2.94	0.39±0.34	0.57±0.29	0.38±0.19	0.22±0.08
Западный (л23, л26, л27, л28, л29, л30)	min-max	5.78-49.01	0.54-1.48	0.62-11.63	0-33.85	0.19-16.92	0-1.92	0-1.41	0-1.14	0.01-0.44
	N	20645±5589	2067±1517	1625±1152	15961±6744	224±144	376	112	21±12	259±95
	min-max	7816-39784	64-8544	248-6848	0-38056	8-824	0-2256	0-656	0-72	8-472
Восточный (л7, л8, л9)	B	38.46±5.83	1.51±0.94	1.49±1.08	26.59±8.87	6.24	0.93	0.27	0.28±0.19	1.15±0.58
	min-max	20.74-52.29	0.04-4.26	0.1-6.4	0-50.75	0.07-35.8	0-5.59	0-1.5	0-1.04	0.02-3.49
	N	9544±6551	1163±408	1565±936	5707	168±39	541±344	248±150	21±16	131±48
Шхерный (л10, л12, л12а, л13, л15, л17, л20, л21, л22)	min-max	2224-19960	496-1512	376-2992	0-16928	104-200	0-944	16-432	8-48	64-200
	B	11.42±3.55	0.55±0.01	1.32±0.8	5.19	0.63±0.33	1.15±0.74	1.92±1.23	0.35±0.33	0.31±0.12
	min-max	8.11-17.2	0.54-0.57	0.28-2.52	0-15.06	0.1-1.02	0-2.02	0.06-3.52	0.03-0.88	0.13-0.43
О. Валаам (л18, л19)	N	10781±2792	1998±452	3023±952	5117±2321	151±63	96±61	90±45	46±12	260±77
	min-max	3832-28976	536-4584	576-6792	280-20848	0-584	0-512	0-352	8-104	16-592
	B	25.31±6.88	1.33±0.21	2.24±0.74	12.01±5.26	6.15±5.6	0.22±0.14	0.46±0.21	1.74±0.67	1.16±0.37
Залив Щучий (щ1л, щ2л)	min-max	3.76-58.46	0.38-2.02	0.34-5.95	0.86-44.72	0-48.3	0-1.05	0-1.39	0.01-5.2	0.08-3.27
	N	9012	1320	2376	4460	80	552	52	28	144
	min-max	2424-15600	920-1720	16-4736	224-8696	16-144	8-1096	48-56	0-56	96-192
Залив Щучий (щ1л, щ2л)	B	24.57	2.17	4.4	14.17	0.37	1.23	0.74	0.51	0.98
	min-max	7.04-42.1	1.58-2.76	0-8.8	0.59-27.74	0.14-0.6	0.06-2.39	0.72-0.76	0-1.02	0.42-1.54
	N	35446	6150	8587	17206	3001	163	44	132	163
Залив Щучий (щ1л, щ2л)	min-max	31976-38915	3875-8425	2675-14500	11700-22713	2463-3538	0-325	0-88	38-225	25-301
	B	85.89	6.1	16.99	49.08	8.56	0.76	0.49	1.9	2.01
	min-max	60.24-111.54	2.68-9.53	2.84-31.15	48.55-49.6	5.39-11.73	0-1.53	0-0.99	0.45-3.35	0.34-3.68

Кластерный анализ позволил выделить сходные местообитания донных биоценозов по составу и обилию групп макробентоса (Oligochaeta, Hirudinea, Amphipoda, Isopoda, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Chironomidae и Varia) (рис. 5.1.1).

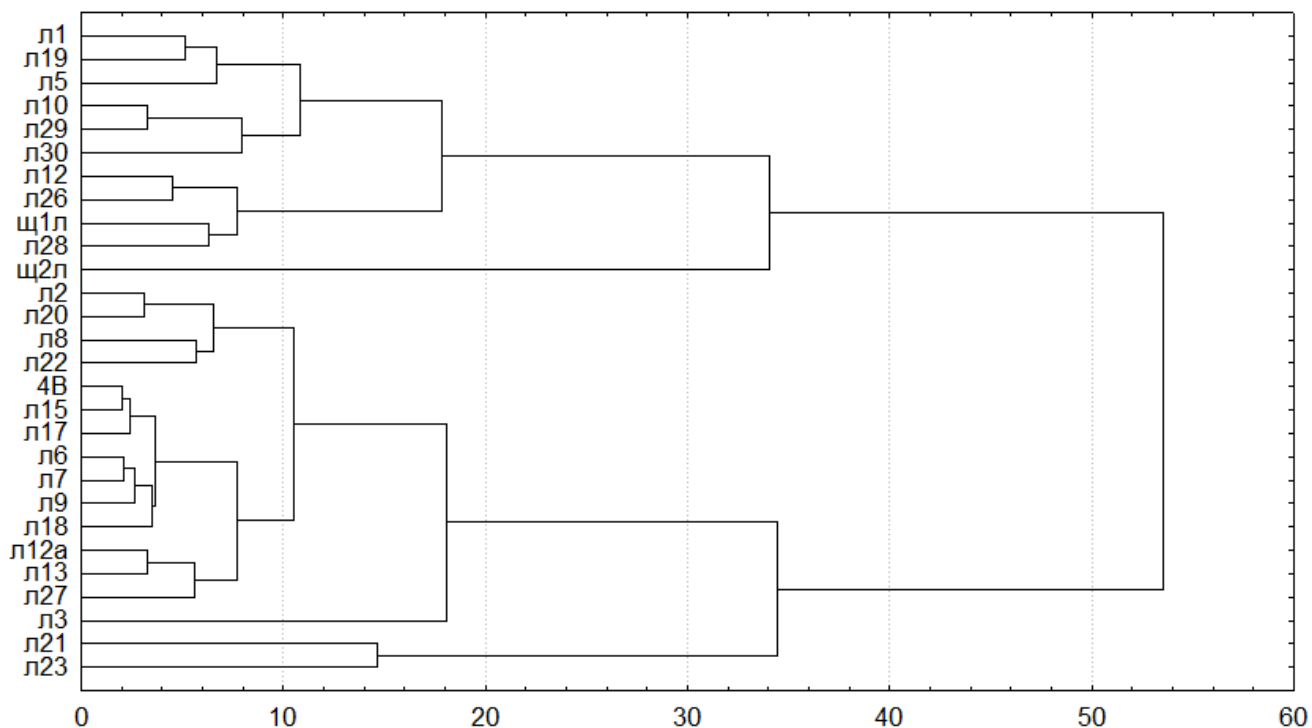


Рисунок 5.1.1. Дендрограмма сходства донных биоценозов литоральной зоны Ладожского озера в 2006 г. (по результатам кластерного анализа состава макробентоса и биомассы основных таксономических групп, кластеризация по методу попарно взвешенной средней). По оси абсцисс – евклидово расстояние, по оси ординат – номера станций.

Низкими биомассами ($3.76 - 5.78 \text{ г м}^{-2}$) отличались донные биоценозы у п. Ляскеля (ст. л15) и в Волховской губе (ст. 4В), доля амфипод составила 40 – 69%. На ст. 4В, где впервые был обнаружен *Pontogammarus robustoides*, преобладали хирономиды (72% численности, 38% биомассы), олигохеты (19.6% и 9.6% соответственно). На долю *P. robustoides* приходилось лишь 0.3% численности и 15% биомассы всего бентоса. Небольшая биомасса (7.1 г м^{-2}) бентоса также характерна для биотопа у п-ова Рауталахти (ст. л17). Существенную роль в бентофауне играли хирономиды (21%), олигохеты (21%), пиявки (19%) и амфиподы (17%).

Невысокие значения биомассы ($6.58 - 8.94 \text{ г м}^{-2}$) отмечались в Свирской губе (ст. л6) и вдоль восточного побережья на ст. л7, л9 и на о. Валаам (ст. л18). Здесь значительна роль изоподы *Asellus aquaticus* (18 – 34%) и пиявок (10 – 43%). Доля амфипод минимальна (0 – 8.4%).

Схожи по составу и биомассе макробентоса ($10.16 - 17.20 \text{ г м}^{-2}$) донные биоценозы в бухте Петрокрепость (ст. л2), у островов Мантинсари (ст. л8) и Путсары (ст. л20), где на долю *G. fasciatus* приходилось 77 – 88% биомассы. У о. Хаукасари (ст. л22) при биомассе 26.06 г м^{-2} также преобладал этот вид (54%). Биомассы бентоса $13.85 - 20.74 \text{ г м}^{-2}$ отмечались в заливах Импилахти (ст. л12а), Хауккалаhti (ст. л13) и Тайполовском (ст. л27). Однако здесь биомасса *G. fasciatus* составила лишь 18 – 35% общей биомассы. Значительна доля хирономид 30 – 35% (рис. 5.1.2).

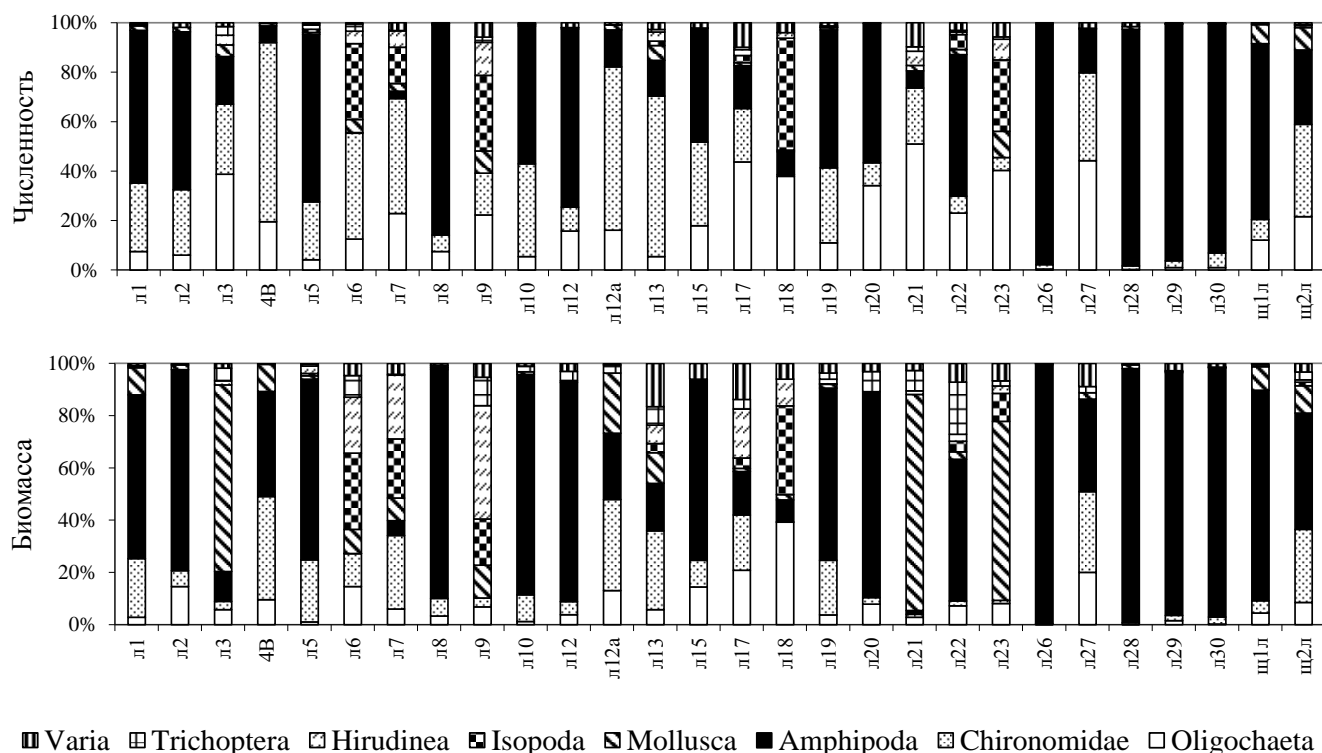


Рисунок 5.1.2. Соотношение основных групп макробентоса на станциях литоральной зоны Ладожского озера в 2006 г.

Существенного обилия $42 - 49 \text{ г м}^{-2}$ макробентос достигал на ст. л1, л19, л5. Вклад амфипод в биомассу зообентоса 63 – 69%, хирономид – 21 – 24%. Высокие биомассы хирономид $10.51 - 11.63 \text{ г м}^{-2}$ в бухте Петрокрепость (ст. л1) и в Волховской губе (ст. л5) – связаны с развитием *Glyptotendipes glaucus*, численность которого на ст.1

равнялась 4296 экз. м⁻², а биомасса - 10.08 г м⁻².

Довольно большие биомассы 27.18 – 52.19 г м⁻² наблюдались и вдоль западного берега на ст. л26, л28, л29 и л30, в районе Питкяранты (ст. л10), в заливе Импилахти (ст. л12 – 53.42 г м⁻²) и в Щучьем заливе (ст. щ1л – 60.48 г м⁻²). Основную долю (81 – 99%) составили амфиподы (табл. 5.1.2).

Высокими биомассами (52.29 – 58.46 г м⁻²) отличались донные сообщества в устье реки Вуокса (ст. л23) и в Якимварском заливе у п. Сороло (ст. л21), где доминировали гастроподы *Viviparus viviparus* (52 – 78%). На ст. л3 у пос. Дубно в районе выхода в озеро протоки канала биомасса ниже (23.69 г м⁻²), но в структуре сообщества также значителен вклад (63%) крупных гастропод *Viviparus contectus*.

Максимальная биомасса всего макробентоса (111.54 г м⁻²), олигохет (9.53 г м⁻²) и хирономид (31.15 г м⁻²) отмечалась на заиленном песке в Щучьем заливе (ст. щ2л). В зарослях элодеи в массе развивались тубифициды – *Limnodrilus* sp. (2275 экз. м⁻²), *L. udekemianus* (700 экз. м⁻²), *L. hoffmeisteri* (688 экз. м⁻²) и *Tubifex tubifex* (775 экз. м⁻²). Эти виды обычно обитают в местах с высоким содержанием легкоразложимого органического вещества. Среди хирономид доминировали *Microtendipes pedellus* (10888 экз. м⁻², 25.1 г м⁻²) и *Stictochironomus crassiforceps* (2775 экз. м⁻², 4.152 г м⁻²). На долю *G. fasciatus* приходилось 45% биомассы.

Таким образом, на многих биотопах литоральной зоны доминировал инвазивный вид *G. fasciatus*, однако в 2006 г. он не был обнаружен в устье р. Вуокса (ст. л23) и в заливе Уксунлахти (ст. л9). В 2006 г. численность *G. fasciatus* в среднем составила 9090±2024 экз. м⁻², а биомасса – 18.65 ± 3.61 г м⁻². Максимальная биомасса *G. fasciatus* (50.75 г м⁻²) отмечалась в бухте Далекая (ст. л28) в зарослях тростника на каменисто-песчаном грунте.

G. fasciatus способен обитать в широком диапазоне экологических факторов (Panov, Verezhina, 2002). Несмотря на это, в 2006 г. его популяция характеризовалась невысоким количественным развитием в Волховской губе, для которой характерны более высокие показатели минерализации воды и содержания фосфора, повышенные концентрации соединений тяжелых металлов по сравнению с открытым озером. Низкие биомассы зарегистрированы также в Свирской губе, где воды богаты гуминовыми веществами. Схожие величины в этих районах озера отмечались в 2000 г. и 2005 г., численность бентоса варьировала от 5000 до 9100 экз. м⁻², а биомасса от 4.3 до 9.4 г м⁻².

Таблица 5.1.2. Показатели численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) всего макробентоса, ракообразных (Amphipoda, Isopoda) и их доля (%); количество видов (n), значения индекса видового разнообразия Шеннона (H, бит экз.⁻¹) на литоральных станциях Ладожского озера в 2006 г.

Ст.	Весь бентос		Amphipoda				Isopoda				n	H
	N	B	N	B	% N	% B	N	B	% N	% B		
л1	18496	46.88	11408	29.36	61.7	62.6	0	0	0	0	33	1.85
л2	6144	10.16	3920	7.81	63.8	76.8	0	0	0	0	24	2.21
л3	4288	23.69	824	2.70	19.2	11.4	0	0	0	0	40	4.22
4В	8712	5.78	584	2.32	6.7	40.2	0	0	0	0	36	3.4
л5	25624	49.01	17336	33.85	67.7	69.1	328	0.44	1.3	0.9	48	1.94
л6	3496	6.58	8	0.002	0.2	0.02	1072	1.92	30.7	29.2	32	3.76
л7	6448	8.94	192	0.50	3	5.6	944	2.02	14.6	22.6	33	3.6
л8	19960	17.20	16928	15.06	84.8	87.6	0	0	0	0	32	1.16
л9	2224	8.11	0	0	0	0	680	1.43	30.6	17.7	39	3.86
л10	17096	31.82	9512	26.86	55.6	84.4	0	0	0	0	34	2.31
л12	28976	53.42	20848	44.72	72	83.7	0	0	0	0	41	1.88
л12а	10288	13.85	1536	3.51	14.9	25.4	0	0	0	0	46	3.42
л13	9736	19.75	1400	3.58	14.4	18.2	176	0.68	1.8	3.4	48	4.44
л15	3832	3.76	1760	2.60	45.9	69.1	0	0	0	0	28	2.69
л17	6000	7.10	1040	1.18	17.3	16.6	176	0.28	2.9	3.9	39	3.88
л18	2424	7.04	224	0.59	9.2	8.4	1096	2.39	45.2	34	27	3.05
л19	15600	42.10	8696	27.74	55.7	65.9	8	0.06	0.1	0.2	52	2.91
л20	8640	13.59	4856	10.70	56.2	78.7	0	0	0	0	16	1.95
л21	4032	58.46	280	0.86	6.9	1.5	0	0	0	0	57	4.37
л22	8432	26.06	4824	14.11	57.2	54.2	512	1.05	6.1	4	45	2.77
л23	7816	52.29	0	0	0	0	2256	5.59	28.9	10.7	44	3.76
л26	13736	42.86	13344	42.46	97.2	99.1	0	0	0	0	11	0.25
л27	19296	20.74	3392	7.35	17.6	35.4	0	0	0	0	57	3.45
л28	31584	52.19	30192	50.75	95.6	97.3	0	0	0	0	17	0.39
л29	39784	27.18	38056	25.20	95.7	92.7	0	0	0	0	23	0.42
л30	11656	35.48	10784	33.78	92.5	95.2	0	0	0	0	25	0.63
щ1л	31976	60.24	22713	48.55	71.0	80.6	0	0	0	0	28	1.97
щ2л	38915	111.54	11700	49.60	30.1	44.5	325	1.53	0.8	1.4	38	3.31

Доля *G. fasciatus* в Волховской губе составила 7 – 8% общей численности и 22 – 48% биомассы, а в Свирской губе 0.2 – 0.7% и 0.02 – 3.2% соответственно (Berezina et al, 2009).

Особенности видового состава и количественного развития макробентоса позволяют выделить участки литоральной зоны озера, в разной степени испытывающие антропогенное воздействие. Высокие биомассы *G. fasciatus* наблюдались в эвтрофном заливе Импилахти; в загрязненных заливах Щучий и у г. Питкяранта. Кроме того, в Щучьем заливе развивались полисапробные виды олигохет и хирономид. Личинки хирономид *Chironomus plumosus*, обитающие в илу эвтрофных водоемов, переносящие дефицит кислорода и устойчивые к загрязнению, кроме Щучьего, встречались в заливах Импилахти (ст. л12а) и Тайполовском (ст. л27), в Волховской губе (ст. л4) и в Монастырской бухте на о. Валаам (ст. л19). Количественные характеристики данного вида не велики: в Щучьем заливе достигали 238 экз. м⁻², 1.43 г м⁻², а в заливе Импилахти – 160 экз. м⁻², 1.83 г м⁻².

Известно, что антропогенное эвтрофирование негативно влияет на структуру биоценозов, нарушая их стабильность и снижая видовое богатство. Небольшое количество видов (11) во Владимирской бухте (ст. л26) вероятно связано с влиянием загрязнения нефтепродуктами (Суржко и др., 2007). В олиготрофном заливе Хауккалаhti сообщество макробентоса характеризуется наиболее высоким видовым разнообразием (4.44 бит экз.⁻¹).

По сравнению с 1988 – 1990 гг. уже к 2000 г. в составе зообентоса произошли значительные изменения. Средние биомассы бентоса в 1990 г. (33.8 г м⁻², (Kurashov et al, 1996)) и в 2000 г. (34.6 г м⁻², (Berezina et al, 2009)) схожи. Однако при этом уменьшился вклад аборигенных видов с 99% до 14%. Общая численность и биомасса макробентоса за период 2000-2005 гг. значительно увеличились за счет роста обилия *G. fasciatus* и других бентосных групп. В 2005 г. средняя биомасса *G. fasciatus* равнялась 54 ± 13 г м⁻². Вклад *G. fasciatus* в суммарную численность и биомассу превысил 70% как в 2000 г. так и 2005 г. (Berezina et al, 2009). Средние количественные показатели бентоса в растительных ассоциациях тростника в 2006 г. на тех же станциях составили 14366 ± 2913 экз. м⁻², а биомасса – 24.84 ± 4.69 г м⁻², что ниже, чем в предыдущие годы, однако роль байкальского вселенца по-прежнему высока (в среднем 63% численности и 66% биомассы всего бентоса).

Высокие значения биомассы бентоса в 2005 г. вероятно, связаны с более высоким уровнем воды в озере в этот год и соответственно с изменениями развития и состава сообществ макрофитов, что в свою очередь отразилось на развитии донной и фитофильной фауны.

G. fasciatus обладает ярко выраженной эврифагией и способен потреблять широкий спектр растительной и животной пищи (Барков, 2006). Инвазия байкальского вселенца сопровождалась изменениями в структуре донных биоценозов. Кроме снижения численности и исчезновения из многих мест обитания аборигенного *Gammarus lacustris*, в литорали озера также заметно уменьшился ареал обитания *A. aquaticus*, снизились его количественные показатели. В 2006 г. средние величины численности и биомассы составили 688 экз. м⁻² и 1.58 г м⁻² соответственно. Изопода *A. aquaticus* достигала больших численностей только на биотопах, где *G. fasciatus* присутствовал в небольших количествах (табл. 5.1.2).

Таким образом, структура литоральных биоценозов и распределение количественных показателей макробентоса в различных районах литоральной зоны озера отличаются значительной изменчивостью, влияние антропогенных факторов часто является решающим для сукцессий донных сообществ. Колебания биомассы и численности зообентоса связаны с высоким разнообразием местообитаний и неоднородностью распределения донных беспозвоночных. В настоящее время в прибрежных биотопах преобладает *G. fasciatus*.

5.2. Макробентос залива Щучий

Залив Щучий (61°05' с. ш., 30°05' в. д.) расположен в северо-западной части озера. Площадь залива 0.4 км², средняя глубина – 2.0 м, максимальная – 3.6 м. До середины 1960-х гг. залив Щучий сохранял естественный режим и относился к олиготрофным или слабо мезотрофным водоемам (Распопов и др. 1998). Влияние неочищенных сточных вод Приозерского целлюлозного комбината (ПЦК) на протяжении двух десятилетий привело к уничтожению экосистемы залива, в том числе донных беспозвоночных (Сношкина, 1988; Слепухина и др., 1993). В конце 1986 г. ПЦК был закрыт и перепрофилирован. Экологическое состояние залива стало быстро улучшаться, благодаря его мелководности, повышенной волновой активности и усиленному водообмену с открытым озером. Восстановление биоценозов зообентоса началось в

1987 г., год от года расширялся видовой состав, увеличивались количественные показатели (Распопов и др., 1996, 1998; Slepukhina et al, 1996; Barbashova, 2001).

Для оценки состояния сообществ макробентоса с 1986 г. по 2012 г. проводились многолетние исследования на 3 станциях стандартного разреза (у дамбы, в центре и на выходе из залива), расположенных на различных биотопах на разном расстоянии по мере удаления от насыпной каменной дамбы в сторону открытого озера. Дамба отделяет южную часть залива, куда ранее поступали сточные воды, от основной акватории. В устье залива регулярные наблюдения начались в 1992 г. Глубины на станциях варьировали в зависимости от уровня воды в озере. В настоящее время донные отложения у дамбы и в центре представлены песчаными илами с растительными остатками, а на выходе – разнозернистым песком.

Многолетний мониторинг позволил проследить процесс развития сообществ макробентоса. В конце 1980–х годов началось восстановление донной фауны залива. В Щучьем заливе большую роль в формировании новых биоценозов зообентоса сыграли виды убиквисты и вселенцы. Единичные экземпляры *Chironomus plumosus* были обнаружены в центре залива в 1987 г., а у дамбы только в 1989 г. В центре залива в зообентосе с 1988 г. кроме *C. plumosus* отмечались олигохеты. Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* появился в 1989 г. в литорали залива, где в зарослях рогоза его количественные показатели составили – 37000 экз. м⁻², 120 г м⁻² (Панов, 1994). Этот бокоплав выносит значительное эвтрофирование и устойчив к ряду загрязнителей. *G. fasciatus* способен адаптироваться к комплексу неблагоприятных факторов, а соответственно одним из первых заселять биотопы, загрязненные промышленными стоками (Березина, 2004).

В начале 1990–х годов наблюдалось интенсивное развитие донных беспозвоночных. У дамбы доминировали полисапробные виды хирономид. Биомасса бентоса (18.3 г м⁻²) у дамбы в 1992 г., как и его видовой состав, указывали на высокий трофический статус этой части водоема. Активно развивался вселенец *G. fasciatus*. В 1992 г. он встречался уже на всех участках залива. В зарослях рогоза при численности 6680 экз. м⁻² его биомасса составила 86 г м⁻². Однако вне зоны зарослей развитие *G. fasciatus* незначительно. Численность варьировала от 20 до 80 экз. м⁻², а биомасса от 0.01 до 0.22 г м⁻².

Данные по химии в 1993 – 1994 гг. указывали на неблагоприятную ситуацию в

заливе. Здесь отмечались высокие показатели 3,4 – бензопирена у дамбы. В 1993 г. в верхнем слое донных отложений содержание 3,4 – бензопирена равнялось 48.3 мкг кг^{-1} , а в 1994 г. – 936 мкг кг^{-1} (Frumin, Krylenkova, 1997). Вероятно, это связано с залповым выбросом в залив загрязненных сточных вод от начавшего работу перепрофилированного предприятия. Этот период (1992 – 1994 гг.) характеризовался резким изменением таксономической структуры и снижением в сотни раз количественных показателей зоопланктона (Распопов и др., 1998). В 1994 г. существенно снизились численность и биомасса бентоса в центре и на выходе из залива, а у дамбы при небольшой численности 1060 экз. м^{-2} биомасса составила 9.22 г м^{-2} (рис. 5.2.1), при этом 85% биомассы приходилось на долю хирономиды *L. arenicola*. Однако в зарослях макрофитов по-прежнему в массе развивался *G. fasciatus* – $17400 \text{ экз. м}^{-2}$ и 33.3 г м^{-2} .

По видовому составу у дамбы и в центре в 1992 – 1994 гг. можно характеризовать залив как эвтрофный, однако количественные показатели бентоса еще не велики. По-видимому, остаточное количество токсических соединений в донных отложениях препятствовало обильному развитию макробентоса. Экологическая ситуация оставалась напряженной. В эти годы довольно часто встречались экземпляры хирономид с отчетливыми деформациями ротового аппарата (Распопов и др. 1996; Slepukhina et al, 1996; Raspopov et al, 1997).

Начиная с 1995 г. высокие биомассы донных биоценозов в центре залива (1995 г. – 9.26 г м^{-2} ; 1996 г. – 25.0 г м^{-2} ; 1997 г. – $30.88 - 50.68 \text{ г м}^{-2}$) характеризуют залив Щучий как эвтрофный и по количественному развитию макробентоса. Большие значения численности и биомассы беспозвоночных в пределах залива свидетельствуют о вымывании из донных отложений ядовитых субстанций. При этом поступление органических веществ с водами, просачивающимися сквозь дамбу, способствовало росту биомассы бентоса.

В 1990–е годы наблюдалось значительное варьирование количественных показателей бентоса, что свидетельствует о нестабильности сообществ макробентоса. К сожалению, отбор проб в 1990–х годах проходил в разные сезонные сроки. Поэтому колебания численности и биомассы бентоса можно частично рассматривать как сезонные изменения в донных биоценозах. В конце 1990–х годов установилась тенденция восстановления бентосных сообществ как среди макрофитов, так и вне

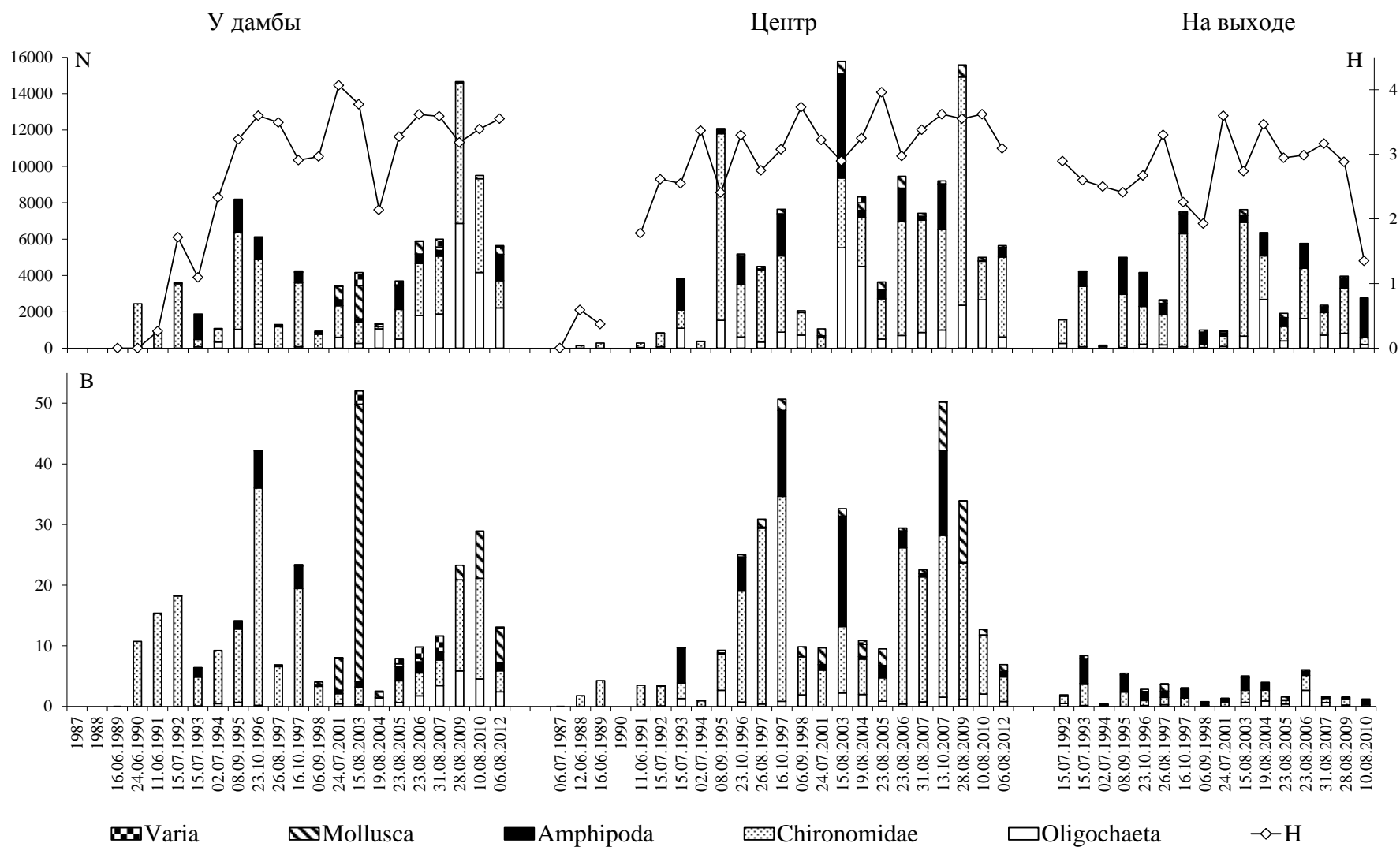


Рисунок 5.2.1. Изменение численности (N, экз. м⁻²), биомассы (B, г м⁻²) макробентоса и индекса видового разнообразия Шеннона (H, бит экз.⁻¹) у дамбы, в центре и на выходе Щучьего залива в период с 1987 г. по 2012 г. (1987 г. – 1993 г. архивные материалы Слепухиной Т. Д.; далее собственные данные).

зарослей. Фактически не отмечались отклонения в строение ротового аппарата личинок хирономид и в морфологии щетинок олигохет. В Щучьем заливе сформировалась новая экосистема (Распопов и др. 2003).

С 2001 г. по 2012 г. в составе сообществ зообентоса выявлено 103 таксона беспозвоночных, относящихся к 12 систематическим группам. Наиболее разнообразны по видовому составу хирономиды (43 вида), олигохеты (23 вида) и моллюски (15 видов двустворчатых, 4 – брюхоногих). Также отмечено 6 видов ручейников, 3 – амфипод и 2 – пиявок. Остальные группы бентоса (Isopoda, Odonata, Hemiptera, Heleidae, Chaoboridae) представлены 1 видом. До вида не определялись группы Mermithidae и Enchytraeidae (приложение С).

Среди хирономид самым богатым в видовом отношении является подсемейство Chironominae (24 вида). Широко распространены в заливе виды *Microtendipes pedellus*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Cryptochironomus defectus*, *Polypedilum scalaenum*, *Glyptotendipes paripes*, *Tanytarsus gregarius*, *Cladotanytarsus mancus*. У дамбы и в центре залива часто встречались виды *Lipiniella arenicola*, личинки р. *Chironomus* и таниподины р. *Procladius*. Редки находки хирономид подсемейства Orthocladinae, даже на выходе из залива. У дамбы эпизодически отмечались *Cricotopus silvestris* и *Psectrocladius psilopterus*.

Из олигохет обычны виды семейств Tubificidae и Naididae (наибольшего обилия достигала *Uncinaiis uncinata*). Среди тубифицид преобладали виды р. *Limnodrilus*, *Potamothrix hammoniensis*, *Spirosperma ferox* и Tubificidae gen sp. с волосными щетинками. Олигохеты семейств Lumbriculidae и Enchytraeidae изредка встречались в устье залива.

Двустворчатые моллюски представлены мелкими видами семейства Pisidiidae (роды *Pisidium*, *Neopisidium*) и семейства Euglesidae (р. *Euglesa*). В отдельные годы в массе развивались моллюски семейств Sphaeriidae (*Sphaerium corneum*, *S. nitidum*) и брюхоногие моллюски *Bithynia tentaculata*.

Из амфипод в настоящее время в заливе широко распространен *G. fasciatus*. Только один раз в 2001 г. на выходе из залива на глубине 3.5 м был обнаружен ледниковый реликт *Monoporeia affinis*. В 2012 г. впервые была найдена байкальская амфипода *Micruropus possolskii*. Вероятные пути ее проникновения в Ладожское озеро рассмотрены в разделе 5.3.

В состав донных биоценозов у дамбы входят также ручейники (наиболее встречаемые виды *Molanna angustata* и *Phryganea bipunctata*), пиявки *Helobdella stagnalis*, *Erpobdella octoculata*, водяной ослик *Asellus aquaticus*, клопы *Sigara* sp. Из других организмов в заливе единично попадались стрекозы *Coenagrion concinnum*, личинки *Culicoides* sp., вид двукрылых *Chaoborus flavicans* и беспозвоночные группы Mermithidae.

У дамбы без учета данных 2004 г., количество видов варьировало от 18 до 25 видов, а индекс Шеннона – от 3.27 до 4.07 бит экз.⁻¹. Экологическая ситуация в 2004 г. будет рассмотрена ниже. В центре залива встречено от 13 до 29 видов, индекс Шеннона составил 2.9 – 3.96 бит экз.⁻¹. На выходе из залива зарегистрировано от 10 до 15 видов, индекс видового разнообразия изменялся от 2.74 до 3.60 бит экз.⁻¹.

Для разных участков залива характерны отличия в количественном развитии и в структуре сообществ макробентоса. У дамбы численность макробентоса колебалась от 1360 до 14660 экз. м⁻², а биомасса от 2.5 до 52.02 г м⁻² (табл. 5.2.1). В среднем по численности преобладали хирономиды (47%). Значительный вклад в биомассу вносили моллюски (48%), хирономиды (27%) и олигохеты (12%). Однако если исключить данные 2003 г., когда наблюдалось сильное развитие моллюсков, в среднем по биомассе доминировали хирономиды (45%), вклад олигохет 21%, а моллюсков лишь 16%. В 2003 году отмечался очень низкий уровень воды в озере, что способствовало сильному зарастанию залива погруженной водной растительностью. На станциях, где ранее была открытая вода, у дамбы наблюдались густые заросли элодеи канадской, а в центре залива – редкие заросли элодеи и урути. Это объясняет высокие количественные показатели развития макробентоса в этот год. Ведущее место в биоценозе занимали моллюски (43% численности, 88% биомассы) и хирономиды (28% и 6% соответственно). Высокая биомасса моллюсков 45.74 г м⁻² связана с развитием гастроподы *Bithynia tentaculata* (50%) и сфереиды *Sphaerium nitidum* (20%). Среди хирономид преобладал *Glyptotendipes paripes* (88% численности и 89% биомассы всех хирономид).

Таблица 5.2.1. Показатели численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) макробентоса и его основных групп, количество видов (n), значения индекса видового разнообразия Шеннона (H, бит экз.⁻¹) на станциях Щучьего залива Ладожского озера в период с 2001 г. по 2012 г.

Дата	Бентос		Oligochaeta		Chironomidae		Amphipoda		Mollusca		Varia		n	H
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
У Дамбы														
24.07.2001	3420	8.05	600	0.41	1740	1.70	320	0.56	740	5.30	20	0.08	23	4.07
15.08.2003	4160	52.02	260	0.24	1160	2.96	200	0.90	1820	45.74	720	2.18	25	3.77
19.08.2004	1360	2.50	1060	1.38	120	0.10	0	0	140	0.88	40	0.14	10	2.14
23.08.2005	3700	7.90	500	0.64	1640	3.58	1280	2.36	60	0.46	220	0.86	23	3.27
23.08.2006	5900	9.80	1800	1.74	2860	3.78	520	1.84	700	0.60	20	1.84	18	3.62
31.08.2007	6000	11.64	1880	3.42	3180	4.24	320	1.20	180	0.18	440	2.60	20	3.59
28.08.2009	14660	23.28	6860	5.84	7740	15.04	0	0	60	2.40	0	0	21	3.17
10.08.2010	9500	28.92	4160	4.52	5160	16.6	0	0	180	7.8	0	0	22	3.39
06.08.2012	5640	13.10	2220	2.4	1500	3.48	1440	1.4	420	5.62	60	0.2	24	3.55
Центр														
24.07.2001	1060	9.64	20	0.02	560	5.96	100	0.90	380	2.76	0	0	13	3.22
15.08.2003	15780	32.62	5520	2.20	3840	10.98	5720	18.20	700	1.24	0	0	17	2.90
19.08.2004	8320	10.28	4500	1.96	2700	5.84	380	0.42	420	2.00	320	0.06	17	3.25

Таблица 5.2.1. продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
23.08.2005	3640	9.48	500	0.86	2220	3.84	480	2.04	440	2.74	0	0	29	3.96
23.08.2006	9460	29.42	700	0.40	6260	25.78	1840	2.78	660	0.46	0	0	14	2.97
31.08.2007	7420	22.53	860	0.76	6180	20.60	220	0.53	160	0.64	0	0	21	3.38
13.10.2007	9200	50.28	1000	1.52	5520	26.68	2480	13.96	40	8.04	160	0.08	19	3.52
28.08.2009	15580	33.90	2360	1.18	12560	22.44	20	0.24	620	10.02	20	0.02	23	3.55
10.08.2010	5000	12.68	2660	2.04	2120	9.66	40	0.08	180	0.9	0	0	22	3.62
06.08.2012	5600	6.90	620	0.80	4400	4.04	520	0.96	100	1.1	0	0	17	3.09
На выходе из залива														
24.07.2001	960	1.33	100	0.03	560	0.66	180	0.42	80	0.18	40	0.04	15	3.60
15.08.2003	7620	5.02	660	0.66	6260	2.00	380	2.04	320	0.32	0	0	11	2.74
19.08.2004	6360	3.96	2680	0.88	2400	1.80	1280	1.28	0	0	0	0	15	3.46
23.08.2005	1920	1.56	400	0.40	800	0.56	480	0.12	240	0.48	0	0	10	2.95
23.08.2006	5760	6.04	1640	2.66	2760	2.48	1340	0.66	20	0.24	0	0	13	2.99
31.08.2007	2360	1.62	720	0.64	1240	0.68	320	0.24	0	0	80	0.06	10	3.17
28.08.2009	3960	1.54	820	0.22	2480	1.02	580	0.18	80	0.12	0	0	13	2.88
10.08.2010	2760	1.205	200	0.05	380	0.215	2180	0.94	0	0	0	0	9	1.35

Исследования 2004 г. показали ухудшение природной обстановки в заливе, которое вероятно вызвано введением в строй нового производства мебельных плит. У дамбы поверхностные донные отложения были представлены черным песчаным илом с резким неприятным запахом. Отмечались невысокие количественные показатели бентоса (1360 экз. м⁻², 2.5 г м⁻²). По сравнению с данными предыдущих лет уменьшились численность и биомасса зообентоса, изменилось соотношение таксономических групп, сократилось количество видов до 10, индекс Шеннона равнялся 2.14 бит экз.⁻¹. Основную часть бентоса составили олигохеты (78% численности и 55% биомассы), причем доминировали виды р. *Limnodrilus*, легко переносящие органическое и токсическое загрязнение. На долю хирономид приходилось только 9% численности и 4% биомассы. Преобладали личинки хирономид р. *Chironomus* и *Procladius*, которые являются показателями полисапротоксобной зоны.

В 2004 г. впервые за все годы наблюдения в Щучьем заливе встретился вид двукрылых *C. flavicans* (3% численности и 6% биомассы), вид-индикатор α-мезосапробных условий обитания. Амфиподы не были обнаружены. Однако уже в 2005 г. наблюдалось увеличение количественных показателей и видового разнообразия донных беспозвоночных (отмечено 22 вида, индекс Шеннона по численности составил 3.26 бит экз.⁻¹). Ухудшение экологической ситуации в 2004 г. также отразилось на сообществе зоопланктона, у дамбы обнаружены лишь единичные особи зоопланктона, его численность и биомасса уменьшились в 200 раз (Андроникова, Распопов, 2007).

В центре залива величины численности и биомассы изменялись в широких пределах: соответственно от 1060 до 15780 экз. м⁻² и от 9.48 до 50.28 г м⁻². Хирономиды являлись доминирующей группой и составляли в среднем 56.5% численности и 61.6% биомассы всего бентоса. В 2003 г. в центре залива также как и у дамбы произошло увеличение численности и биомассы бентоса. Существенная доля приходилась на амфипод (36% численности), олигохет (35% численности) и хирономид (24% численности, 34% биомассы). Здесь обитала разнообразная фауна хирономид с преобладанием личинок р. *Chironomus*. Численность вида *Chironomus plumosus* равнялась 320 экз. м⁻², биомасса – 8.76 г м⁻². Биомасса *G. fasciatus* достигала 18.2 г м⁻², что составило 56% биомассы всего бентоса.

Наиболее высокий уровень количественного развития макробентоса (биомасса 50.28 г м⁻²) наблюдался в октябре 2007 г. Среди хирономид доминировал вид *Lipiniella*

arenicola (1360 экз. м⁻², 17.68 г м⁻²). Значительна роль *G. fasciatus* (27% численности, 28% биомассы) и α -мезосапробного вида моллюсков *Sphaerium corneum* (16% биомассы).

На выходе из залива на мелком песке показатели количественного развития бентоса ниже, чем в других местообитаниях залива. Численность колебалась от 960 до 7620 экз. м⁻², а биомасса от 1.33 до 6.04 г м⁻². Ведущее место в биоценозе занимали хирономиды (57% численности, 44% биомассы), олигохеты (26% биомассы) и амфиподы (23.5% биомассы). По показателям биомассы, на основе современных классификационных шкал, а также сведений о видовом составе и таксономической структуре сообщества эта часть залива характеризуется как мезотрофная.

Таким образом, донные сообщества Щучьего залива сформировались под влиянием сильного антропогенного воздействия. Структура сообщества, видовой состав (доминирование у дамбы и в центре залива среди олигохет и хирономид α -мезосапробных и полисапробных видов), а также высокая биомасса макробентоса в центральной части характеризует залив как эвтрофный. Особенностью многолетней динамики зообентоса является высокая изменчивость его биомассы, в зависимости от влияния природных факторов (колебание уровня воды в озере, степень зарастания залива макрофитами) и типа антропогенного стресса, в том числе инвазии чужеродных видов амфипод. Щучий залив остается зоной определенного экологического риска.

5.3. Чужеродные виды амфипод в биоценозах литоральной зоны

Процессы проникновения живых организмов в экосистемы, расположенные за пределами их естественного ареала происходили на протяжении многих тысячелетий. Но если ранее растения и животные переселялись по естественным причинам, связанным, прежде всего с глобальными геологическими и климатическими преобразованиями Земли, то последние 400–500 лет эти причины в основном прямо или косвенно обусловлены деятельностью человека. Люди преднамеренно и случайно перевозили живые организмы с одного континента на другой; строили каналы, тоннели, дороги и мосты, благодаря которым вселенцы могли преодолевать естественные преграды; видоизменяли и разрушали естественные экосистемы, делая их уязвимыми для новых инвазий (Дгебуадзе, Павлов, 2007).

Вселение чужеродных видов животных в природные сообщества в результате человеческой деятельности представляет собой своего рода «биологическое загрязнение». Такое «загрязнение» сравнимо по своим последствиям с другими видами загрязнения, а в ряде случаев ущерб окружающей среде от видов-вселенцев значительно превышает отрицательные последствия всех других антропогенных факторов. Более того, в отличие от большинства загрязняющих веществ, которые в водных экосистемах обычно разрушаются в ходе процессов самоочищения и поддаются эффективному контролю со стороны человека, успешно вселившиеся организмы могут размножаться и распространяться в окружающей среде часто с непредсказуемыми и необратимыми последствиями (Алимов и др., 2000).

Амфиподы являются одними из самых активных видов, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов, что приводит к существенным изменениям в экосистемах-реципиентах (Arbačiauskas, 2002; Berezina, 2007; Grabowski et al., 2007). Важнейшей причиной распространения ракообразных является устранение естественных барьеров между различными водными бассейнами Европы в XIX и XX веках. Большинство амфипод проникло в бассейн Балтийского моря из бассейнов р. Волги и южных морей (Каспийского, Черного и Азовского) после создания каналов, сооружения водохранилищ и дренажных систем, или формирования так называемых водных инвазионных «коридоров» (Бережина, 2004). В расселении беспозвоночных заметную роль также играли водный транспорт (судоходство) и случайный занос видов в процессе планомерной акклиматизации хозяйственно полезных видов (Николаев, 1979).

Ладожское озеро в силу своей холодноводности и низкой минерализации воды до недавнего времени продолжало оставаться достаточно устойчивым в отношении вторжений чужеродных видов беспозвоночных, обладающих высоким инвазивным потенциалом. В то же время на акваториях Невской губы и Финского залива, принадлежащих к г. Санкт-Петербург в настоящее время зарегистрировано 22 чужеродных вида водных животных (Алимов и др., 2008).

Первым новым видом в озере стал байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). Вселение *G. fasciatus* привело к увеличению продуктивности бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Этот вид занял свободную экологическую нишу с использованием

практически непотреблявшихся ранее трофических ресурсов, в частности различных макрофитов, широко распространенных в озере. Это отразилось на количественных показателях литорального бентоса, резко возросших за счет развития популяции вселенца, без уменьшения количественных показателей остального бентоса. Вселение *G. fasciatus* можно рассматривать как один из важнейших факторов трансформации всей литоральной зоны Ладоги, изначальный облик которой навсегда утрачен. При этом функционирование популяции *G. fasciatus* в Ладожском озере значительно изменило перераспределение трансграничных потоков вещества и энергии между прибрежной береговой зоной, собственно литоральной зоной и открытой зоной озера, уменьшив, по всей вероятности, в литоральных биоценозах относительное значение бактериального звена и других мелких деструкторов из состава микро- и мейофауны, и таким образом сделав более доступным недоиспользуемый ранее трофический ресурс, в частности, для рыб. Тем самым, в Ладожском озере, по-видимому, реализовалась цель, ради которой *G. fasciatus* вселялся в озера Карельского перешейка, а именно, увеличение кормовой базы рыб. Наряду с этим можно говорить и о появлении в озере дополнительного кормового ресурса для водоплавающих птиц (Курашов и др., 2011)

Исследования литоральной зоны 2006 – 2012 гг. позволили выявить появление в озере новых чужеродных видов амфипод.

Вселение в Ладожское озеро понто-каспийских инвазивных амфипод *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 и *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)

В августе 2006 г. в Волховской губе в районе г. Новая Ладога в месте впадения р. Волхов в озеро нами был обнаружен новый чужеродный вид амфипод *Pontogammarus robustoides* (Kurashov, Barbashova, 2008). Этот вид широко распространен в бассейне Балтийского моря, в том числе в Невской губе и восточной части Финского залива, где он играет значительную роль в прибрежных сообществах (Berezina, Panov, 2003; Berezina, 2007).

Популяция *P. robustoides* была встречена в литоральном местообитании на глубине 0.3 м, представляющим собой биотоп с мелкозернистым песком и редкими куртинами *Phragmites australis* (Cav.) и *Eleocharis palustris* (L.) (ст. 4В, рис. 2.2). Было обнаружено всего 3 экземпляра *P. robustoides* (самец, самка и неполовозрелый экземпляр). Их

размеры тела составляли соответственно 18.4, 15.2, 9.9 мм и масса (сырая) 61, 37 и 10 мг. находка, как взрослых, так и ювенильной особей позволила сделать вывод о натурализации популяции этого вида.

В таблице 5.3.1. показан состав и количественное развитие макробентоса в исследованном биотопе. По численности доминировали Chironomidae и Oligochaeta (72.45% и 19.56% суммарной численности макрофауны). *P. robustoides* был найден совместно с другой амфиподой-вселенцем *G. fasciatus*. На долю амфипод приходилось только 6.71% суммарной численности макробентоса: *G. fasciatus* – 6.43%, *P. robustoides* – 0.28% (560 и 24 экз. м⁻² соответственно). Вклад их в суммарную биомассу был выше – 25.2 и 14.96% соответственно.

Таблица 5.3.1. Численность (N, экз. м⁻²) и биомасса (B, г м⁻²) макробентоса в Волховской губе Ладожского озера на ст.4В (05 августа 2006).

Группы / виды	N	% N	B	% B
Oligochaeta	1704	19.56	0.552	9.56
Mermithidae	8	0.09	0.004	0.07
Amphipoda				
<i>G. fasciatus</i>	560	6.43	1.456	25.20
<i>P. robustoides</i>	24	0.28	0.864	14.96
Bivalvia	88	1.01	0.600	10.39
Ephemeroptera	8	0.09	0.004	0.07
Trichoptera	8	0.09	0.016	0.28
Chironomidae	6312	72.45	2.280	39.47
Весь бентос	8712		5.776	

Среди 28 местообитаний, исследованных по периметру Ладожского озера новый вселенец *P. robustoides* был обнаружен только в Волховской губе. Во время отбора проб на литорали температура воды составляла 24° С, рН – 9.1, электропроводность – 0.241 мС см⁻¹, минерализация – 0.154 г л⁻¹, концентрация общего фосфора – 0.152 мг л⁻¹. В большинстве других исследованных литоральных точек в Ладоге значения электропроводности находились в интервале 0.070 – 0.120 мС см⁻¹, что соответствует минерализации 0.045 – 0.077 г л⁻¹. Высокие показатели общей минерализации в

Волховской губе (до 0.19 г л^{-1}) обусловлены водами реки Волхов, где она изменяется в течение года от 0.086 до 0.306 г л^{-1} , при средних значениях $0.15 - 0.16 \text{ г л}^{-1}$ (Атлас ..., 2002; Оценка экологического ..., 2006). В то время как, для основной водной массы озера этот показатель в среднем составляет 0.0637 г л^{-1} (Ладожское озеро..., 2002).

Низкая минерализация, по-видимому, является фактором, препятствующим распространению *P. robustoides* в литоральной зоне озера за пределами Волховской губы. Это предположение согласуется с данными, полученными по распространению *P. robustoides* в Невской губе, где он отсутствует в ее северной части при низких значениях минерализации ($0.042 - 0.075 \text{ г л}^{-1}$, что соответствует значениям электропроводности $0.066 - 0.117 \text{ мС см}^{-1}$) вследствие влияния вод р. Невы (Berezina et al. 2007). В то же время, исследования, проведенные в 2010 г. показали что *P. robustoides* распространился и за пределы устья реки Волхов, что говорит о его акклиматизации к водам с более низкой минерализацией (Курашов и др., 2012).

В августе 2009 г. были проведены повторные исследования в Волховской губе с целью оценки состояния популяций инвазивных амфипод *G. fasciatus* и *P. robustoides* на данном участке литорали озера. В ходе этих работ был обнаружен еще один чужеродный для Ладожского озера вид – понто-каспийская инвазивная амфипода *Chelicorophium curvispinum* (Курашов и др., 2010).

C. curvispinum является одним из самых быстро распространяющихся в последнее десятилетие видов понто-каспийского комплекса в бассейне Балтийского моря (Herkül, Kotta, 2007). Этому способствовали особенности биологии этого вида и его экологические предпочтения. *C. curvispinum* обладает высокой плодовитостью, быстрым ростом и созреванием молоди, поливольтийным жизненным циклом. Он устойчив к загрязнению, что позволяет ему быстро адаптироваться в новых условиях. *C. curvispinum* относится к фильтраторам-седиментаторам, но способен потреблять также детрит и обрастания, включая нитчатые водоросли.

После обнаружения *C. curvispinum* в российской части акватории Финского залива (Малявин и др., 2008) авторами этой публикации было высказано предположение, что будет происходить дальнейшее расселение *C. curvispinum* в восточном направлении и его вхождение в состав донных сообществ р. Невы и связанных с ней озер. Наши данные подтверждают правильность этого предположения.

На всех трех станциях *C. curvispinum* был обнаружен совместно с двумя другими

чужеродными видами амфипод *G. fasciatus* и *P. robustoides*. Вид был представлен экземплярами всех возрастных стадий, включая молодь, взрослых самцов и самок с яйцами. Этот факт свидетельствует о том, что *S. curvispinum* уже успешно натурализовался в озере, так как к натурализовавшимся вселенцам относятся виды, способные существовать в виде самоподдерживающихся популяций. Вероятным временем его проникновения в Ладогу, можно считать 2007 г. или 2008 г., т.к. в 2006 г. в исследованных биотопах в Волховской губе этот вид еще отсутствовал.

Состав сообщества макробеспозвоночных на всех станциях был разнообразным, а количественное развитие высоким (табл. 5.3.2). Суммарная численность и биомасса составляли соответственно на ст. 4В, 4аВ и 5В – 5560, 3432, 11288 экз. м⁻² и 8.8, 20.3, 22.7 г м⁻². Причем, на всех станциях доминирующей группой беспозвоночных были чужеродные амфиподы (в среднем 56% численности; 75% биомассы). Существенную роль в бентофауне играли хирономиды, составляющие в среднем 24% численности и 5% биомассы всего бентоса; олигохеты – 12 и 3% соответственно. Численность *S. curvispinum* варьировала от 56 до 1480 экз. м⁻², биомасса от 0.128 до 1.6 г м⁻², что в среднем составило 25% численности и 11% биомассы амфипод.

Как показывают результаты 2009 г., *P. robustoides* успешно освоил новый для него водоем. На ст.4В значительно увеличилась численность *P. robustoides* до 736 экз. м⁻² и биомасса до 3.5 г м⁻². Плотность популяции *G. fasciatus* сократилась почти в 2 раза до 360 экз. м⁻² и биомасса до 0.8 г м⁻². Кроме того, появился новый вид амфипод *S. curvispinum*, количественные показатели развития популяции которого высоки. Таким образом, новые виды-вселенцы существенно потеснили доминирующего здесь ранее *G. fasciatus*.

Доля чужеродных видов амфипод в исследованных биотопах различна (рис. 5.3.1). Так, на ст. 4В (граница пояса зарослей, в зоне прямого интенсивного воздействия волн) по численности преобладал *S. curvispinum*, а по биомассе *P. robustoides*. Наибольшего развития популяция последнего вида достигала в густых зарослях тростника на ст.4аВ, где на его долю приходилось 95% и 99% биомассы всех амфипод-вселенцев. Доминирование первого вида-вселенца в Ладогу *G. fasciatus* отмечено только на ст.5В в устье Волхова (74% численности и 78% биомассы всех амфипод).

Таблица 5.3.2. Численность (N, экз. м⁻²) и биомасса (B, г м⁻²) групп макробентоса на ст. 4В и 4аВ в Волховской губе Ладожского озера и ст. 5В в устье реки Волхов (3 августа 2009 г.)

	Ст. 4В		Ст. 4аВ		Ст. 5В	
	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	760	0.376	656	0.736	344	0.128
Chironomidae	1944	0.920	1160	0.688	672	0.312
Amphipoda:	2408	5.928	1376	14.624	9712	19.616
<i>G. fasciatus</i>	360	0.792	8	0.024	7160	15.280
<i>P. robustoides</i>	736	3.536	1312	14.472	1072	3.088
<i>C. curvispinum</i>	1312	1.600	56	0.128	1480	1.248
Mollusca (Bivalvia)	16	0.360	-	-	32	0.208
Mollusca (Gastropoda)	16	0.240	16	0.064	40	0.520
Hydridae	-	-	-	-	16	0.008
Hirudinea	-	-	32	0.296	8	0.072
Trichoptera	248	0.504	24	0.400	48	0.368
Ephemeroptera	144	0.464	24	0.088	328	0.576
Hemiptera	16	0.004	-	-	16	0.032
Coleoptera (larvae)	-	-	56	0.944	48	0.144
Mermithidae	8	0.004	24	0.016	-	-
Lepidoptera	-	-	-	-	8	0.016
Diptera (другие)	-	-	56	2.440	16	0.672
Araneinae	-	-	8	0.008	-	-
Весь бентос	5560	8.800	3432	20.304	11288	22.672

Примечание: «-» - не обнаружено

Что касается количественных показателей развития популяции *C. curvispinum*, то они были также высоки на ст. 5В, как и на ст. 4В, и были в десятки раз ниже в зоне густых зарослей тростника на ст. 4аВ (табл. 5.3.2). Минимальное развитие вида в зоне плотных зарослей, возможно, связано с небольшим развитием здесь фитопланктона, одного из основных пищевых ресурсов *C. curvispinum* (Van der Velde et al., 1998; Josens et al., 2005).

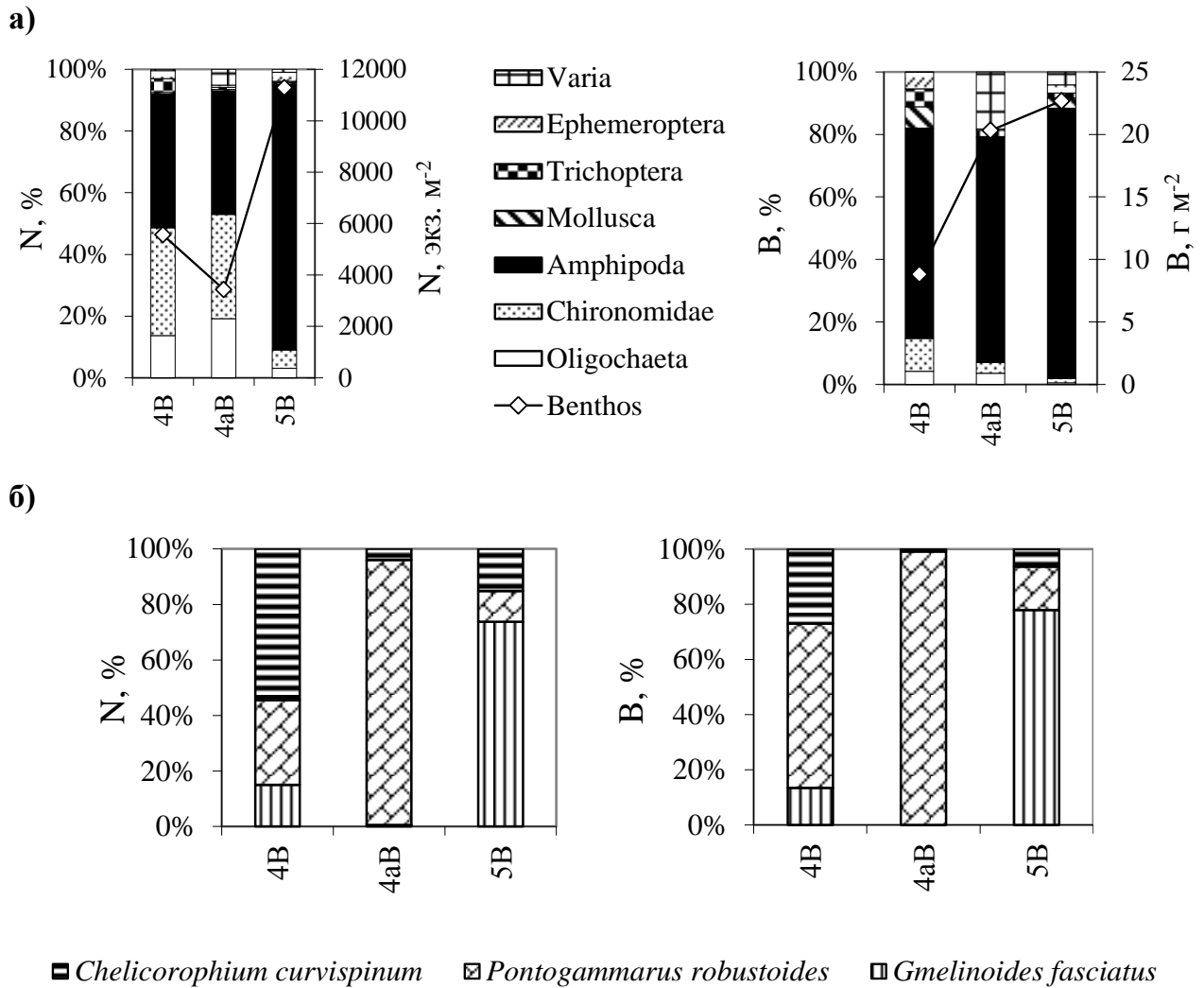


Рисунок 5.3.1 а) Структура сообществ макробентоса по численности (N) и биомассе (B); б) доля чужеродных видов амфипод на исследованных на биотопах (3 августа 2009 г.)

Примечателен факт довольно высоких количественных показателей популяции *C. curvispinum* (1480 – 1600 экз. м⁻²) в биотопах в устье р. Волхов и Волховской губе, несмотря на недавнее вселение сюда этого вида. Так, например средние показатели численности этого вида, также недавно обнаруженного в устье р. Луги и Лужской губе Финского залива (Малявин и др., 2008), варьировали всего в пределах 29 – 171 экз. м⁻². Такие низкие показатели авторами объясняются недавним вселением вида в обследованную ими акваторию Финского залива.

Наиболее вероятным путем проникновения *C. curvispinum* в Волховскую губу, так же как и *P. robustoides*, по всей видимости, является попадание его сюда с балластными

водами судов, приходящих из акватории Балтийского моря, поскольку район Волховской губы является зоной активного судоходства.

Наряду с антропогенным фактором (интенсификация судоходства), возможно, этому способствуют климатические изменения. Так, анализ литературы по изменению среднегодовой температуры воды поверхностного слоя в больших озерах северного полушария и оценке температурных трендов (Троицкая и др., 2003; Науменко и др., 2006) позволяет с определенной долей уверенности предполагать наличие положительных климатических трендов температуры поверхности воды крупных озер. Следствием такого повышения в последние годы температуры поверхностного слоя воды (а, следовательно, и температуры в литоральной зоне) могло быть возникновение более благоприятных термических условий, что способствовало возможности успешной интродукции в Ладожское озеро таких представителей южного понто-каспийского комплекса ракообразных, как *P. robustoides* и *C. curvispinum*.

Предсказать последствия вселения *C. curvispinum* в Ладожское озеро в настоящее время не представляется возможным. Однако можно ожидать, что *C. curvispinum* будет способен распространиться за пределы Волховской губы, поскольку показано, что он обладает выраженными возможностями адаптации к пониженным концентрациям солей (Harris, Bayliss, 1990).

Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 в Ладожском озере

В 1960–1970-х гг. с целью улучшения кормовой базы рыб бокоплав *M. possolskii* совместно с *G. fasciatus* вселялся в 44 водоема России, Казахстана и Средней Азии (Задоев и др., 1985, Задоев, 1995). Байкальский эндемик *G. fasciatus* широко распространился в различных водоемах европейской части России. В Ладожском озере *G. fasciatus* был обнаружен в 1988 г. (бухта Петрокрепость), а в литорали Щучьего залива – в 1989 г. (Панов, 1994). Однако, проникновения этого вида в Ладогу, по-видимому, произошло в начале или середине 1980-х годов, так как к моменту обнаружения он был уже массовым видом во многих литоральных биотопах от северных шхер до бухты Петрокрепость (Panov, 1996). *M. possolskii* к концу 2000-х натурализовался только в бассейне Верхней Оби (Визер, 2010) и в Ириклинском

водохранилище (Филинова, 2012).

M. possolskii относится к байкальскому эндемичному, обильному видами роду. *M. possolskii* распространен в заливах, сорах и бухтах Байкала, в озерах дельты Селенги Горячем и Губинском и ее протоках, в оз. Загли-Нур на о. Ольхон. В открытой части Байкала обнаружен только в Селенгинском районе и в Малом Море. Плотность его особенно велика на заиленных песках и илах заливов и бухт (Базикалова, 1962).

Заселяет глубины до 5 – 10 м на участках, в значительной степени защищенных от влияния холодных глубинных вод Байкала. Обитает на разнообразных грунтах – от гравелистых песков до серых илов включительно. Предпочитает заиленные пески. Характерная черта *M. possolskii* как байкальского эндемика – его приверженность к хорошо прогреваемым биотопам. Газовый режим в местах обитания этого рачка достаточно благоприятен. В солевом составе воды преобладают карбонатно-кальциевые компоненты, иногда со значительной долей сульфатов и магния. Общая минерализация воды большинства биотопов довольно низкая. *M. possolskii* ведет преимущественно скрытый образ жизни, зарываясь в верхний слой грунта и изредка плавая над самой его поверхностью. Питается в основном детритом, в кишечнике рачков встречаются остатки планктонных и мелких бентических организмов (Бекман, 1962).

Байкальский чужеродный вид амфипод *M. possolskii* впервые обнаружен в Ладожском озере в заливе Щучий в августе 2012 г. (Барбашова и др., 2013). *M. possolskii* был встречен в обоих исследованных биотопах, на которых обитали как взрослые особи, так и молодь.

Всего в составе макробентоса в 2012 г. было отмечено 6 групп донных беспозвоночных: Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda, Heleidae, моллюски Bivalvia и Gastropoda (табл. 5.3.3). Суммарная численность донных животных у дамбы и в центре залива равнялась 5640 экз. м⁻², а биомасса соответственно – 13.1 и 6.9 г м⁻². У дамбы основу биомассы зообентоса составили моллюски (42.9%), хирономиды (26.6%), олигохеты (18.3%) и амфиподы (10.7%). Бокоплавы были представлены двумя видами *G. fasciatus* (400 экз. м⁻²; 0.7 г м⁻²) и новым вселенцем *M. possolskii* (1040 экз. м⁻²; 0.7 г м⁻²), причем на долю последнего приходилось 72% численности и 50% биомассы ракообразных. В центре залива была значительна роль хирономид (78% численности и 58.6% биомассы). Из амфипод здесь был обнаружен только *M. possolskii*. Плотность популяции и биомасса его были невысоки – 520 экз. м⁻², 0.96 г м⁻².

Условия обитания в заливе Щучий: изолированность, мелководность, заиленно-песчаные грунты, низкая минерализация воды (удельная электропроводность 95 – 98 мкСм см⁻¹), высокое содержание кислорода (9.95 - 10.42 O₂ мг л⁻¹) оказались вполне приемлемы для *M. possolskii* и способствовали его натурализации, которая подтверждается наличием в пробах молоди этого вида.

Таблица 5.3.3. Численность (N, экз. м⁻²) и биомасса (B, г м⁻²) групп макробентоса на станциях Щучьего залива Ладожского озера (6 августа 2012 г.)

Группа	У дамбы		Центр залива	
	N	B	N	B
Oligochaeta	2220	2.40	620	0.80
Chironomidae	1500	3.48	4400	4.04
Amphipoda	1440	1.40	520	0.96
<i>M. possolskii</i>	1040	0.70	520	0.96
<i>G. fasciatus</i>	400	0.70	–	–
Heleidae	60	0.20	–	–
Mollusca (Bivalvia)	380	2.58	60	0.80
Mollusca				
(Gastropoda)	40	3.04	40	0.30
Весь бентос	5640	13.10	5640	6.90

Примечание: «–» не обнаружено

Сведения о вселении *M. possolskii* в озера Карельского перешейка в литературе отсутствуют. При проведении намеренных интродукций ракообразных (байкальских гаммарид) в различные водоемы, как правило, в посадочном материале одновременно присутствовало несколько видов, хотя основную часть составлял *G. fasciatus*. Вероятно, *M. possolskii* попал в озера Карельского перешейка в 1971 – 1975 гг., когда туда были завезены *G. fasciatus* из Посольского Сора оз. Байкал (Нилова, 1976; Архипцева и др., 1977; Лаврентьева, Мицкевич, 2007). Далее в результате самопроизвольного вселения из этих озер байкальская амфипода *M. possolskii*, так же как и *G. fasciatus*, проникла в Ладожское озеро.

Время проникновения *M. possolskii* в озеро не ясно. Возможно, он появился вместе с *G. fasciatus* в 1980-х гг. прошлого столетия, но в связи с тем, что он распространился не так широко как *G. fasciatus* и массовых популяций не образовывал, в наших сборах не попадался. Учитывая напряженную экологическую ситуацию в заливе Щучий в конце 1980-х и начале 1990-х гг. (Распопов и др., 1998), вероятно, что именно в этот залив он проник уже после улучшения природной обстановки в конце 1990-х или начале 2000-х гг. Как отмечает М.Ю. Бекман (1962): «... *M. possolskii* не удовлетворяют условия чисто эвтрофных или дистрофных водоемов, перегруженных органическими отложениями, с обычной для них нейтрально–кислой средой и значительным недостатком кислорода».

При анализе возможности дальнейшего расселения *M. possolskii* в озере стоит учитывать, что распространение рачка ограничено прибрежными мелководьями, защищенными от влияния холодных глубинных вод. Однако берега южных бухт, западного и восточного побережья слабо изрезаны и почти на всем протяжении подвержены прибою, а воды Волховской губы озера отличаются высокой минерализацией. Поэтому широкое расселение этого рачка маловероятно. Скорее всего, его распространение будет локальным и ограничится изолированными заливами и затишными участками литоральной зоны озера. Вероятность того, что этот вид будет образовывать массовые скопления, низка. В настоящее время трудно предсказать последствия вселения *M. possolskii* в озеро, но вряд ли влияние *M. possolskii* будет сопоставимо с ролью *G. fasciatus*.

Учитывая присутствие в сборах всех возрастных стадий, а также то, что появиться в Европейской части России мог только в результате интродукционных мероприятий 1970-х гг., можно констатировать натурализацию этого вида в бассейне Ладожского озера.

Вселение новых чужеродных видов амфипод понто-каспийского (*P. robustoides*, *C. curvispinum*) и байкальского (*M. possolskii*) происхождения вероятно, продолжит трансформацию сообщества макробентоса в литорали озера.

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА

6.1. Влияние факторов среды на структуру и количественные показатели макробентоса

На уровень количественного развития донной макрофауны оказывают влияние различные факторы, в том числе глубина биотопа и характер донных отложений. Влияние этих факторов оценивали при помощи факторного анализа методом главных компонент. Для анализа был взят почти весь массив данных за период 1994 – 2012 гг., за исключением станций на которых не была измерена придонная температура воды. В этот массив данных (364 наблюдения) вошли материалы, отобранные на станциях в лимнических районах озера: впадины – 21 наблюдение, глубоководный – 17, склоновый – 20, озерного уступа – 59, переходный – 93, мелководный – 154. Для анализа использовались показатели численности и биомассы групп макробентоса (*Oligochaeta*, *Chironomidae*, *Amphipoda*, *Mollusca*, *Varia*) и массовых видов (*Lamprodrilus isoporus*, *Stylodrilus heringianus*, *Spirosperma ferox*, *Monoporeia affinis*).

Характер донных отложений оценивали визуально. Выделяли следующие категории грунта: ил, ил с рудными корками, ил песчаный, песок, песок крупный. В анализ также включены гидрофизические признаки – глубина, придонная температура воды.

Были проведены две серии расчетов: в первом варианте использовали показатели численности групп и видов, во втором варианте показатели биомассы. Нагрузки факторов представлены в таблице 6.1.1.

Фактор 1, объясняющий наибольшую часть в общей вариабельности данных, положительно коррелирует с глубиной, отрицательно – с численностью бентоса, олигохет, *S. ferox* и хирономид, количеством видов, индексом Шеннона и температурой. Схожие корреляции наблюдаются во втором варианте (кроме *S. ferox*). Таким образом, фактор 1 отвечает за изменения в составе бентоса, связанные с изменением глубины. Этот фактор в обоих вариантах анализа выделяет условия неблагоприятные для большинства представителей макробентоса. С увеличением глубин наблюдается снижение количественных показателей для олигохет, хирономид, моллюсков и всего бентоса, также уменьшается количество видов и величина индекса Шеннона. При этом

не выявлено достоверных корреляций показателей массовых видов с данным фактором (кроме *S. ferox* по численности), что связано с широким распространением этих видов в озере на всех глубинах.

Таблица 6.1.1. Факторные нагрузки по главным компонентам, рассчитанные по показателям численности (расчет 1) и биомассы (расчет 2) групп и массовых видов макробентоса в открытой части Ладожского озера.

Переменная	Факторы расчета 1				Факторы расчета 2			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Глубина	0.62	-0.18	0.57	-0.03	0.65	-0.13	-0.55	-0.02
Температура	-0.58	0.44	-0.34	-0.20	-0.61	0.42	0.36	-0.13
Ил	0.45	-0.15	0.60	-0.07	0.45	-0.14	-0.60	0.02
Ил с рудными корками	0.32	-0.12	-0.03	-0.15	0.31	-0.12	-0.01	-0.24
Ил песчаный	-0.36	-0.29	0.01	0.58	-0.33	-0.32	0.08	0.51
Песок	-0.35	0.40	-0.23	-0.66	-0.36	0.41	0.27	-0.59
Песок крупный	0.03	0.23	-0.47	0.33	0.02	0.25	0.34	0.33
<i>Lamprodrilus isoporus</i>	-0.40	-0.28	0.17	-0.32	-0.18	-0.29	-0.24	-0.55
<i>Spirosperma ferox</i>	-0.52	-0.16	0.14	0.24	-0.36	-0.34	-0.07	0.21
<i>Stylodrilus heringianus</i>	-0.01	-0.58	0.13	0.18	0.14	-0.54	-0.20	0.08
<i>Monoporeia affinis</i>	-0.21	-0.87	-0.23	-0.08	-0.09	-0.85	0.30	-0.07
Benthos	-0.79	-0.52	0.15	-0.08	-0.65	-0.67	-0.16	-0.05
Oligochaeta	-0.71	-0.18	0.37	-0.08	-0.64	-0.21	-0.53	-0.17
Chironomidae	-0.73	0.23	0.29	-0.01	-0.67	0.06	-0.33	-0.11
Amphipoda	-0.21	-0.86	-0.24	-0.08	-0.11	-0.87	0.33	0.02
Mollusca	-0.46	0.11	0.27	0.06	-0.51	0.04	-0.33	0.20
Varia	-0.07	0.17	-0.20	0.08	-0.02	-0.18	-0.04	0.18
Количество видов	-0.82	0.28	0.13	0.08	-0.84	0.16	-0.11	0.08
Индекс Шеннона	-0.56	0.55	0.19	0.23	-0.63	0.44	-0.19	0.23
Индекс Пиелю	0.21	0.72	0.27	0.23	0.12	0.69	-0.29	0.27
% дисперсии	22.58	18.17	8.74	6.87	19.93	18.22	9.39	7.00

Фактор 2 в обоих вариантах анализа отражает тесную связь в распределении *M. affinis*, амфипод и всего бентоса, в также обратную связь с индексом Пиелю. Низкий

индекс Шеннона, соответственно и уменьшение индекса выравненности Пиелуу часто связано с доминированием *M. affinis* в донных биоценозах.

Фактор 3 в первом случае имеет положительную связь с глубиной, выявляя четкую закономерность, что с увеличением глубины возрастает роль илистых грунтов. Во втором случае еще наблюдается связь биомассы олигохет с донными отложениями представленными илами.

Фактор 4 в первом варианте выделяет различия в составе песчаных грунтов, которые не были объяснены предыдущими факторами. При этом видно, что отсутствуют корреляция с показателями макробентоса. Во втором варианте анализа фактор выделяет вариабельность *L. isoporus*, отражая его связь с песчаными грунтами.

Таким образом, в большом озере со сложной котловиной, в открытых районах озера глубина является мощным фактором определяющим характер биотопов и структуру донных биоценозов. При этом следует помнить, что непосредственное влияние на организмы оказывают такие экологические факторы, связанные с глубиной, как гидрологический и температурный режимы, характеристики грунта, седиментация взвешенных веществ из водной толщи.

6.2. Использование характеристик макробентоса для оценки качества вод различных районов озера

В настоящее время разработано достаточно много систем биологической индикации и структурных экологических показателей для оценки качества вод (Макрушин, 1974; Руководство по методам..., 1983; Шитиков и др., 2005). Однако существует ряд водоемов, где естественные факторы среды (рН, мутность, общая минерализация и т.д.), отклоняясь от оптимальных для большинства видов значений, создают специфический облик фауны с резко обедненным видовым составом. Таким лимитирующим природным фактором в Ладожском озере является его глубина (до 230 м) и, как следствие, постоянно низкие температуры воды в придонном слое. В глубоководных районах, особенно ниже изобаты 100 м, биоценозы вполне стабильные и нормально функционирующие, представлены небольшим видовым составом организмов. Индекс видового разнообразия бентоса низок. Кроме того на глубинах 18 – 70 м невысокие значения индекса Шеннона часто обусловлены доминированием реликтовой амфиподы *Monoporeia affinis*. Поэтому все критерии, основанные на

обеднении видового состава бентоса, упрощении структуры биоценозов при загрязнении водоема, в профундали озера не могут быть применены (Слепухина, 1987).

Не дает хороших результатов еще ряд методов, основанных на использовании крупных таксонов (олигохет, хирономид, и т.п.) либо на чисто количественных соотношениях (резкое повышение биомассы, уменьшение количества таксонов) (Слепухина, Алексеева, 1982). Например, неприменим критерий относительного содержания олигохет – индекс Гуднайта и Уитлея (Goodnight, Whitley, 1961), так как в глубоководной части озера, наиболее удаленной от мест загрязнения, на дне часто доминируют олигохеты, характерные для олиготрофных озер. Также ограничен в использовании биотический индекс Вудивисса (Woodiwiss, 1964), поскольку за исключением узкой полосы литорали, большинство из указанных Ф. Вудивиссом групп отсутствуют. Количество присутствующих групп уменьшается с глубиной, что отнюдь не свидетельствует о загрязнении центра озера. Поэтому возможно применять только те методы, где учитывается экология каждого вида (Слепухина, 1991), например метод Пантле и Бук (Pantle, Buck, 1955).

Прибрежная зона с глубинами менее 18 м чрезвычайно неоднородна. Смена природных биотопов, различные по характеру и интенсивности антропогенные воздействия обуславливают неравномерность распределения фауны по периметру озера. Сообщества макробентоса литоральной зоны озера характеризуется значительным видовым богатством, высокой скоростью сукцессий биоценозов по сравнению с центральной сравнительно стабильной зоной. Поэтому здесь вполне приемлемы некоторые традиционные методы оценки качества вод.

Оценка экологического состояния Щучьего залива и близлежащей акватории по структуре сообществ макробентоса

В районе Приозерска загрязнение Щучьего залива и понижения дна (депрессии) между заливом и островом Бурнев (ст. 222) привело к полному разрушению донных биоценозов и образованию «мертвых зон». Формирование биоценозов как в Щучьем заливе (рассмотрено в разделе 5.2), так и у о-ва Бурнев после закрытия целлюлозно-бумажного комбината произошло сравнительно быстро благодаря усиленной динамике вод в этом районе озера (Слепухина и др. 1993). Донные сообщества Щучьего залива сформировались под влиянием сильного антропогенного воздействия (Распопов и др.,

1998). Наибольшую нагрузку испытывали биоценозы у дамбы и в центре залива, где до сих пор в отдельные годы наблюдаются признаки загрязнения грунтов и высокие значения концентрации общего фосфора в воде (Барбашова, 2011).

Весь массив данных в период с 1987 г. до 2009 г. по Щучьему заливу (3 станции) и ст. 222 был использован нами для апробации метода предложенного С.Г. Денисенко для морского бентоса (Денисенко и др., 2013).

Индекс (D_E' – *difference of evenness*) представляет собой разницу выравненностей по Пиелю, рассчитанных отдельно по численности и биомассе видов для количественных проб:

$$D_E' = H'_{spB}/H'_{spBmax} - H'_{spA}/H'_{spAmax} = (H'_{spB} - H'_{spA}) / \log_2(N),$$

где H'_{spB} – индекс разнообразия видов (Шеннона) по биомассе, H'_{spA} – индекс разнообразия видов (Шеннона) по количеству особей, N – количество видов в выборке.

D_E' был предложен как формализованная альтернатива хорошо зарекомендовавшего себя ABC метода (*abundance-biomass curves*). Будучи безразмерным, индекс изменяется в интервале между -1 и 1 при критическом переходном значении 0 . Значения, близкие к -1 , указывают на полное отсутствие стресса, что соответствует K – стратегии, значения, близкие к 1 , – на наличие сильного стресса, что соответствует r – стратегии. Преимущества индекса – ограниченный интервал варьирования и отсутствие необходимости в ранжировании видов по численности и биомассе. При этом численное выражение результатов в отличие от самого ABC – метода позволяет эффективно использовать показатель для градиентного картирования и построения географической информационной системы.

Судя по результатам расчетов ситуация в районе исследования складывалась следующим образом. У дамбы (ст. щ1) восстановление макробентоса произошло только к 1991 г. В 1995 г. и 1998 – 2001 гг. донное сообщество находилось в околокритическом состоянии, а после 2004 г. оно вновь существует в условиях экологического стресса (рис. 6.2.1).

В центре залива (ст. щ2), где восстановление началось в 1988 г., экологическая обстановка улучшалась вплоть до 1991 г. Затем она снова стала ухудшаться, достигнув

пика ухудшения в 1995 г., и далее после некоторого улучшения флуктуировала на околокритическом уровне ($D_{E'} = 0$) вплоть до 2009 г.

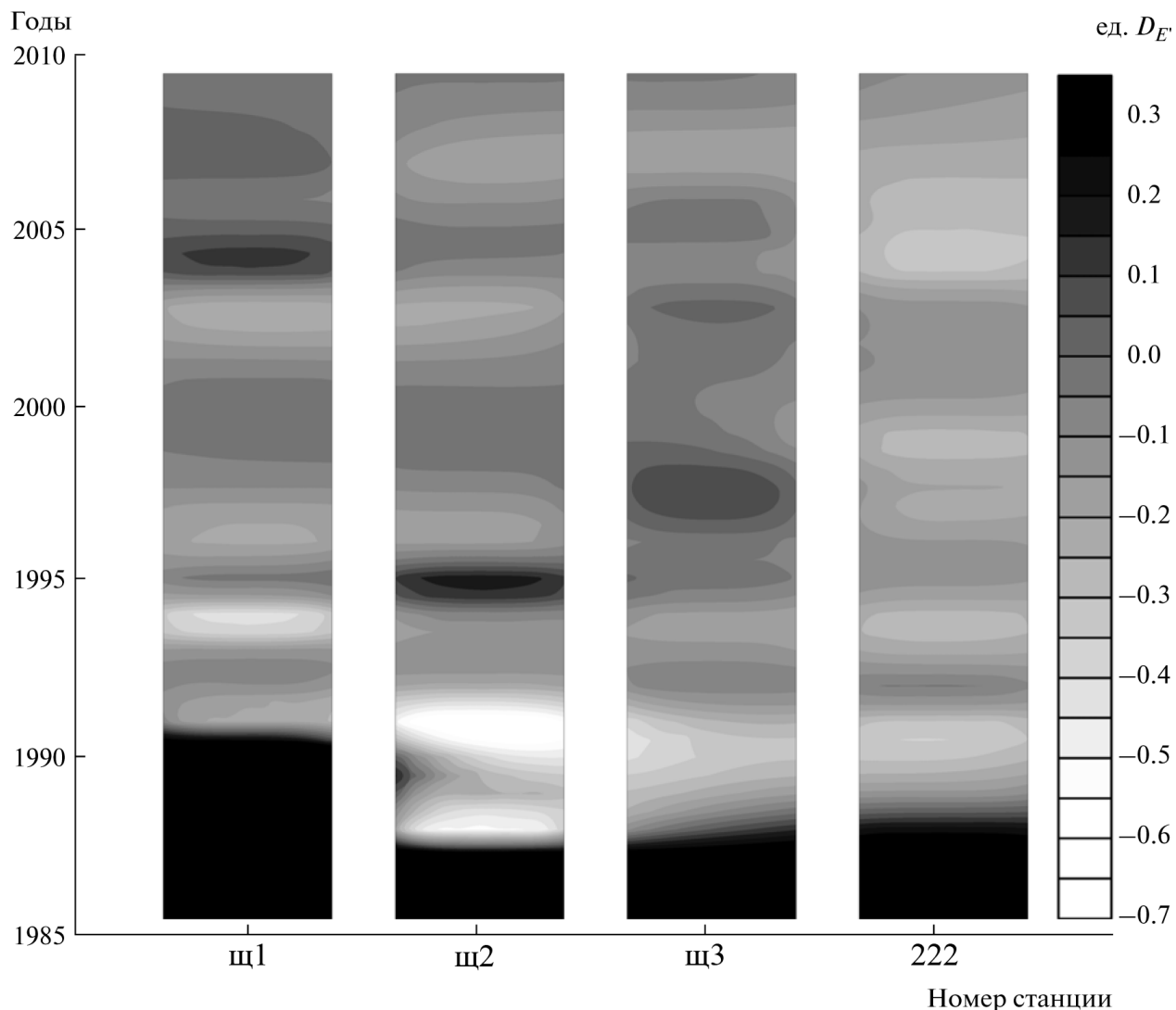


Рисунок 6.2.1. Трендовые изоплеты многолетней динамики разности выравнинностей на станциях в районе Щучьего залива.

На выходе из залива (ст. щ3), где наблюдения начались только в 1992 г., состояние бентоса было близким к таковому в открытой части озера, но постепенно к 1997 г. оно ухудшилось, после чего начало медленно улучшаться, и в настоящее время его можно расценивать как стабильно удовлетворительное.

Напротив Щучьего залива (ст. 222) после существенного превышения порогового значения в 1988 г. показал хорошие условия существования зообентоса уже в 1991 г. В дальнейшем ситуация оставалась вполне благополучной, если не считать небольших флуктуирующих изменений в развитии донных сообществ.

В целом для Ладожского озера отмечена достоверная связь значений ($r = -0.49$, $p = 0.05$) с индексом Вудивисса в модификации В.А. Яковлева для всего проанализированного массива данных (рис. 6.2.2).

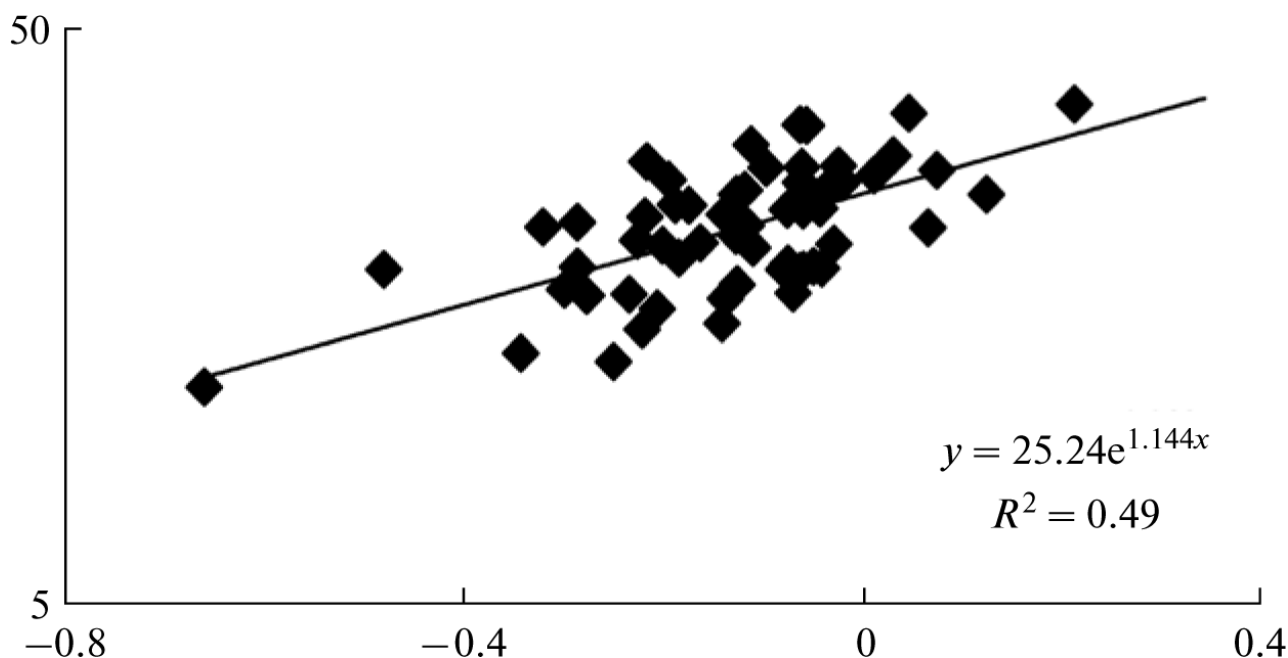


Рисунок 6.2.2. Соотношение между $D_{E'}$ (ось абсцисс) и обратной величиной индекса Вудивисса в модификации В.А. Яковлева (Яковлев, 1988), помноженной на 100 (ось ординат), для станций Щучьего залива за весь период наблюдений.

Таким образом, предлагаемый индекс вполне адекватно оценил состояние сообществ макробентоса, однако необходима проверка возможности использования индекса не только в условия явного стрессового состояния донных сообществ, какое мы имели в Щучьем заливе и близлежащей акватории, где наблюдали процесс восстановления донной фауны после прекращения негативного антропогенного воздействия. Интересно, изучить его работоспособность для индикации антропогенных нарушений в литоральной зоне озера.

Для оценки качества вод в Щучьем заливе использовали также **интегральный индекс Балускиной (IP)**. Этот индекс учитывает различные характеристики донного сообщества: наличие видов индикаторов сапротоксности, соотношение индикаторных групп животных более высокого таксономического ранга, степень доминирования отдельных групп и структуру сообщества в целом (Балушкина, 1997).

Для анализа были взяты данные за период 2001 – 2009 гг. Результаты оценки качества вод представлены в таблице 6.2.1. У дамбы качество вод по IP оценивалось как «умеренно-загрязненные». Только в 2003 г. воды в этой части залива характеризовались как «чистые» (IP – 101.56), хотя были близки к границе класса «умеренно-загрязненных» вод. Сообщества бентоса отличались низкой долей олигохет (No/Nc – 6.25%). В 2004 г. состояние Щучьего залива было наихудшим за период наблюдения (IP – 178.62). Экологическая ситуация у дамбы в 2004 г. была рассмотрена ранее (раздел 5.2). Отметим только, что среди олигохет и хирономид преобладали виды, которые являются показателями α -р – сапротоксобной зоны или «грязных» вод.

В центре залива качество вод также оценивалось как «умеренно-загрязненные», а в 2004 г. оно было близко к границам класса «загрязненных» вод (IP – 209.19). Донные сообщества отличались большой долей олигохет (No/Nc – 54.09%), высокими значениями индексов сапротоксобности (St – 70.3%) и хирономидного индекса (Kch – 72.3%).

Интегральный показатель IP на выходе из залива изменялся от 68.54 до 161.53%, а оценка качества воды соответственно – от «чистых» до «умеренно-загрязненных». Величины олигохетного индекса (No/Nc) оказывались невысокими (8.66 – 42.14%), классифицируя воды данного участка по индексу Гуднайта и Уитлея как «чистые». Кроме того, в 2001 г. и 2009 г., когда воды по IP оценивались как «чистые», отмечались также низкие величины индексов Kch (4.72% и 3.17% соответственно), связанные со значительной долей ортокладиин среди хирономид.

Таким образом, средняя оценка качества вод Щучьего залива на разных участках с 2001 по 2009 гг. за редким исключением оставалась достаточно постоянной. Воды оценивались как «умеренно – загрязненные».

Оценка качества вод по показателям макробентоса в юго-западном районе озера

В настоящее время юго-западный район озера рассматривается как зона альтернативного водозабора, выбор места строительства и последующая эксплуатация которого неизбежно связаны с оценкой качества воды и мониторингом состояния озера в зоне водозабора и прилегающих акваториях. Для оценки качества вод в этом районе

Таблица 6.2.1. Оценка качества вод по индексам N_o/N_c , St, Kch, BI (в процентах от максимальных значений и интегральному показателю IP) на станциях Щучьего залива Ладожского озера в период с 2001 г. по 2009 г.

Дата	% от максимальных значений				IP*	Класс вод**
	N_o/N_c *	St*	Kch*	1/BI*		
У дамбы						
24.07.2001	17.54	59.48	46.86	12.5	136.38	III
15.08.2003	6.25	49.34	31.68	14.29	101.56	II
19.08.2004	77.94	69.31	11.37	20	178.62	III
23.08.2005	13.51	56.76	57.58	12.5	140.35	III
23.08.2006	30.51	50.86	56.52	12.5	150.39	III
31.08.2007	31.33	53.08	56.52	12.5	153.43	III
28.08.2009	46.79	53.54	56.75	14.29	171.37	III
Центр						
24.07.2001	1.89	55.83	61.18	20.00	138.90	III
15.08.2003	34.98	46.18	56.52	16.67	154.35	III
19.08.2004	54.09	70.30	72.30	12.5	209.19	III
23.08.2005	13.74	69.43	49.22	14.29	146.68	III
23.08.2006	7.40	54.21	58.88	16.67	137.16	III
31.08.2007	11.59	44.92	56.66	14.29	127.46	III
13.10.2007	10.87	51.91	59.04	14.29	136.11	III
28.08.2009	15.15	44.53	48.89	14.29	122.86	III
На выходе						
24.07.2001	10.42	39.11	4.72	14.29	68.54	II
15.08.2003	8.66	38.43	56.52	16.67	120.28	III
19.08.2004	42.14	42.87	56.52	20.00	161.53	III
23.08.2005	20.83	41.63	56.52	20.00	138.98	III
23.08.2006	28.47	51.72	52.41	16.67	149.27	III
31.08.2007	30.51	41.12	56.52	16.67	144.82	III
28.08.2009	20.71	52.80	3.17	16.67	93.35	II

Примечание: * N_o/N_c - олигохетный индекс Гуднаита и Уитлея; St - индекс сапротоксности Яковлева; Kch - хирономидный индекс Балушкиной; BI - биотический индекс Вудивисса в модификации Яковлева; IP интегральный показатель Балушкиной.

** II - чистые, III – умеренно загрязненные.

озера также применяли интегральный индекс Балускиной (IP). Были использованы данные за период 1994 – 2005 гг. отобранные на 16 станциях юго-западного района и бухты Петрокрепость (табл. 6.2.2)

Как видно из таблицы 6.2.2 качество вод в юго-западном районе по данным разных лет колеблется от «чистых» до «умеренно-загрязненных». Только в 1997 г. на ст. 61 (грунт песок заиленный, глубина 14 м) качество вод по IP характеризуется как «загрязненное» (IP – 217.13), причем значение интегрального показателя в классе «загрязненных» вод близко к границам класса «умеренно-загрязненных» вод. В этот год наблюдалось низкое видовое разнообразие, доминирование олигохет (No/Nc – 92.86%), отсутствие ледниковых реликтов и чистоводных ортокладиин среди хирономид (Kch – 56.5%). Однако основу фауны олигохет представляли виды, типичные для олиготрофных водоемов, требовательные к высокому содержанию кислорода у дна, обитавшие здесь и ранее: *Spirosperma ferox* и широко распространенный в озере *Lamprodrilus isoporus*. Отсутствие ледниковых реликтовых амфипод и низкие количественные показатели (560 экз. м⁻²; 0.62 г м⁻²) в этот год могут быть связаны с рядом абиотических и биотических факторов. Глубинам 5 – 15 м соответствует зона наиболее интенсивных динамических процессов, приводящих к размыву и выносу осадочного материала. Здесь наиболее часто встречаются бедные песчаные и галечные грунты, часто с гравием и камнями. Также может сказаться выедание донных организмов бентосоядными рыбами. Поэтому высокий индекс IP не свидетельствует о каком-либо загрязнении донного биотопа на этой станции в 1997 г.

Реликтовые ракообразные *Monoporeia affinis* и *Pallasiola quadrispinosa*, являющиеся показателями олиго-β-мезосапротоксобной зоны, встречались как на ст. 61 во все остальные годы, так и на других станциях вдоль западного побережья и в бухте Петрокрепость.

Таким образом, видовой состав и уровень количественного развития донных беспозвоночных характеризует юго-западное открытое побережье как незагрязненное. Данные, полученные в разные годы по оценке состояния одних и тех же участков акватории озера, показывают, что оно остается практически неизменным. В целом, состояние донных сообществ оценивается как стабильное. Биоиндикация по показателям макробентоса показывает высокое качество воды в юго-западном районе озера (Барбашова, 2007).

Таблица 6.2.2. Средние показатели численности (N , $X \pm SE$, экз. m^{-2}) и биомассы (B , $X \pm SE$, г m^{-2}) макробентоса, индекс видового разнообразия Шеннона (H , $X \pm SE$, бит экз. $^{-1}$), значение индексов St , BI , N_o/N_c , Kch , IP и оценка качества вод на станциях юго-западного района Ладожского озера в период с 1994 по 2005 гг.

Ст.	N	B	Кол-во видов	H	St*	BI*	N_o/N_c *	Kch*	IP*	Класс вод **
62	3093±1024	8.69±3.48	7–10	1.64±0.33	39.22–39.76	14.29–14.29	18.36–41.67	1.19–5.48	74.58–100.65	II – III
61	1920±499	3.31±0.86	3–12	2.03±0.15	39–46.75	12.5–25	28.87–92.86	1.19–56.52	84.75–217.13	II – IV
60	1140±662	2.22±1.05	7–13	2.71±0.46	41.25–51.14	12.5–16.67	8.11–71.88	3.59–56.52	87.5–171.58	II – III
59	160	0.27	4	1.75	38.75	20	75	56.52	190.27	III
58	4480	14.24	7	1.05	39.73	14.29	15.63	2.42	72.06	II
38	375±103	1.99±1.37	2–9	1.78±0.52	35–42.25	16.67–16.67	33.33–80	5.8–56.52	85–190.89	II – III
37	5140	13.9	7	0.96	40.03	14.29	14.4	1.19	69.9	II
36	2955±545	5.99±2.08	7–12	1.94±0.53	39.06–41.25	12.5–14.29	6.19–93.75	1.19–9.7	63.52–150.31	II – III
35	1240	2.76	5	1.46	38.28	16.67	93.55	–	148.49	III
34	6960	11.14	10	1.79	37.87	20	96.26	1.19	155.32	III
33	2910±1739	4.5±1.33	9–16	2.45±0.39	39.32–41.84	11.11–14.29	69.08–76.19	1.19–3.02	125.05–130.98	III
112	1886±295	4.88±1.29	4–19	2.81±0.13	42.74–69.75	11.11–25	9.09–68.54	3.85–56.52	95.36–164.94	II–III
B	3560	7.24	15	2.59	44.62	12.5	73.03	24.9	155.05	III
Д	1560	2.28	9	1.79	47.95	20	6.41	46.7	121.06	III
114	1939±299	4.31±0.7	10–22	3.25±0.11	39.39–56	11.11–20	13.33–68.29	2.17–56.52	89.27–163.40	II – III
Е'	1470±184	4.17±2.48	16–21	3.52±0.47	42.5–45.83	11.11–14.29	37.5–47.76	20.83–22.98	115.12–127.69	II – III

Примечание: * обозначения как в таблице 6.2.1; ** II – чистые, III – умеренно загрязненные, IV – загрязненные.

ВЫВОДЫ

1. За период исследования 1994 – 2012 гг. в составе донной и фитофильной фауны было обнаружено 259 таксонов, среди которых преобладали олигохеты (45 видов), хирономиды (83) и моллюски (43). Видовой состав с середины XX века не претерпел существенных изменений в открытых районах озера и обогатился в литоральной зоне за счет видов-вселенцев.

2. С увеличением глубины разнообразие и количественные показатели (численность, биомасса) макробентоса понижаются, в составе донного сообщества увеличивается доля малощетинковых червей. Наиболее продуктивной зоной озера является переходный район (глубины 18 – 50 м), где в массе развиваются амфиподы (прежде всего *M. affinis*). Показатели количественного развития макробентоса низки в северных глубоководных участках Ладожского озера и на порядок выше в южных. Уровень развития макробентоса в бухте Петрокрепость и Свирской губе соответствует таковому в олиготрофных и слабо мезотрофных водоемах, а в Волховской губе – типично мезотрофных.

3. Сезонная динамика сообщества макробентоса в южной части Ладоги, изученная на примере бухты Петрокрепость, характеризуется одним ярко выраженным летним пиком численности в июле и двумя пиками биомассы: в мае и в ноябре. Максимальная численность связана с массовым развитием хирономид (66%), а высокие значения биомасс – с развитием олигохет (59% в мае; 90% в ноябре).

4. В районах впадин, глубоководном, склоновом и озерного уступа видовой состав донных биоценозов, их доминирующий комплекс, соотношение основных групп и количественное развитие продолжают оставаться достаточно стабильными на протяжении длительного периода времени. Наблюдаемые вариации обусловлены особенностями характеристик донных отложений конкретных биотопов. Макробентос южной части озера характеризуется высокой пространственной и временной вариабельностью как видového состава и структуры донных сообществ, так и их количественных показателей.

5. Характер современного распределения амфипод мало отличается от распределения амфипод в 1930-е годы. Не установлено отрицательного влияния антропогенного эвтрофирования и существующего уровня загрязнения на реликтовую фауну Ладожского озера.

6. Изучен процесс восстановления донных биоценозов Щучьего залива, как зоны экологического риска и модельного водоема, после прекращения его интенсивного загрязнения. В настоящее время бентосные сообщества залива характеризуются высоким развитием α -мезосапробных и полисапробных видов олигохет и хирономид, а также чужеродных видов амфипод. Особенностью многолетней динамики зообентоса является высокая изменчивость его количественных показателей, что связано с особенностями межгодовых колебаний факторов среды. В целом, по уровню развития макробентоса залив может быть охарактеризован как эвтрофный, а его воды как «умеренно-загрязненные».

7. Структура донных биоценозов и распределение количественных показателей макробентоса в различных районах литоральной зоны озера отличаются значительной пространственной изменчивостью, влияние антропогенных факторов часто является решающим для сукцессий донных сообществ. Колебания биомассы и численности макрозообентоса связаны с высоким разнообразием местообитаний и неоднородностью распределения донных беспозвоночных. В настоящее время во многих прибрежных биотопах преобладает *G. fasciatus*, в высокой степени изменивший структуру сообществ беспозвоночных.

8. Появление в Ладожском озере в 2006 – 2012 гг. новых видов-вселенцев: двух видов понто-каспийского комплекса *Pontogammarus robustoides*, *Chelicorophium curvispinum* и байкальской амфиподы *Micruropus possolskii*, несет угрозу новых экосистемных (структурно-функциональных) перестроек в литоральной зоне озера.

9. Биоиндикация по показателям макробентоса (видовой состав, уровень количественного развития донных беспозвоночных, их относительная стабильность,

биоиндикационные индексы) характеризует юго-западную зону как незагрязненную, показывает высокое качество воды в этом районе озера.

10. Главным интегрирующим фактором развития сообществ макробентоса в открытых районах Ладожского озера является глубина, влияющая на гидрологический, гидрохимический режимы, характер донных отложений и количество поступающей из верхних слоев водоема органики. В мелководном районе и литорали озера важная роль принадлежит также антропогенным факторам: загрязнению, инвазии водных организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авинский, В.А. Зоопланктон: современное состояние и многолетняя динамика / В. А. Авинский. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 191-202.
2. Алимов, А.Ф. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению / А.Ф. Алимов, М.И. Орлова, В.Е. Панов // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сборник научных трудов. — Апатиты: Издательство Кольского научного центра РАН, 2000. — С. 12-23.
3. Алимов, А.Ф. Создание системы мониторинга чужеродных видов / А.Ф. Алимов, М.И. Орлова, Т.М. Флоринская, Н.Д. Сорокин. — Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы, под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. — С. 384-393.
4. Андроникова, И.Н. Биоразнообразие и количественная оценка литорального зоопланктона / И.Н. Андроникова. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 253-259.
5. Андроникова, И.Н. Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера / И.Н. Андроникова, И.М. Распопов // Биология внутренних вод. — 2007. — № 2. — С. 3-10.
6. Андроникова, И.Н. Индикация экологического состояния Ладожского озера по зоопланктону / И.Н. Андроникова. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 350-355.
7. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера / Под ред. Н.А. Петровой. — Л.: Наука, 1982. — 304 с.
8. Архипцева, Н.Т. Озера бассейна северного рукава реки Вуоксы / Н.Т. Архипцева, И.В. Баранов, Г.М. Забелина, В.В. Покровский, С.А. Сереброва, И.И. Терешенков, Г.А. Цыбалева // Известия ГосНИОРХ. — 1977. — Т. 124. — С. 83-134.
9. Атлас «Ладожское озеро». — СПб.: ИНОЗ РАН, 2002. — 128 с.
10. Базикалова, А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micrurorus* Stebbing и *Pseudomicrurorus* Nov.gen. (Amphipoda; Gammaridea) / А.Я. Базикалова. — Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического института СО АН СССР. — 1962. — Т.2. — Ч. 1. — С.141-155.

11. Баканов, А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов / А.И. Баканов // Биология внутренних вод. — 2000. — № 1. — С. 68-82.
12. Балущкина, Е.В. Изменение характеристик зообентоса в системе Ладога — р. Нева — Невская губа — Восточная часть Финского залива / Е.В. Балущкина, Н.П. Финогенова, Т.Д. Слепухина. — Экологическое состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы, под ред. А.М. Алимова, А.К. Фролова. — СПб.: Научный центр РАН, 1996. — С. 91-130.
13. Балущкина, Е.В. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ / Е.В. Балущкина // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. — СПб.: Труды ЗИН РАН. — Т. 272. — 1997. — С. 266-292.
14. Балущкина, Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах / Е.В. Балущкина. — Л., 1987. — 179 с.
15. Барбашова, М.А. Использование структурных характеристик макробентоса для оценки качества вод юго-западного района Ладожского озера / М.А. Барбашова // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник материалов международной конференции. — СПб.: ЛЕМА, 2007. — С. 267-272.
16. Барбашова, М.А. Макробентос и его многолетняя изменчивость в открытых районах озера / М.А. Барбашова, Т.Д. Слепухина. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002а. — С. 202-210.
17. Барбашова, М.А. Макробентос как индикатор состояния озера / М.А. Барбашова. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 355-358.
18. Барбашова, М.А. Макрозообентос литоральной зоны заливов шхерного района озера / М.А. Барбашова, Т.Д. Слепухина. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002б. — С. 259-264.
19. Барбашова, М.А. Макрофауна литоральной зоны Ладожского озера / М.А. Барбашова, Е.А. Курашов. — Литоральная зона Ладожского озера, под ред. Курашова Е.А. — СПб.: Нестор-История, 2011. — С. 219-251.

20. Барбашова, М.А. Многолетние изменения макробентоса центральной части Ладожского озера / М.А. Барбашова // Вода: химия и экология. — 2014. — № 8. — С. 55-61.
21. Барбашова, М.А. Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере / М.А. Барбашова, С.А. Малявин, Е.А. Курашов // Российский Журнал Биологических Инвазий. — 2013. — № 3. — С. 16-23.
22. Барбашова, М.А. Оценка экологического состояния Щучьего залива Ладожского озера по структуре сообществ макробентоса / М.А. Барбашова. — Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем II. Сборник материалов международной конференции. Отв. ред. В.А. Румянцев, И.С. Трифонова. — СПб.: Любавич, 2011. — С. 210-217.
23. Барков, Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) и его роль в экосистеме Ладожского озера: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Денис Владимирович Барков. — СПб., 2006. — 26 с.
24. Бекман, М.Ю. Экология и продукция *Micruropus possolskii* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. / М.Ю. Бекман. — Систематика и экология ракообразных Байкала. Труды Лимнологического института СО АН СССР. — 1962. — Т. 2. — Ч. 1. — С.141-155.
25. Березина, Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы / Н.А. Березина. — Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах, под ред. Алимова А.Ф., Богущкой Н.Г. — М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — С. 254-268.
26. Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология) / Отв. ред. С.В. Калесник. — Л.: Наука, 1968. — 227 с.
27. Визер, А.М. Роль байкальского бокоплава *Micruropus possolskii* Sow. в экосистеме Верхней Оби / А.М. Визер. — Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. ИБВВ РАН, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010 г. — Ярославль: Принтхаус, 2010. — С. 65-66.
28. Герд, С.В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии / С.В. Герд // Труды Карело-финского отделения ВНИОРХ. — 1946. — Т. 2. — С. 26-139.

29. Гордеев, О.Н. Биология и экология реликтового рачка *Pontoporeia affinis* в озерах Карелии / О.Н. Гордеев // Уч. зап. К.-Ф. гос. ун-та. Сер. Биол. — 1952. — Т. 2. — № 3. — С. 98-109.
30. Гордеев, О.Н. Высшие ракообразные озер Карелии / О.Н. Гордеев. — Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Под ред. Ю.И. Полянского. — М., Л.: Наука, 1965. — С. 153-171.
31. Гусаков, Б.Л. Влияние водной и антропогенной нагрузок на отдельные участки прибрежной зоны озера / Б.Л. Гусаков, Н.А. Петрова. — Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы, под ред. Н.А. Петровой, А.Ю. Тержевика. — СПб.: Наука, 1992. — С. 266-279.
32. Дгебуадзе, Ю.Ю. Вчера, сегодня и завтра инвазий чужеродных видов в Российской Федерации / Ю.Ю. Дгебуадзе, Д.С. Павлов. — Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского), под общ. ред. Д.И. Иванова. — Вып. 337 — СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — С. 71-82.
33. Денисенко, С.Г. Информационные меры Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) / С.Г. Денисенко // Исследования фауны морей. — СПб. — 2006. — Т. 56 (64). — С. 35-46.
34. Денисенко, С.Г. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу «разности выравненностей» (DE') / С.Г. Денисенко, М.А. Барбашова, В.В. Скворцов, В.П. Беляков, Е.А. Курашов // Биология внутренних вод. — 2013. — № 1. — С. 46-55.
35. Деньгина, Р.С. О реликтовой мизиде Ладожского озера / Р.С. Деньгина, Г.А. Стальмакова // Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология), отв. ред. С.В. Калесник. — Л.: Наука, 1968. — С. 105-116.
36. Задоевко, И.Н. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР / И.Н. Задоевко, О.А. Лейс, В.Ф. Григорьев // Сб. науч. трудов ГОСНИОРХ. — 1985. — Вып. 232. — С. 30-34.
37. Задоевко, И.Н. Результаты и перспективы акклиматизации беспозвоночных в водоемах бывшего СССР / И.Н. Задоевко. — Результаты работ по акклиматизации водных организмов, под ред. Кудерского Л.А. — СПб., 1995. — С. 146-154.

38. Зоограф, Н.Ю. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России (Предварительное сообщение) / Н.Ю. Зоограф // Изв. Рос. АН. — 1895. — Т. 3. — № 2. — 19 с.
39. Зуев, Ю.А. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера / Ю.А. Зуев, Н.В. Зуева // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. — 2013. — № 30. — С. 134-147.
40. Игнатъева, Н.В. Оценка экологического состояния озера и качества его вод по гидрохимическим показателям / Н.В. Игнатъева, Т.Н. Петрова, О.М. Сусарева, В.А. Щербак. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 333-341.
41. Ильящук, Б.П. Зообентос / Б.П. Ильящук. — Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра, отв. ред. Т.И. Моисеенко. — М.: Наука, 2002. — С. 200-226.
42. Иоффе, Ц.И. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение / Ц.И. Иоффе // Известия ВНИОРХ. — 1948. — Т. XXVI. — Вып. 2. — С. 89-143.
43. История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки / Под ред. А.Ф. Трешникова. — Л.: Наука, 1990. — 280 с.
44. Калинин, Н.М. Биоиндикация загрязнения вод и донных отложений в Кондопожской губе Онежского озера / Н.М. Калинин, Т.П. Куликова, И.А. Литвинова, Т.Н. Полякова, М.Т. Сярки, Е.В. Теканова, Т.М. Тимакова, Т.А. Чекрыжева // Геоэкология, инженерная геология, гидрогеология, геокриология. — 2011. — № 3. — С. 265-273.
45. Капустина, Л.Л. Бактериопланктон Ладожского озера / Л.Л. Капустина. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 289-298.
46. Капустина, Л.Л. Особенности развития бактериопланктона в различных лимнических зонах Ладожского озера / Л.Л. Капустина. — IX Съезд Гидробиологического общества РАН, тезисы докладов. — Т. 1. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. — С. 205.

47. Капустина, Л.Л. Современные тенденции развития бактериопланктона / Л.Л. Капустина, З.Г. Каурова. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 180-190.
48. Кауфман, З.С. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер (краткий обзор) / З.С. Кауфман // Труды Карельского научного центра РАН. — 2011. — № 4. — С. 64-76.
49. Кауфман, З.С. Происхождение биоты континентальных водоемов / З.С. Кауфман. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. — 260 с.
50. Кесслер, К.Ф. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении / К.Ф. Кесслер // Труды 3 съезда естествоиспытателей. — СПб., 1868. — 144 с.
51. Китаев, С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон / С.П. Китаев. — М.: Наука, 1984. — 207 с.
52. Коркишко, Н.Н. Применение высокоэффективной газожидкостной хроматографии для изучения органических соединений различной природы в воде Ладожского озера и других водоемов его бассейна / Н.Н. Коркишко, Ю.В. Крылова, Е.А. Курашов, Е.В. Протопопова, М.А. Маринич, Е.Ю. Воякина // Экологическая химия. — 2001. — № 10 (2). — С. 89-108.
53. Кудерский, Л.А. Позднепледстоценовая и голоценовая история озера / Л.А. Кудерский, Т.В. Сапелко, Д.А. Субетто. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 12-22.
54. Кузьменко, К.Н. Изменения сообщества макрозообентоса в многолетнем ряду / К.Н. Кузьменко. — Методические аспекты лимнологического мониторинга. — Л.: Наука, 1988. — С. 93-102.
55. Кузьменко, К.Н. К биологии озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера / К.Н. Кузьменко // Элементы режима Ладожского озера. — М., Л.: Наука, 1964. — С. 57-66.
56. Курашов, Е.А. Бентос озера / Е.А. Курашов, М.А. Барбашова, Д.С. Дудакова — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 309-319.
57. Курашов, Е.А. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера / Е.А. Курашов, М.А. Барбашова, Д.В. Барков, А.Г.

Русанов, М.С. Лаврова // Российский журнал биологических инвазий. — 2012. — № 2. — С. 87-104.

58. Курашов, Е.А. Мейобентос как индикатор состояния озера / Е.А. Курашов, Д.С. Дудакова. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 358-362.

59. Курашов, Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. / Е.А. Курашов. — СПб.: Алга-Фонд, 1994. — 224 с.

60. Курашов, Е.А. Мейобентос озерных экосистем: экология и реакция на антропогенные воздействия: автореф. дисс. ... доктора биологических наук: 03.00.16 / Евгений Александрович Курашов. — СПб., 1997. — 52 с.

61. Курашов, Е.А. Мейобентос профундали и закономерности его изменения / Е.А. Курашов. — Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Дрabbковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 211-224.

62. Курашов, Е.А. Роль *G.fasciatus* в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера / Е.А. Курашов, Д.В. Барков, А.Г. Русанов, М.А. Барбашова. — Литоральная зона Ладожского озера, под ред. Курашова Е.А. — СПб.: Нестор-История, 2011. — С. 350-355.

63. Курашов, Е.А. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере / Е.А. Курашов, М.А. Барбашова, В.Е. Панов // Российский Журнал Биологических Инвазий. — 2010. — № 3. — С. 62-72.

64. Курашов, Е.А. Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Е.А. Курашов, В.А. Авинский, М.А. Барбашова, Л.Л. Капустина, Т.П. Кулиш, Г.И. Летанская, Е.В. Протопопова, Г.Ф. Расплетина. — Доклады VI Всероссийского гидрологического съезда (28 сентября – 1 октября 2004 г., Санкт-Петербург). — М.: Метеоагентство Росгидромета, 2006а. — С. 53-57.

65. Курашов, Е.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) / Е.А. Курашов, Д.В. Барков, А.А. Анисимов // Биология внутренних вод. — 2006б. — №1. — С. 74-84.

66. Лаврентьева, Г.М. Современные подходы к проблеме целенаправленной акклиматизации водных беспозвоночных / Г.М. Лаврентьева, О.И. Мицкевич. — Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в

начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского), под общ. ред. Д.И. Иванова. — Вып. 337. — СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — С. 83-146.

67. Ладога / Под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — 468 с.

68. Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы / Под ред. Н.А. Петровой, А.Ю. Тержевика. — СПб.: Наука, 1992. — 328 с.

69. Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее / Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — 327 с.

70. Лепнева, С. Г. Фауна СССР. Ручейники. Личинки и куколки подотряда Кольчатощупиковых (*Annulipalpia*) / С.Г. Лепнева; под ред. Е. Н. Павловского. — М.-Л.: Наука, 1964. — Т. 2. — Вып. 1. — 562 с.

71. Лепнева, С. Г. Фауна СССР. Ручейники. Личинки и куколки подотряда Цельнощупиковых (*Integripalpia*) / С.Г. Лепнева; под ред. Б.Е. Быховского. — М.-Л.: Наука, 1966. — Т. 2. — Вып. 2. — 562 с.

72. Летанская, Г.И. Оценка трофического статуса Ладожского озера / Г.И. Летанская, А.Г. Русанов. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 341-347.

73. Летанская, Г.И. Современное состояние фитопланктона и тенденции его изменения в период летней стратификации озера / Г.И. Летанская. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 165-175.

74. Летанская, Г.И. Современное состояние фитопланктона Ладожского озера (2005-2009 гг.) / Г.И. Летанская, Е.В. Протопопова // Биология внутренних вод. — 2012. — № 4. — С. 17-24.

75. Летанская, Г.И. Фитопланктон Ладожского озера / Г.И. Летанская, Е.В. Протопопова. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 276-286.

76. Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Курашова Е.А. — СПб.: Нестор-История, 2011. — 416 с.

77. Макрушин, А.В. Биологический анализ качества вод / А.В. Макрушин. — Л., 1974. — 60 с.

78. Максимов, А.А. Роль *Monoporeia affinis* (Lindström)(CRUSTACEA; AMPHIPODA) в донных сообществах восточной части Финского залива: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Алексей Александрович Максимов. — СПб., 2000. — 25 с.
79. Малявин, С.А. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря / С.А. Малявин, Н.А. Березина, Дж.-Ш. Хванг // Зоологический журнал. — 2008. — Т. 87. — № 6. — С. 643-649.
80. Меншуткин, В.В. Пространственная неоднородность распределения макрозообентоса / В.В. Меншуткин, Т.Д. Слепухина, М.В. Меншуткина, Т.П. Суворова. — Современное состояние экосистемы Ладожского озера, под ред. Н.А. Петровой, Г.Ф. Расплетинной. — Л., 1987. — С. 126-136.
81. Мицкевич, О.В. Макрозообентос Южной Ладоги в 2008 г. / О.В. Мицкевич. — Рыбохозяйственное исследование больших озер Северо-Запада европейской части России. Сборник научных трудов. — Вып. 334. — СПб.: Издательство ДЕАН, 2009. — С. 113-120.
82. Насонов, Н.Б. К фауне Turbellaria Финляндии / Н.Б. Насонов // Изв. Российской АН. — 1917. — Т. 1, 2. — С. 1095-1112; 1235-1258.
83. Науменко, М.А. Анализ морфометрических характеристик подводного рельефа Ладожского озера на основе цифровой модели / М.А. Науменко // Известия РАН. Серия Географическая. — 2013. — № 1. — С. 62-72.
84. Науменко, М.А. Закономерности пространственно-временной изменчивости термических процессов в крупных димиктических озерах: автореф. дисс. ... доктора географических наук: 11.00.11 / Михаил Арсеньевич Науменко. — СПб., 1998. — 38 с.
85. Науменко, М.А. Ладожское озеро и его водосбор: цифровая модель и новые результаты / М.А. Науменко, С.Г. Каретников // Труды XII съезда Русского географического общества. — 2005. — Т. 6. — С. 82-86.
86. Науменко, М.А. Морфометрия и особенности гидрологического режима Ладожского озера / М.А. Науменко, С.Г. Каретников. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 16-49.

87. Науменко, М.А. Новое определение морфометрических характеристик Ладожского озера / М.А. Науменко // Доклады Академии Наук. — 1995. — Т. 345. — № 4. — С. 514-517.
88. Науменко, М.А. О климатических трендах температуры поверхности воды Ладожского озера в безледный период / М.А. Науменко, В.В. Гузиватый, С.Г. Каретников // Доклады Академии Наук. — 2006. — Т. 408. — № 5. — С. 675-678.
89. Науменко, М.А. Современное экологическое состояние Волховской губы Ладожского озера / М.А. Науменко, В.А. Авинский, М.А. Барбашова, В. В. Гузиватый, С.Г. Каретников, Л.Л. Капустина, Г.И. Летанская, Г.Ф. Расплетина, И.М. Распопов, М.А. Рычкова, Т.Д. Слепухина, О.А. Черных // Экологическая химия. — 2000. — № 9 (2). — С. 90-105.
90. Николаев, И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры / И.И. Николаев. — Экологическое прогнозирование, ред. Н.Н. Смирнов. — М.: Наука, 1979. — С. 76-93.
91. Нилова, О.И. Некоторые черты экологии и биологии *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.), акклиматизированных в озере Отрадное Ленинградской области / О.И. Нилова // Известия ГосНИОРХ. — 1976. — Т. 110. — С. 10-15.
92. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). — Л.: Гидрометеиздат, 1977. — 510 с.
93. Охлопкова, А.Н. Течения Ладожского озера / А.Н. Охлопкова. — Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера, под ред. Т.И. Малининой — Л.: Издательство Ленинградского университета, 1966. — С. 265-278.
94. Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов / Отв. ред. И.С. Трифонова. — СПб.: Лема, 2006. — 130 с.
95. Панкратова, В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В.Я. Панкратова. — Л.: Наука, 1983. — 296 с.
96. Панкратова, В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В.Я. Панкратова. — Л.: Наука, 1970. — 343 с.

97. Панкратова, В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В.Я. Панкратова. — Л.: Наука, 1977. — 154 с.
98. Панов, В.Е. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника / В.Е. Панов, А.М. Павлов // Гидробиологический журнал. — 1986. — Т. 22. — № 6. — С. 87-88.
99. Панов, В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере / В.Е. Панов // ДАН России. — 1994. — Т. 336 (2). — С. 279-282.
100. Петрова, Н.А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер / Н.А. Петрова; отв. ред. М.А. Рычкова. — Л.: Наука, 1990. — 198 с.
101. Петрова, Н.А. Фитопланктон Ладожского озера / Н.А. Петрова. — Растительные ресурсы Ладожского озера, отв. ред. С.В. Калесник. — Л.: Издательство Ленинградского университета, 1968. — С. 73-130.
102. Петрова, Т.Н. Биогенные элементы / Т.Н. Петрова, Н.В. Игнатьева. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013а. — С. 187-202.
103. Петрова, Т.Н. Органическое вещество / Т.Н. Петрова, Н.В. Игнатьева. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013б. — С. 202-211.
104. Полякова, Т.Н. Донные ценозы в условиях антропогенного эвтрофирования / Т.Н. Полякова. — Онежское озеро. Экологические проблемы. Под ред. Н.Н. Филатова. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. — С. 211-227.
105. Полякова, Т.Н. Макрозообентос. Северный район Ладожского озера и его притоки / Т.Н. Полякова. — Современное состояние водных объектов Республики Карелия. — Петрозаводск, 1998. — С. 94-96.
106. Попченко, В.И. Водные малощетинковые черви (*Oligochaeta limicola*) Севера Европы / В.И. Попченко. — Л.: Наука, 1988. — 287 с.
107. Природные ресурсы больших озер СССР и вероятные их изменения / Под ред. О.А. Алекина. — Л.: Наука, 1984. — 286 с.

108. Расплетина, Г.Ф. Биогенные элементы / Г.Ф. Расплетина, О.М. Сусарева. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 77-86.

109. Расплетина, Г.Ф. Минерализация и электропроводность воды / Г.Ф. Расплетина, О.М. Сусарева, А.М. Крючков. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002б. — С. 72-73.

110. Расплетина, Г.Ф. Поступление веществ в озеро с речным стоком и вынос с водами р. Невы / Г.Ф. Расплетина, Т.П. Кулиш, О.А. Черных, Н.Л. Крыленкова, О.М. Сусарева, В.А. Щербак. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002а. — С. 56-71.

111. Распопов И.М. Роль высших водных растений в круговороте фосфора в Ладожском озере / И.М. Распопов. — Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы, под ред. Н.А. Петровой, А.Ю. Тержевика. — СПб.: Наука, 1992. — С. 96-101.

112. Распопов, И.М. Видовое и ценотическое разнообразие высших водных и прибрежно-водных растений в литоральной зоне Ладожского озера / И.М. Распопов. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 241-253.

113. Распопов, И.М. Высшие водные растения как структурообразующий фактор в развитии гидробиоценозов / И.М. Распопов. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 242-245.

114. Распопов, И.М. Гидробиологическая характеристика заливов западной части шхерного района Ладожского озера, пригодных для разведения водоплавающей птицы / И.М. Распопов, М.А. Рычкова, Г.А. Стальмакова. — Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология), отв. ред. С.В. Калесник. — Л.: Наука, 1968. — С. 71-104.

115. Распопов, И.М. Многолетний мониторинг формирования биоты на месте экосистемы, разрушенной стоками целлюлозно-бумажного производства (залив Щучий, Ладожское озеро) / И.М. Распопов, И.Н. Андроникова, М.А. Барбашова, Е.В. Протопопова, М.А. Рычкова // Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. — СПб.: АССПИН, 2003. — С. 338-342.

116. Распопов, И.М. Прибрежно-водные экотоны больших озер. / И.М. Распопов, И.Н. Андроникова, Т.Д. Слепухина, Г.Ф. Расплетина, М.А. Рычкова, М.А. Барбашова, О.Н. Доценко, Е.В. Протопопова. — СПб, 1998. — 54 с.

117. Распопов, И.М. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. / И.М. Распопов, Ф.Ф. Воронцов, Т.Д. Слепухина, О.Н. Доценко, М.А. Рычкова. — Л.: Наука, 1990. — 114 с.

118. Распопов, И.М. Формирование экосистемы залива Щучий Ладожского озера на месте разрушенной стоками целлюлозного производства / И.М. Распопов, И.Н. Андроникова, Ф.Ф. Воронцов, О.Н. Доценко, Е.А. Курашов, Г.И. Летанская, Г.Ф. Расплетина, М.А. Рычкова, Т.Д. Слепухина, М.А. Барбашова. — Материалы VII съезда ВГБО. — Т. 2. — Казань: Полиграф, 1996. — С. 71-73.

119. Растительные ресурсы Ладожского озера / Отв. ред. С.В. Калесник. — Л.: Издательство Ленинградского университета, 1968. — 232 с.

120. Римский-Корсаков, М.П. О водяных наездниках рода *Carapharactus* Holyday / М.П. Римский-Корсаков // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. — 1925. — Т. 59. — В. 2. — С. 97-113.

121. Родионова, Н.В. О видовом составе зоопланктона Ладожского озера / Н.В. Родионова. — Литоральная зона Ладожского озера, под ред. Курашова Е.А. — СПб.: Нестор-История, 2011. — С. 156-170.

122. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. — Л.: Гидрометеиздат, 1983. — 239 с.

123. Румянцев, В.А. Формирование качества воды Ладожского озера в современных условиях как основа его природных ресурсов / В.А. Румянцев, В.Г. Дробкова. — Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского), под общ. ред. Д.И. Иванова. — Вып. 337. — СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — С. 472-482.

124. Рыбалко, А.Е. Донные отложения и геохимические процессы в барьерной зоне «дно — вода» в системе южная часть Ладожского озера — р. Нева — эстуарий р. Невы / А.Е. Рыбалко, Н.К. Федорова. — Экологическое состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы, под ред. А.Ф. Алимова, А.К. Фролова. — СПб.: Научный Центр РАН, 1996. — С. 68-90.

125. Рычкова, М.А. Перифитон литоральной зоны / М.А. Рычкова. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Драбковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 246-250.
126. Рычкова, М.А. Структура и функционирование перифитона в литорали Ладожского озера / М.А. Рычкова. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 264-269.
127. Рябинкин, А.В. Макробентос озера и его роль в питании рыб / А.В. Рябинкин, Т.Н. Полякова. — Биоресурсы Онежского озера, под ред. В.И. Кухарева, А.А. Лукина. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. — С. 67-91.
128. Сальдау, М.П. К вопросу о питании сигов Ладожского озера в связи с данными кормовыми ресурсами / М.П. Сальдау // Изв. ВНИОРХ. — 1940. — Т. 23. — С. 119-144.
129. Сальдау, М.П. О пищевом значении бентоса и планктона для рыб Ладожского озера / М.П. Сальдау // Изв. ВНИОРХ. — 1956. — Т. 38. — С. 66-74.
130. Скориков, А.С. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой / А.С. Скориков. — Комиссия по исследованию Ладожского озера как источника водоснабжения С.-Петербурга. — 1911. — С. 589-709.
131. Слепухина, Т.Д. Восстановление макробентоса после закрытия целлюлозно-бумажного производства (на примере двух заливов Ладожского озера) / Т.Д. Слепухина, И.В. Белякова, Ф.Ф. Воронцов // Экологическое состояние рыбохозяйственных водоемов Балтийского моря (в пределах Финского залива). — СПб., 1993. — С. 73-74.
132. Слепухина, Т.Д. Донные беспозвоночные / Т.Д. Слепухина, Н.А. Алексеева. — Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера, под ред. Н.А. Петровой. — Л.: Наука, 1982 — С. 181-191.
133. Слепухина, Т.Д. Зообентос как индикатор качества вод в озерах / Т.Д. Слепухина // Водные ресурсы. — 1987. — № 5. — С. 145-148.
134. Слепухина, Т.Д. Многолетние сукцессии и флуктуации макрозообентоса в различных зонах Ладожского озера / Т.Д. Слепухина, М.А. Барбашова, Г.Ф. Расплетина. — Ладожское озеро. — Петрозаводск, 2000. — С. 249-255.
135. Слепухина, Т.Д. Оценка трофического уровня глубоких озер по составу сообществ донных беспозвоночных (на примере Ладожского озера) / Т.Д. Слепухина // Гидробиологический журнал. — 1986. — Т. 22. — № 6. — С. 31-36.

136. Слепухина, Т.Д. Экология макрозообентоса больших озер Северо-Запада СССР: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.18 / Татьяна Дмитриевна Слепухина. — Л., 1991. — 40 с.

137. Сношкина, Е.В. Оценка степени загрязнения водоемов системы оз. Ильмень - р. Волхов - Ладожское озеро - р. Нева - Невская губа по составу донных организмов / Е.В. Сношкина // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. — Л., 1988. — № 285. — С. 85-97.

138. Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Н.А. Петровой, Г.Ф. Расплетинной. — Л.: Наука, 1987 — 213 с.

139. Соколов, И.И. Зообентос литорали южной половины Ладожского озера / И.И. Соколов // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. — 1956. — В. 5. — С. 76-87.

140. Стальмакова, Г.А. Зообентос Ладожского озера / Г.А. Стальмакова. — Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология), отв. ред. С.В. Калесник. — Л.: Наука, 1968. — С. 4-70.

141. Стальмакова, Г.А. К познанию бентоса шхерной части Ладожского озера / Г.А. Стальмакова. — Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. Труды Лаборатории озероведения. Отв. ред. С.В. Калесник. — М.-Л.: Издательство Академии наук, 1961. — С. 267-281.

142. Стальмакова, Г.А. О донной фауне фиордов Ладожского озера / Г.А. Стальмакова. — Труды VII научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. — М.-Л.: Издательство Академии наук, 1962. — С. 237-240.

143. Субетто, Д.А. Донные отложения озер: палеолимнологические реконструкции / Д.А. Субетто. — СПб.: Издательство РГПУ им. А.И. Герцена, 2009. — 344 с.

144. Субетто, Д.А. Строение, особенности и история формирования донных отложений / Д.А. Субетто. — Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Дробковой. — СПб.: Наука, 2002. — С. 122-136.

145. Суржко, Л.Ф. Мониторинг нефтезагрязненного побережья Ладожского озера в районе бухты Владимирской / Л.Ф. Суржко, Т.П. Хорькова, Н.Л. Шулякова, Н.В. Личкановский, А.П. Авсюкевич // Биоиндикация в мониторинге пресноводных

экосистем. Сборник материалов международной конференции. — СПб.: ЛЕМА, 2007. — С. 198-201.

146. Сусарева, О.М. Кислород и водородный показатель / О.М. Сусарева, Н.В. Игнатьева. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 182-184.

147. Сусарева, О.М. Металлы / О.М. Сусарева, Т.Н. Петрова. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 222-226.

148. Сусарева, О.М. Общая минерализация и ионный состав воды / О.М. Сусарева. — Ладога, под ред. В.А. Румянцева, С.А. Кондратьева. — СПб.: Нестор-История, 2013. — С. 176-182.

149. Сулопарова, О.Н. Пространственное распределение и сезонная динамика основных сообществ биоты южной части Ладожского озера / О.Н. Сулопарова, А.Г. Леонов, О.И. Мицкевич, В.А. Огородникова, Т.В. Терешенкова. — Современные проблемы гидроэкологии. Тезисы докладов 4-й международной конференции. — СПб. 2010. — С. 176.

150. Сулопарова, О.Н. Сезонные и межгодовые изменения основных компонентов экосистемы (фито-, зоопланктон, макробентос) Южной Ладоги по результатам исследований в 2009 – 2010 гг. / О.Н. Сулопарова, О.И. Мицкевич, В.А. Огородникова, Т.В. Терешенкова. — Исследования экосистем крупных рыбопромысловых водоемов Северо-Запада России: Сборник научных трудов. — Вып. 341. — СПб.: Нестор-История, 2011. — С. 201-243.

151. Суцения, Л.М. Биология и продукция реликтовых ракообразных. / Л.М. Суцения, В.П. Семенченко, В.В. Вежновец. — Минск: Наука и техника, 1986. — 158 с.

152. Тихомиров, А.И. Основные черты термического режима Ладожского озера / А.И. Тихомиров // Известия ВГО. — 1964. — Т. 96. — № 5. — С. 383-392.

153. Тихомиров, А.И. Расчет средних месячных температур поверхности воды Ладожского озера / А.И. Тихомиров. — Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера, под ред. Т.И. Малининой — Л.: Издательство Ленинградского университета, 1966. — С. 279-323.

154. Тихомиров, А.И. Температурный режим и запасы тепла Ладожского озера / А.И. Тихомиров. — Тепловой режим Ладожского озера. Труды Лаборатории

озероведения. — Т. XXII. — Л.: Издательство Ленинградского университета, 1968. — С. 144-217.

155. Трегубова, Т.М. Потребление кислорода в гипolimнионе как итог процесса антропогенного эвтрофирования / Т.М. Трегубова, Т.П. Кулиш. — Современное состояние экосистемы Ладожского озера, под ред. Н.А. Петровой, Г.Ф. Расплетиной, — Л.: Наука, 1987. — С. 172-179.

156. Троицкая, Е.С. Многолетние изменения температуры поверхности воды в Байкале / Е.С. Троицкая, М.Н. Шимараев, В.В. Цехановский // География и природные ресурсы. — 2003. — № 2. — С. 47-50.

157. Филинова, Е.И. Байкальские гаммариды в Ириклинском водохранилище / Е.И. Филинова. — Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных водоемов. Мат. лекции и докладов межд. Школы-конференции. — Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. — С. 301-303.

158. Финогенова, Н.П. Состав и количественные показатели донных беспозвоночных / Н.П. Финогенова, Т.Д. Слепухина, С.М. Голубков, Е.В. Балушкина, Я.И. Старобогатов, М.А. Барбашова. — Финский залив в условиях антропогенного воздействия, под ред. В.А. Румянцева, В.Г. Дробковой. — СПб., 1999. — С. 189-211.

159. Чекановская, О.В. Водные малоцетинковые черви фауны СССР / О.В. Чекановская. — М.; Л., 1962. — 412 с.

160. Черняева, Ф.А. Морфометрическая характеристика Ладожского озера / Ф.А. Черняева. — Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера, под ред. Т.И. Малининой — Л.: Издательство Ленинградского университета, 1966. — С. 58-80.

161. Шитиков, В.К. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. — М.: Наука, 2005. — 281 с.

162. Яковлев, В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского Севера по гидробиологическим показателям и данным биотестирования / В.А. Яковлев. — Апатиты, 1988. — 25 с.

163. Яковлев, В.А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика) / В.А. Яковлев. — Апатиты: Издательство Кольского научного центра РАН, 2005. — Ч. 1. — 161 с.

164. Andronnikova, I.N. Zooplankton characteristics in monitoring of Lake Ladoga / I.N. Andronnikova // *Hydrobiologia*. — 1996. — V. 332. — P. 173-179.
165. Arbačiauskas, K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans / K. Arbačiauskas. — *Invasive Aquatic Species of Europe. — Distribution, Impacts and Management*. Eds. Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. — P. 104-115.
166. Barbashova, M. The recovery of bottom biocoenoses in destroyed area of Shchuchiy Bay, Lake Ladoga / M. Barbashova // *9th International Conference on the Conservation and Management of Lakes. Conference Proceeding. Session 4*. — Otsu. Shiga. Japan. — 2001. — P. 272-274.
167. Berezina, N.A. Dynamics of invertebrate communities in stony littoral of the Neva Estuary (Baltic Sea) under macroalgal blooms / N.A. Berezina, I.G. Tsiplenkina, E.S. Pankova, J.I. Gubelit // *Transitional Water Bulletin*. — 2007. — № 1. — P. 49-60.
168. Berezina, N.A. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities / N.A. Berezina, V.E. Panov // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* — 2003. — V. 52. — № 3. — P. 284-304.
169. Berezina, N.A. Food spectra and consumption rates of four amphipod species from the North-West of Russia / N.A. Berezina // *Fundamental and Applied Limnology (Archiv für Hydrobiologie)*. — 2007. — V. 168. — № 4. — P. 317-326.
170. Berezina, N.A. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga. / N.A. Berezina, L.V. Zhakova, N.V. Zaporozhets, V. E. Panov // *Boreal Env. Res.* — 2009. — V. 14 (3) — P. 404-414.
171. Davydova, N. The estimation of the present state of bottom sediments and benthic communities in the Sortavala archipelago of Lake Ladoga / N. Davydova, E. Kurashov, H. Simola, T. Slepukhina, D. Subetto // *Intercalibration of research methods in Lake Ladoga*. — University of Joensuu: Publications of Karelian Institute. — 1992. — V. 8. — P. 41-51.
172. Ekman, S. Studien uber die marinen Relikte der nordeuropaischen Binengewasser. VII. / S. Ekman // *Int. Rev. Hydrobiol. und Hydrologie*. — 1920. — Vol. 8. — № 6. — S. 543-589.

173. Frumin, G.T. Content of 3,4-benzopyrene in sediments of Lake Ladoga, Neva River and Eastern Gulf of Finland / G.T. Frumin, N.L. Krylenkova // *Water Qual. Res. J. Can.* — 1997. — V. 32. — № 3. — P. 541-549.
174. Goodnight, C. J. Oligochaetes as indicators of pollution / C. J. Goodnight, L. S. Whitley // *Proc. 15-th Ind. Waste Conv.* — 1961. — V. 106. — P. 139-142.
175. Grabowski, M. Alien Crustacea in Polish waters — Amphipoda / M. Grabowski, K. Jazdzewski, A. Konopacka // *Aquatic Invasions.* — 2007. — V.2. — № 1. — P. 25-38.
176. Harris, R.R. Osmoregulation in *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda), a recent coloniser of freshwater. III. Evidence for adaptive change in sodium regulation / R.R. Harris, D. Bayliss // *Journal of Comparative Physiology.* — 1990. — V. 160. — P. 85-92.
177. Herkül, K. New records of the amphipods *Chelicorophium curvispinum*, *Gammarus tigrinus*, *G. duebeni*, and *G. lacustris* in the Estonian coastal sea / K. Herkül, J. Kotta // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* — 2007. — V. 56. — № 4. — P. 290-296
178. Jossens, G. Native and exotic Amphipoda and other Peracarida in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast changing fauna / G. Jossens, A. Bij de Vaate, P. Usseglio-Polatera, R. Cammaerts, F. Chérot, F. Grisez, P. Verboonen, J-P. Vanden Bossche // *Hydrobiologia.* — 2005. — V. 542. — P. 203-220.
179. Kovalenko, V. The results of Joint Russian - Finnish expedition in 1992 in the northern part of Lake Ladoga / V. Kovalenko, T.Kulikova, T. Polyakova, T.Timakova, P.Boyarinov, E. Vasilieva. // *Abstracts of the 1st Int. Lake Ladoga Symposium 1993.* — University of Joensuu, Publication of Karelian Institute. — 1995. — № 112. — P. 115-123.
180. Krylova, J.V. The pollution of Lake Ladoga by organochlorine pesticides and petroleum products / J.V. Krylova, E.A. Kurashov, N.N. Korkishko // *Lakes & Reservoirs: Research and Management.* — 2003. — № 8. — P. 231-246.
181. Kurashov, E.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia / E.A. Kurashov, M.A. Barbashova // *Aquatic Invasions.* — 2008. — V. 3 (2). — P. 243-246.
182. Kurashov, E.A. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors / E.A. Kurashov, I.V. Telesh, V.E. Panov, N.V. Usenko, M.A. Rychkova // *Hydrobiologia.* — 1996. — V. 322. — P. 49-55.
183. Lamark, J. *Anodonta sulcata* aus dem Ladogasee / J. Lamark. — *Histoire naturelle des animank sans vertebres.*— Paris, 1819. — T. 6. — F. 566.

184. Lavrentieva, G.M. Long-term structural changes in the biota southern Lake Ladoga / G.M. Lavrentieva, O.I. Mitchkevich, V.A. Ogorodnikova, O.N. Sysloparova, T.V. Tereshenkova. — Proceedings of the Third International Lake Ladoga Symposium 1999. — University of Joensuu. Publications of Karelian Institute. — 2000. — № 129. — P. 105-113.
185. Lindholm, W. Ueber Mollusken aus dem Ladogasee und der Newabucht / W. Lindholm // Ежегодник Зоол. музея Имп. Академии наук. — 1911. — Т. 16. — С. 285-310.
186. Loven, S. Till fragan om Ishafsfaunans fordna utstrackning ofver en del af Nordens fastland / S. Loven // Ofvers Kgl. Vet.-Acad. Forh. — 1863. — Vol. 19. — F. 463-468.
187. Nordquist, O. Die pelagische und Tiefsee-Fauna der grosseren finnischen Seen. / O. Nordquist // Zool. Anzeiger. — Leipzig, 1887. — 12 s.
188. Panov, V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebb in Lake Ladoga / V.E. Panov // Hydrobiologia. — 1996. — V. 322. — P. 187-192.
189. Panov, V.E. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* / V.E. Panov, N.A. Berezina // Invasive Aquatic Species of Europe — Distribution, Impacts and Management. Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. — P. 96-103.
190. Pantle, R. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse / R. Pantle, H. Buck // Gas- und Wasserfach. — 1955. — V. 96. — № 18. — P. 604.
191. Raspopov, I.M. Forming of a New Ecosystem in the Small Bay of Lake Ladoga (Ecotone of the 2-nd Order) / I.M. Raspopov, I.N. Andronikova, T.D. Slepukhina, O.N. Dotzenko, M.A. Rychkova, M.A. Barbashova // 7th International Conference on Lake Conservation and Management. Proceedings San Martin de las Andes. Argentina. — 1997. — P. 1-4.
192. Raspopov, I.M. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation / I.M. Raspopov, I.N. Andronikova, O.N. Dotsenko, E.A. Kurashov, G.I. Letanskaya, V.E. Panov, M.A. Rychkova, I.V. Telesh, O.A. Tchernykh, F.F. Vorontsov // Hydrobiologia. — 1996. — Vol. 322. — P. 39-47.

193. Rychkova, M.A. Periphyton of Lake Ladoga / M.A. Rychkova. — Abstracts of the First International Lake Ladoga Symposium 1993. — Joensuu, 1995. — P. 165-168.
194. Segerstrale, S. On the immigration of the Glacial Relicts Northern Europe, with remarks on their prehistory / S. Segerstrale // Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol. — 1957. — Vol. 16. — 117 p.
195. Silfvenius, A. Zur Trichopteren fauna von Ladoga – Karelien / A. Silfvenius // Acta soc. profauna et flora Fennica. — 1906. — 24. — № 8. — 16 s.
196. Slepukhina, T. Proposal for the macro- and meiobenthos monitoring programme of Lake Ladoga. / T. Slepukhina, E. Kurashov, E. Koskenniemi, R. Palomaki, T. Polyakova, M. Barbashova // Environmental monitoring in Lake Ladoga. Proposal for a monitoring programme. — Eds. A.-L. Holopainen, M. Rahkola-Sorsa, M. Viljanen — University of Joensuu, Karelian Institute, Working papers. — 2000. — V. 1 — P. 49-67.
197. Slepukhina, T.D. Bottom sediments and biocenoses of northern Ladoga and their changes under human impact / T.D. Slepukhina, I.V. Belyakova, Y.A. Chichikalyuk, N.N. Davydova, G.T. Frumin, E.M. Kruglov, E.A. Kurashov, E.V. Rubleva, L.V. Sergeeva, D.A. Subetto // Hydrobiologia. — 1996. — V. 322. — P. 23-28.
198. Slepukhina, T.D. Lake Ladoga: Natural condition and state of the ecosystem evaluated according to invertebrate communities / T.D. Slepukhina. — University of Joensuu, Publications of Karelian Institute. — 1990. — V. 9. — P. 95-102.
199. Slepukhina, T.D. Macrozoobenthos of Lake Ladoga in 1991-1993 / T.D. Slepukhina, I.V. Belyakova // Report on Lake Ladoga research in 1991-1993. — University of Joensuu: Publications of Karelian Institute. — 1994. — V. 111. — P. 109-118.
200. Slepukhina, T.D. Zoobenthos in lake monitoring in Russia / T.D. Slepukhina, E.A. Kurashov // Proceedings of a workshop on monitoring of large lakes. — University of Joensuu: Publications of Karelian Institute. — 1999. — V. 126. — P. 173-175.
201. Svetlov, P. *Lamprodrilus isoporus* (Lumbriculidae) aus der Ladoga und dem Onegasee / P. Svetlov // Zool. Anz. — 1936. — Bd. 113. — № 3/4. — S. 87-93.
202. Timm, T. A guide to Estonian Annelida / T. Timm. — Tartu, Tallinn: Estonian Academy Publishers, 1999. — 208 p.
203. Van der Velde, G. Ecological impact of an exotic invasion in the River Rhine / G. Van der Velde, S. Rajagopal, F. W. B. van den Brink, B. Kelleher, B. G. P. Paffen, A. J. Kempers, A. Bij de Vaate. — New concepts for sustainable management of river basins

Nienhuis. Eds. R. S. E. W. Leuven, A. M. J. Ragas. — Leiden: Backhuys Publ., 1998. — P. 159-169.

204. Viljanen, M. Development and implementation of an integrated programme for environmental monitoring of Lake Ladoga (DIMPLA): project summary and conclusions / M. Viljanen, R. Niinioja, T. Huttula, N. Filatov, V. Drabkova, V. Rummyantsev, V. Budarin, M. Feshenko. — University of Joensuu: Publications of Karelian Institute, 2000. — V. 130. — 31 p.

205. Viljanen, M. Monitoring of Lake Ladoga / M. Viljanen, V. Drabkova. — Proceedings of the Third International Lake Ladoga Symposium 1999. Eds. A. Peltonen, M. Viljanen, E. Gronlund. — University of Joensuu: Publications of Karelian Institute. — 1999. — V. 129. — P. 310-319.

206. Woodiwiss, F.S. The biological system of stream classification used by the Trend Board / F.S. Woodiwiss // Chem. and Ind. — 1964. — V. 11. — P. 443-447.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Характеристика станций открытой части Ладожского озера, исследованных в период 1994 – 2012 гг.

Станция	Широта	Долгота	Глубина (м)	Грунт
1	2	3	4	5
Впадины (140 – 240 м)				
109	61° 09.5'N	30° 12.0'E	216 – 218	ил серый
106'	61° 23.4'N	30° 28.1'E	170 – 234	ил серый
105	61° 22.5'N	30° 41.5'E	192 – 222	ил с рудными корками, ил серый
Глубоководный район (100 – 140 м)				
п26	61° 03.2'N	30° 14.6'E	104	ил песчаный
250	60° 59.6'N	30° 24.2'E	140	ил коричневый ил с рудными корками, ил
86	61° 00.5'N	30° 21.0'E	90 – 136	коричневый
85	60° 57.8'N	30° 35.0'E	106	ил с рудными корками
232	61° 30.8'N	31° 16.5'E	111	ил серый
204	61° 31.1'N	31° 09.0'E	95 – 125	ил с рудными корками, ил серый
94	61° 15.1'N	31° 31.0'E	101 – 102	ил серый
92	61° 15.8'N	31° 06.0'E	95 – 115	ил серый
Склоновый район (70 – 100 м)				
251	60° 59.1'N	30° 22.1'E	80 – 88	ил с рудными корками
96	61° 24.6'N	31° 21.0'E	76 – 104	ил серый
95	61° 20.0'N	31° 25.5'E	98	ил серый
Район озерного уступа (50 – 70 м)				
S.201	61° 35.5'N	30° 50.5'E	63	ил серый
99'	61° 29.8'N	31° 15.0'E	52	ил серый
76	61° 09.7'N	31° 58.5'E	54	ил серый
72	61° 02.2'N	32° 17.0'E	53	ил серый
51	60° 55.5'N	32° 11.5'E	60 – 60.7	ил серый
п22	61° 03.9'N	30° 13.4'E	61 – 73	ил с рудными корками, ил песчаный
К	60° 50.0'N	30° 32.1'E	52	ил песчаный
56	60° 40.0'N	31° 26.4'E	66.5	ил с рудными корками
83	61° 03.5'N	30° 56.7'E	62	ил песчаный

Приложение А. продолжение

1	2	3	4	5
82	60° 59.2'N	31° 09.0'E	56 – 71	ил с рудными корками
55	60° 47.1'N	31° 32.1'E	58.5 – 72	ил с рудными корками
Переходный район (18 – 50 м)				
222	61° 06.6'N	30° 05.4'E	24 – 42.6	ил серый
п28	61° 02.3'N	30° 14.1'E	28	песок тонкий и мелкий
п21	61° 03.7'N	30° 12.8'E	48	ил с рудными корками
п20	61° 03.6'N	30° 12.3'E	30 – 31	песок заиленный
п14	61° 04.3'N	30° 11.3'E	46	ил песчаный
п10	61° 05.0'N	30° 09.7'E	49	ил песчаный
п7	61° 05.8'N	30° 06.8'E	48	ил серый
п4	61° 05.7'N	30° 05.7'E	20.5	ил песчаный
252	60° 58.9'N	30° 19.4'E	27 – 33	песок заиленный
62	60° 41.2'N	30° 38.1'E	27.7 – 30	песок заиленный
58	60° 35.7'N	31° 06.4'E	40	ил коричневый
39	60° 32.8'N	31° 20.7'E	37.5 – 38	песок заиленный
37	60° 28.7'N	30° 58.5'E	28	песок заиленный
35	60° 23.7'N	31° 05.5'E	22	песок средний и разнозернистый
1.1	61° 36.2'N	31° 11.0'E	40	ил серый
100	61° 34.2'N	31° 12.3'E	45	ил серый
P.21	61° 32.7'N	31° 27.2'E	30 – 33	ил песчаный, ил серый
P1	61° 32.4'N	31° 26.6'E	41 – 51	ил серый
75	61° 07.2'N	32° 12.5'E	35	ил песчаный
70	60° 58.1'N	31° 57.4'E	47.3	ил песчаный
52	60° 48.5'N	32° 05.7'E	48 – 49	ил с рудными корками, ил серый
25	60° 34.4'N	31° 55.0'E	28 – 40	песок заиленный, песок с гравием
14	60° 29.1'N	32° 23.0'E	27.5 – 31	ил песчаный
Бухта Петрокрепость				
112	60° 09.0'N	31° 18.4'E	5 – 11.3	песок средний и разнозернистый
114	60° 01.1'N	31° 15.0'E	4 – 7	песок средний и разнозернистый
Е'	60° 00.3'N	31° 10.9'E	5	песок тонкий и мелкий
Д	60° 05.6'N	31° 07.8'E	6	песок тонкий и мелкий
В	60° 07.3'N	31° 07.6'E	7	песок тонкий и мелкий

1	2	3	4	5
N	60° 09.4'N	31° 06.9'E	11	песок заиленный
Волховская губа				
1	60° 09.6'N	32° 21.0'E	5.5 – 7.5	ил песчаный
G	60° 12.3'N	32° 28.2'E	8 – 9.3	песок заиленный
4	60° 17.0'N	32° 21.7'E	11 – 14	песок заиленный
5	60° 19.2'N	32° 31.6'E	9 – 12	песок крупный, ил песчаный песок с гравием, песок
8	60° 20.0'N	32° 07.8'E	8 – 10	разнозернистый
Свирская губа				
17	60° 33.2'N	32° 42.5'E	5 – 8	песок тонкий и мелкий
Западный берег				
п27	61° 02.1'N	30° 13.9'E	5	песок тонкий и мелкий
п24	61° 02.9'N	30° 12.5'E	13.5	песок средний и разнозернистый
п19	61° 03.5'N	30° 12.0'E	12	песок средний и разнозернистый
п18	61° 03.5'N	30° 11.5'E	6.5	песок средний и разнозернистый
п2	61° 05.3'N	30° 05.5'E	13.5	ил песчаный
254	60° 43.0'N	30° 31.5'E	18	песок заиленный
253	60° 58.8'N	30° 18.3'E	6 – 7	песок крупный, песок средний
61	60° 36.2'N	30° 42.5'E	14 – 19	песок средний и разнозернистый
60	60° 31.6'N	30° 45.6'E	10 – 14	песок заиленный, песок с гравием
59	60° 33.6'N	30° 57.0'E	14 – 17.3	песок с гравием
4L	60° 46.3'N	30° 32.6'E	8	песок средний и разнозернистый
38	60° 25.9'N	31° 15.3'E	11 – 16	песок крупный
36	60° 21.6'N	30° 56.4'E	15.5 – 18.5	песок средний и разнозернистый
34	60° 18.9'N	31° 09.6'E	17	песок заиленный
33	60° 14.1'N	31° 14.1'E	12 – 13.5	песок тонкий и мелкий
Восточный берег				
21	60° 42.9'N	32° 34.2'E	17 – 22	песок заиленный
19L	61° 18.2'N	31° 39.8'E	8.5	песок крупный
20L	61° 03.3'N	32° 34.9'E	6.5	песок тонкий и мелкий
49	60° 59.5'N	32° 31.4'E	17	песок крупный
76'	61° 9.7'N	31° 58.5'E	15 – 22	песок заиленный

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Характеристика исследованных местообитаний в литоральной зоне Ладожского озера в 2006 г. (июль – август), в Волховской губе в 2009 г. (август) и в Щучьем заливе (1994 – 2012 гг.).

Станция	Местоположение	Координаты	Глубина (метр)	Тип грунта	Тип растительной ассоциации
1	2	3	4	5	6
2006 г.					
л1	Кобона	60°01'04' N 31°32'38.5' E	0.35	Крупный песок	Асс. тростника южного с водными растениями
л2	Кобона	60°01.282' N 31°32.678' E	0.35	Крупный песок	Асс. ситняга болотного с водными растениями
л3	Дубно	60°13.271' N 31°55.006' E	0.4	Песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
4В	Волховская губа	60°07.680' N 32°19.417' E	0.25	Песок	Асс. ситняга болотного с водными растениями
л5	Вороново	60°16.353' N 32°37.525' E	0.3	Крупный песок с дерновиной	Асс. тростника южного почти чистая
л6	Свирская губа	60°31.449' N 32°41.063' E	0.4	Мелкий песок с дерновиной	Асс. тростника южного почти чистая
л7	Андрусовская бухта	60°58.735' N 32°36.235' E	0.4	Песок, камни, дерновина	Асс. тростника южного почти чистая
л8	У о. Мантинсари	61°20.521' N 31°39.832' E	0.4	Песок с камнями	Асс. тростника южного почти чистая
л9	зал. Уксунлахти	61°24.022' N 31°40.499' E	0.4	Песок	Асс. тростника южного почти чистая
л10	Питкяранта	61°33.954' N 31°28.040' E	0.35	Заиленный песок с растит. остатками	Асс. ситняга болотного с водными растениями

Приложение В. продолжение

1	2	3	4	5	6
л12	зал. Импилахти	61°37.276' N 31°10.404' E	0.3	Песок с дерновиной	Асс. тростника южного с ситнягом игольчатым
л12а	зал. Импилахти	61°37.276' N 31°10.404' E	0.4	Песок с дерновиной	Асс. ситняга болотного с водными растениями
л13	зал. Хауккалаhti	61°38.121' N 31°11.263' E	0.3	Вязкий ил с растит. остатками, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
л15	Ляскеля	61°42.415' N 31°00.037' E	0.75	Плотный глинистый грунт с песком	Асс. ситняга игольчатого с водными растениями и деградирующая Асс. тростника южного с водными растениями
л17	п-ов Рауталаhti	61°45.063' N 30°52.716' E	0.3	Камни, дерновина	Асс. тростника южного почти чистая
л18	Валаам; оз. Сисьярви	61°22.840' N 30°55.946' E	0.35	Ил, растит. остат. на плотной дерновине	Асс. тростника южного с водными растениями
л19	о. Валаам	61°23.722' N 30°56.573' E	0.4	Сильно заиленный грубодетритный песчаный грунт	Асс. ситняга болотного с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
л20	о-в Путсари	61°30.868' N 30°31.784' E	0.5	Вязкий песок на глине	Асс. ситняга болотного и хвоща приречного с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
л21	зал. Якимварский	61°29.159' N 30°13.816' E	0.5	Глинистый грунт с дерновиной	Асс. тростника южного с водными растениями
л22	о. Хаукасари	61°17.069' N 30°08.891' E	0.5	Песок с дерновиной на глине	Асс. тростника южного с водными растениями
л23	устье р. Вуоксы	61°02.455' N 30°09.793' E	0.35	Песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями

Приложение В. продолжение

1	2	3	4	5	6
щ1л	Щучий залив; справа от выхода	61°05.085' N 30°05.503' E	0.3	Заиленный мелкий песок	Асс. тростника южного с водными растениями и Асс. элодеи с водными растениями
щ2л	Щучий залив; слева от дамбы	61°04.940' N 30°05.420' E	0.3	Вязкий заиленный грунт с песком	Асс. элодеи с водными растениями
л26	Владимирская бухта	60°50.093' N 30°27.931' E	0.35	Мелкий песок	Асс. элодеи с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
л27	Тайполовский зал.	60°37.131' N 30°31.712' E	0.35	Мелкий заиленный песок	Асс. тростника южного почти чистая
л28	бухта Далекая	60°34.320' N 30°40.552' E	0.25	Камни, песок	Асс. тростника южного с водными растениями
л29	2 км южнее м. Боковец	60°22.555' N 30°52.753' E	0.35	Камни, песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
л30	м. Осиновец	60°06.662' N 31°05.306' E	0.4	Камни с песком на глинистом грунте	Асс. тростника южного с водными растениями
2009 г.					
4В	Волховская губа	60°07.758'N, 32°19.361'E	1	Плотный мелкий песок	Заросли куртинного типа <i>Scolochloa festucacea</i> и <i>Phragmites australis</i>
4аВ	Волховская губа	60°07.786'N, 32°19.291'E	0.6	Заиленный песок с большим количеством растительных остатков и дерновиной	Плотные барьерные заросли <i>Phragmites australis</i>
5В	Устье р. Волхов	60°07.081'N, 32°19.563'E	0.6	Разнозернистый песок с растительными остатками	Заросли куртинного типа <i>Eleocharis palustris</i> и единичные растения <i>Potamogeton perfoliatus</i>

1	2	3	4	5	6
Щучий залив					
щ1	У Дамбы	61° 4.8'N, 30° 5.6'E	1.5 (0.4 – 2)	Серый песчаный ил с растительными остатками, в отдельные годы черный песчаный ил	–
щ2	Центр залива	61° 5.0'N, 30° 5.5'E	2.5 (0.8 – 2.8)	Серый песчаный ил с растительными остатками, в отдельные годы черный песчаный ил	–
щ3	Выход из залива	61° 5.2'N, 30° 5.6'E	4.0 (1.8 – 4)	Разнозернистый песок с гравием	–

Примечание: прочерк – отсутствие растительности

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Сем. Naididae																							
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)					+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt)							+	+									+	+	+				
<i>Arctenais lomondi</i> (Martin)							+		+														
<i>Vejdovskyella intermedia</i> (Bretscher)				+	+	+	+	+		+								+	+				+
<i>V. comata</i> (Vejdovsky)				+	+												+		+				
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem)							+		+														
<i>Nais barbata</i> Müller							+		+			+		+		+		+					
<i>N. behningi</i> (Michaelsen)																							+
<i>N. communis</i> Piguet							+		+		+						+						
<i>N. elinguis</i> Müller							+		+		+	+		+				+		+	+	+	+
<i>N. pardalis</i> Piguet													+										
<i>N. pseudobtusa</i> Piguet							+				+			+								+	
<i>N. variabilis</i> Piguet														+		+		+		+			+
<i>Nais</i> sp.																					+		
<i>Paranais litoralis</i> (Müller)							+			+													
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguet)							+	+	+		+		+			+	+	+					+
<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky)							+	+	+		+	+		+				+					+
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müller)														+		+	+						
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted)					+	+	+	+	+	+	+		+	+		+		+		+	+	+	+
<i>Homochaeta naidina</i> Bretscher							+		+					+									+
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen)					+											+							+
<i>Pristina rosea</i> (Piguet)							+				+												
Сем. Tubificidae																							
Tubificidae genus sp. indet.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alexandrovina onegensis</i> Hrabě				+	+	+																	
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher					+	+	+	+				+	+	+		+				+	+	+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>A. pluriseta</i> (Piguet)					+	+		+						+		+		+	+	+	+			
<i>L. udekemianus</i> Claparède												+	+	+	+	+		+	+	+				
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède					+	+	+	+	+		+							+	+	+	+	+		
<i>L. claparedeanus</i> Ratzel					+	+	+	+													+	+		
<i>L. profundicola</i> (Verrill)						+	+			+														
<i>Limnodrilus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+								+	+		+	+	+
<i>P. moldaviensis</i> (Vejdovsky & Mrazek)					+	+		+																
<i>Psammoryctides albicola</i> (Michaelsen)				+	+	+	+	+		+					+			+	+	+	+	+	+	
<i>P. barbatus</i> (Grube)					+	+	+	+	+	+	+									+				
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+			+	+	
<i>Tubifex ignotus</i> (Štolc)					+	+	+	+					+				+			+			+	
<i>T. tubifex</i> (Müller)					+	+		+		+			+	+				+		+	+	+	+	
<i>T. newaensis</i> (Michaelsen)					+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+							
<i>Isochaetides michaelseni</i> (Lastočkin)					+	+	+	+	+				+	+		+								
Cem. Propappidae																								
<i>Propappus volki</i> Michaelsen					+	+	+	+	+	+	+													
Cem. Enchytraeidae																								
Enchytraeidae genus sp. indet.				+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+			+	
<i>Marionina argentea</i> (Michaelsen)					+	+	+																	
Cem. Lumbriculidae																								
<i>Lamprodrilus isoporus variabilis</i> Svetlov	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+													
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparède	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+					+		+					+	
<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffmeister		+	+	+	+										+									
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller)												+		+	+	+	+	+	+	+				

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Neopisidium alpinum</i> (Odhner)						+	+			+														
<i>N. tenuilineatum</i> (Stelfox)					+	+	+	+	+	+	+			+								+	+	+
<i>N. moitessierianum</i> (Paladilhe)					+	+	+	+	+	+	+												+	+
<i>Pisidiidae</i> (juv.)												+		+	+	+	+	+				+	+	+
Сем. Euglesidae																								
<i>Euglesa subtrancata</i> (Malm)						+	+									+			+					
<i>E. casertana</i> (Poli)					+	+	+	+	+	+	+			+							+	+	+	
<i>E. suecica</i> (Clessin in Westerlund)																		+		+				
<i>E. hibernica</i> (Westerlund)																				+	+	+		
<i>E. nitida</i> (Jenyns)						+	+			+								+				+		
<i>E. henslowana</i> (Sheppard)						+		+													+	+	+	
<i>E. pulchella</i> (Jenyns)						+	+	+		+											+	+	+	
<i>E. lilljeborgi</i> (Clessin)					+	+	+																	
<i>E. tetragona</i> (Normand)						+	+														+			
<i>E. crassa</i> (Stelfox)						+		+																
<i>E. personata</i> (Malm)						+		+																
<i>Euglesa</i> sp.												+	+					+		+	+			
Класс GASTROPODA																								
Сем. Ancyliidae																								
<i>Ancylus fluviatilis</i> Müller													+				+	+	+			+		
Сем. Viviparidae																								
<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus)																	+		+					
<i>V. contectus</i> (Millet)													+											
Сем. Bithyniidae																								
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus)																	+	+	+		+			
Сем. Valvatidae																								
<i>Valvata depressa</i> (Pfeiffer)						+	+	+				+						+	+		+	+		
<i>V. cristata</i> Müller						+		+									+	+		+				
<i>V. piscinalis</i> (Müller)																	+	+						

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Anabolia soror</i> McLachlan																		+					
<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> McLachlan													+					+					
Сем. Goeridae																							
<i>Goera pilosa</i> Fabricius																		+					
Сем. Lepidostomatidae																							
<i>Lepidostoma hirtum</i> Fabricius																	+						
Сем. Molannidae																							
<i>Mollanna angustata</i> Curtis						+		+					+				+	+		+		+	
<i>Molannodes tincta</i> Zetterstedt																						+	
Сем. Leptoceridae																							
<i>Athripsodes aterrimus</i> Stephens														+				+					
<i>A. annulicornis</i> Stephens																						+	+
<i>Mystacides azurea</i> Linnaeus																		+	+				
<i>M. longicornis</i> Linnaeus												+				+		+					
<i>Trianodes bicolor</i> Curtis																						+	
<i>Leptocerus tineiformis</i> Curtis																		+		+			
<i>Oecetis lacustris</i> (Pictet)						+	+					+	+	+		+		+					
Сем. Hydropsychidae																							
<i>Hydropsyche angustipennis</i> Curtis																		+					
Сем. Hydroptilidae																							
<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis						+	+							+				+				+	
<i>Oxyethira costalis</i> (Curtis)																		+					
Сем. Polycentropodidae																							
<i>Cyrnus flavidus</i> McLachlan														+	+	+		+					
<i>Polycetropus flavomaculatus</i> Pictet																		+					
Отр. Hemiptera																							
Сем. Corixidae																							
<i>Corixidae sp.</i>																		+	+				
<i>Sigara sp.</i>												+				+		+	+	+	+	+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Сем. Tabanidae																							
<i>Tabanus sp.</i>																			+	+			
Сем. Chaoboridae																							
<i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen)																						+	
Сем. Chironomidae																							
Подсем. Orthoclaadiinae																							
<i>Potthastia campestris</i> (Edwards)							+	+	+		+	+		+		+		+			+	+	+
<i>Pseudodiamesa bathyphila</i> (Kieffer)							+	+	+	+	+					+		+					+
<i>Psectrocladius simulans</i> (Johannsen)					+	+	+	+	+		+				+		+	+	+				+
<i>P. dilatatus</i> (Van der Wulp)															+	+		+					
<i>P. psilopterus</i> Kieffer												+		+		+		+	+		+		+
<i>Orthocladus consobrinus</i> Holmgren															+		+						
<i>O. saxicola</i> Kieffer															+		+		+	+			
<i>Cricotopus algarum</i> (Kieffer)												+		+	+	+	+	+					
<i>C. biformis</i> Edwards														+									
<i>C. latidentatus</i> Tschernovskij															+								
<i>C. silvestris</i> (Fabricius)												+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zetterstedt)												+		+		+	+	+					
<i>Eukiefferiella brevicealcar</i> (Kieffer)																	+						
<i>E. longicalcar</i> (Kieffer)														+		+		+					
<i>E. tshernovskii</i> Pankratova																+							
<i>Protanypus morio</i> (Zetterstedt)					+	+										+							
<i>Trissocladius parataticus</i> (Tschernovskij)	+	+	+	+	+	+	+				+												
<i>T. potamophilus</i> (Tschernovskij)					+	+	+				+			+				+					
<i>T. taticus</i> Pagast						+					+												
<i>Heterotrissocladius grimshawi</i> (Edwards)					+	+	+	+	+	+	+												
<i>H. marcidus</i> (Walker)					+	+	+	+			+					+		+				+	+

Приложение С. продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz												+			+			+	+	+			+	
<i>Synorthocladus semivirens</i> (Kieffer)														+		+	+	+						
<i>Lymnophyes pusillus</i> Eaton																+								
<i>L. karelicus</i> (Tshernjvskij)						+	+				+													
<i>Paratrichocladus inaequalis</i> Kieffer								+			+			+		+								+
<i>P. trigueta</i> (Tschernovskij)							+	+	+		+												+	+
<i>Thienemanniella clavicornis</i> Kieffer																+	+							
Подсем. Chironominae																								
Триба Tanytarsini																								
<i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+
<i>Micropsectra praecox</i> (Miegen)				+	+	+	+	+	+	+	+			+				+	+			+	+	
<i>M. curvicornis</i> Tshernovskij						+	+	+	+	+	+						+	+						
<i>Paratanytarsus lauterborni</i> (Kieffer)							+	+	+			+	+	+		+	+	+	+					+
<i>Stempellinella minor</i> (Edwards)							+	+										+	+					
<i>Stempellina almi</i> Brundin							+	+	+	+														
<i>S. bausei</i> (Kieffer)							+	+	+															
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i> Kieffer						+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>T. lestagei</i> Goetghebuer						+	+	+	+	+	+											+	+	+
<i>T. holochlorus</i> Edwards							+	+	+															
Триба Chironomini																								
<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus)						+	+	+	+	+	+					+		+	+	+		+	+	+
<i>C. heterodentatus</i> Konstantinov						+	+	+	+	+	+									+		+	+	
<i>C. thummi</i> Kieffer							+	+	+		+											+	+	

Приложение С. продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Chironomus</i> sp.						+	+	+		+				+							+	+	
<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova																				+	+	+	
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieffer					+	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptochironomus</i> sp. (<i>Chironominae genuinae</i> N9 Lipina)																	+						
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+
<i>Einfeldia pagana</i> (Meigen)					+	+	+	+	+		+			+							+	+	
<i>Limnochironomus nervosus</i> Staeger					+	+		+	+				+	+			+	+	+		+		+
<i>L. tritonus</i> (Kieffer)																		+					
<i>Glyptotendipes paripes</i> (Edwards)						+			+	+				+				+			+	+	+
<i>G. glaucus</i> (Meigen)												+	+	+		+	+	+	+		+		
<i>G. gripekoveni</i> Kieffer																	+		+	+	+		
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen)												+		+		+	+	+	+		+		
<i>E. impar</i> (Walker)														+		+		+	+				
<i>Demeijerea rufipes</i> (Linnaeus)																	+	+					
<i>Parachironomus pararostratus</i> Harnish												+		+		+	+	+	+			+	
<i>P. arcuatus</i> Goetghebuer														+								+	
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch)						+	+	+	+														
<i>H. fuscimana</i> Kieffer					+	+	+	+	+			+				+		+					+
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						+	+					

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> (Malloch)						+		+		+														
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen)						+		+					+			+		+	+			+	+	
<i>P. convictum</i> (Walker)						+	+			+				+	+	+	+	+	+					
<i>P. bicrenatum</i> Kieffer						+	+	+	+										+				+	
<i>P. scalaenum</i> (Schrank)						+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+				+	+	+
<i>Polypedilum</i> sp.(<i>Chironominae</i> <i>genuinae</i> N 3 Lipina)							+	+																
<i>Pentapedilum exectum</i> Kieffer												+	+	+		+	+	+					+	+
<i>P. sordens</i> (Van der Wulp)															+	+	+	+						
<i>Paratendipes</i> gr. <i>albimanus</i> (Meigen)																						+		
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer)						+	+	+	+		+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stenochironomus gibbus</i> (Fabricius)																	+	+						
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (Fabricius)																	+			+		+	+	
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards)																	+							
<i>Sergentia</i> gr. <i>longiventris</i> Kieffer																			+				+	
Подсем. Tanypodinae																								
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus)						+	+		+				+	+	+	+	+	+					+	
<i>A. gr. lentiginosa</i> Fries																			+					
<i>Clinotanypus nervosus</i> (Meigen)							+	+	+	+					+	+	+	+				+		
<i>Procladius choreus</i> (Meigen)						+	+		+		+				+	+		+	+			+	+	
<i>P. ferrugineus</i> Kieffer						+	+	+	+	+	+				+	+		+	+	+		+	+	
<i>P. nigriventris</i> Kieffer						+																	+	
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries)																	+		+					
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> (Zetterstedt)																			+					