

**Российская академия наук
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН**



И.К. РИВЬЕР

ХОЛОДНОВОДНЫЙ ЗООПЛАНКТОН ОЗЁР БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

64294

*Посвящается светлой памяти
выдающегося лимнолога
И.И. Николаева*

Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги / отв. ред. В.Н. Яковлев. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. – Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. – 390 с.

ISBN 978-5-9631-0148-3

Монография посвящена криофильному и холодноводному зоопланктону, населяющему озёра бассейна Верхней Волги. В течение 1973–2010 гг. изучалась среда водоёмов разного типа в зависимости от морфометрии, эвтрофирования, загрязнения как льдо-льдом, так и в период открытой воды. Прослежены параметры среды и зоопланктона в водоёмах эвтермических, мезо-эвтермических и гипотермических типов от олиго-мезотрофных до гиперэвтрофных. Холодноводный зоопланктон подразделён по отношению к температуре и срокам функционирования на криофильный и холодолюбивый. Криофильный комплекс населяет все озёра в подлёдный период. Холодноводный и холодолюбивый ледом расселён во всей толще воды, летом опускается в холодный гипolimнион. Средообразующие факторы — температурный и кислородный режимы — во многом определяют состав и уровень водоёмов холодноводного комплекса. Эти факторы зависят от типа и трофии водоёма, а также в значительной степени от периода ледообразования. В 1990-х гг. этот период в 17% случаев длился около месяца (27 дней), тогда как с 2001 по 2009 гг. — в 33% осенний период ледообразования имел продолжительность 33–38 дней. В таких условиях происходит выхолаживание толщ воды и грунтов, температуры у дна минимальны, тормозятся гидробиологические процессы, зоопланктон беден количественно и качественно. Жаркие летние периоды с перегревом воды до 27–29 °С усиливают процессы эвтрофирования и деструкции, создают заморные явления. Потепление климата нарушает экологию холодноводного комплекса, сужается ниша составляющих его реликтовых видов, сокращается их численность и разнообразие. Книга рассчитана на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Ответственный редактор:

Доктор биологических наук, профессор В.Н. Яковлев

Рецензенты:

Доктор биологических наук, профессор И.С. Трифонова

Доктор биологических наук, профессор Г.В. Шурганова

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Программы фундаментальных исследований Президиума РАН
«Живая природа: современное состояние и проблемы развития»*

© 2012 г. Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, макет, оформление,
верстка

ISBN 978-5-9631-0148-3

© 2012 г. Ривьер И.К., текст

Подписано в печать 07.10.12.

Формат 60*84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times.

Усл.-печ. л. 22,67. Уч.-изд. л. 17,51. Заказ № 1377.2. Тираж 250 экз.

Издательство и типография ИП Пермяков С.А.

426008, г. Ижевск, Кирова, 172.

цифровая-типография-ижевск.рф

Введение

В континентальных водоёмах умеренной зоны, где колебания температуры выражены резко, организмы более приспособлены к её изменениям, чем в морских. Виды, способные существовать в диапазоне температур более 10–15 °С называются эвритермными, в диапазоне менее — стенотермными. Они могут быть термофильными (теплолюбивыми) или криофильными (холодолобивыми). Стенотермные криофилы, как крайняя степень приспособленности к низким температурам — морские полярные организмы, вообще не встречаются при положительных температурах.

Холодолобивый, криофильный, арктический зоопланктон населяет побережье Ледовитого океана, арктические и субарктические озёра. При продвижении на юг холодолобивый зоопланктон развивается в озёрах высокогорных районов. В глубоководных озёрах севера Сибири и Камчатки (Таймыр, Дальнее, Камчатское, Кроноцкое и др.) весь зоопланктон состоит из нескольких холодолобивых видов.

Холодноводный (арктический) комплекс присутствует во внутренних морях России — Каспийском, Азовском и Чёрном (Мордухай-Болтовской, 1960; Бирштейн, 1985). В этих морях и в крупнейших пресноводных озёрах: Ладожском, Онежском, Байкале этот комплекс включает кроме беспозвоночных ещё и рыб, а в Каспии и Байкале — млекопитающих — тюленей.

Холодолобивые организмы водоёмов средних широт не являются узко-стенотермными. Криофильный (термофобный, холодолобивый) комплекс зоопланктона — составляющая часть сообществ зоопланктона замерзающих водоёмов умеренной зоны. Наиболее многочислен и разнообразен в видовом отношении холодолобивый комплекс в крупнейших озёрах Северо-Запада: Ладоге и Онеге, где он зимой населяет всю толщу воды, а летом — обширный гипolimнион. Гетерогенность состава и распределения зоопланктона в этих озёрах отметил И.И. Николаев (1970), Николаев и др. (1972). В зоопланктоне Ладожского и Онежского озёр он выделил два комплекса: холодноводный (гипо-металимнический) и умеренно-тепловодный

(эпи-металимнический). Холодноводный комплекс гетерогенен по происхождению, но относительно однороден экологически. Тепловодный — достаточно однороден по происхождению, но гетерогенен экологически. Пространственное разделение комплексов наиболее проявляется в период летней стратификации.

Во всех средних и крупных разнотипных озерах Верхневолжского бассейна (рис. 1, см. блок фото) присутствует холодолюбивый комплекс, входящий в зоопланктонное сообщество. Оно состоит из коловраток (около 15 видов), веслоногих (около 5 видов) и ветвистоусых — 2–3 вида. Кроме того, в водоеме размножается около 7 эвритермных видов, образующих холодолюбивые генерации.

Видовое разнообразие и количественный уровень развития холодноводного комплекса напрямую связаны с типом водоема. В мелководных эпитезмических озерах, не обладающих летом устойчивой температурной стратификацией, криофильный зоопланктон развивается только в подледный период, некоторое время функционирует при таянии льда ранней весной, но лето проводит в виде покоящихся стадий на дне.

В глубоких стратифицированных водоёмах, обладающих мощным холодным гипolimнионом, занимающим большую часть водной толщи, холодолюбивый комплекс более разнообразен и функционирует круглогодично, опускаясь летом в глубинные слои воды. Жизненное пространство этого комплекса летом определяется термическими условиями, прогревом водоёма, уменьшением объёма холодного гипolimниона, а также развитием дефицита кислорода в придонном слое и расширением заморной зоны. Нарушение кислородного режима в результате эвтрофирования и загрязнение — главная причина угнетения холодноводного комплекса.

В мелководных водоёмах Средней полосы период функционирования холодолюбивого комплекса зимой зависит от кислородного режима, связанного с трофностью водоёма и его загрязнением. В глубоких озёрах, где заморные явления зимой выражены менее, дефицит O_2 развивается только у дна.

В большинстве водоёмов, имеющих небольшие глубины и значительную долю органического вещества в грунтах, идут ак-

тивные бактериальные процессы с поглощением кислорода, и во вторую половину зимы криофильный комплекс исчезает.

Интенсивность развития криофильного комплекса связана с длительностью периода ледостава, а также периода ледообразования. Если со сроком стояния ледяного покрова связан кислородный режим и менее температурный, то от продолжительности периода ледообразования зависит температурный режим. Долгое образование ледяного покрова, связанное с осенними штормами, вызывает не только выхолаживание толщи воды, но и донных отложений. Теплозапас водоёма резко падает, криофильное сообщество развивается медленно, оно малочисленно и менее разнообразно.

Среда зимнего и летнего водоёма принципиально различается. Зимой водоём, как сосуд с крышкой, закупорен ледяным покровом. Прекращается контакт воды и воздуха, исчезает ветровое перемешивание, оседает детрит, фитопланктон, развивается стабильность стоячей водной массы; в 3–4-х кратном размере возрастает прозрачность. Постепенно грунты отдают тепло — образуется обратная температурная стратификация, интенсифицируются процессы образования и окисления метана. Формируется оксиклин, где наряду с метаноокисляющими бактериями размножаются гетеротрофные микроорганизмы, фитопланктон, простейшие. Вследствие отсутствия атмосферных осадков возрастает минерализация воды за счет грунтовых вод.

Подледный период не однороден в течение зимы. Особые условия создаются в начале и конце ледостава. При ясной погоде и отсутствии снегопадов в начале зимы подо льдом образуется скопление водорослей и коловраток. В марте–апреле, в период таяния снега на льду, он становится проницаемым для интенсивной инсоляции, что способствует развитию подлёдного сообщества фито- и бактериопланктона, простейших и коловраток.

Ледовые процессы зависят от размеров водоёма, объёма его водной массы, но при равных объёмах — от глубины озёрной впадины. Мелководные водоёмы замерзают быстрее, но быстрее происходит и распаление льда. Крупные озёра Северо-Запада — Ладожское и Онежское не каждую зиму полностью покрываются льдом. Теплозапас озера зимой, определяющий биологические процессы, зависит от полного или частичного замерзания

водоёма. На Ладожском озере частичное замерзание чередуется с полным ледоставом. При «теплой зиме» значительная часть озера остаётся открытой, охлаждение воды идет интенсивно. В зимы с полным ледоставом и снежным покровом на льду водные массы озера имеют большой теплозапас (Тихомиров, 1982).

Чрезвычайно высокие температуры воды в периоды летней стагнации до 25–28 °C (1973, 1977, 2010, 2011 гг.), когда происходит перегрев эпилимниона, заглубление металимниона и развитие заморных явлений в придонных горизонтах — экологическая ниша холодноводного комплекса сужается в мезо- и мезо-олиготрофных озёрах. В стратифицированных, но эвтрофных водоёмах, даже при температурах гипolimниона 8–7 °C, оксиглин перемещается в эпилимнион, а холодолюбивый комплекс исчезает из-за замора, охватывающего почти всю толщу воды, кроме 2–3 м эпилимниона.

Изменение климата, выражающееся в последние годы в аномально «теплых» зимах, поздних замерзаниях водоёма, осадках в виде дождей до середины зимы, нарушают ледоставный период. Долгое пребывание водоёма в открытом состоянии изменяет экологию биоты зимнего водоёма, нарушает естественные процессы развития криофильного комплекса.

Изучение зимнего зоопланктона в покрытых льдом водоёмах бассейна Верхней Волги производилось в 1973–1985 гг. Исследования велись на озёрах Верхневолжья (Стерж, Вселуг, Пено, Селигер), Ивановском, Угличском, Рыбинском водохранилищах, озёрах: Кубенское, Белое, Сиверское, Бородаевское, Выдогош, Плещеево, Неро (рис. 1, см. блок фото). На Рыбинском водохранилище (излучина русла р. Молога) на стационаре исследования среды и зоопланктона велись с момента становления льда до его распада с 1977 по 1985 гг. дважды в месяц. На других водоёмах работы производились в феврале–марте, в период максимального развития зимних сообществ. Эти материалы обобщены в монографии «Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ», 1986 г. На этом первом этапе исследований началось и производилось до последних лет изучение холодноводного комплекса, продолжающего летом свое функционирование в холодных гипolimниальных слоях стратифицированных озёр: Селигер, Сиверского, Бородаевского,

Плещеево, Выдогош. Были собраны обширные материалы: в оз. Сиверском в течение 12 экспедиций в разные сезоны с 1973 по 2005 гг., в оз. Выдогош — в 1973–1993 гг. — летом, осенью и зимой, в оз. Плещеево в 1990–1991 гг. — зимой и 2008 г. — летом, в оз. Бородаевском летом и зимой в 1993, 2005, 2007, 2009 гг., в Главном плёсе Рыбинского водохранилища летом, весной и зимой в 1987, 2004, 2005 и 2010 гг.

После публикации А.С. Салахутдинова (1985, 1986) о преимущественном развитии криофильного комплекса в первую половину зимы в мелководных, мезотрофных и эвтрофных озёрах Среднего Поволжья до начала заморных явлений, нами были предприняты исследования мелководного эвтрофного оз. Неро в конце и начале подледного периода в 1987–1990 гг.

В последние десятилетия было обращено внимание на загрязнение изучаемых озёр и выяснение причин их эвтрофирования. Зимой 1993 г. в оз. Выдогош (гл. 18 м) кислород исчезал уже на 5 м, что связано с интенсивным эвтрофированием озера, расположенного ниже г. Твери, и зарастающего водной растительностью. В оз. Сиверском, котловина которого сообщается заливом, входящим в черту города, регистрируются показатели антропогенного эвтрофирования по дефициту кислорода зимой и высоким величинам бактериопланктона. Озеро Плещеево испытывает наибольшую степень антропогенного воздействия; оно расположено в сильно урбанизированном регионе, подвержено влиянию сточных вод. Озёра Сиверское и Бородаевское, а особенно Плещеево активно используются как рекреационные, что ухудшает качество их водной среды.

В последние годы (2008–2010 гг.) позднее замерзание водоёмов Средней полосы, раннее их вскрытие, укорочение ледоставного периода вызвало изменение условий существования криофильного комплекса.

Настоящая сводка представляет собой обобщение второго этапа изучения холодноводного комплекса в период открытой воды в стратифицированных водоёмах. Рассматриваются также материалы зимних наблюдений, полученные в «теплые» зимы с особенно поздним замерзанием и коротким периодом ледостава.

Исследование на озёрах в последние годы позволили проследить реакции холодолюбивого комплекса в условиях изме-

нения климата — повышение летних температур, усиления эвтрофирования, укорочение периода ледостава. Изучаемые озёра Сиверское, Бородаевское, Плещеево входят в состав национальных парков: «Русский Север» и «Озеро Плещеево». На их берегах издревле селились люди, — воды озёр отличались чистотой, свежестью, обилием рыбы. Возникновение древних монастырей, ставших крепостями Средневековой Руси, хранителями культуры и искусства, не случайно происходило на берегах глубоких озёр. Ледниковый ландшафт, леса, красота древней архитектуры, её отражение в тёмной водной глади, эстетическое восприятие этой картины предками всё это приобрело особую ценность в наше время. Присутствие на берегах озёр старинных монастырей — одно из оснований охраны озёр, организации на этих территориях национальных парков, входящих во всемирное наследие ЮНЕСКО.

Комплексные исследования озёр в 1973–1985 гг. проводились с участием гидрологов, альгологов, микробиологов, протистологов: *С.С. Бакастова, И.Л. Пыриной, А.И. Саралова, Н.А. Жгарёва*. В последующие годы исследования продолжались с участием гидробиологов: *А.Н. Георгиева, А.В. Крылова*; по микробиологии обширные исследования произведены *А.Н. Дзюбаном*. В 2004–2010 гг. Экспедиции проводились с участием и помощью в полевых работах *В.А. Гусакова* и *К.Ю. Ривьер*. Камеральная обработка основных материалов произведена самим автором. Материалы по зоопланктону за 1993 г. обработаны сотрудниками *А.Н. Георгиевым* и *А.В. Крыловым*. Большую благодарность автор приносит сотруднику лаборатории Экологии водных беспозвоночных *И.М. Лебедевой* за компьютерный набор рукописи.

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ХОЛОДОЛЮБИВОГО ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОЁМАХ РАЗНОГО ТИПА

1.1. Температурный режим водоёмов

Необходимые термические условия для существования холодолюбивого комплекса складываются в водоёмах Средней полосы в зимний период. В глубоких стратифицированных озёрах его функционирование продолжается и летом в холодном гипolimнионе.

На заре отечественной гидробиологической науки на среднерусском подмосковном стратифицированном оз. Глубокое исследования производились круглогодично. Так, в 1948 г. было начато изучение хода годового уровня озера по ежедневным данным. Ледостав в оз. Глубокое продолжался в среднем с конца ноября по середину апреля. Максимальный уровень был отмечен до распада льда, минимальный — в середине сентября. В период ледостава в естественном озере уровень оставался стабильным. Столь же тщательно, ежедневно производились промеры температуры, как в прибрежье, так и в области максимальных глубин. При глубине озера в 30 м, наиболее глубокое залегание гипolimниона летом отмечено на 20 м с температурой 5–8 °С, у дна — 4–6 °С. В зимний период максимальная температура глубже 20 м снижалась с декабря до апреля (вскрытия озера) с 3 до 2.5 °С. Таким образом, разница придонных температур в течение года не превышала 1–3.5 °С. Впервые на оз. Глубоком для водоёма Средней полосы был подробно исследован процесс осеннего охлаждения воды и зимнего прогревания водоёма. Сильное предледоставное ветровое перемешивание вызывало снижение температуры воды на максимальной глубине до 2 °С, тогда как при маловетреной погоде при быстром становлении льда сохранялись более высокие температуры воды (Россолимо, 1959; Щербаков, 1967).

Температурный режим оз. Глубокого изучался в 1976–1978 гг. после проведения мелиоративных работ в окружающих болотах в 60-х гг. (Садчиков, 1983). Как известно, оз. Глубокое

отличается особенно мощным гипolimнионом, располагающимся с 8–10 и до дна (30 м). В течение лета температура метагиполимниона изменяется незначительно, что связано с относительно слабым ветровым перемешиванием окружённого лесом озера. На глубине 10 м температура колебалась в пределах 6.0–6.8 °C, на глубине 15–20 м — 5.3–5.8 °C. Температурный режим озера за 30–40 лет не изменился.

В глубоких стратифицированных озерах прогрев водной толщи зимой происходит за счет тепла, накопленного в летний период грунтами части дна на уровне эпилимниона и верхней части металимниона (Россолимо, 1959). Отсюда более тёплые (от 0 до 4 °C), а значит и более тяжелые слои воды, нисходящими придонными токами перемещаются в самые глубокие участки водоёма. Это было прослежено позже в Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1986).

Повышение температуры в наиболее глубоких участках водоёма зависит отчасти от стока теплых и более плотных вод с мелководий, где отдача тепла донными отложениями происходит интенсивно в первую половину ледостава, пока грунты мелководий не выхолаживаются окончательно (Буторин и др., 1982).

Прогиб изотерм в подледный период в сторону котловины прослежен на оз. Плещеево (Ривьер, 1983, 1986).

Весеннее подледное повышение температуры зависит от толщины льда верхнего намерзания, обычно хуже пропускающего солнечный свет. Прогрев прилёдного слоя сопровождается конвекцией, которая охватывает слой самой разной толщины (Россолимо, 1959). Явление прилёдного снижения температуры вблизи берега сопровождается поступлением холодных талых снежных вод. Более теплые, стекающие по прогретой почве воды способствуют активизации развития прилёдных скоплений фито- и зоопланктона. При поступлении из-под снега холодных талых вод подледные биоценозы разрушаются (Ривьер, 1986).

Озеровидное Рыбинское водохранилище — искусственный водоём со сложным температурным режимом. В него втекают три крупные реки, имеющие осенью разный теплозапас. Наличие огромных площадей прибрежных песчаных мелководий, глубоких русел рек и котловин затопленных озёр делает процесс становления льда неодновременным. Так, в открытой части во-

доёма лёд становится на 5–10 сут. позже. Средняя длительность периода ледостава 148–155 сут., наибольшая 172–194. Около 54% времени в течение года водоём находится подо льдом. Толщина ледяного покрова 60–80 см — обычное явление для Рыбинского водохранилища: максимальная толщина наблюдалась в марте 1945 г. — 102 см. Зимой 1983 г. лёд имел толщину 32 см, в 2010 г. — 40 см. В первый месяц ледостава снег имеет толщину 6–7 см; максимальная толщина снега 40–50 см наблюдается в первых числах марта (Буторин и др., 1982).

Наибольших значений зимние температуры достигают в русловых участках в феврале–марте у дна. Повышение температуры до 1–2.3 °C наблюдалось зимой 1962 г. в русле Мологи против устья р. Ламы; в Волжском плесе максимальные температуры также наблюдались в феврале–марте (1962) — 2.2–2.4 °C. Зимой 1966–67 гг. на русле Шексны против с. Мякса придонная температура достигала 2.3 °C. При этом всегда наблюдалась обратная температурная стратификация (Буторин и др., 1982).

В пределах Главного плеса, где водообмен замедлен, прослеживается влияние теплоотдачи дна и образуется заметная обратная температурная стратификация. Наибольшие придонные температуры наблюдаются в непроточных излучинах русел рек. Так, в излучине русла р. Мологи (гл. 16 м) против д. Бор-Дорки в 1978 г. в конце марта до гл. 12 м наблюдался холодный изотермический слой, глубже 11 м температура повышалась до 2.0–4.0 °C (Ривьер, 1987).

Зимний прогрев вод на значительной части водоёма, на участках глубже 10 м со слабой проточностью, имеет существенное значение для биологических процессов. Обычно скопления криофильного зоопланктона наблюдаются в глубоких участках в конце зимы (Ривьер, 1986).

На песчаных и слабо-заилённых мелководных участках (до 4–5 м) наибольший прогрев до 0.2–0.5 °C наблюдается раньше, в начале зимы, а во вторую половину зимы теплозапас грунтов истощается, температура снижается по всей толще воды (Буторин и др., 1982).

Мелководные озера, такие крупные, как Кубенское и Белое (Вологодской области), обладают иным термическим режимом.

Продолжительность ледостава на Кубенском составляет 150–180 дней. Грунты озера богаты органическими веществами, их 8–10%. Благодаря большой мощности илов и сохранению в донных отложениях толщиной 4–6 м температуры 7–8 °С, придонные температуры воды даже в конце марта на глубине 1.5 м составляют 1 °С, а на глубине ~ 2 м — до 2.9 °С. Несмотря на некоторую проточность озера, теплозапаса илов хватает на весь подледный период. В марте 1973 г. средняя температура всей толщи воды была 0.6 °С, в марте 1975 г. — 1.3 °С. Придонные температуры в 1973 г. достигали 1.5 °С, в 1975 — 2.3 °С, и прогрев распространялся до нижней кромки льда (Тихомиров, Егоров, 1977). В марте 1983 г. на акватории озера с глубиной 1–1.2 м прогрев 1.3–1.4 °С достигал нижней кромки льда. В центральных участках озера с глубиной всего около 2 м прогрев у дна составлял 2 °С и подходил к нижней кромке льда, где было 0.6 °С. Холодный изотермический слой — 0 °С в озере не был зафиксирован (Ривьер, 1986).

Белое озеро, отличающееся своей морфометрией, относится к группе крупнейших озер Северо-Запада. Однако вследствие своей мелководности озеро представляет собой летом эпилимнион и относится к водоёмам, лишенным в период открытой воды устойчивой стратификации. Осенью при безветренной морозной погоде озеро покрывается льдом, сохраняя среднюю температуру 0.7–0.8 °С. Такое явление наблюдалось в зимний период 1976–1977 гг., когда развилась обратная температурная стратификация с придонным прогревом на 4.5–3.7 м — 3.7–4 °С (Рошупко, Литвинов, 1982). В марте 1981 г. температурный режим озера был иным: изотермический слой достигал 2.5 м, а у дна на глубине 5–5.5 м было всего 0.9–0.95 °С (Ривьер, 1986). Илы озера бедны органическим веществом.

Озеро Неро относится к мелководным озерам (ср. гл. ~ 1.5 м, максимальная ~ 5 м). Дно озера покрыто мощнейшими илами, заполняющими его котловину. Температурный режим оз. Неро отличается значительным прогревом вблизи дна благодаря большой теплоотдаче богатых органическим веществом грунтов. Продолжительность периода ледостава в среднем — 179 дней, около полугода. Температурное расслоение мелководного озера летом невозможно, но зимой подо льдом оно существует, причем

в придонных слоях прогрев достигает 1.4–4.4 °С (Современное состояние ..., 1991; Гидрология и гидрохимия ..., 2003).

1.2. Прозрачность водоёмов

Среда подледного водоёма всегда отличается повышенной прозрачностью. В мелководных эвтрофных озёрах, каким является оз. Неро, прозрачность летом всего 30–50 см, что связано с большим количеством фитопланктона и взвеси в толще воды, особенно при ветровом перемешивании. При штилевой погоде она увеличивается до 80–100 см, что свидетельствует о большой доле донных иловых частиц в толще воды. Зимой при отсутствии взмучивания прозрачность составляет 130 см (Бикбулатов, Бикбулатова, 2003). В центре озера (январь 1990) прозрачность достигала 200 см (Ривьер и др., 1992).

В Белом озере, имеющем округлую, доступную ветрам различных направлений форму, прозрачность летом редко превышает 2 м, обычно это наблюдается при штилевой погоде. Зимой, в марте вода прозрачна до дна — до 4 м (Румянцев и др., 1981; Ривьер, 1986). В оз. Селигер, в мелководном Весецком плесе в результате большой его зарастаемости прозрачность низка и зимой составляет 90–80 см, тогда как в глубоководном Городском плесе она достигает 4 м (Ривьер, 1986).

Особенно велика прозрачность зимой в глубоких стратифицированных озерах. И если в период открытой воды она за последние 2 десятилетия снижалась, то в подледный — оставалась столь же высокой. Так, в оз. Плещеево прозрачность над котловиной летом всегда выше, чем в литоральной зоне в результате влияния здесь волнового взмучивания. В июле прозрачность в литорали — 2–2.6 м, в пелагиали — 3–4.5 м. В подледный период в январе–апреле прозрачность достигает 8 м, иногда диск виден и на глубине 8.8 м (Ласточкин, 1927; Ривьер, 1986; Столбунова, 2006).

Прозрачность зимних вод оз. Сиверское (март 1983 г.) — 420 см; летом (июль 2005 г.) — 150 см. Воды оз. Бородаевского более прозрачны: 520 см (март 1983 г.), 500 см (февраль 2009 г.). Летом (июль 2005 г.) прозрачность в этом озере была 240 см; в

июле 2007 г. — 220 см. Все промеры производились в пелагиали озера над их котловинами.

В оз. Выдогощ, несмотря на его значительную глубину (18 м), прозрачность невелика в результате активных микробиологических процессов, огромной численности бактериопланктона, зарастания по всей периферии и сильного «цветения» воды летом. Зимой (март 1983 г.) прозрачность составляла 100 см, тогда как в летний период (июль 1990 г.) была даже выше — 170 см.

Таким образом, качество воды, одним из показателей которого служит прозрачность, значительно выше в глубоких, стратифицированных водоёмах с чертами олиготрофии. Над их котловинами прозрачность увеличивается летом не менее чем в 2 раза по сравнению с литоралью. Этот факт — свидетельство не взмучиваемости донных отложений в период открытой воды и стабильной стратификации в области котловины, что создает условия для существования в их гипolimнионах холодолюбивого комплекса летом.

Большинство зимних видов зоопланктона (особенно среди коловраток) относятся к олигосапробам, они требовательны к высокой прозрачности, присутствию O_2 и pH выше 7.0. Среди коловраток — холодолюбивых стенобионтов не встречается видов, обитающих в мутных водоёмах при высоком содержании гуминовых кислот и низких pH (Кутикова, 1970; Pouget, 1965).

1.3. Кислородный режим

В рассматриваемых типах водоёмов он различается и в значительной степени определяет качество среды для обитания в ней организмов. Если в мелководных озёрах, где ветровое перемешивание достигает дна, заморные явления летом непродолжительны, то зимой дефицит кислорода может доходить до ледяного покрова. В стратифицированных озёрах при их эвтрофировании придонные заморные явления более выражены в летний период и менее — в подлédный, когда деструкционные процессы замедлены. Однако в обоих случаях дефицит кислорода, поднимающийся из гипolimниона в верхние слои, вызывает угнетение и гибель холодолюбивого комплекса. Эти явле-

ния особенно губительны в период летней стагнации при максимальном прогреве водоёма.

В оз. Глубокое кислородный режим в значительной степени определяет качество среды обитания в ней организмов. В середине прошлого века содержание кислорода в озере было благоприятным, и в пределах верхних 15 м не падало ниже 5 мг/л; лишь глубже 25 м ежегодно образовывалась анаэробная зона. Размеры этой зоны всегда были меньше зимой, чем в период летней стагнации (Щербаков, 1967).

После мелиорации в 1960-х гг. кислородный режим несколько улучшился в результате меньшего притока поверхностных вод. Дефицит O_2 не достигал металимниона, и даже в середине лета в термоклине содержание кислорода не падало ниже 4 мг/л. Улучшение кислородного режима расширило летом зону обитания холодноводного комплекса (Садчиков, 1983).

Наблюдения за содержанием кислорода в глубоких стратифицированных озерах производились обычно в конце февраля – марте, в период наибольшего развития заморных явлений вблизи дна (Ривьер, 1986). В 1980 и 1983 гг. в марте в оз. Плещеево (гл. 24 м) до глубины 6 м содержание кислорода колебалось от 8 до 6 мг/л (Ривьер, 1983). При обследовании озера в марте 1984 и 1985 гг. у поверхности было 11.8–11.6 мг/л, до 10 м содержание кислорода снижалось всего до 10 мг/л; оксиклин располагался на глубине 12–13 м. В 1984 г. заморная зона достигала 16 м, а ниже 18 м O_2 отсутствовал, в 1985 г. — содержание O_2 не падало ниже 1–0.5 мг/л даже в придонном слое. В середине лета и начале осени (июль–сентябрь) в оз. Плещеево кислородный режим обычно резко ухудшается: величины O_2 — 8–7 мг/л регистрируются лишь до глубины 7–8 м, ниже содержание кислорода резко падает, особенно в августе, когда заморная зона достигает глубины 12–14 м, глубже кислород отсутствует (Экосистема озера Плещеево, 1989).

Сходный кислородный режим наблюдался и в оз. Сиверском (гл. 25 м). В марте 1983 г., когда у поверхности было 11.5–9 мг/л, ниже 19 м содержание O_2 резко падало. В придонном слое (19–24 м) наблюдался дефицит кислорода — 1.9 мг/л.

В оз. Бородаевском в марте этого же года кислородный режим в котловине был благоприятным: от поверхности до дна

(20 м) содержание O_2 изменялось от 12.8 до 8 мг/л. В летний период содержание O_2 изменяется особенно заметно в придонных слоях, хотя дефицит O_2 может достигать и нижних слоёв металимниона. На оз. Сиверском в период летней стагнации (в конце июля – августе 1973–77 гг.) содержание кислорода находилось в обратной зависимости от прогрева водоёма. Температура поверхностного слоя за годы исследований колебалась от 17.8 до 26 °С. Оксиклин располагался на разной глубине, от 14–15 до 6 м. В августе 1977 г. в связи с жаркой безветренной погодой на озере сложилась катастрофическая ситуация для холодолюбивого комплекса. Наблюдалась гибель корюшки; холодолюбивый циклоп *Cyclops scutifer* был сосредоточен в узком слое на глубине 6–8 м (Ривьер, 1982б, 1986).

Напряженный газовый режим складывался зимой, а особенно летом на эвтрофированном оз. Выдогощ (гл. 18 м), расположенном на левобережной пойме р. Волги в верховьях Иваньковского водохранилища. Озеро отделено от русла Волги полями зарослей высшей водной растительности. Его донные отложения, состоящие из остатков макрофитов, содержат до 55% органического вещества (Иваньковское водохранилище..., 1978). Микробиологические процессы с выделением и окислением метана происходят с разной интенсивностью круглогодично (Дзюбан и др., 1998). Летом в этом озере населены зоопланктоном лишь эпилимнион и верхние слои металимниона, ниже — кислород отсутствует. Так, в июле 1991 г. при прогреве поверхности озера — 23 °С, металимнион был расположен на глубине 5–7 м, и ниже температура до дна колебалась в пределах 9–11 °С. Кислород исчезал уже на 5 м, оксиклин располагался выше термоклина на глубине 3–5 м, а ниже 5 м кислорода было менее 1 мг/л. Вся зона ниже 5 м и до дна была необитаема. В озеро не заходят волжские воды, оно расположено за руслом водохранилища. Эвтрофирование озера связано с сильной зарастаемостью, но также и с интенсивной рекреацией. Холодноводный зоопланктон в нем значительно беднее, чем в выше описанных стратифицированных водоёмах, и летом насчитывает всего 4–5 видов.

Кислородный режим мета-эпитермических озёр Белое и Кубенское благоприятен в течение всего года. Летом холодно-

водный комплекс в этих озерах не обитает из-за отсутствия стратификации; зимой он присутствует во всей толще воды благодаря содержанию кислорода до дна и хорошей прогреваемости придонных слоев от мощных иловых отложений.

Белое озеро благодаря своей открытости, мелководности хорошо аэрируется перед ледоставом. Его грунты бедны органической фракцией (3–4%). В центральных участках озера зимой 1973 и 1977 гг. в придонном слое (гл. 4.5–5.5 м) содержание O_2 не падало ниже 8.3 мг/л (Гусаков, Агаркова, 1981). В марте 1981 г. у дна было 8.9 мг/л, а у поверхности на разрезе берег–центр озера количество O_2 составляло 14.8–13.8 мг/л (Ривьер, 1986).

В Кубенском озере, благодаря более развитой прибрежной растительности, условия для криофильного комплекса несколько отличаются. Содержание кислорода в марте 1972–73 гг. в поверхностном слое составляло 4.55–4.84 мг/л, а у дна O_2 было несколько меньше (Жехновская, 1977). Исследования в марте 1983 г. подтвердили эти данные, максимальные величины O_2 у поверхности составляли 4.2–5.6 мг/л, у дна — 3.5–4.3 мг/л (Ривьер, 1986).

Кислородный режим эвтрофированных озёр эпитермического типа, каким является оз. Неро, напряжен в течение всего года. Богатые органическим веществом илы (до 40% органического вещества) (Бакастов, 1966), обильное «цветение» воды озера, зарастание высшей водной растительностью (более 20% его акватории) создают особенно высокое потребление кислорода после образования ледяного покрова. Ежегодные сильные заморы во вторую половину зимы — основная черта кислородного режима оз. Неро. Зимние заморы вызывают массовую гибель мальков рыб и угнетение криофильного комплекса.

Исследования содержания O_2 в оз. Неро производились в марте 1989 г. Если на поверхности количество кислорода колебалось в самом озере от 2.7 до 1.0 мг/л, то у дна он отсутствовал, а у берега в черте города у поверхности его содержание было менее 1 мг/л (Гидрология и гидрохимия ..., 2003).

По наблюдениям в январе 1990 г. на разрезе г. Ростов – с. Угодичи содержание кислорода было очень низким, но он, всё же, присутствовал даже в придонных слоях: на глубине 3.7–

3.0 м у поверхности было 1.53–1.4 мг/л, у дна — 0.56–0.83 мг/л (Ривьер и др., 1992).

Таким образом, в мелководных эвтрофных водоёмах кислородный режим, в значительной степени определяющий существование криофильного комплекса в зимнем водоёме, благоприятен для его функционирования только в начале подледного периода. Летом все холодолюбивые виды находятся в покоящемся состоянии.

В глубоких стратифицированных водоёмах ниша и сроки существования криофильного комплекса значительно шире, чем в мелководных, эвтрофных, хотя и в гипотермических водоёмах происходят летние и зимние заморные явления. Экологическая ниша холодолюбивого комплекса в гипотермических водоёмах летом ограничивается сверху прогревом воды, а со стороны дна и гипolimниона — расширяющейся заморной зоной. Нарушение кислородного режима связано с антропогенным эвтрофированием водоёмов, с повышением первичной продукции фитопланктона и расширением зоны зарослей высшей водной растительности, с накоплением органического вещества в грунтах и усилением деструкционных процессов с поглощением кислорода. Таким образом, эвтрофирование водоёма вызывает угнетение холодолюбивого сообщества.

1.4. Фито- и бактериопланктон как кормовой ресурс холодноводного зоопланктона

Фитопланктон совместно с бактериопланктоном — основная пища зоопланктона как в зимних водоёмах, так и летом в стратифицированных. Однако соотношение этих кормовых групп водного планктона в течение года в пище зоопланктеров не одинаково.

Фитопланктон в отличие от зоопланктона содержит значительно бóльшую долю холодолюбивых видов. Понятие «вегетационный период», подразумевая под ним период открытой воды, для фитопланктона не имеет смысла, т.к. он функционирует круглогодично (Лаврентьева, 1981).

Холодолюбивый фитопланктон в зимних водоёмах гораздо более разнообразен и обилен, чем зоопланктон. Его развитие в

подледный период определяется в основном толщиной снежного покрова, от которой зависит степень проникновения света (Пырина, 1985). На водоёмах бассейна Верхней Волги, как правило, снежный покров значителен, и фитопланктон функционирует в начале и конце подледного периода у нижней кромки льда, где образуется подледный, непродолжительно существующий весной биоценоз, состоящий кроме водорослей из простейших и коловраток (Ривьер, 1986).

Наиболее подробно процесс развития фитопланктона в течение подледного периода изучен И.С. Трифионовой (1979) на оз. Красном (Карелия). После становления льда при прекращении осеннего перемешивания фитопланктон, находящийся в толще воды, оседает вглубь. В подлёдном слое воды продолжают развиваться представители криофильного комплекса: р. *Chryptomonas*, золотистые (*Chrysophyta*), перидиней. Золотистые водоросли существуют в слое 0–2 м с января по март. В конце марта значительной численности достигает *Euglenophyta*. Мелкие криптомонады в конце марта в оз. Мичуринском составляли основу фитопланктона (1.8 г/м^3). В оз. Красном в марте-апреле под льдом развивались золотистые водоросли, пирофитовые и хламидомонады, хотя биомасса была всего 0.03 г/м^3 (Трифенова, 1988).

На оз. Плещеево фитопланктон изучался в марте 1980 и 1983 гг. Общая биомасса фитопланктона в конце подледного периода достигала 1 мг/л , причём около 90% её составляли диатомовые, а среди них доминировала *Asterionella formosa*. В подледном 5-метровом слое в начале весны развивались золотистые и криптофитовые. Наибольшая численность водорослей была сосредоточена на глубине 10–20 м; в придонном слое выделялись синезелёные — *Oscillatoria* (Экосистема озера Плещеево, 1989).

По показателям хлорофилла «а» в глубоководной зоне оз. Плещеево неравномерность его распределения обычно становится заметной в марте, когда в слое 0–2 м у нижней поверхности льда размножаются золотистые и криптофитовые водоросли. В подледный период 1983 г. распределение хлорофилла «а» в районе котловины с декабря по март было довольно равномерно по слоям (0–2, 2–5, 5–10, 10–15, 15–24 м). Так, в декабре оно колебалось от 0.42 мкг/л в слое 0–2 м до $0.25\text{--}0.3$ в ос-

тальной толще. За весь подледный период оно изменялось незначительно и в начале марта составляло 0.66–0.68 до глубины 10 м, а затем снижалось до дна, до 0.45–0.46 мкг/л. Только в конце марта оно увеличивалось в 3–4 раза в слое 0–2 и 2–5 м до 1.76–1.71 мкг/л (Экосистема озера Плесеево, 1989; Пырина, Ляшенко, 1992).

В небольших забайкальских озёрах, где снежный покров тонок, и зимы отличаются малым количеством осадков — фитопланктон образует максимум подо льдом (Бондаренко, 2006). В настоящее время в таких озерах выделен комплекс зимних видов среди всех отделов фитопланктона. Так, подо льдом доминирует среди синезелёных *Oscillatoria*, среди криптофитовых только зимой (в феврале–марте) образует максимум (до 1 млн. кл./л) *Cryptomonas*. Колонии динофитовых водорослей развиваются в толще льда (оз. Байкал) и, пронизывая всю толщу, разрушают его, притягивая солнечный свет. Эти колонии образуют настоящий криофильный биоценоз — ледовые сообщества, в которых доминирующая роль принадлежит водорослям (Бондаренко, 2009).

Asterionella formosa обильна в весенне-летнем планктоне глубоководных озёр. Большинство золотистых водорослей принадлежит к холодноводным организмам, обитателям чистых, пресных вод. *Dinobryon* даёт максимум численности в феврале–марте (до 35 тыс. кл./мл). Криптофитовые и золотистые, образующие зимой максимальные численности, функционируют при неблагоприятных для других групп световых условиях (толщина снега до 30 см, льда — до 220 см). Для этих миксотрофных водорослей условием интенсивного подледного цветения является достаточное количество низкомолекулярной органической пищи (Бондаренко, 2006, 2009).

Развитие *Oscillatoria agardhii* наблюдалось во многих водоёмах как Северо-Западной, так и Средней части Европейской территории России, причём численность достигала 2 млн. кл./мл. Представители рода *Cryptomonas* развиваются зимой в озёрах Карелии, давая максимум ранней весной (Михайлова, 1971).

В олиготрофных водоёмах Средней полосы подлёдное «цветение» бывает настолько сильным (до 10 г/м^2) в приледном слое, что исчерпывает все запасы фосфора (Лаврентьева, 1981).

В Рыбинском водохранилище в зимний период «цветение» воды представителями р. *Melosira* наблюдалось в разной интенсивности ежегодно, что зависит от развития снежного покрова. В 1971–73 гг. развитие *Melosira* сопровождалось появлением *Cryptomonas*, *Pediastrum*, нескольких видов *Scenedesmus*. В русле Волги (Волжский плёс) биомасса достигала зимой 1.65 г/м^3 (Кузьмин, Баллонов, 1974). Зимой 1979 г. (февраль–апрель) изучалось количество пигментов, численность и видовой состав фитопланктона на стандартной станции (русло р. Мологи, слабoproточная излучина). В начале и конце подледного периода количество хлорофилла было повышенным в подледном слое (Пырина, 1985). В начале февраля на глубине 10–14 м появилась *Oscillatoria*, которая к концу ледостава (конец марта) достигла в этом слое 900 тыс. кл./мл. Развитие фитопланктона в Рыбинском водохранилище связано с толщиной льда и снега.

В настоящее время *Oscillatoria agardhii* широко распространена в Верхней Волге, особенно в высокотрофных притоках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (Корнева, Соловьёва, 2000). Осенью *Oscillatoria* входит в доминирующий комплекс видов (Корнева, 1999).

Фитопланктон эвтрофного мелководного оз. Неро изучался по всей его акватории в марте 1988 г. Количество водорослей и состав фитопланктона сильно различались на отдельных станциях. Вблизи берега преобладали диатомовые: *Nitzschia acicularis* и *Synedra acus*; максимальная биомасса достигала 0.24 мг/л и численность — 1.36 млн. кл./мл . В центре озера количество фитопланктона было очень невелико, и преобладали обычные для зимнего времени криптофитовые — *Cryptomonas* и эвгленовые — *Euglena*, из синезелёных доминировала *Oscillatoria limnetica*, среди золотистых преобладали *Chrysococcus*, *Synura* и *Kephyrion*. *Oscillatoria* в летний период достигала 336 млн. кл./мл , а к октябрю в монодоминантном сообществе она господствовала при плотности 540 млн. кл./мл и биомассе 11.9 мг/л (Ляшенко, 1991). Этот вид — показатель эвтрофных вод хорошо развивается и в теплое время, но зимой при отсутст-

вии многих групп становится доминирующим благодаря способности к гетеротрофному питанию.

В отдельные годы (2007–2008) в оз. Неро отмечался пик биомассы фитопланктона подо льдом, в марте–апреле. Основу количества — около 40 млн. кл./мл и 36 мг/л имели фитофлагелляты и *Oscillatoria*. Для развития *Oscillatoria* служат два наиболее важных фактора: снижение прозрачности и увеличение концентрации азота (Сиделев, 2010). Интенсивное эвтрофирование озера способствует резкому снижению численности холодолюбивых видов и сокращению сроков их существования из-за быстрого и резкого истощения кислорода после становления льда.

В наших исследованиях наблюдалось массовое развитие *Oscillatoria* в области оксиклина в зимних условиях в Рыбинском водохранилище и в оз. Плещеево. Размножение происходит в отсутствии света. Из литературы известно, что виды рода *Oscillatoria* устойчивы к низкой освещённости (Бабаназарова и др., 2006) и замещают в зимних биоценозах другие группы. Развитие *Oscillatoria* в оксиклине зимой сопровождается скоплением коловраток, среди которых доминирует *Conochiloides natans* (Ривьер, 1986).

Пресноводный бактериопланктон в водоёмах Средней полосы впервые начал изучаться тоже на оз. Глубоком в конце XIX века. Всестороннее исследование водной микрофлоры в этом озере было начато С.И. Кузнецовым в начале 20-х гг. прошлого века. Наблюдения производились круглогодично. В период летней стагнации (июль–август) общая численность бактерий составляла 0.8–1.2 млн. кл./мл; зимой (XII–II) — 0.5–2.0 млн. кл./мл. В придонных слоях (20–25 м) численность бактерий изменялась мало, у дна — резко возрастала до 3.6–6.2 млн. кл./мл. Средняя величина для всей толщи воды была в 1950-х гг. — около 1 млн. кл./мл. Количество сапрофитов составляло менее 0.1% (130 кл./мл.), что характерно для чистых водоёмов. В озере были обнаружены метаноокисляющие бактерии (Щербаков, 1967).

Как известно, в аэробной зоне увеличение численности бактерий связано обычно с интенсивным развитием или отмиранием фитопланктона. В зоне термоклина, где задерживаются опускающиеся сверху отмирающие организмы планктона, а

снизу поступают биогенные элементы, всегда отмечается массовое развитие бактерий. Ещё одна ниша, характеризующаяся повышением количества бактериопланктона, — зона оксиклина, выраженная в периоды летней и зимней стагнаций в глубоких озёрах. В эти периоды, по мере деятельности бактерий (в том числе метаноокисляющих) и поглощению кислорода, эта зона поднимается вверх (Горленко и др., 1977).

Распространение метаноокисляющих бактерий в Рыбинском водохранилище было очень велико; их численность в 1950–70-х гг. достигала на поверхности ила 1 млн. кл. в 1 г сырого ила (Романенко, 1966). В присутствии кислорода метан окисляется, переходя в биомассу бактерий.

Зимой при отсутствии ветрового перемешивания численность бактерий в русле затопленной р. Мологи резко возрастает у нижней кромки льда и в придонном горизонте, достигая подо льдом 14–18 млн. кл./мл, в горизонте 6–8 м — 2–6 млн. кл./мл (Копылов, Косолапов, 2008). Подлёдное скопление фитопланктона, возникающее при возрастании весной прозрачности снежного покрова и начале функционирования бактериопланктона обеспечивают размножение прилёдного, поверхностного скопления коловраток численностью 34 тыс. экз./м³ при температуре в горизонте 0–3 м — 0.1–0.2 °C (Ривьер, 2005в).

Бактерии зимой служат основной пищей зоопланктеров — тонких фильтраторов. Количество их в водоёмах разного трофического типа отличается на порядок. Так, в олиготрофном оз. Плещеево в периоды весенней и осенней гомотермии бактерии распределены относительно равномерно. Летом первый пик бактерий находится в зоне термоклина — 3–4 млн. кл./мл. В период зимней стагнации основная масса бактерий сосредоточена в 2–3 м над дном (0.9–1.34 млн. кл./мл). В зоне термо-и оксиклина количество бактерий достигает 3 млн. кл./мл. Максимальная численность бактериопланктона до 4 млн. кл./мл отмечена в мае, в период весеннего перемешивания и поступления поверхностных стоков (Экосистема оз. Плещеево, 1989).

В наименее подверженном антропогенной эвтрофикации оз. Бородаевском количество бактерий в марте увеличивалось в прилёдном слое до 1.8 млн. кл./мл; в средних слоях колебалось от 0.6 до 1.4, но значительно возрастало в оксиклине до 3–4 и самом

придонном слое (12–13 м) до 6 млн. кл./мл. Оксиклин располагался в слое 10–11 м; здесь же и происходило окисление метана с интенсивностью до 400 мкл/л·сут.) (Дзюбан и др., 1998).

В наиболее эвтрофном оз. Выдогош, окруженном зарослями водной растительности, илы содержат до 80% органических веществ от распадающихся макрофитов. В озере имеются два слоя повышенного содержания CH_4 и падения концентрации O_2 — тонкий подлёдный слой (около 1 м) и обширный придонный от 7 м до дна — 14 м. В прилёдном слое содержание метана составляло 1160 мкл/л, количество бактерий — 2–3 млн. кл./мл, в гипolimниальном оксиклине эти величины были значительно больше — CH_4 — 2900 мкл/л и количество бактерий — 4.2–5.0 млн. кл./мл (Дзюбан и др., 1998). В слоях оксиклина с повышенным количеством бактерий отмечено скопление коловраток и ветвистоусых (Ривьер, 2005б).

В оз. Белом, где илы бедны органическим веществом (всего 1–2%), зимой складываются малоблагоприятные условия развития зоопланктона из-за низких температур толщи воды (малая теплоёмкость илов) и вследствие бедности микрофлоры — всего 0.4–0.47 млн. кл./мл (Александрова, 1981; Ривьер, 1986).

В Кубенском озере, отличающемся большой зарастаемостью прибрежной зоны и имеющем более 10% органического вещества в илах, количество бактерий зимой — 1.1–1.45 млн. кл./мл. В Весецком плёсе оз. Селигер, где заросли занимают более половины зеркала водоёма, а количество органического вещества в грунтах — 60% (Бурмистров, 1963), численность бактериопланктона зимой — 2.6–2.8 кл./мл (Ривьер, 1986).

Таким образом, количество бактериопланктона зимой различно в разного типа водоёмах. Уровень развития микрофлоры зависит от характера донных отложений, наличия в них органических веществ. «Макрофитные» илы (например, в оз. Выдогош и Весецком плёсе оз. Селигер) определяют в значительной степени температурный, а особенно газовый режим водоёма. При большей теплоотдаче «теплоёмких», богатых органикой илов (Бакастов, 1966; Буторин и др., 1982) зимние температуры повышаются. Известно, что основной характеристикой грунта, влияющей на его теплофизические свойства, является общее содержание в нём органического вещества, которое учитывается

при прокаливании ила. Однако эти же свойства иловых отложений определяют происходящие в них бактериальные процессы с поглощением O_2 , выделением H_2 , CO_2 , CH_4 , SH_4 , угнетающие развитие зоопланктонных организмов. Только в случаях окисления метана метаноокисляющими бактериями в зоне окисклина формируется особый зимний биоценоз — металимниальное сообщество, состоящее из простейших, гетеротрофных водорослей, тонких фильтраторов-зоопланктеров. Пищевым субстратом — «пусковым механизмом» для металимниального зимнего биоценоза служат метаноокисляющие, гетеротрофные бактерии и водоросли, способные к гетеротрофному росту (Романенко, 1966; Саралов, 1979; Ривьер и др., 1981; Ривьер, 1986).

Состояние микрофлоры в некоторых водоёмах в летний период изучалось подробно.

В период летней стагнации в оз. Плещеево вертикальное распределение бактерий наиболее неравномерно. Максимум наблюдается в слоях, граничащих с анаэробным гипolimнием, и достигает 5–6 млн. кл./мл. Интенсивность образования метана в анаэробных илах профундали оз. Плещеево составляла до $200 \text{ мгС}/(\text{м}^2 \times \text{сут.})$. Она возрастала от весны к лету; метаногенез зимой, несмотря на низкие температуры, был не ниже, чем летом. Зимой на окисление метана идет до 30% трат кислорода (Дзюбан, Косолапов, 1992).

Озеро Плещеево подвергается антропогенному эвтрофированию и загрязнению. Основным источником поступления загрязнения — р. Трубеж, протекающая через г. Переславль-Залесский. В 1989 г. было произведено подробное обследование р. Трубеж, побережья и центральной глубоководной части озера. Влияние р. Трубеж по микробиологическим показателям распространялось до полукилометровой зоны зарослей высшей водной растительности вокруг устья реки (Дзюбан, 1992). Однако в период летней стагнации в литорали озера наблюдалось массовое развитие фитопланктона в ответ на максимальные температуры и приток биогенных элементов со стоком реки. Деструкционные процессы в центральной зоне в мае–июле были интенсивны (около $100 \text{ мгС}/\text{м}^2 \times \text{сут.}$), тогда как в литоральной зоне при достаточном поступлении кислорода деструкция отсутствовала (Дзюбан, 1992). В мелководном побережье азроб-

ные процессы идут до самого дна круглый год. Но в черных илах котловины озера во время летней, а иногда и зимней стагнаций образуется придонный анаэробный слой. Здесь накапливаются продукты анаэробного распада. По результатам исследований 1990–1991 гг. в котловине озера возросла численность сульфатредуцирующих бактерий до 250 тыс./см³ (Дзюбан, Косолапов, 1992). По мнению исследователей, озеро находится на грани истощения своих самоочистительных способностей, и любое усиление антропогенного воздействия приведёт к ухудшению его состояния.

В последние годы качество воды в оз. Плещеево заметно ухудшилось. Ранее максимальное количество биогенов наблюдалось в период паводка, вносимое талыми водами. В 2000–2005 гг. концентрация нитратов в этот период колебалась от 1.05 до 1.14 мг/л; в зимнюю межень повышалась до 1.2 мг/л; летом снижалась до 0.4 мг/л. В период 2005–2010 гг. концентрация нитратов увеличилась в 2–5 раз. Сезонная динамика не прослеживается. Над котловиной на глубине 23 м количество азота нитратного в августе 2005 г. составляло 0.84 мг/л, в августе 2010 г. — 0.87 мг/л. В середине лета 2010 г. отмечено превышение ПДК для рыбохозяйственных водоёмов по фосфору. Это связано с антропогенной нагрузкой на рекреационную территорию (Кафиева, 2011).

Бактериопланктон, являясь пищевым субстратом тонких фильтраторов (совместно с фитопланктоном, образующим первичную продукцию), определяет деструкционные процессы, формирующие качество среды. Эти процессы, идущие с поглощением кислорода, усиливаются при антропогенном эвтрофировании и загрязнении водоёма. Процесс деструкции, интенсивность которого зависит от температуры, снижается зимой и усиливается в летний период.

Повышение температуры летом (до 24–32 °С) в большей части котловины озера, при отсутствии волнового перемешивания, создают критические периоды для функционирования холодноводного комплекса. При достаточном количестве пищевого субстрата у холодолюбивых видов сужается экологическая ниша: сверху распространяются высокие температуры, эпилим-

нион и металимнион заглубляются, а снизу расширяется заморная зона.

1.5. Роль деструкционных процессов в зимнее время

В водных системах накапливающееся органическое вещество разрушается в основном гетеротрофными бактериями. Их активность определяет интенсивность процесса самоочищения. С увеличением уровня трофности в естественном режиме численность бактериопланктона возрастает. В олиготрофных озёрах количество микроорганизмов (в среднем за вегетационный период) составляет около 0.5 млн. кл./мл, тогда как в эвтрофных может достигать 15.0–20.0 млн. кл./мл (Кузнецов, 1970). Замечена особенность функционирования бактериопланктона в озёрах разного уровня трофии. В олиготрофных и мезотрофных озерах органическое вещество, образованное в процессе фотосинтеза (фитопланктона и высшей водной растительности), почти полностью усваивается бактериопланктоном. В эвтрофных же озёрах только часть органического вещества потребляется бактериями, что связано с падением активности микроорганизмов при увеличении количества органического вещества.

Наиболее подробно деструкция органического вещества изучена в озеровидном Рыбинском водохранилище. В этом водоёме самая низкая (по всему каскаду) первичная продукция фитопланктона — 76 гС/м^2 , тогда как в Ивановском — 170 гС/м^2 (Романенко, 1985). Годовая продукция высшей водной растительности в Рыбинском водохранилище составляет 3.5 гС/м^2 ; в Ивановском — 55.9 гС/м^2 , т.к. зарастаемость Ивановского водохранилища — 20.4%, Рыбинского — 1.3% (Иваньковское водохранилище и его жизнь, 1978; Романенко, 1985). Суммарная первичная продукция для этих водоёмов составляет соответственно 226 гС/м^2 и 80 гС/м^2 . Деструкция же отличается значительно меньше: 160 гС/м^2 — Ивановское водохранилище и 129 — в Рыбинском. Таким образом, эвтрофное состояние экосистемы Ивановского водохранилища подтверждает положение о большей активности гетеротрофных бактерий в олиго-мезотрофном водоёме. Накопление больших масс органического вещества, развитие процесса метанообразования

и влияние его на зоопланктон прослежено на входящем в систему Иваньковского водохранилища оз. Выдогощ (Дзюбан и др., 1998).

Деструкционные процессы в зимний период значительно менее активны даже в присутствии органического вещества. Среднее количество бактерий (с мая по октябрь) в Иваньковском водохранилище — 2.8 млн. кл./мл, в Рыбинском — 1.6. В подлédный период в Рыбинском водохранилище в марте количество бактерий соответствует олиготрофному водоёму — 0.5–0.9 млн. кл./мл. Оно резко в (3–4 раза) возрастает в конце ледостава, в конце марта – апреле до 1.8–2.3 млн. кл./мл. Микрофлора в это время резко активизируется, гетеротрофная ассимиляция возрастает в 5 раз (Романенко, 1985). Естественно, что ассимиляция CO₂ за счёт фотосинтеза в Рыбинском водохранилище (в результате толстого снежного покрова на льду) до конца марта почти отсутствует, а CO₂ — потребляется микрофлорой в процессе деструкции. Величина зимней бактериальной деструкции составляет около 10% от деструкции летом (Романенко, 1985). В начале 1990-х гг. произошло значительное увеличение количества бактериопланктона. В 1991–1995 гг. оно колебалось в пределах 4.12–4.55 млн. кл./мл, что свидетельствует об эвтрофировании водоёма (Копылов, Косолапов, 2008).

Увеличение количества бактерий в прилédном слое в конце ледостава при разрушении снежного покрова неоднократно наблюдалось на Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1986; Ривьер и др., 1981). Оно в 1972–73 гг. достигало 2.3–2.9 млн. кл./мл (Романенко, 1985). Более детальные исследования численности и вертикального распределения бактерий в феврале 1988 г. в 2-х см прилédном горизонте ($t = 0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$) показали высокие значения: 15–18 млн. кл./мл, а в самом придонном ($t = 2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$) — около 6 млн. кл./мл, тогда как в толще воды (гл. 8 м) количество бактерий оставалось обычным для зимы — 1.26–2.01 млн. кл./мл (Копылов, Косолапов, 2008).

Функционирование подлédного скопления коловраток наблюдалось на изучаемых водоёмах как при развитии фитобактериопланктона, так и при скоплении пузырей метана и размножения метаноокисляющих бактерий у нижней кромки льда.

Зимние деструкционные процессы составляют часть общего годового процесса деструкции, часть процесса самоочищения. Причём в олиго-мезотрофных озёрах они идут особенно интенсивно летом, но также и зимой, по сравнению с такими эвтрофными водоёмами как оз. Неро и оз. Выдогощ.

1.6. Зоопланктон

Изучение холодноводного зоопланктонного комплекса началось на оз. Глубоком работами А.П. Щербакова (1956, 1957, 1967), когда впервые были охвачены все сезоны года. К зимнему комплексу зоопланктона оз. Глубокое относится *Eudiaptomus graciloides*, размножение которого зимой не интенсивно; изредка встречаются самки с яйцевыми мешками или сперматофорами, единичные науплиусы и копепоидиты. Рачки осенне-зимней генерации *E. graciloides* к началу подледного периода переполнены каплями жира. Предполагается, что они переживают зиму за счет этих запасов. Продолжительность жизни зимней генерации около восьми месяцев.

Часть популяции *Daphnia cristata* обычно не выпадает из планктона и встречается всю зиму, летом опускается в гипolimнион. Всю толщу воды зимой населяет лишь *Eudiaptomus*. *Cyclops strenuus*, *D. cristata*, *Bosmina longirostris* иногда зимой опускается до глубины 10 м. *Cyclops strenuus* встречался всегда в очень небольшом количестве в подледный период в виде взрослых особей. Весной перезимовавшие циклопы образуют яйцевые мешки, размножаются и вскоре отмирают. *Daphnia cristata* — единственный вид дафний, встречающийся круглогодично. Этот вид в оз. Глубокое характеризуется высоким загнутым назад шлемом в середине лета, причём он наблюдается у самок, населяющих как эпилимнион, так и гипolimнион (Щербаков, 1967). *Bosmina longirostris* не является холодолюбивым видом. Она в массовом количестве развивается летом, но в очень небольших количествах сохраняется в зимнем планктоне.

Среди коловраток в оз. Глубокое в 1950–60-е гг. были отмечены в подледный период: *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* (в феврале 1952 г. до 51 экз./л). Единичными экземплярами в течение подледного периода встречались *Asplanchna*

prionota, *Keratella quadrata*, *Filinia longiseta*. Летом холодный гипolimнион обычно населяет *Keratella quadrata*, которая не поднимается выше 8 м, а также *Filinia longiseta*; последняя при наличии небольших значений O_2 опускается до максимальных глубин (25–30 м).

Изучение зимнего зоопланктона было продолжено в 1973–1974 гг. (Матвеев, 1978). Исследования 1974 г. охватили период открытой воды с 9 мая по 11 декабря, когда температура в начале мая была 3 °C, а в декабре — 2.5 °C. В начале мая в сборах был обнаружен *Conochiloides natans* — настоящий криофильный вид, сохраняющийся в планктоне только в начале весны. В августе популяция *Daphnia cristata* целиком находилась в гипolimнионе.

Таким образом, холодолюбивый комплекс оз. Глубокое состоит всего из 7 видов. В него следует включить *Cyclops strenuus*, хотя видовая принадлежность, а также биология циклопа требуют уточнения и изучения. Этот крупный циклоп активно выедается окунем, составляя в апреле–мае 32–44% пищевого комка, а с конца мая по ноябрь он составляет лишь доли %, т.к. исчезает из планктона (Бойкова, 1978).

Подробно вертикальное распределение зоопланктона изучалось в 1977 г. с начала июня до последних чисел августа. *Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia* — летние теплолюбивые виды, были сосредоточены в эпилимнионе до глубины 6–10 м. Холодолюбивые виды *Daphnia cristata* и *Cyclops strenuus* держались в эпилимнионе только в начале июня при температуре 10–5 °C, образуя максимум на глубине 3.5–7 м при температуре 6–8 °C. В августе при температуре в эпилимнионе 25–18 °C эти виды опустились в гипolimнион на глубину 16–20 м, где сохранялась температура около 7–8 °C (Катунина, 1983).

Среди коловраток как холодноводный вид указывается *Polyarthra dolichoptera*, обитающая в гипolimнионе и встречающаяся зимой. В подледном планктоне встречены также *Keratella hiemalis*, *Kellicottia longispina* и *Conochiloides natans* (Матвеева, 1983). Летом у дна совместно с *C. natans* обитала *Keratella hiemalis*. В конце августа в связи с развитием дефицита кислорода *Polyarthra dolichoptera* поднялась в горизонт 20 м (гл. озера

30 м). *Keratella hiemalis* в течение всего периода открытой воды держалась в придонных слоях, лишь в начале июня коловратки относительно равномерно распределились в слое от 5 до 30 м, избегая поверхности воды. Но уже с конца июня и все лето коловратки были сосредоточены в узком придонном слое — 20–27 м. Обнаружение *Conochiloides natans* в виде единичных экземпляров в майских пробах, рассматривалось как оставшиеся особи от максимума их численности в апреле. Вертикальное распределение коловраток в зимнее время не изучалось.

Судя по приведённым материалам (1970–1980 гг.) в оз. Глубоком к холодноводному комплексу можно отнести виды, обитающие — приуроченные летом к холодному гипolimниону. К ним относятся коловратки: *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella hiemalis*, а также *Filinia terminalis*; среди ракообразных: *Daphnia cristata* и *Cyclops strenuus*. *Conochiloides natans* — зимний вид, ранней весной встречены последние особи.

Исследования озера в 1991–1993 гг. с мая–июня по сентябрь застали в сообществе лишь «гиполимниальную» *Daphnia cristata* и *Cyclops strenuus*, который доминировал в первую половину мая, затем встречался изредка (Коровчинский, 1997). Зимние наблюдения в последние десятилетия в озере не проводились.

Зимний зоопланктон на Верхней Волге изучался в покрытых льдом водоёмах с 1976 по 1985 гг. Было обследовано большое количество разного типа водоёмов — от малых Верхне-Волжских озёр (Стерж, Вселуг, Пено) до крупных озёр Ярославской и Вологодской областей: Белого, Кубенского, Сиверского, Бородаевского, Заулومского, Неро, Плещеево, Селигер, Выдогощ. Кроме того, исследования проводились на Ивановском и Угличском водохранилищах. Наблюдения велись на Рыбинском водохранилище в течение 10 лет на стационаре, в русле затопленной р. Мологи, а также в экспедициях по всему водоёму, включая самые различные биотопы: русла рек, затопленные озёра, поймы, мелководья. Были получены данные по видовому составу криофильного зоопланктона, его распределению, уровню развития в связи с факторами среды, а также — по экологии и биологии отдельных видов (Ривьер, 1980, 1982а, 1983, 1986, 2000; Ривьер и др., 1981; Rivier, Georgiev, 1995; Rivier, 1996).

Зимний зоопланктон состоит из двух группировок: специфических криофильных видов и холодолюбивых генераций круглогодичных форм. Наибольшее количество зимних видов насчитывается среди коловраток, только зимой встречаются представители р. *Notholca*, не образующие летних генераций. Исключительно подо льдом встречаются крупные синхеты: *S. verrucosa* и *S. lakowitziana*. Массовая зимняя форма *Conochiloides natans* короткое время продолжает существовать после вскрытия водоёма в зимних водных массах.

Среди ветвистоусых *Daphnia cristata* и *D. longiremis* — холодолюбивые виды имеют максимум численности весной, в глубоких озерах продолжают размножаться летом, мигрируя в холодный гипolimнион. *D. galeata*, *D. longispina* и *Bosmina longirostris* — виды широко распространённые в водоёмах самого различного типа. Зимой в некоторых водоёмах они достигают значительной численности при температурах 2–4 °С, количестве бактерий более 2 млн. кл./мл и водорослей около 1 млн. кл./л.

Eudiaptomus gracilis и *E. graciloides* образуют зимние генерации. Виды р. *Cyclops*: *C. kolensis*, *C. scutifer*, *C. vicinus* и *C. strenuus* относятся к арктическому комплексу Палеарктики. *C. kolensis* — обычная форма; встречен во всех исследованных водоёмах, зимой и ранней весной в активном состоянии, летом — в стадии диапаузы в пелогене. Дальневосточная морфа *C. scutifer* заселяет все глубоководные озёра Камчатки, где совместно с *D. longiremis* образует основу зоопланктона круглогодично (Вещлер, 2009; Бонк, 2009).

Cyclops strenuus — немногочисленная форма. В Рыбинском водохранилище встречен в пробах зимой, летом в планктоне не обнаруживается.

Богатство зимнего видового состава коловраток и ракообразных зависит от морфометрии водоёма. Глубокие стратифицированные озёра (гипотермического класса) имеют более разнообразный и многочисленный зоопланктон по сравнению с мелководными. Количество зимних видов в самых различных водоёмах колеблется меньше, чем число круглогодичных форм, образующих зимние генерации. Общее число видов, встречающихся в зимнем планктоне, прямо пропорционально глубине водоёма, а относительная роль чисто зимних видов — обратно

пропорциональна. Это связано с наличием летом в глубоких озёрах гипolimниона, где продолжают свое существование генерации круглогодичных форм.

Наиболее подробные (еженедельные) наблюдения за зимним зоопланктоном велись на Рыбинском водохранилище с 1977 по 1985 гг., когда была произведена 41 экспедиция и собрано более 800 проб. Рыбинское водохранилище — сложнейший по конфигурации водоём. Он имеет озеровидную форму и несколько десятков затопленных русел малых рек, котловин средних озёр (Святого, Кибицкого и т.д.). Русло Мологи перед впадением в Волгу имело несколько крупных излучин и стариц. Наиболее глубокая излучина с малым перешейком расположена в 3.5 км от юго-западного берега и в 20 км от устья р. Мологи. Глубина русла здесь в начале ледостава около 20 м; течение зимой не улавливается. По гидрологическим и гидробиологическим показателям этот участок русла сходен с котловинами затопленных стариц. Аналогичные экологические условия были зарегистрированы на участках русла глухой Шексны и в котловинах затопленных озёр. Пойменные участки зимой значительно беднее зоопланктоном. На затопленных песчаных мелководьях зоопланктон беден летом и отсутствует зимой. Исследования на Рыбинском водохранилище позволили проследить межгодовые изменения ледоставного и ледообразующего периодов, динамику температуры и режим O_2 , разнообразие и количество зоопланктона, его миграции в зависимости от факторов среды.

Сразу после становления льда в планктоне присутствуют редкие, единичные особи, пережившие предледоставное перемешивание, когда среда наименее благоприятна для организмов.

Первым толчком в развитии зимних биоценозов служит короткий период вегетации фитопланктона у нижней кромки льда в первое время после замерзания водоёма при отсутствии снежного покрова. Водоросли, и появляющиеся среди них гетеротрофные бактерии, служат пищей простейшим и коловраткам. Отмирающий в остальной толще воды осенний фитопланктон оседает, «зависает» в слое скачка и служит субстратом для бактерий и зоопланктона. Одновременно начинается выделение из донных отложений метана и его окисление как в придонной зоне, так и вокруг пузырей газа подо льдом. Размножение метано-

окисляющих бактерий улучшает трофические условия простейших, коловраток, ветвистоусых, которые в свою очередь потребляются хищниками — аспланхной и циклопами.

В январе начинается вегетация зоопланктонных форм: вылупляются из покоящихся стадий зимние виды, переходят к активной жизни копепоидиты *Cyclops kolensis*, начинают активно размножаться зимние генерации коловраток, дафний, босмин, диаптомусов.

В середине зимы в металимнионе образуется плотное скопление организмов, гораздо более сложное, чем у нижней кромки льда. В этом металимниальном биоценозе численность бактерий более 3 млн. кл./мл, гетеротрофных водорослей до 1 млн. кл./л, детритных частиц до 5 мг/л, биомасса зоопланктона достигает 41–62 г/м³. К концу периода зимней стагнации (конец марта — начало апреля) развитие биоценоза достигает своей кульминации.

Первый максимум численности в феврале обычно образует *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolichoptera* и виды р. *Notholca*. В конце марта отмечается вспышка численности *Conochiloides natans*. В конце периода ледостава, когда начинается ранневесеннее развитие водорослей, интенсивно размножаются *Keratella hiemalis*, *K. cochlearis macracantha* и *K. quadrata*. Наибольшую биомассу среди коловраток образует *Conochiloides natans*. Для этого вида характерны короткие периоды интенсивного размножения. В это время коловратки бывают строго фиксированы в узких придонных горизонтах воды, где достигают очень большого количественного развития — 130 тыс. экз./м³, а так как вид крупный, то биомасса составляет около 2–3 г/м³.

Диаптомиды во всех исследованных водоёмах представлены зимними генерациями, однако интенсивность размножения рачков неодинакова. Так, в Рыбинском водохранилище, оз. Сиверском и Бородаевском зимние популяции содержат самок с яйцевыми мешками, прикрепленными сперматофорами и большое количество молоди разных возрастов. В оз. Плещеево многочисленная популяция состоит почти исключительно из взрослых неразмножающихся особей. В Рыбинском водохранилище количество *Eudiaptomus* находится в обратной зависимости от численности *Cyclops kolensis*. В годы максимальной численности циклопов молодь диаптомусов выедается циклопами. Кри-

вая зимней динамики *Cladocera* имеет один максимум, который отмечается в разные сроки: в феврале или в конце марта – апреле. Это связано с интенсивностью микробиологических процессов и общей численностью бактерий.

Характер сезонной динамики зоопланктона и общий количественный уровень его развития в Рыбинском водохранилище определяются условиями среды в течение подледного периода. В 1978–1982 гг. изотерма 1.0 °C располагалась в средних горизонтах, придонные температуры достигали 1.9–3.0 °C. Наибольшее бактериальное потребление O₂ происходило в зимние периоды 1980 и 1981 гг., когда отмечалось особенно интенсивное размножение тонких фильтраторов — коловраток и ветвистоусых и общие высокие биомассы всего зоопланктона. Зима 1983 г., когда продолжительность периода ледообразования составляла 27 дней, была экстремальной по температурным условиям. Изотерма 1.0 °C располагалась над самым дном. Бактериальные процессы шли слабо, оксифильная зона не образовывалась, уровень развития зоопланктона был необычайно низким.

Во всех изученных водоёмах зимний зоопланктон, в отличие от летнего, стабильно агрегирован. Образование локальных скоплений определяется параметрами среды: отсутствием проточности, глубиной, характером грунта и т.д. — факторами, от которых зависит температура воды, а также трофические условия гидробионтов. При скоростях течения 0.15–0.25 м/с и температуре 0–0.1 °C зоопланктон отсутствует. При снижении скоростей до 0.1 м/с, прогреве до 0.5 °C встречаются отдельные особи; при 0.06–0.03 м/с и температуре у дна 1 °C образуются небольшие придонные скопления. Кроме проточности развитие зоопланктона зависит от состава илов — содержания в них органического вещества — определяющего зимний прогрев и наличия бактериальной пищи. Открытые песчаные мелководья озёр и водохранилищ, где температура всю зиму близка к 0 °C, отличаются почти полным отсутствием организмов в толще воды. Заилённые мелководья водохранилищ и мелководные, сильно зарастающие макрофитами озёра, наоборот, имеют богатый зимний зоопланктон. Так, в Весецком плёсе оз. Селигер, в озёрах Неро и Кубенском, мелководьях вблизи оз. Выдогощ, где

температура у дна достигает 2–4 °С, а количество бактерий более 2 млн. кл./мл, зоопланктон бывает очень богат (до 1.5 г/м³).

В глубоких, лишенных проточности участках водохранилищ и озёрах метагипотермического класса зимой населена вся толща воды, но наиболее плотные скопления зоопланктона наблюдаются вблизи дна, в слоях окси-и термоклина. В котловинах озёр Плещеево, Сиверское, Бородаевское, над глубинами 22–20 м средняя для толщи воды биомасса составляет 0.96–1.26 г/м³, в придонном скоплении до 4 г/м³.

В Главном плесе Рыбинского водохранилища на участках глубже 8 м возникают очаги повышенных до 2–3 °С придонных температур. Здесь средняя для толщи воды биомасса — 0.5 г/м³. На старых руслах Шексны, Мологи и котловинах затопленных озёр глубже 10 м, где температура у дна до 4 °С, образуются очень плотные скопления ракообразных со средней биомассой до 4–8 г/м³. Поливы плесов населены зимой бедно, биомассы не более 0.1 г/м³, придонные скопления ракообразных отсутствуют, развиваются лишь коловратки в поверхностном слое.

Самые богатые зимние биоценозы развиваются вблизи дна, в металимнионе. В этом слое наблюдается резкое падение кислорода и максимальная температура. В начале зимы оксиклин и термоклин находятся в одном горизонте, к весне, по мере истощения кислорода у дна, слой градиента O₂ перемещается вверх.

Многолетние наблюдения за зимними биоценозами в одной точке Рыбинского водохранилища позволили выявить некоторые связи отдельных видов и групп с основными параметрами среды (температурой, кислородом) и пищевым фактором (количеством бактерий). Положительная достоверная связь прослежена только между коловратками и бактериями ($r = 0.54$); ветвистоусыми и бактериями ($r = 0.67$). Выявлены нижние пределы содержания кислорода (около 1 мг/л) и количества бактерий (1 млн. кл./мл), ниже которых массовые виды зимних коловраток не могут существовать.

В большинстве обследованных водоёмов, где наблюдалось выделение метана, прослеживалась заморная зона у дна и дефицит кислорода непосредственно подо льдом. Основной зоопланктон расположен на границах зон: у нижней поверхности льда и вблизи дна (Ривьер, 1986, 1987).

Многие параметры среды зимнего водоёма особенно благоприятны для развития многочисленных популяций холодолюбивых олигосапробов, а также видов с широким экологическим спектром.

Среди ракообразных в наибольших количествах встречается *Cyclops kolensis*. Это — широко распространённый вид в большинстве крупных водоёмов ЕТС от Кольского полуострова до Волгоградского водохранилища; встречается также почти во всех водоёмах Сибири. В оз. Байкал *C. kolensis* доминирует среди планктонных ракообразных. Всюду, где встречается кольский циклоп, он представляет собой существенную часть рациона планктоноядных рыб (Мазепова, 1978).

Жизненный цикл рачка наиболее подробно изучен в Рыбинском водохранилище, где он образует несколько зимующих популяций. Они располагаются плотными скоплениями у дна вдоль русел Шексны, Мологи, Волги, в котловинах озёр и стариц в пределах Главного плеса. В начале зимы популяции *Cyclops kolensis* представлены в основном копеподитами IV-й стадии и только 10–13% численности составляют взрослые особи. В апреле подолдом начинается созревание рачков. Особи разных полов созревают не одновременно — сначала самцы. Когда максимальное количество их в популяциях составляет 45–49%, среди самок ещё много незрелых особей (до 36%). Процесс созревания самок замедлен и растянут по сравнению с самцами. В дальнейшем, после вскрытия водоёма, по мере возрастания численности яйценосных самок, количество самцов быстро снижается до 20%. Самцы созревают раньше, но постепенно исчезают из планктона — отмирают и выедаются. В начале июня в стареющей популяции остаются одни самки без яйцевых мешков.

Созревание циклопов происходит неравномерно по акватории Главного плеса. Быстрее созревают популяции в прибрежных районах, куда раньше проникают весенние талые воды. В таких участках созревание происходит на две недели раньше, чем в центральных. При одновременном обследовании водохранилища в мае 1979 г. при температуре центральных районов 3–4 °С количество яйценосных самок здесь составляло 1–6%, вблизи берегов при температуре 6–13 °С — 12–50%. Различия популяций выражались не только в разной возрастной структу-

ре, но и в размерах взрослых особей и их плодовитости. Самые мелкие самцы (ср. $l = 1.01$ мм) встречались в районе Центрального мыса ($t = 3.0^\circ\text{C}$), самые мелкие самки (ср. $l = 1.12\text{--}1.2$ мм) — на близлежащей акватории с температурами воды $2.9\text{--}3.4^\circ\text{C}$. Наиболее крупные половозрелые особи наблюдались в русле р. Мологи в пределах Главного плеса. Средний размер самок здесь составлял 1.39 мм; самцов — 1.105 мм. Здесь же отмечают и наибольшие размеры рачков всех возрастных стадий. Это связано с общим высоким уровнем развития зоопланктона по руслу Мологи в пределах Главного плеса, с наличием для циклопов обилия пищевых объектов.

Плодовитость *Cyclops kolensis* прямо пропорциональна размеру самки в пределах 1.2–1.3 мм; более всего плодовитость колеблется у самых молодых и самых старых самок. Средняя плодовитость *C. kolensis* в Рыбинском водохранилище 48 яиц с колебаниями в пределах 25–81 яйцо, что значительно выше плодовитости байкальского *C. kolensis* (ср. число яиц — 29.2). Однако число яиц за весь период размножения (за весь жизненный цикл самки) у циклопов из этих водоёмов практически одинаково 360 и 350. Видимо, общее количество продуцируемого потомства является видоспецифичным признаком.

Образование яйцевых мешков происходит на 2–4 сутки после копуляции. Развитие яйца зависит от температуры воды, науплиусы вылупляются на 2–4 сутки. Образование новых яйцевых мешков менее зависит от температуры и происходит на следующий день после вылупления науплиусов. Период размножения *Cyclops kolensis* в Рыбинском водохранилище длится от 14–15 до 44 дней в зависимости от интенсивности прогрева водоёма. При длительной холодной весне период размножения максимален. Популяция в центральных районах Главного плеса, где весной долго сохраняются водные массы с зимними характеристиками, существует дольше других.

Развитие копеподитов продолжается до IV-й стадии, они некоторое время накапливаются в толще воды, численность их растет за счёт пополнения из младших возрастных групп. Затем происходит массовое оседание их в пелоген и переход в диапаузу на весь период открытой воды. Во время весеннего перемешивания, когда происходит интенсивное размножение цикло-

пов, они расселены в толще воды и относительно равномерно распределены по акватории Главного плёса. В начале июля, судя по пробам микрозообентоса, копепоиды IV-й стадии, находящиеся в диапаузе, распределены по дну тоже относительно равномерно. Затем начинается их перераспределение в результате ветрового перемешивания. К концу лета на мелководьях они исчезают из проб, а осенью основная масса их оказывается сконцентрированной на участках глубже 10 м. В период осеннего перемешивания, когда повторяемость ветров с наибольшей скоростью максимальна, а проникающая способность волнения глубже вследствие падения уровня, происходит усиление процесса переотложения грунтов. Это приводит к ещё большей концентрации копепоидов в самых глубоких участках водоёма — руслах затопленных рек и котловинах озёр. После образования ледяного покрова копепоиды активизируются и всплывают из грунта в придонный слой. В первый месяц зимы, когда существуют плотностные течения по профилю русла, происходят перемещения копепоидов в самые глубокие участки водоёма, где плотность их достигает 2 тыс. экз./л.

Таким образом, зимой молодь *Cyclops kolensis* оказывается сосредоточенной в самых высокопродуктивных участках водоёма, где идут активные микробиологические процессы, размножаются в больших количествах потребители бактерий — колловратки и ветвистоусые, которые служат пищей циклопам (Ривьер, 1986, 1987; Rivier, 1996).

Ветвистоусые встречены зимой во всех водоёмах, за исключением мелководных озёр с глубиной 2–2.5 м: Неро, Кубенское, Весецкий плес Селигера. В озерах Белом, Пено, Зауломском (гл. 3–6 м) ветвистоусые обнаруживаются зимой вблизи дна, но размножение идёт слабо. В глубоких озёрах зимние генерации дафний и босмин размножаются и образуют плотные придонные скопления. В оз. Бородаевском численность ветвистоусых достигала 6 тыс. экз./м³, в оз. Плещеево — 10.5 тыс. экз./м³, в оз. Выдогош — 7 тыс. экз./м³. В Рыбинском водохранилище в зимнем планктоне встречены 4 вида, но наиболее многочисленны *Daphnia cristata* и *Bosmina longirostris*. Максимальная численность ветвистоусых наблюдалась в 1981 г. — 42 тыс. экз./м³, биомасса — 2.2 г/м³. Скопления интенсивно

размножающихся рачков всегда отмечаются в слоях с повышенной численностью бактериопланктона.

В Рыбинском водохранилище обнаружено 6 видов рода *Notholca*. Самым многочисленным оказалась *N. squamula tenuispina*. Распространение этой формы в Моложском плесе сопряжено с мало минерализованными и более цветными водами р. Мологи. Вспышка развития коловраток наблюдалась в 1980 г., когда на поймах р. Мологи в Главном плёсе численность достигала 20.5 тыс. экз./м³. Наиболее плотные скопления коловратки образовали в поверхностном слое. Количество гигантской формы *N. squamula frigida* обычно невелико (1.5 тыс. экз./м³) и она встречается спорадически.

Продуцирование зимних форм зоопланктона происходит интенсивно, несмотря на низкие температуры воды. Суточный P/B коэффициент *Synchaeta oblonga* в период интенсивного нарастания биомассы при температуре 0–0.5 °C составил в природной популяции 0.06–0.08; в эксперименте в водоёме — 0.17; продукция за месяц около 8 мг/м³. Овогенез в зимних условиях при ограниченных пищевых ресурсах водоёма продолжительнее эмбриогенеза. Большинство взрослых коловраток не имеют яиц, максимальное количество яйценосных составляет всего 28%. У *S. oblonga* развитие эмбриона в яйце длится около суток, и эта величина относительно постоянна при температуре от 0 до 4 °C, тогда как период роста и созревания яйца изменчив. Он может быть менее суток и продолжаться до 5 суток в зависимости от концентрации пищи, от возрастных и физиологических особенностей особи (Ривьер, 1987).

Низкая численность *Keratella quadrata* и *K. hiemalis* по сравнению с синхетами при том же относительном количестве яйценосных особей связана, видимо, с более длительным эмбриональным периодом при одинаковых температурных условиях. Невысокие P/B коэффициенты (0.024–0.15) наблюдались у керателл (*K. quadrata* и *K. cochlearis*) и в некоторых летних водоёмах при температуре 12.5–18 °C (Галковская, 1985), т.е. были ниже, чем для синхет в зимнем водоёме при температуре близкой к 0 °C.

Cyclops kolensis в изученных водоёмах представляет собой моноциклический вид, в короткий период размножения представленный одновозрастной популяцией, а в течение остального

года копеподами одной стадии. Такие виды составляют особый тип по характеру продуцирования (Иванова, 1985).

В Рыбинском водохранилище продуцирование популяций *Cyclops kolensis* подо льдом (февраль–апрель) идет в основном за счет медленного роста копеподитов IV-й стадии — перехода их на V-ю стадию и созревания отдельных самцов. Прирост биомассы составляет 0.54 г/м^3 , а Р/В коэффициенты (за месяц) в среднем 0.12. Основная продукция создается *C. kolensis* после вскрытия водоёма, в процессе размножения. Она составляет около 1.6 г/м^3 , при этом Р/В коэффициент за месяц — 3.5, а среднесуточный — около 0.12. Полученная величина продукции *C. kolensis* занижена: в ней не учтена элиминированная биомасса популяции на стадии диапаузы. В течение летне-осеннего периода копеподиты выедаются из наилка как донными беспозвоночными, так и рыбами. Потребляются они, несомненно, и в толще воды при штормовом взмучивании донных осадков. Потери на каждой стадии пропорциональны её длительности, но также и способности организма избегать хищников. Расчеты коэффициентов элиминации на разных возрастных стадиях показали, что наибольшие потери наблюдаются в науплиальный период, когда выживает 6 науплиев из 100 ($K_1 = 0.94$); меньше потери на I-й копеподитной стадии ($K_2 = 0.4$); ещё меньше на II-й и III-й, в среднем $K_3 = 0.13$. Потери на стадии диапаузы, видимо, значительны, однако расчет их затруднен вследствие обширного перераспределения пассивных копеподитов совместно с органическими остатками донных отложений (Ривьер, 1986; 1987).

Изучение зоопланктона крупных мелководных мезотрофных озёр мета-эпитермического класса: Белое, Кубенское производилось в марте 1977, 1981 и 1983 гг. Было показано, что водная толща озёр прогрета, холодный (0°C) изотермический слой отсутствует, у дна температуры достигают $3\text{--}4.4^\circ\text{C}$, кислородный режим благоприятен. Зоопланктон же оказался относительно бедным количественно и не богат в видовом отношении, 5–6 видов. В оз. Белом при содержании всего 5–7% органического вещества в грунтах, микробиологические процессы зимой подавлены. Количество бактерий подо льдом $0.38\text{--}0.62 \text{ млн. кл./мл}$ (Александрова, 1981; Ривьер, 1986). Лёд обычно толстый (до 70 см), покрыт льдом верхнего намерзания и снегом, а это пре-

пятствует проникновению света и развитию фитопланктона. Присутствующие в подледном озере рачки: *Eudiaptomus*, *Daphnia longispina*, *Cyclops kolensis* не размножаются, находятся в малоактивном состоянии. Однако после таяния снега на льду в марте 1981 г. в озере наблюдался подлёдный пик численности *Keratella cochlearis macracantha*. Весной, в мае 1978 г., при частичном разрушении льда (ледоколом по судовому ходу) при температуре воды ниже, чем подо льдом (1.7–2.5 °C) наблюдалось активное размножение *Cyclops kolensis*, *Eudiaptomus gracilis* и появление большого количества науплиев. Интенсивное развитие ранневесеннего зоопланктона определяется появлением пищи — планктонных водорослей (Смирнова и др., 1981; Ривьер, 1986). Однако материалы, полученные на Белом озере в 1977, 1981 и 1983 гг. не были подробно рассмотрены.

В 1983–2001 гг. А.Н. Салахутдиновым (1985, 1986, 2003) были произведены исследования зоопланктона в подлёдный период на 75 разнотипных озёрах Среднего Поволжья. Работы производились с начала ледостава до разрушения льда, либо до срока развития полного замора в эвтрофных озёрах. Автор рассматривает среду озёр в зависимости от их трофности. В гипертрофных мелководных озёрах развитие зоопланктона в начале зимы быстро прерывается в результате исчезновения кислорода. Из придонных слоёв глубоководных озёр при развитии дефицита кислорода зоопланктон мигрирует вверх как в зимний, так и в летний периоды. Автор показал, что, кроме кислородного режима, уровень развития зоопланктона зимой зависит от количества и состава доступной пищи. Зимой в мелководной зоне основной пищи зоопланктона является детрит, бактерии и фитопланктон; в глубоководной зоне — бактерии. Видовой состав и уровень развития зоопланктона весной зависит от его состояния в подлёдный период. Автором отмечены особенно высокие биомассы зимнего зоопланктона, до 63.8 г/м³.

В 1986–1995 гг. В.В. Речкаловым были обследованы небольшие озёра Южного Урала разной минерализации. Показано, что развитие зоопланктона зимой также лимитируется содержанием кислорода. После становления ледяного покрова биомасса зоопланктона (*Daphnia longispina*, *D. pulex*, *D. magna*, *Arctodiaptomus bacillifer*, *A. acutilobatus*, *A. salinus*, *Eudiaptomus graci-*

loides, *Cyclops kolensis*, *C. insignis*, *Keratella quadrata*) начинает возрастать, достигает максимума в декабре–январе, а затем зоопланктон снижает численность вплоть до полного отмирания в условиях аноксии. В работах В.В. Речкалова прослежено влияние дыхания крупных зоопланктеров на содержание O_2 в воде. Средние биомассы зоопланктона в различного типа водоёмах изменялись с ноября по март от 0.22 до 15.6 г/м³ (Речкалов, 1992, 1994, 2000).

Изучение мелководных эвтрофных озёр бассейна Верхней Волги производилось только в феврале–марте, когда дефицит O_2 в оз. Неро и Весецком плесе оз. Селигер сменялся полным отсутствием кислорода в водоёмах (Ривьер, 1986, 1992; Ривьер, Столбунова, 1992).

В Весецком плесе оз. Селигер в марте 1982 г. в зоопланктоне обнаружено 6 видов коловраток, среди которых доминировала *Polyarthra dolichoptera* — 44.5 тыс. экз./м³. Среди ракообразных обнаружен лишь *Cyclops kolensis*, зрелые самки и самцы. *Polyarthra dolichoptera* относится к криофильным видам, может активно размножаться при 1–4 °С и наличии достаточного количества пищи (Кутикова, 1970). На станции глубиной 2 м со следами кислорода у дна регистрировалась разница в плотности зоопланктона на поверхности (3.8 тыс. экз./м³ и у дна 0.6 тыс. экз./м³).

В оз. Неро наблюдения также были произведены в конце подлёдного периода. Водоём относится к гипертрофным, характеризуется ежегодными заморами, уже в январе количество кислорода по озеру не превышает 1.53 мг/л, у дна обычно менее 1 мг/л. Средняя глубина озера 1.2 м, поэтому запасы O_2 быстро истощаются, благодаря активным микробиологическим процессам в богатых органическим веществом илах (Гидрология и гидрохимия оз. Неро, 2003).

На станции с глубиной 2 м зоопланктон в конце зимы (9 IV 1987) состоял из одних копеподитов IV–V-й стадии *Cyclops kolensis* (93.2%), численностью 91.25 тыс. экз./м³; зрелых самок без яиц было — 5%; зрелых самцов — 1.8%. Популяция была сосредоточена у нижней кромки льда. В центре озера на глубине 4 м доминировала *Keratella hiemalis* (2.8 тыс. экз./м³); единичными экземплярами встречены: *K. quadrata*, *K. cochlearis*

Таблица 2.1. Материалы (количественные пробы) по зимнему подлёдному зоопланктону из водоёмов бассейна Верхней Волги

Водоём	Годы								
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
Водохранилища:									
Шекснинское									
Белозёрский плес (оз. Белое)	5	5			17				
Рыбинское	13	139	166	161	84	156	31	22	101
Верхневолжское (оз. Пено, Вселуг)						15			
Иваньковское							8		
Угличское							8		
Озёра:									
Селигер						9			14
Выдогош							12		10
Плещеево				25		17			
Неро				5		7			
Сиверское	6						18		10
Зауломское							5		
Бородаевское							10		
Кубенское							6		

В 1990-е гг. уточнялись некоторые неизвестные ранее особенности зоопланктона в оз. Неро (1990, I); ранневесеннего — в 1987 и 2001 гг. в оз. Белом, зимнего зоопланктона (1990, I) и летнего (2008, VIII) в оз. Плещеево.

В связи с поздним замерзанием, аномально теплыми зимами были произведены экспедиции в 2009 г. в феврале на оз. Бородаевское и в марте 2010 г. на Рыбинское водохранилище (стандартные станции на русле Мологи).

На Рыбинском водохранилище в связи с отсутствием летней стратификации и волновому перемешиванию до глубины 10 м, криофильный зоопланктон изучался только весной (в апреле–июне); уточнялись предельные для зимних видов температуры, присутствие и количество особей в разного типа участках



Рис. 1. Регион исследований: водоемы бассейна Верхней Волги, Ярославской и Вологодской областей.



Фото 1. Вездеход ГАЗ-67 и домик-лаборатория на льду Рыбинского водохранилища.

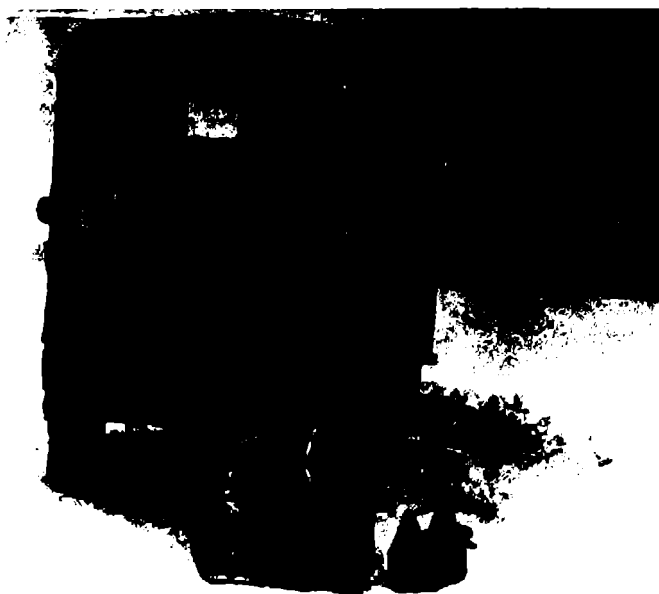


Фото 2. Экспедиционная машина ГАЗ-66 на льду оз. Селигер.



Фото 3. Выгрузка оборудования для комплексных исследований на Рыбинском водохранилище (1970-80-е гг.).



Фото 4. Взятие проб для определения содержания кислорода и взвешенного вещества на оз. Неро (1990-е гг.).



Фото 5. Сбор микробиологического материала на Рыбинском водохранилище (конец 1980-х гг.).

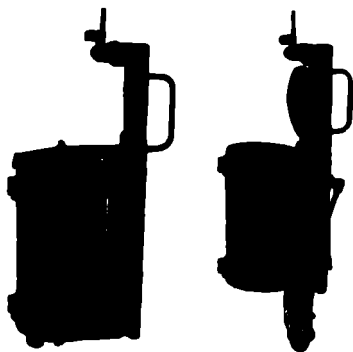


Фото 6. Батометр для сбора подлёдного зоопланктона ($v = 5$ л).

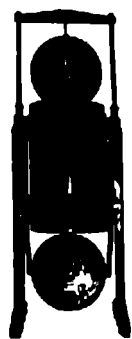


Фото 7. Планктобатометр Дьяченко-Кожевникова (ДК) для работы с борта судна ($v = 10$ л).



Фото 8. Фиксация проб зоопланктона на оз. Плещеево (1990-е гг.).



Фото 9. Рабочий стол в домике-лаборатории.



Фото 10. Серия дунок на одной станции (оз. Селигер).



Фото 11. Озеро Сиверское. Кириллов монастырь, вид со станции «центр котловины», июль 2005 г.



Фото 12. Сбор проб зоопланктона на оз. Бородавском, «заряжение» батометра, июль 2007 г.



Фото 13. Сбор проб зоопланктона, определение основных факторов среды на оз. Бородаевском, февраль 2009 г.



Фото 14. Сбор проб зоопланктона на Рыбинском водохранилище, февраль 2010 г.

и акваториях. Такие исследования проводились весной 1985, 1987 гг., в 2001, 2003–2005 гг. (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Материалы по зоопланктону, собранные на водоёмах бассейна Верхней Волги с 1973 по 2010 гг.

Сроки (год, месяц)	Озёра						Рыбин- ское вод-ще
	Сиверс- кое	Плеще- ево	Боро- да- евское	Выдо- гощ	Бе- лое	Неро	
1973, IV,VIII,X	3	-	5	15	-	-	-
1974, VIII	5	-	-	-	-	-	-
1976, VIII	32	-	-	-	-	-	-
1977, VIII	53	-	-	-	-	-	-
1983, II	-	-	-	12	-	-	-
1985, III, V	11	-	-	14	-	-	13
1987, V,VII	23	-	-	-	<u>15</u> ¹⁾ 5	5	4
1989, II-III	-	-	-	-	-	8	-
1990, I,VII	-	19	-	13	-	15	-
1991, VI,VII	31	-	-	15	-	-	-
1992, X	-	-	-	11	-	-	-
1993, II-III	11	-	13	13	-	-	-
2001, V, VI	-	-	-	-	<u>25</u> 5	-	<u>25</u> 10
2003, V	-	-	-	-	-	-	8
2004, V	-	-	-	-	-	-	9
2005, IV-V, VII	21	-	<u>19</u> 5	-	-	-	25
2007, VII	-	-	<u>17</u> 8	-	-	-	-
2008, VIII	-	<u>0</u> 9	-	-	-	-	-
2009, II	-	7	<u>16</u> 10	-	-	-	-
2010, III	-	-	-	-	-	-	<u>16</u> 5

Примечание. ¹⁾ над чертой — количественные пробы, собранные батометрами (v=10 и 5 л), под чертой — сетные ловы.

Сбор материала в 1973–2001 гг. на озёрах, входящих в Волго-Балтийскую с Северо-Двинскую водные системы, а также на Рыбинском водохранилище проводился с борта экспедиционно-го судна с помощью планктобато-батометра, объёмом 10 л. Пер-

вичная обработка и просмотр живого материала производились в лаборатории на борту судна. В озёрах Неро, Плещеево, Бородавское, Сиверское в 1990, 1993, 2005–2010 гг. сборы материала велись с использованием экспедиционной машины ГАЗ-66, резиновой лодки и катеров. При таких работах использовался батометр объёмом 5 л, но той же конструкции с вертикально открывающимися крышками (Методика изучения ..., 1975; Ривьер, 1986) (фото 1–14).

На каждой станции наблюдались следующие параметры среды: глубина, прозрачность, цветность, содержание кислорода, взвешенное вещество (в специальных сериях наблюдений — органическая и минеральная составляющие взвеси). В 1993 г. (так же, как в зимних экспедициях 1974–1976 гг.) исследование зоопланктона проводилось совместно с микробиологами. Изучалось вертикальное распределение бактерий, их численность, интенсивность образования и окисления метана. На Рыбинском водохранилище, озёрах Плещеево и Неро параллельно со сбором зоопланктона изучался фитопланктон. В 1977–85 гг. проводились наблюдения за массовым криофильным колониальным жгутиконосцем — *Sphaeroeca volvox*. На каждой точке исследований зимой в связи со стабильностью водной среды сверлились буром 4–5 лунок для измерения кислорода, сбора взвеси, жгутиконосцев. Более крупные лунки прорубались для работы планктобатометром; наиболее крупные — 1 м² — для измерения прозрачности и работы большой сетью Джеди (фото 10).

Температура измерялась термистрами различных модификаций, но всегда контролировалась измерением ртутным термометром непосредственно в поднятой с данного горизонта воде в батометре, для точного установления местоположения термоклина.

Содержание кислорода определялось по методу Винклера, хотя применялись оксиметры различных конструкций. Но всегда показания прибора контролировались химическим методом (Романенко, Кузнецов, 1974; Ривьер, 1987).

В лаборатории количественные пробы обрабатывались по общепринятой методике. Качественные пробы, взятые большими сетями Джеди для ловли всего зоопланктона или крупных зоопланктонных организмов — циклопов, диаптомусов, лимнокалянуса, дафний, использовались для получения массового ма-

териала при исследовании морфологии, размножения, структуры популяций.

В период исследований зимнего подлёдного зоопланктона материал составил около 900 проб; было произведено более 90 экспедиций. В период летних исследований стратифицированных озёр и продолжения исследований после 1985 г. было собрано более 500 проб и произведена 21 экспедиция.

Таким образом, судя по накопившимся результатам изучения криофильного зоопланктона в покрытых льдом водоёмах: от озёр Эстонии до озёр Среднего Поволжья и Южного Урала он представлен тремя группами: коловратками, веслоногими и ветвистоусыми. Наиболее богаты в видовом отношении коловратки, около 13 видов, ещё 4 вида образуют холодолюбивые генерации, 2 — каляноид, 6 видов циклопов и 3 холодолюбивых генераций ветвистоусых. Наиболее многочисленны в зимнем водоёме коловратки, однако, *Cyclops kolensis* в некоторых водоёмах зимой в придонных слоях образует огромные скопления (до 200 тыс. экз./м³), превосходящие по количеству коловраток. Ветвистоусые — самая малочисленная группа в подлёдном водоёме. Однако имеются описания скоплений дафний вблизи оксиклина при большом количестве метаноокисляющих, гетеротрофных бактерий и водорослей, способных к гетеротрофному росту. *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище размножается партеногенетически круглогодично (Мануйлова, 1958).

Интенсивность развития зимнего зоопланктона зависит в равной степени от кислородного режима и развития микробных процессов, образующих в значительной степени трофические условия криофильного комплекса. Температура — третий важный фактор, однако и при предельных температурах зимой (4–5 °C), зоопланктон будет развиваться только в зависимости от наличия O₂ и пищи. Прилёдное сообщество, возникающее и активизирующееся в конце подлёдного периода, у нижней кромки льда зависит от интенсивности проникновения света под лёд. При раннем таянии снега на льду и образовании прозрачной «наслуды» даже при температуре ниже 1 °C наблюдается быстрое развитие фитопланктона и криофильных коловраток. Придонный зимний биоценоз, содержащий все группы зоопланктеров, наиболее сложен по составу и способам потребления пищи (Ривьер, Жгарёв, 1985, 1989).

Глава 3

КРИОФИЛЬНЫЙ ЗООПЛАНКТОН ЭПИТЕРМИЧЕСКИХ ОЗЁР

3.1. Озёра олиго-мезотрофного типа

В конце марта 1982 г. были обследованы два озера Волго-Верховья: Вселуг и Пено.

Вселуг — второй озеровидный плёс в системе бывших слабoproточных озёр Волго-Верховья, образовавших Верхне-Волжское водохранилище после строительства плотины (бейшлота) ниже озера Волгó. Во всех озёрах сохраняется слабая про-точность особенно при сработке полезного объёма. Озеро Вселуг отличается наличием впадины глубиной более 6 м в пелагиали, против с. Горки. У с. Ширково расположена мелководная акватория озера с глубиной на середине плёса около 2 м.

Среда и зоопланктон озера уникальны среди всех обследо-ванных водоёмов. В общем мелководный водоём в конце под-лёдного периода имел благоприятный кислородный режим (у дна более 4.0 мг/л). В период исследований имело место про-никновение света через лёд, т.к. снег толщиной всего 7 см пре-вратился в полупрозрачный лёд верхнего замерзания. Прозрач-ность воды составляла 175 см.

В пробах визуально было отмечено присутствие фито-планктона, среди водорослей доминировала *Woronichinia* sp. Как было показано исследованиями на стационаре на Рыбин-ском водохранилище, подлёдное скопление коловраток весной у нижней кромки льда всегда формируется при развитии ранневе-сенних форм водорослей (Ривьер, 1987). Максимальное разно-образие коловраток — 8 видов и 4.0 тыс. экз./м³ регистрирова-лось в прилёдном слое воды на глубоководной ст. 1. На всех трех станциях, но только в поверхностном слое, присутствовала крупная зимняя *Synchaeta verrucosa*. На двух мелководных станциях коловраток в прилёдном слое было больше — 12.2 и 5.0 тыс. экз./м³. Ракообразные, наоборот, как это типично для всех исследованных водоёмов, были сосредоточены вблизи дна. На ст. 1 — 18.8 тыс. экз./м³ и биомасса — 0.96 г/м³ и на ст. 2 — 1.8 и 0.05 соответственно (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Параметры среды и зоопланктон оз. Вселуг 24–25 марта 1982 г.

Параметры среды, зоопланктон	Ст. 1, гл. 6 м				Ст. 2, гл. 2.3 м		Ст. 3, гл. 2.0 м	
	Горизонты взятия проб, м							
	0+1	2+3	4+5	5+6	0+1	1.5+2.3	0+1	1.5+2
Температура, °С	0- 0.2	0.4- 0.9	1.2- 1.4	1.5- 1.8	0.1- 0.3	0.5- 0.6	0.- 0.4	0.5- 0.6
O ₂ , мг/л	6.5	5.4	4.9	4.3	4.6	4.4	4.2	4.3
<i>Keratella quadrata</i>	0	0	0.1		0.9	0.5	0.1	0.2
<i>K. cochlearis</i>	0.1	0	0	0.4	5.8	2.6	1.8	0.1
<i>K. hiemalis</i>	0.9	0.3	0	0	0.8	0.3	0	0
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.5	0	0	0	0	0	0.6	0
<i>S. verrucosa</i>	1.5	0	0	0	0.8	0	0.1	0
<i>S. grandis</i>	0.2	0	0	0	0	0.7	0	0
<i>Kellicottia</i>	0.3	0.4	0.1	0.1	1.1	1.6	0.5	0.1
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.2	0	0	0	2.7	0.8	0.3	0.3
<i>Asplanchna priodonta</i>	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0
<i>Conochiloides natans</i>	0.3	0	0	0	0	0.2	0	0
Nauplius	0.2	0	0	0.3	0.3	0.4	1.5	0.1
<i>Cyclops kolensis</i> , ♀	0.1	0	0	0	0.1	0.1	0.3	0
<i>C. kolensis</i> , ♂	0.5	0.1	0.3	0.1	0.4	0.1	0.3	0
<i>C. kolensis</i> , Copepodit	0.5	1.6	6.7	10.1	1.8	1.2	0.7	0.2
<i>Eudiaptomus graciloides</i> , ♀	1.2	1.2	2.6	5.1	0.4	0.1	0.5	0
<i>E. graciloides</i> , ♂	0.8	0.7	1.7	2.0	0.1	0	0.9	0.2
<i>Eudiaptomus</i> , Copepodit	0.2	1.0	0.5	0.5	0	0	0.4	0
<i>Daphnia cristata</i>	0.1	0	0.2	0.5	0	0	0	0
Всего:								
тыс. экз./м ³	7.4	5.6	12.4	19.0	15.4	8.5	8.2	1.3
г/м ³	0.263	0.26	0.57	0.964	0.46	0.064	0.22	0.02

Общие биомассы в столбе воды были велики, несмотря на относительно низкие температуры. Так, на ст. 1 суммарная биомасса составила 2.0 г/м³, на ст. 2 — 0.52, на ст. 3 — 0.24 г/м³. Такая разница между станциями 1 и 2 связана с формированием у дна на гл. 6 м придонного скопления ракообразных, на мелко-

водной станции при температуре 0.6 °C скопления не образуется (табл. 3.1).

Озеро Пено — следующее за оз. Вселуг от истока р. Волги, представляет собой обширный водоём длиной около 5 км и шириной более 1.5 км. В центре озера на максимальной глубине 3 м температура изменялась от 0.5 °C на поверхности (1 м) до 1.7 °C — у дна; прозрачность составляла 150 см, кислород присутствовал до дна. Зоопланктон был разнообразен и относительно богат количественно; у дна обнаружены скопления *Cyclops kolensis* (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Факторы среды и состав зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Пено в марте 1982 г.

Параметры среды, зоопланктон	Ст. 1, гл. 3 м		Ст. 2, гл. 1.8 м	
	поверхн.	дно	поверхн.	дно
Температура, °C	0	1.7	0	1.8
O ₂ , мг/л	4.8	3.9	-	4.8
<i>Keratella quadrata</i>	0.3	0	0.2	0.2
<i>K. hiemalis</i>	0.1	0	0.1	0
<i>K. cochlearis</i>	0	0	0.1	0.2
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.2	0	0.4	0.1
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.1	0	0	0
<i>Kellicottia longispina</i>	0	0.3	0.5	0.7
<i>Synchaeta verrucosa</i>	0	0	0.5	0.3
<i>Filinia longiseta</i>	0	0	0	0.1
<i>Conochiloides natans</i>	0	0	0	0.1
Nauplius	0.4	0.3	0	0
<i>Eudiaptomus</i> , Copepodit	0	0.2	0	0
<i>Cyclops kolensis</i> , Copepodit	0.1	15.2	0	1.2
<i>C. kolensis</i> , ♂	0.2	8.0	0	0.5
<i>C. kolensis</i> , ♀	0	0.3	0.1	0
<i>Daphnia cristata</i>	0	0.1	0	0
Всего: тыс. экз./м ³	1.4	24.4	4.0	3.4
г/м ³	0.013	0.65	0.022	0.046

Центральная станция (гл. 3 м) имела на порядок более многочисленный зоопланктон за счёт популяции *C. kolensis*. Коловратки были более разнообразны и многочисленны у поверхности и на мелководной станции. Редкая *S. verrucosa* встречена

(также как в озёрах Селигер и Вселуг) на мелководной станции; заселяла всю толщу воды. Популяция *C. kolensis* имела в своём составе многочисленных самцов, встречены самки с прикрепленными сперматофорами и яйцами; однако основу популяции в придонном слое составляла неполовозрелая молодь, копеподиты IV-й стадии (в %):

<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	64.45
<i>C. kolensis</i> ♂	33.9
<i>C. kolensis</i> ♀ без яиц	0.85
<i>C. kolensis</i> ♀ с прикрепленными сперматофорами	0.4
<i>C. kolensis</i> ♀ с яйцевыми мешками	0.4

Популяция *C. kolensis* находилась на стадии активного созревания, что определяется наличием пищи и хорошим кислородным режимом. В отличие от мелководных заморных водоёмов (оз. Неро, Весецкий плёс оз. Селигер) циклопы сосредоточены в придонном слое и более 30% популяции — зрелые самцы, что характерно для этого вида и циклопов вообще; первыми в начале периода размножения созревают самцы.

В период исследований в озёрах Вселуг и Пено было отмечено цветение синезелёной водоросли *Woronichinia naegelianae*, численностью до 6 кл./л. По результатам исследований И.С. Трифионовой (1979) в озёрах Карельского перешейка *Woronichinia* «присутствует в планктоне круглогодично, в том числе и в глубоких слоях подо льдом, давая несколько всплеск в течение года». В подлёдный период все группы водорослей дают всплеск численности у нижней кромки льда в конце марта при таянии снега на льду и начале проникновения света через лёд.

Развитие прилёдного фитопланктона стимулирует размножение коловраток, что отмечалось нами на оз. Селигер, Верхне-Волжских озёрах и наблюдалось ежегодно на стационаре на Рыбинском водохранилище.

В ранневесенний период подо льдом наиболее отчётливо выражена неоднородность вертикального распределения фитопланктона, сосредоточенного в наиболее благоприятных световых условиях у нижней кромки льда, где и образуются скопления коловраток (Трифенова, 1979; Ривьер, 1987).

Таким образом, на этих озёрах в течение подлёдного периода наблюдается присутствие, а также интенсивное развитие ранней весной прилёдного скопления коловраток. Относительно низкие температуры под нижней кромкой льда (всего 0.2–0.4 °C) не тормозят их интенсивное размножение, которое стимулируется развитием водорослей в 50-ти см слое воды подо льдом, куда проникает свет. Известно также, что фитопланктон в Верхне-Волжском водохранилище богаче и разнообразнее, чем ниже в реке (Волга и её жизнь, 1978).

Хороший кислородный режим, связанный, видимо, с наличием проточности, способствует сохранению популяции *C. kolensis*, состоящей из покоящихся копеподитов IV-й стадии, но имеющей уже первые признаки начала размножения.

Многочисленная популяция *Eudiaptomus graciloides* также имеет самцов и самок в своём составе; численность взрослой молодежи диаптомусов меньше, чем взрослых особей. Такое состояние популяции этого вида наблюдается каждую зиму в оз. Плещеево. После вскрытия водоёма *E. graciloides* приступает к размножению и образует первую генерацию (Ривьер, 1983; Столбунова, 2006).

Расположенные на малообжитой территории, несмотря на относительно небольшие глубины (2–3, 6 м), озёра сохраняли зимой свой статус олиго-мезосапробных водоёмов с отсутствием заморов и развитым криофильным сообществом.

Летний период при прогреве озёр до дна холодолюбивые виды переживают в виде покоящихся стадий и зимних яиц (*S. verrucosa*, *K. hiemalis*, *Conochiloides natans*, *Cyclops kolensis*). Более эвритермные, круглогодичные — продолжают функционировать и в период открытой воды (*K. quadrata*, *K. hiemalis*, *Kellicottia*, *Eudiaptomus graciloides*).

Одновременно со сбором количественного материала и рассмотрения вертикального распределения на озёрах Вселуг и Пено были собраны обширные качественные пробы большой планктонной сетью. В оз. Вселуг такая проба была взята на станции с глубиной 6 м, на оз. Пено — на 3 м. Соотношение видов представлено в таблице 3.3.

Таблица 3.3. Видовая структура планктоценоза озёр Вселуг и Пено в конце марта 1982 г. (в %)

Виды, группы	Озеро	
	Вселуг	Пено
<i>Keratella quadrata</i>	0.9	0
<i>K. hiemalis</i>	0.9	0
<i>K. cochlearis</i>	0.9	1
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	1.8	0
<i>Asplanchna priodontha</i>	0.9	0
<i>Kellicottia longispina</i>	0	6
<i>Synchaeta verrucosa</i>	8.0	3
<i>S. grandis</i>	0	1
<i>Filinia longiseta</i>	0	1
<i>Conochiloides natans</i>	1.8	5
Nauplius	0.9	5
<i>Eudiaptomus</i> , Copepodit	4.3	1
<i>E. graciloides</i> , ♀	14.1	0
<i>E. graciloides</i> , ♂	16.9	0
<i>Cyclops kolensis</i> , Copepodit	44.1	48
<i>C. kolensis</i> , ♀	0.9	1
<i>C. kolensis</i> , ♂	1.8	28
<i>Daphnia cristata</i>	0.9	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0.9	0

Более глубоководный участок оз. Вселуг отличается большим разнообразием коловраток и присутствием популяции *E. graciloides*. Доля неполовозрелой молодежи *C. kolensis* была сходной, но, как рассматривалось выше, популяция этого циклопа в оз. Пено была более зрелой.

Наблюдения 1982 г. на озёрах Волго-Верховья, когда посещение этих водоёмов не носило массового характера, как в последние годы (особенно оз. Селигер), ценны в отношении их состояния 30 лет тому назад. По сравнению со всеми исследованными водоёмами эти озёра сохранялись в антропогенно ненарушенном состоянии. Несмотря на их относительную мелководность, в конце подлёдного периода в них не наблюдалась какого-либо дефицита кислорода. Зоопланктон был разнообразен и многочислен. Отмечено формирование прилёдного ранневесеннего скопления коловраток, насчитывающее 9 видов. По-

пуляция *C. kolensis* была сосредоточена в придонном слое, в конце марта шло активное созревание особей.

Многочисленная популяция *E. graciloides* в оз. Вселуг, наоборот, состояла почти вся из зрелых особей, но не приступивших к размножению; самок с прикреплёнными сперматофорами и яйцевыми мешками не обнаружено. Размножение диаптомуса начнётся после вскрытия водоёма и появления диатомовых водорослей (Ривьер, 1987).

Показатели среды озёр и их планктоценоза зимой — свидетельства естественного состояния их экосистем.

3.2. Озёра эвтрофного типа

Озеро Неро — крупнейшее озеро бассейна Верхней Волги. Его длина 12,5 км, ширина 8 км. Оно мелководно, средняя глубина 1,2 м, максимальная — 5 м. Температура воды из-за мелководности зависит от метеоусловий. Воды озера характеризуются небольшой цветностью и сильно минерализованы. Грунты — мощные иловые отложения, которые, как и высокая степень зарастания озера макрофитами, создают напряженный кислородный режим, а зимой заморы по всей толще воды (Бикбулатов, Бикбулатова, 2003) (рис. 2).

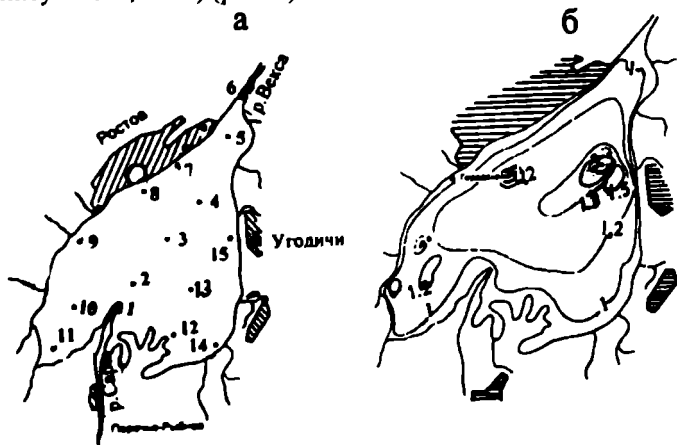


Рис. 2. Озеро Неро: а — расположение станций; б — рельеф дна.

Ледостав на озере длится 148–211 дней, толщина льда 16–82 см. Самое позднее вскрытие озера наблюдалось в 1941 и 1945 гг. — 9 мая, самое раннее в 1989 — 31 марта. Зимой в озере в результате теплоотдачи грунтов отсутствует холодный изотермический слой. Температуры у дна в марте достигают 3.6–4.4 °C, что связано также с повышением минерализации вод в зимний период. Весной и летом минерализация колеблется в пределах 151–227 мг/л, зимой (в марте) — от 487 до 629 мг/л (Бикбулатов, Бикбулатова, 2003).

В первой декаде апреля 1987 г. по льду был произведен сбор проб зоопланктона на 8 станциях разреза: центр г. Ростова — с. Угодичи; глубина станций колебалась от 4 до 1.8 м. Обнаружены коловратки: *Keratella hiemalis* (2.8 тыс. экз./м³), *K. quadrata* (0.4), *K. cochlearis*, *Polyarthra dolichoptera*, копепоидиты *Cyclops kolensis*. В открытом озере ближе к берегу у с. Угодичи под самой кромкой льда обнаружены скопления почти чистой культуры *C. kolensis* численностью 91.2 тыс. экз./м³. Структура популяции была своеобразной: 93.2% — составляли копепоидиты IV–V-й стадий и только 1.8% — зрелые самцы и 5% зрелые самки, но без яйцевых мешков. В пробе, взятой с глубины 0.5 м, содержание кислорода было менее 1 мг/л.

Зимний зоопланктон оз. Неро включает только две группы: коловраток и циклопов; среди последних *C. kolensis* — массовый вид. *C. vicinus* — встречен единичными экземплярами, зимних дафний нет. Наиболее богато представлены коловратки. В феврале–марте 1989 г. при обследовании всего озера, среди них встречены: *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella hiemalis*, *K. quadrata*, *K. cochlearis*, *Filinia longiseta*, *Notholca acuminata*, *N. squamula*. Основу численности и биомассы образовывал *C. kolensis* (табл. 3.4) (Ривьер, Столбунова, 1991).

Зимние съёмки горизонтального распределения *Cyclops kolensis* в оз. Неро, произведённые в марте 1988 и 1989 гг., показали, что именно в районе с. Угодичи расположена «котловина» оз. Неро с глубиной 3.5 м. Здесь в углублении дна в состоянии диапаузы проводят период открытой воды, а затем — подлёдный копепоидиты *C. kolensis* (рис. 3). Состояние популяции в оз. Неро перед вскрытием водоёма значительно отличалось от

Таблица 3.5. Параметры среды озера Неро в январе 1990 г.

Район исследований	Глубина, м	Толщина льда, см	Температура, °С		Кислород, мг/л	
			пов.	дно	пов.	дно
Разрез г. Ростов - с. Угодичи						
ст. 1	1.4	40	0.1	3.3	1.44	0.79
ст. 2	1.4	40	0.2	3.0	-	-
ст. 3	3.0	50	0.2	3.3	1.53	0.56
ст. 4	3.7	54	0.2	3.6	1.4	0.83
Городской пляж	1.4	-	-	-	0.77	0.97
Р. Векса	1	0	1.3	1.3	2.23	-
Р. Сарв, ст. 1	2	45	0	0	3.12	-

Таблица 3.6. Прозрачность (Р), бактерии (Б), простейшие (П) и зоопланктон (З) в оз. Неро в январе 1990 г.

Район	Р, см	Б, млн. кл./мл	П, млн. кл./мл		З			Общая, тыс. экз./м³
			1¹	2²	Ro-tifera	Clado-cera	Cope-poda	
					тыс. экз./м³			
Разрез г. Ростов - с. Угодичи:								
ст. 1	до дна	1.0	1.5-2	3-4	96.3	0	0	96.3
ст. 2	—	-	-	-	-	-	-	-
ст. 3	200	1.1	1.5-2	3-4	85.9	0	0.4	86.3
ст. 4	200	1.65	0.03	0	22.8	0.6	1.1	24.5
Городской пляж	до дна	-	-	-	160.6	0.2	0.24	161.0
Р. Векса	—	1.67	0	4.2	34	9.5	0.1	43.6
Р. Сара,								
ст. 1	—	0.63	0	0	1.3	0.1	0	1.4
ст. 2	—	-	-	-	0.5	0	0	0.5

Примечание. ¹ — жгутиковые, млн. кл./мл; ² — инфузории, млн. кл./мл.

Прозрачность воды в январе увеличилась почти в 5 раз по сравнению с летней (40–50 см) (Фортунов, Московский, 1970) и была около 200 см. Програв у дна составил 3.6 °С и достиг нижней кромки льда; на глубине 1 м температура была выше 1 °С. Холодный изотермический слой в озере вообще не выражен. Интенсивный подледный прогрев объясняется высокой теплоемкостью рыхлых илов и невысоким слоем воды над дном. Количество кислорода в толще воды озера в январе было уже невелико: 1.5 мг/л у поверхности и 0.8 у дна; в воде р. Вексы —

2.2 мг/л (в результате оттепели река частично освободилась ото льда), р. Сара в районе пос. Поречье-Рыбное — 3.1 мг/л.

Бактериопланктон в зимнее время по наблюдениям в марте 1980 г. составил в среднем для толщи воды 2 млн. кл./мл; в январе 1990 г. у поверхности было около 1, у дна — 1.6–1.7 млн. кл./мл. В летнее время он обильнее — 6–9 млн. кл./мл (Лаптева, Монакова, 1976). Высокая численность бактерий в период открытой воды связана с постоянным взмучиванием донных частиц. Снижение численности бактерий зимой соизмеримо с увеличением (в 5 раз) прозрачности воды после становления льда. Такая большая разница в прозрачности летом и зимой характерна для оз. Неро и не наблюдается в глубоких водоёмах, например, в оз. Плещеево и Рыбинском водохранилище, где она по сравнению с летним периодом зимой увеличивается лишь в 2–3 раза.

В январе в озере было обнаружено значительное количество простейших: колониальных жгутиконосцев *Vicoeca socialis*, инфузорий (главным образом *Strombidium*); в р. Вексе — *Vorticella* и *Tintinidium*. Это связано с достаточно развитым бактериопланктоном.

После становления льда в озере происходят глубокие изменения среды. С одной стороны, отсутствие взмучивания, высокая прозрачность, значительный прогрев, с другой, — развивающийся уже в январе дефицит кислорода создают здесь условия для сосуществования представителей различных экологических групп зоопланктона: летней, оставшейся от периода открытой воды (*Chydorus sphaericus*, *Conochilus unicornis*, *Brachionus angularis*, *Polyarthra vulgaris*), а также зимних генераций круглогодичных форм (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Filinia longisetata*, *Synchaeta pectinata*, *Bosmina longirostris*) и зимних видов (*Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia major*, *Cyclops kolensis*).

На всех станциях были обнаружены (индекс встречаемости 100%) *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Cyclops kolensis*. Последний вблизи берега не встречался, наибольшее количество циклопов наблюдалось в понижении дна озера (гл. 3–3.7 м). Река Векса характеризовалась присутствием большого количества *Chydorus sphaericus*, что связано с наличием колоний синезелёных водорослей в толще воды в результате

теплой погоды и частичного разрушения на реке ледяного покрова (табл. 3.7). В р. Саре зоопланктон был беден: обнаружены лишь единичные особи *Keratella quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Brachionus angularis* и *Chydorus sphaericus*.

Таблица 3.7. Средняя численность зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Неро по всем станциям в январе 1990 г.

Организмы	Оз. Неро	Р. Векса	Р. Сара
<i>Keratella quadrata</i> + <i>K. hiemalis</i>	42.6	15.6	0.5
<i>Brachionus angularis bidens</i>	10.3	7.3	0.25
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	7.1	4.0	0.15
<i>Keratella cochlearis</i>	1.1	1.3	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.6	0.1	0
<i>Synchaeta pectinata</i>	0.5	5.3	0
<i>Filinia major</i> + <i>F. longiseta</i>	0.3	0.1	0
<i>Cyclops kolensis</i>	0.36	0.08	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0.2	0.2	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.05	9.3	0.1

Среди коловраток наиболее многочисленными и интенсивно размножающимися были *Keratella quadrata* и *Brachionus angularis*. Все особи яйценосные, среднее количество яиц у первого вида около 1, а у второго — около 2, встречались особи и с тремя яйцами. Активное размножение *B. angularis* подо льдом наблюдалось нами впервые. Низкая биомасса зоопланктона (0.06–0.12 г/м³) объясняется преобладанием в планктоне коловраток и невысокой численностью ракообразных (Ривьер и др., 1992).

Улучшение качества воды в зимний период (увеличение прозрачности, снижение численности бактерий) подтверждается и индексами сапробности, которые колебались от 1.4 до 1.7, что характеризует β -мезосапробную зону. Летом этот показатель достигал 2.2 (α - β -сапробная зона).

Таким образом, в январе 1990 г. в оз. Неро было зарегистрировано активное размножение коловраток (до 160 экз./л), в том числе *Brachionus angularis*, что определялось благоприятными условиями среды: температурой до 3.6 °С, бактериопланктоном, достигающим 1.7 млн. кл./мл и наличием кислорода. Во вторую половину зимы и к весне в связи с заморными явлениями коло-

вратки постепенно отмирают, что регистрировалось в материалах, собранных в озере в 1987–1989 гг.

Весецкий плёс оз. Селигер отличается мелководностью и почти полной зарастаемостью макрофитами. Глубина плёса в открытой части 1.5–2 м. В конце марта 1982 г. прозрачность воды была 110–120 см, толщина льда 55 см, снег на льду подтаял, его толщина была около 7–10 см по всей открытой части. Температура у дна достигала 2.8–3.0 °C, прогрев начинался с глубины 0.5 м и быстро возрастал даже на глубине 2 м; кислород присутствовал, у дна было 0.7–1.2 мг/л. Зоопланктон был представлен немногочисленными коловратками: *Keratella hiemalis*, *K. cochlearis*, *K. quadrata*, *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolichoptera*. Была прослежена реакция коловраток на локальную ситуацию. В 0.5 км от берега (гл. 1.5 м) была обнаружена большая замерзшая полынья от рыбацкого невода с прозрачным тонким льдом. В слое 0.25 см подо льдом зарегистрировано скопление *Polyarthra dolichoptera* (44.5 тыс. экз./м³), значительное число науплиев *Cyclops kolensis* (2.5 тыс. экз./м³) и несколько особей копеподитов и самцов *C. kolensis*. У дна, на глубине всего 1.5 м было обнаружено скопление *C. kolensis* (25.8 тыс. экз./м³ и биомассой 1.2 г/м³). Эта популяция была представлена особями *C. kolensis* всех возрастов (в %):

Сопеподит IV–V стадии	♀ без яиц	♀ с прикрепленными сперматофорами	♀ яйцевыми мешками	♂
44	16	1	3	36

Такое строение популяции типично для начала размножения. Первыми появляются самцы, среди оставшихся копеподитов большая часть — созревающие самки; они хорошо различаются по крупным размерам. Размер взрослой самки с яйцевыми мешками 1.37–1.4 мм, с прикрепленными сперматофорами 1.25–1.35 мм; зрелых самцов — 1.0–1.1 мм. На других станциях размножение *C. kolensis* не наблюдалось.

Эпитермические мелководные, зарастающие летом макрофитами водоёмы, характеризуются большим содержанием в илах органических веществ и активными микробиологическими процессами. Содержание органического вещества в илах оз. Неро 25–43% (Бакастов, 1966). Деструкционные бактериаль-

ные процессы разложения органического вещества наиболее интенсивно происходят в летние месяцы. За 6 месяцев вегетационного периода деструкции в водной массе подвергается менее 35% образованного за этот же период органического вещества (Бикбулатов, Бикбулатова, 2003). Хотя прямых наблюдений за бактериальной деструкцией подо льдом нет, можно предположить, что, судя по быстрому развитию дефицита кислорода, распад органического вещества продолжается активно и зимой. Это не позволяет развиваться в полной мере криофильному комплексу и угнетает его уже в первый месяц подлёдного периода. *C. kolensis* продолжает своё размножение в период таяния льда при прогреве воды до 10–14 °С. Старое поколение отмирает и копеподиты опускаются в стадии диапаузы на дно. Размножающаяся популяция в мае держится в центре озера над углублением дна (рис. 3).

Среди холодолюбивых ракообразных, встречающихся в период открытой воды во всех остальных изучаемых водоёмах, в оз. Неро отсутствуют: *Eudiaptomus*, *Cyclops vicinus*, *Daphnia cristata*, *D. longiremis*.

Таким образом, высокая степень эвтрофирования водоёма, интенсивные бактериальные процессы, быстрое развитие заморных явлений подо льдом — причины бедности видового состава криофильного комплекса таких водоёмов, а также кратковременности периода его существования — всего 1–2 месяца в начале зимы и менее одного месяца после вскрытия водоёма.

Глава 4

ХОЛОДНОВОДНЫЙ ЗООПЛАНКТОН МЕТАЭПИТЕРМИЧЕСКИХ ОЗЁР

4.1. Озеро Белое

К водоёмам метаэпитеpmического класса (Тихомиров, 1982) относятся разнообразные по площади озёра со средней глубиной от 1 до 8 м, имеющие плоскую котловину. К изучаемым водоёмам этого класса относятся крупные озера Белое и Кубенское Вологодской области¹⁾. Белое почти округлой формы (46 км длина и 33 км ширина); Кубенское имеет вытянутую форму, длина 100 км, ширина 20 км.

Средняя глубина оз. Белое 4.1 м, наибольшая 6.3 м. Ледостав на озере происходит обычно 16–25 ноября (ранняя дата 16 октября, самая поздняя 14 декабря). Средняя продолжительность ледоставного периода 169 сут. (минимальная — 141, максимальная — 199 сут.). В зимний (подлёдный) период обычно наблюдается обратная температурная стратификация; в наиболее глубоких местах (5 м) отмечается прогрев до 2.8–3.7; 4 °C (Современное состояние ..., 2002). Благодаря открытости озера ветрам всех направлений, снег перемещается, и толщина его на льду различна.

В середине марта 1977 г. была произведена температурная съёмка и сбор зоопланктона на разрезе г. Белозёрск – пос. Липин Бор через центр озера (рис. 4). Везде отмечалась обратная температурная (°C) стратификация и значительный прогрев до нижней кромки льда:

Глубина, м	№ станции				
	1	2	3	4	5
0	0	0.2	0.1	0.3	0.3
1	0.1	0.5	0.3	0.4	0.5
2	0.6	1.0	0.6	1.2	1.4
3	1.8	1.8	1.4	2.5	2.8
4	1.8	2.9	2.4	4.4	3.8
5	-	3.7	2.8	-	3.8

¹⁾ Белое озеро относится к бассейну верхней Волги; Кубенское — единственное из изученных озёр принадлежит бассейну Северной Двины.

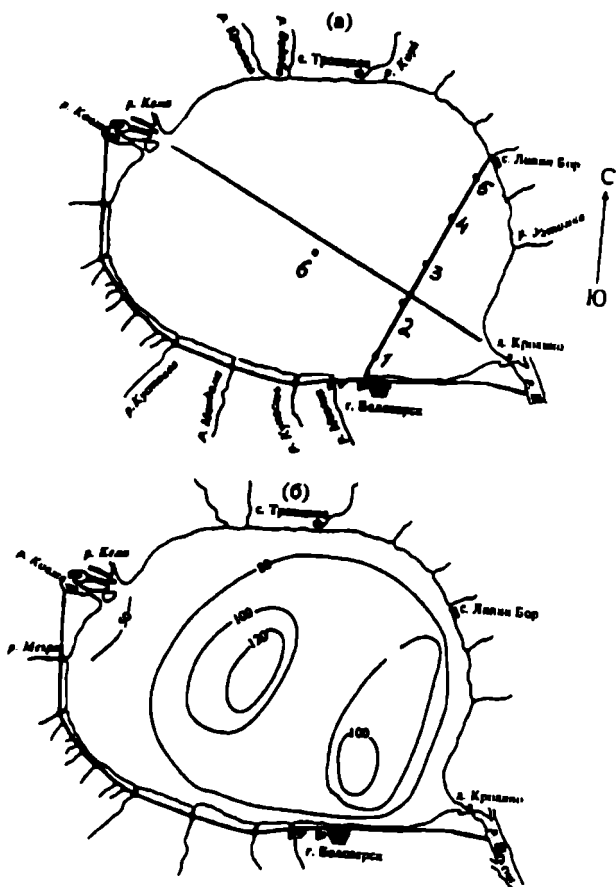


Рис. 4. Основные разрезы и станции на оз. Белом в период исследований с 1977 по 2001 гг. (а) и прозрачность воды в июле 1987 г. (б).

Зоопланктон оказался разнообразен, но количественно небогат вследствие низких пищевых ресурсов. Илы озера бедны органическим веществом (около 4%). Подледные наблюдения в этот же период альгологов за развитием фитопланктона показали присутствие *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus maximus*.

Суммарная биомасса фитопланктона не превышала 0.2 г/м^3 (Современное состояние ..., 2002).

В зоопланктоне присутствовали все группы беспозвоночных (N — численность; B — биомасса):

Виды, стадии	№ станции				
	1, N	2, N	3, N	4, N	5, N
<i>Kellicottia longispina</i>	0.1	0.1	-	-	0.3
<i>Keratella quadrata</i>	-	0.05	-	0.5	-
Nauplius	0.65	0.05	-	0.4	0.4
Copepodit <i>Cyclops kolensis</i>	-	0.05	0.3	0.25	0.1
<i>Cyclops kolensis</i>	-	-	0.1	-	0.15
<i>Acanthocyclops</i> sp.	0.05	-	-	-	-
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	-	-	0.2	0.35	-
<i>Cyclops vicinus</i>	-	-	-	0.1	-
<i>Daphnia longispina</i>	-	-	0.05	-	-
<i>Daphnia longiremis</i>	0.05	0.75	0.25	0.3	-
Общая: N, тыс. экз./м ³	0.85	1.0	0.9	1.9	0.95
B, г/м ³	0.03	0.02	0.05	0.06	0.1

Примечание. «-» — отсутствие организмов здесь и далее в выводах и таблицах.

Повторно исследования на оз. Белом были произведены в те же сроки (середина марта) в 1981 г. на том же разрезе Белозерск — Липин Бор через центральную ось озера, а также взята станция в наибольшей глубине против пос. Мазкса (ст. 6). Толщина льда была обычной 68–85 см, но снег был сильно уплотнён.

Температура (°C) на озере в марте 1981 г. несколько отличалась от той, что наблюдалась в 1977 г., была ниже, особенно на станциях № 2–5:

Глубина, м	№ станции				
	1	2	3	4	5
0	0	0	0	0	0
1	0.1	0	0.2	0.1	0
2	0.2	0.1	0.2	0.15	0
3	0.3	0.9	0.2	0.2	0.25
4	2.3	1.7	0.2	-	1.5
5 (дно)	3.0	-	-	-	3.0

Состав зимнего сообщества был шире, и количество зоопланктона (среднее для толщи воды) выше, чем в марте 1977 г. Однако ракообразные практически отсутствовали:

Виды, стадии	№ станции				
	1	3	4	5	6
<i>Kellicottia longispina</i>	3.0	1.8	-	2.3	1.1
<i>Keratella quadrata</i>	-	-	-	0.15	0.1
<i>K. hiemalis</i>	0.25	-	0.2	0.2	1.0
<i>K. cochlearis macracantha</i>	8.8	7.2	2.8	8.2	1.3
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.1	-	-	0.1	0.1
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.28	1.4	1.6	0.2	1.0
<i>S. grandis</i>	-	0.8	0.2	-	0.3
<i>Notholca squamula</i>	-	-	-	0.05	0.1
<i>Filinia longiseta</i>	-	-	-	-	0.2
Nauplius	1.9	0.2	-	0.6	1.6
Общие: $N, \text{ тыс. экз./м}^3$	<u>14.6</u>	<u>11.4</u>	<u>4.8</u>	<u>11.7</u>	<u>6.8</u>
$B, \text{ г/м}^3$	0.15	0.004	0.003	0.005	0.007

Вертикальное распределение зоопланктона в подледный период в мелководном Белом озере изучалось впервые. Особый интерес наблюдения такого рода имеют с точки зрения стабильности среды — уникальных условий зимой. В период открытой воды в озере, подверженном постоянному ветровому воздействию, наблюдается перемешивание водной среды от поверхности до донных отложений. В оз. Белом влияние взмучивания донных осадков вызывает быструю и массовую гибель летом крупных, нежных планктонных форм, таких как *Conochilus hippocrepis*, *Diaphanosoma*, *Limnosida*, крупных дафний. После сильного шторма количество зоопланктеров уменьшается на 2–3 порядка (Смирнова и др., 1981; Николаев, Ривьер, 1978).

Была поставлена задача, проследить вертикальное распределение зоопланктона подо льдом при отсутствии перемешивания, при температурной стратификации (от 0 до 3.0 °C) и содержании кислорода от 12.2 до 8.2 мг/л.

Сбор количественных проб через каждый метр на максимальной глубиной (5 м) станции не выявил каких-то изменений распределения по вертикали массовых доминирующих видов как на ст. 2, так и на ст. 6 (тыс. экз./м³):

Виды	Центр озера против г. Белозерска, ст. 2				Ст. 6, центр озера против пос. Ма- экса			
	Глубина, м				Глубина, м			
	1	2	3	4.5	1	2	3	4
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	6.4	10.0	8.2	10.6	6.8	10.2	11.0	4.6
<i>K. hiemalis</i>	0.4	0.4	-	0.2	0.4	0.4	0.2	0.2
<i>Kellicottia longispina</i>	2.2	2.6	5.2	2.0	2.2	3.4	1.4	2.2
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	-	0.2	0.2	-	0.2	-	-	0.2
<i>Synchaeta oblonga</i>	-	0.2	0.2	-	0.2	-	-	-
<i>S. grandis</i>	-	-	0.4	0.2	0.4	-	-	0.2
<i>Notholca squamula</i>	-	-	-	-	-	-	0.2	-
Nauplius	1.2	0.6	0.3	2.8	1.0	-	-	-
<i>Cyclops kolensis</i> + Cope- podit	-	-	0.2	-	-	-	0.6	0.6

Во всей толще воды доминировала *K. cochlearis macracantha*, несколько менее было *Kellicottia*. Максимальная численность *K. c. macracantha* во всей толще воды была одинаковой 35–31.6 тыс. экз./м³, это соизмеримо с тем, что наблюдается весной. Малочисленные циклопы держались вблизи дна.

Кроме количественных сборов (батометром 5 л) был получен материал большой сетью (диаметр входного отверстия 48 см, газ № 76) от дна до поверхности на этих же станциях (станции 2 и 6). Список криофильных видов расширился до 13; были обнаружены также некоторые виды, пребывающие в стадии диапаузы, либо зимующие в иловых отложениях, взмучиваемых при работе сетью (табл. 4.1).

Единичными экземплярами были обнаружены виды обычные на тех же станциях в период исследований 1977 г. — *Daphnia longiremis* и *Cyclops kolensis*. В 1981 г. вспышка массового развития была отмечена для коловраток: *Keratella cochlearis macracantha* и *Kellicottia longispina* — типичных видов зимнего зоопланктона оз. Плещеево, встречающихся там ежегодно.

В оз. Выртсъярв (Эстония) в холодное время с октября по апрель встречается типичная *Keratella cochlearis*, которую авторы (Virto et al., 2009) относят более к эвритермным видам, чем к холодолюбивым (*K. hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera* и *Filinia*

terminalis). *K. cochlearis* потребляет мелкие детритные частицы (< 5мм), бактерий и мелких флаголлат (Arndt, 1993).

Таблица 4.1. Видовой состав и соотношение видов зоопланктона 18–20 марта 1981 г. в центре оз. Белое (в %)

Виды	Станции	
	2	6
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	38.8	72.9
<i>Kellicottia longispina</i>	28.6	5.8
<i>Notholca cinetura</i>	1.5	-
<i>Keratella hiemalis</i>	1.6	0.9
<i>K. quadrata</i>	-	0.9
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.8	1.8
<i>S. grandis</i>	0.8	-
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	-	4.6
<i>Filinia terminalis</i>	-	0.9
Nauplius	20.8	3.7
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	-	0.9
<i>C. vicinus</i> Copepodit	-	0.9
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	-	0.9
<i>Daphnia longiremis</i>	1.6	0.9
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Copepodit	3.1	2.8
<i>M. leuckarti</i>	-	0.9
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	0.8	-
<i>Acanthocyclops</i> Copepodit	0.8	-
<i>Diacyclops</i> sp.	-	0.9
<i>Illicriptus</i> sp.	0.8	0.9

В подлёдный период, когда прозрачность в Белом озере увеличивается в 3–5 раз, детрит, естественно, оседает на дно. Белое озеро в период открытой воды отличается высокой численностью бактериопланктона, до 3–3.5 млн. кл./мл, в среднем — 2 млн. кл./мл (VII–VIII 1974–1976 гг.). При ветровом взмучивании число бактерий увеличивается до 7.5 млн. кл./мл в прибрежной зоне. Естественно, подо льдом количество взвеси минимально, снижается и количество микроорганизмов; в центре озера в марте 1973 г. бактерий было 0.4–0.47, в среднем — 0.42 млн. кл./мл (Александрова, 1981).

Общая численность бактерий в оз. Белом изучалась в марте 1981 г. совместно со сбором зоопланктона. Вблизи берега (гл. 4 м) число клеток составляло 0.48 млн. кл./мл, в центральных участках (гл. 5.5 м) в толще воды было 0.35–0.38 млн. кл./мл, в придонном слое — 0.62 млн. кл./мл (Ривьер, 1986). Подлёдные наблюдения за фитопланктоном в 1981 г. не производились, но по обильному развитию *Keratella cochlearis macracantha* прилёдное развитие фитопланктона должно было иметь место, поскольку значительная численность всех коловраток до 50 тыс. экз./м³ может быть связана только с появлением пищевых объектов — водорослей.

На оз. Белом 7–8 мая 1978 г. был произведен сбор материала по зоопланктону по разрезу исток р. Шексны — устье р. Ковжи. Сбор материала был возможен только по судовому ходу, через разрушенный ледоколом лёд. Пробы брались на ходу судна ($V \approx 5$ км/час) из-под винта, объём пробы 50 л. При движении судна прослеживалось взмучивание донных осадков, поэтому можно предположить, что облавливалась большая часть толщи воды. Глубина по судовому ходу колеблется от 3.5 до 5 м. Температура воды в период наблюдений увеличивалась от истоков Шексны до устья Ковжи с 1.7 до 2.75 °С, причём в центре озера наблюдались даже признаки прямой стратификации: поверхность — 2.5 °С, дно — 1.7 °С. Однако температура толщи воды была ниже, чем в подлёдный период.

Зоопланктон оказался разнообразным, но значительно беднее количественно, чем в марте 1981 г. Среди коловраток встречены (тыс. экз./м³): *Keratella cochlearis* — 0.2; *K. quadrata* — 1.0; *Kellicottia longispina* — 0.15; *Polyarthra dolychoptera* — 0.02; *Synchaeta pectinata* — 0.28; *Asplanchna priodontha* — 0.15; *Filinia longiseta* — 0.15. Самый разнообразный и развивающийся зоопланктон регистрировался в центре озера при температуре поверхность–дно 2.5–1.7 °С. Кроме пяти видов коловраток, численностью 0.65 тыс. экз./м³, было гораздо больше ракообразных (4.8 тыс. экз./м³ и биомасса — 0.08 г/м³). Начиналось размножение *Cyclops kolensis*, появились зрелые самцы, самки с яйцевыми мешками. Интенсивно размножался *Eudiaptomus gracilis*. Его популяция состояла из копеподитов V стадии — 7.5%, самцов — 57.5%, самок без яиц — 7.5% и самок с яйцевыми мешками

— 27.5%; появилась молодь *Daphnia longispina*. Такое быстрое развитие *Eudiaptomus* при температуре около 2 °С характеризует популяцию диаптомуса в оз. Белом как криофильную.

Особенности среды и зоопланктон оз. Белого были исследованы в июле 1987 и июне 2001 гг. Был произведён сравнительный анализ состава зоопланктона за все годы исследований (Ривьер, Литвинов, 2006). Общее число криофильных видов, выявленных в 1977, 1978 и 1981 гг. составило среди коловраток 17, веслоногих — 5, ветвистоусых — 4 вида. В начале июня 2001 г. температура в озере была около 15–17 °С, в июле 1987 г. в связи с похолоданием не превышала 13 °С. Среди холодолюбивых коловраток единичными экземплярами в июне 2001 г. встречено 5 видов, в июле 1987 г. — 3 вида. Среди ракообразных в течение всего периода исследований встречался *Eudiaptomus gracilis* и *Cyclops vicinus*; *C. kolensis* обнаружен единичными экземплярами в июне 2001 г. Из ветвистоусых присутствовали *Daphnia cristata* и единичными экземплярами — *D. longiremis*.

Таким образом, в оз. Белое развитие криофильного зоопланктона подо льдом не лимитируется температурой и содержанием кислорода. Эти параметры среды благоприятны в течение всей зимы. Подо льдом зоопланктон разнообразен, насчитывает около 25 видов, но численность его невелика и возрастает лишь в конце ледостава при увеличении проникновения света под лёд. Интенсивное размножение холодолюбивых коловраток зимой не может происходить за счет детрита и бактериопланктона при стабильности среды и малой численности микроорганизмов.

После вскрытия водоёма, при наличии лишь отдельных участков открытой воды, при температуре ниже, чем зимой, зоопланктон и, особенно веслоногие, развиваются быстро и приступают к размножению при 1.7–2.5 °С.

В июне–июле при температуре 13–17 °С в зоопланктоне ещё присутствуют, доживают около 8–10 видов холодноводных зоопланктеров, что характерно только для холодных погодных условий в начале лета.

4.2. Озеро Кубенское

Озеро Кубенское относится к метазпитермическим озёрам. Его уровень регулируется плотиной «Знаменитой», построенной в 7.5 км от истока р. Сухоны. Озеро мелководно, на 30% зарастает высшей водной растительностью. Ледостав длится 120–150 дней. Озеро характеризуется внутригодовыми колебаниями уровня воды на 3.5 м; летом его глубины до 4–5 м; зимой около 2 м. Весной при таянии снега поверхность темнеет, в это время наблюдается минимальный уровень воды, и лёд по побережью ложится на дно. Площадь озера при этом сокращается на 21%. Глубины озера зимой минимальны — до 2–2.5 м. Падение уровня зимой резко изменяет экологические условия зимних и зимующих видов (Озеро Кубенское, 1977). 83% площади озера (262 км²) занято бедным органическим веществом (5–8%), иловыми отложениями и только 66 км² — более богатыми илами содержащими до 10% органического вещества (Бакастов, 1966).

По продольной оси озера (март 1983 г.) придонная температура на глубине 1 м составляла около 1 °С, однако непосредственно подо льдом отмечались величины 0.4–0.5 °С. В более глубоких местах у дна (20 марта 1975 г.) регистрировалось 2.5–2.9 °С; уже на глубине 1 м — температура достигала 1.8–2.1 °С. Это определяется большим теплозапасом грунтов озера даже в конце зимы. На глубине ила 6–8 м температура обычно достигает 7–8 °С (Озеро Кубенское, 1977). Данных по содержанию кислорода в отдельные периоды 1973–1975 гг. не имеется. При исследовании озера 25–26 марта 1983 г. температурный режим был обычным: на глубине 1.2 м у дна было — 1.4 °С, ближе к центру озера на глубине 2.0 м — 1.9 °С; холодный изотермический слой не был выражен. Отсутствие полного выхолаживания такой небольшой толщи воды зимой (гл. 2–2.5 м) — свидетельство отдачи тепла мощными илами. Из-за падения уровня цветность была 80° по поперечному разрезу. Кислородный режим зимой 1983 г. был менее благоприятен, чем в оз. Белом. Содержание кислорода было невелико и мало изменялось; при промере через 0.5 м оно составляло от поверхности до дна: 1.75–1.35; 1.3–1.1 мг/л. При разнице температуры у поверхности 0 °С, у дна — 1.4 °С; пробы зоопланктона брались раздельно. Зоо-

планктон оказался бедным, основная масса коловраток размножалась у нижней кромки льда (тыс. экз./м²):

Виды	Ст. 1, гл. 1.2 м		Ст. 2, гл. 2 м	
	пов.	дно	пов.	дно
<i>Keratella cochlearis</i>	0.4	0.2	0.5	0.1
<i>K. quadrata</i>	0.7	-	-	0.2
<i>Kellicottia longispina</i>	0.3	-	-	-
<i>Notholca cinetura</i>	0.6	0.2	0.2	-
<i>N. squamula</i>	0.6	-	-	-
<i>Synchaeta oblonga</i>	3.8	-	0.4	-
<i>S. verrucosa</i>	0.9	-	-	-
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	-	-	0.1	-
Nauplius	0.1	-	0.3	0.6
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	-	0.5	0.2	0.1
<i>Mesocyclops</i> Copepodit	-	0.5	-	-
Общие: $N, \text{ тыс. экз./м}^3$	<u>7.4</u>	<u>1.4</u>	<u>1.7</u>	<u>1.0</u>
$B, \text{ г/м}^3$	0.01	0.02	0.006	0.01

Холодноводный комплекс в оз. Кубенском был выделен И.И. Николаевым (1977) в период ранневесенних исследований озера 7 мая 1974 г. при температуре воды 5–10 °С, когда озеро ещё не полностью освободилось ото льда. В планктоне были обнаружены криофильные коловратки р. *Notholca*: *N. acuminata*, *N. squamula*, *N. foliacea* и *N. labis*. Кроме них в планктоне присутствовали холодолюбивые виды: *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella cochlearis macracantha*, *K. hiemalis*.

Исследования последнего десятилетия подтвердили присутствие в озере представителей р. *Notholca*. Однако появившийся в оз. Кубенском *Cyclops scutifer* нельзя расценивать в качестве вида, включившегося в зоопланктоценоз мелководного, эпитермического озера. Видимо, имеет место вынос особей *C. scutifer* из оз. Сиверского по Северо-Двинской системе (Думнич, 2001).

К озёрам метазпитермического типа можно отнести и оз. Зауломское, расположенное на Северо-Двинской водной системе. Длина озера около 2 км, глубина в центре 5.5 м. Параметры среды и зоопланктона озера были исследованы 23–24 марта 1983 г. Толщина льда была около 50 см. Несмотря на значительную глубину, толща воды была слабо прогрета, у дна на глубине

5.5 м всего 1.5 °С; на станции с глубиной 2.5 м у дна было 1.3 °С. Однако положительные температуры начинались уже на 1 м от льда — 0.3–0.4 °С.

Кислород присутствовал над глубиной 2.5 м от поверхности до дна, его значения были: 6.4–6.3 мг/л. Над глубиной 5 м у поверхности было 6.4 мг/л, в придонном слое регистрировалось понижение до 3.2 мг/л; цветность воды в оз. Зауломском 35–40°.

Зоопланктон оказался разнообразен и обилен, он был взят батометром на каждом метре в верхних 0–2.5 м и в нижних слоях 3–5 м. Особенно многочисленной оказалась популяция *Eudiaptomus gracilis*; присутствовал *Cyclops kolensis*; среди коловраток доминировала *Keratella quadrata*. Большое разнообразие коловраток, относительное их обилие (тыс. экз./м³) и значительные величины биомассы выделяют оз. Зауломское среди изученных озёр такого типа:

Виды	Ст. 1		Ст. 2
	0–2.5 м	3–5 м	2 м, вся толща воды
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	2.7	1.7	0.4
<i>K. quadrata</i>	7.6	4.0	0.6
<i>K. hiemalis</i>	0.7	0.6	0.2
<i>Kellicottia longispina</i>	1.1	0.5	0.3
<i>Notholca cinetura</i>	0.2	0.1	-
<i>Synchaeta oblonga</i>	1.1	0.3	1.5
<i>S. verrucosa</i>	-	0.4	0.1
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.1	0.5	-
<i>Filinia major</i>	-	0.3	0.1
<i>Asplanchna priodonta</i>	-	-	0.1
Nauplius	2.5	4.2	1.6
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	8.1	2.3	0.3
<i>E. gracilis</i>	0.7	0.1	-
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	-	0.6	0.3
<i>C. kolensis</i>	0.4	0.1	-
Общие: $N, \text{ тыс. экз./м}^3$	<u>25.2</u>	<u>15.8</u>	<u>5.5</u>
$B, \text{ г/м}^3$	0.563	0.22	0.046

Структура популяций доминирующих видов *E. gracilis* и *C. kolensis* отражали начавшийся период размножения. Среди *Eudiaptomus* было: копеподитов III–IV-й стадии — 93.8%, сам-

цов — 0.9%, самок с яйцевыми мешками — 5.3%. Присутствие в популяции копеподитов III-й стадии и наличие самок с яйцевыми мешками, а также общее большое количество молоди всех возрастов — свидетельство того, что популяция размножалась всего зиму. Численность её достаточна (около 11 тыс. экз./м³), чтобы после вскрытия водоёма приступить к более активному размножению и образовать весенний, первый пик численности. Как показано исследованиями на других водоёмах, от состояния популяций диаптомусов в конце подледного периода зависит их развитие и обилие в период открытой воды (Ривьер, 1986; Салахутдинов, 1986, 2003). А.Н. Салахутдинов (2003) считает, что «потенциальный уровень развития *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides* во многом определяется характером их развития подо льдом. В незаморзных озёрах диаптомусы в течение зимы растут, и к весне в планктоне встречаются только их взрослые особи». Популяция *C. kolensis* была малочисленнее, но тоже развивалась, в ней появились: зрелые самцы (9.1%), самки (18.2%), копеподитов было — 72.7%.

Таким образом, в изученных водоёмах метазпитермического типа холодолюбивый зоопланктон присутствует всю зиму, не образуя каких-то скоплений в толще воды. Его развитие не лимитируется температурой и кислородным режимом. Исследованные водоёмы обладают длительным подлёдным периодом, толстым льдом и снежным покровом. Однако водоёмы подвержены воздействию сильных ветров, снег перемещается и уплотняется. В самом начале прохождения солнечной инсоляции в воду, в марте наблюдаются вспышки развития *Keratella cochlearis macracantha* и *K. quadrata*. В этих озёрах присутствуют *Eudiaptomus gracilis* и *Cyclops kolensis*, которые уже в период вскрытия водоёма приступают к энергичному размножению. Зимние популяции дафний в этих мелководных водоёмах развиты слабо из-за отсутствия пищевого субстрата.

Глава 5

ХОЛОДОЛЮБИВЫЙ ЗООПЛАНКТОН В ОЗЁРАХ МЕТАГИПОТЕРМИЧЕСКОГО КЛАССА

Это разнообразные по площади озера, глубиной до 25–40 м и хорошо выраженной котловиной, глубоко врезанной, не подверженной воздействию ветра (Тихомиров, 1982). Озёра характеризуются четким в течение лета и начала осени разделением водной толщи на эпи-, мета- и гипolimнион. Температура гипolimниона в течение всего года (включая осеннее и весеннее перемешивание) изменяется в среднем от 4 до 8–10 °С, тогда как эпилимниона — от 0 до 27 °С. Холодноводный комплекс в таких озёрах существует круглогодично: зимой населяя всю толщу воды, летом опускаясь в гипolimнион. Развитие этого комплекса летом угнетается образованием дефицита кислорода в придонных слоях, распространением его вверх, а также жаркой штилевой погодой с прогревом эпи- и металимниона, а это сужает экологическую нишу холодолюбивых видов. Уровень развития, успешное функционирование криофильного комплекса зимой ограничивается длительным периодом ледообразования, поздним замерзанием водоёма, выхолаживанием толщи воды и донных отложений, в результате чего не образуется оксиклин, тормозятся и нарушаются бактериальные процессы, пищевой субстрат зоопланктона оказывается обеднённым.

К озёрам метагипотермического класса в бассейне Верхней Волги относятся: Слободской плёс оз. Селигер, озёра Бородаевское, Сиверское, Плещеево и Выдогощ. Озёра значительно различаются степенью эвтрофирования и антропогенного загрязнения: от олиго-мезотрофных — Слободской плёс оз. Селигер и оз. Бородаевское, мезотрофных — озёра Сиверское и Плещеево, до эвтрофного оз. Выдогощ. Такая оценка озёр основана на многолетних исследованиях их среды и биоты в связи с изучением трассы переброски стока северных рек, в период разработки проекта «Экологическая безопасность России», а также в связи с комплексными исследованиями озёр: Бородаевского, Сиверского и Плещеево как уникальных водоёмов, входящих в национальные парки «Русский Север» и «Озеро Плещеево» (Экологи-

ческие исследования водоёмов ..., 1982; Экосистема озера Плещеево, 1983).

Следует отметить, что все эти озёра (кроме оз. Выдогош) окружены древними, знаменитыми монастырями — оплотами русской государственности, культуры и ремёсел на Севере России. Эстетическое восприятие ландшафта, свободная, темная, хорошо отражающая берега поверхность глубоководного озера, воспринималась, как необходимая и естественная составляющая для создания полной картины природного пейзажа и величавой средневековой архитектуры. В настоящее время вхождение озёр Сиверское, Бородаевское и Плещеево в национальные парки — основа для организации мониторинга качества их водной среды.

5.1. Озеро Селигер

В дальнейшем холодолюбивый зоопланктон рассматривается в зависимости от степени антропогенного эвтрофирования и загрязнения этих глубоких стратифицированных озёр, на берегах которых расположены города и посёлки.

Глубоководный Слободской плес оз. Селигер, на берегу которого расположен г. Осташков, входит совместно с мелководным Весецким плёсом в сложную озёрную систему Селигера. Она насчитывает 19 плёсов и 13 островов, один из немногих крупных островов — Городомля (Цыганов, Жеренков, 2011).

Криофильный зоопланктон озера изучался в середине марта 1985 г. на двух глубоководных станциях в 0.5 км от Осташкова (ст. 1, гл. 10 м) и между островами Хачин и Городомля (ст. 2, гл. 16 м). Толщина льда на обеих станциях была около 70 см, прозрачность на ст. 1 — 340 см, ст. 2 — 400 см. Температурный, кислородный режим и зоопланктон представлены в таблицах 5.1. и 5.2.

Анализируя состояние среды в Слободском плёсе в марте 1985 г. следует отметить, что плёс отличался высокой прозрачностью, хорошим кислородным режимом, значительным количеством взвешенного вещества и развитием коловраток во всей толще воды.

Таблица 5.1. Факторы среды, состав и количество (тыс. экз./м³) зоопланктона в Слободском плёсе оз. Селигер (ст. 1) в марте 1985 г.

Показатели	Глубина, м									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Температура, °С	0	0.4	0.7	0.8	1.0	1.1	1.2	1.3	1.7	2.5
O ₂ , мг/л	10.2		9.3		10.2		9.0		10.2	
<i>Keratella</i>	1)	1.6			3.15		3.3		1.95	
<i>quadrata</i>										
<i>K. cochlearis</i>		0.6			0.75		1.35		0.9	
<i>K. hiemalis</i>		0.45			0.3		0.6		0.3	
<i>Synchaeta</i>										
<i>oblonga</i>		1.5			0.15		0		0.15	
<i>S. verrucosa</i>		0			0		0.3		0.75	
<i>Polyarthra</i>										
<i>dolichoptera</i>		0			0		0.3		0.3	
<i>Notholca cinetura</i>		0			0		0.15		0	
<i>Filinia terminalis</i>		0			0		0		0.15	
<i>Kellicottia</i>										
<i>longispina</i>		1.05			0.45		1.2		0.15	
<i>Asplanchna</i>										
<i>priodonta</i>		0			0		0.15		0.15	
<i>Nauplius</i>		1.05			0.45		0.3		2.5	
<i>Bosmina</i>										
<i>longirostris</i>		0			0		0		0.6	
<u>N, тыс. экз./м³</u>		<u>7.9</u>			<u>5.5</u>		<u>7.6</u>		<u>7.95</u>	
<u>B, г/м³</u>		<u>0.01</u>			<u>0.003</u>		<u>0.01</u>		<u>0.04</u>	

Примечание. 1) пустые клетки — отсутствие пробы (табл. 5.1, 5.2).

Плесь представлял собой олиготрофный водоём с подлёдным развивающимся скоплением коловраток, особенно р. *Keratella*. На фильтрах было отмечено присутствие водорослей. Развитию фитопланктона способствовала высокая прозрачность вод озера, малая цветность, а также наличие между городом и о. Городомля расчищенной от снега широкой автомобильной трассы. В качественной пробе, взятой под дорогой, отмечалось присутствие зелёных и синезелёных водорослей, что соответствовало взвеси на фильтре, взятом непосредственно под лёдом. Подлёдное развитие коловраток после таяния снега на льду и появления фитопланктона у нижней кромки льда было

прослежено неоднократно на Рыбинском водохранилище в ранневесеннее время (Ривьер, 1986, 1987).

Таблица 5.2. Факторы среды и состав зоопланктона в оз. Селигер между островами Хачин и Городомля (ст. 2)

Показатели	Глубина, м														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Температура, °C	0.1	0.6	0.8	0.9	1.0	1.3	1.5	1.6	1.7	1.9	2.0	2.0	2.2	2.4	3.7
O ₂ , мг/л	10.5		10.2		10.0				8.7		6.9		6.0		5.1
<i>Keratella quadrata</i>		4.6			3.5			1.1			1.7			2.6	
<i>K. cochlearis</i>		0.6			0.5			0.2			0.2			0.1	
<i>K. hiemalis</i>		2.4			0.5			0.5			0.1			0.3	
<i>Synchaeta oblonga</i>		2.5			0.1			0.3			0.6			0	
<i>S. verrucosa</i>		0.1			0			0.1			0			0	
<i>Polyarthra dolichoptera</i>		1.2			0.1			0.2			0.1			0	
<i>Notholca cinetura</i>		0			0			0			0			0	
<i>Filinia terminalis</i>		0.6			0.1			0			0			0.2	
<i>Kellicottia longispina</i>		2.8			1.5			0.4			0.5			0.1	
<i>Asplanchna priodonta</i>		0.1			0			0			0			0	
Nauplius		1.6			0.6			3.8			12.7			15.1	
Copepodit		0			0			0			0			0.1	
<i>C. kolensis</i>		0			0			0			0			0.1	
<i>Bosmina longirostris</i>		0			0			0			0			0.1	
$N, \text{тыс. экз./м}^3$		16.5			6.2			6.7			16.5			20.0	
$B, \text{г/м}^3$		0.01			0.004			0.01			0.065			0.09	

Впервые в зимнем водоёме — Слободском плёсе, встречена крупная зимняя коловратка — *Synchaeta verrucosa*. На более глубокой станции (табл. 5.2), находящейся вблизи дороги, скопление коловраток подо льдом было значительно большим по численности: преобладали также виды р. *Keratella*. *K. quadrata* активно размножалась, почти все особи имели яйца. В качественной пробе, взятой на этой станции, обнаружены отдельные особи *Cyclops kolensis*, среди них самки с яйцевыми мешками. Низкая численность циклопов всего 100 экз./м³ не соответствует количеству науплиев этого вида в придонном слое (15 тыс. экз./м³). Видимо, размножающаяся популяция *C. kolensis* была

сосредоточена у самого дна и не попала в зону нашего обследования.

5.2. Озеро Бородаевское

Озеро Бородаевское — небольшое по размерам (1.54 км^2), но обладающее глубокой котловиной (до 20 м) и относительно малой ($\approx 0.2\%$ озера) площадью заросшего мелководья. Свал котловины озера представляет собой продолжение крутого склона холма, на котором стоит монастырь, что служит одним из условий ослабления ветрового перемешивания и устойчивости летней стратификации. Наибольшая глубина находится в 300 м от берега; диаметр котловины около 800 м. Из озера вытекает р. Бородава, которая впадает в р. Шексну.

Таким образом, оз. Бородаевское принадлежит бассейну Верхней Волги. Воды озера отличаются пониженным рН и высокой прозрачностью; летом 240–220 см, зимой 520–500 см. Уникальность оз. Бородаевского заключается в присутствии в его экосистеме *Limnocalanus macrurus* и *Cyclops abyssorum* — реликтовых видов, населяющих Онежское и Ладожское озёра; размеры этих озёр несопоставимы. Так же, как в Бородаевском озере, в Онежском эти виды живут круглогодично, населяя летом холодный гипolimнион (Николаев, 1972а, 1972б; Николаев, 1977).

Изучение среды оз. Бородаевского и его зоопланктона началось в конце марта 1983 г. Толщина льда была 48 см, снег почти растаял, прозрачность — 520 см. Сбор материала был произведён в самой котловине (ст. 1, гл. 20 м) и на свале котловины (ст. 2, гл. 5.5 м). Измерялась температура на каждом метре; содержание кислорода определялось по вертикали через 4 м, одновременно брались пробы зоопланктона (табл. 5.3).

Рассматривая вертикальное распределение зоопланктона можно заметить поверхностное скопление коловраток; их в слое (0–5 м) — 10 видов, численностью $6.9 \text{ тыс. экз./м}^3$. Только в поверхностном слое сосредоточены *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *K. hiemalis*, *Synchaeta verrucosa*, *S. oblonga*, а также *A. priodonta*, потребляющая в основном *K. cochlearis*. В остальной толще воды коловраток уже меньше — около $3.0 \text{ тыс. экз./м}^3$;

здесь более многочислен только *Conochiloides natans*. Ветвистосые встречены глубже 10 м, среди них у дна в заметном количестве обнаружены *D. cristata* и *B. longirostris*.

Таблица 5.3. Факторы среды, видовой состав и количество зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Бородаевском (24 III 1983 г., ст. 1)

Факторы среды и зоопланктон	Глубина, м			
	0-5	6-10	11-15	16-19
Температура, °C	0-1.1	1.2-1.4	1.5-1.6	1.7-2.0
O ₂ , мг/л	12.0	9.6	9.2	6.8
<i>Keratella cochlearis</i>	1.1	0.5	0	0.5
<i>K. hiemalis</i>	0.3	0.1	0.5	
<i>K. quadrata</i>	1.8	0.7	0.5	
<i>Kellicottia</i>	1.1	0.7	0.2	0.1
<i>Filinia major</i>	0.2	0.6	1.3	
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.4	0	0	0.7
<i>Conochiloides natans</i>	0.3	0.2	0.1	0.7
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.5			
<i>S. verrucosa</i>	1.2	0.1	0.2	
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.4	0.1	0.1	0.2
Nauplius	0.4		0.7	2.3
<i>Cyclops kolensis</i>	¹⁾		0.1	1.7
<i>C. kolensis</i> Copepodit		0.5	0.7	9.7
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	0.2	0.6	8.2	23.7
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit				0.7
<i>Daphnia galeata</i>				0.5
<i>D. cristata</i>			0.3	2.9
<i>Bosmina longirostris</i>			0.9	2.5
Общие: <u>N, тыс. экз./м³</u>	<u>7.5</u>	<u>4.1</u>	<u>13.8</u>	<u>47.0</u>
<u>B, г/м³</u>	<u>0.077</u>	<u>0.08</u>	<u>0.83</u>	<u>3.084</u>

Примечание. ¹⁾ пустые клетки — отсутствие вида.

Копеподы все сосредоточены глубже 15 м. Особи *Eudiaptomus* встречены в слое 11–15 м — 8.2 тыс. экз./м³, тогда как в придонном 3-х метровом слое обнаружено их скопление — 24.4 тыс. экз./м³ с биомассой — 2.31 г/м³. Здесь же, вблизи дна, регистрировались копеподиты IV стадии *Cyclops kolensis* численностью вместе с взрослыми особями — 11.4 тыс. экз./м³ и биомассой — 0.38 г/м³. Состояние популяций *E. graciloides* и *C. kolensis* было различным: диаптомус представлен на 97% по-

ловозрелыми рачками. Среди половозрелых самок около 50% имели яйцевые мешки; в среднем по 7 яиц у одной яйценосной самки. Популяция кольского циклопа на 83.6% состояла из копеподитов IV стадии; половозрелых самцов было — 8.0%, самок — 8.4%. Самки с яйцевыми мешками не обнаружены.

Кроме глубоководной станции пробы были взяты вблизи берега, на участке с глубиной — 5.5 м. Температура оказалась очень сходной по всей вертикали с той, что наблюдали на глубоководной станции на тех же горизонтах:

Горизонт, м	Температура, °C	
	Гл. 20 м (ст. 1)	Гл. 5.5 м (ст. 2)
1	0.2	0.2
2	0.6	0.6
3	0.9	0.9
4	1.0	1.0
5	1.1	1.1
5.5	-	1.2

Сходным в качественном и количественном отношении в том же горизонте (0–5 м) был и зоопланктон (тыс. экз./м³):

Виды, показатели	Станция	
	2	1
<i>Keratella cochlearis</i>	0.8	1.1
<i>K. hiemalis</i>	0.5	0.3
<i>K. quadrata</i>	0.9	1.8
<i>Kellicottia</i>	0.3	1.1
<i>Filinia maior</i>	1.2	0.2
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.2	0.4
<i>Conochiloides natans</i>	0.4	0.3
<i>Synchaeta oblonga</i>	0	0.5
<i>S. verrucosa</i>	0.3	1.2
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.7	0.4
Nauplius	0.3	0.4
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	0.4	0.2
<u>N, тыс. экз./м³</u>	<u>5.7</u>	<u>7.5</u>
<u>B, г/м³</u>	<u>0.07</u>	<u>0.077</u>

Это связано с очень быстрым нарастанием глубин и, видимо, большой стабильностью водной толщи в котловине, особенно в подледный период.

Таким образом, в марте 1983 г. зоопланктон в оз. Бородаевском был богат и разнообразен. Прогрев толщи воды был невелик, но холодный изотермический слой отсутствовал, дефицита кислорода не наблюдалось, даже вблизи дна на глубине 20.5 м его содержание было 6.8 мг/л. Зоопланктон у поверхности представлен коловратками (10 видов) как над котловиной, так и вблизи берега. Он состоял из криофильных видов (за исключением эвритермных *Kellicottia longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella quadrata*). *Eudiaptomus* был расселён в толще воды глубже 10 м, но скопление образовал, всё же, в придонном слое, где популяция на 97% состояла из половозрелых особей. Только у дна обнаружены копепоиды *Cyclops kolensis*; небольшую часть (около 16%) популяции составляли половозрелые особи. Общая биомасса у дна значительна — более 3 г/м³.

Со вскрытием водоёма ранее, чем *C. kolensis*, приступит к размножению *Eudiaptomus*, как это наблюдается в отдельные годы в Рыбинском водохранилище и в оз. Плещеево (Ривьер, 1987; Столбунова, 2006). Затем до начала июня будут присутствовать в планктоне многочисленные *C. kolensis* — старое и новое поколение. До появления ветвистоусых, диаптомусы и кольский циклоп служат основной пищей рыб (Ривьер, 1987).

В 1983 г. на всех водоёмах бассейна Верхней Волги наблюдался необычайно длительный период ледообразования и слабый подлёдный прогрев водной толщи. Так, в Главном плёсе Рыбинского водохранилища период ледообразования длился 27 суток. На русле р. Мологи (гл. 16 м) в марте максимальная температура у дна была всего 1.1 °C; средняя для толщи воды — 0.3 °C; среднее содержание кислорода — 9.8 мг/л; заморных явлений не наблюдалось (Ривьер, 1987). В этот же срок на оз. Бородаевском максимальная температура (на 16–19 м) была 1.8 °C. Среднее содержание кислорода во всей толще воды было высоким, около 8.8 мг/л; замора в придонном слое не было. Относительно низкие придонные температуры и высокое содержание кислорода отмечено в оз. Зауломском и на оз. Сиверском, обследование которых произведено в конце марта этого же 1983 г. На оз. Сиверском при многократных исследованиях в дальнейшем всегда отмечались заморные явления, особенно выраженные в гипolimнии летом (Ривьер, 19826, 2000a).

Следующая съёмка оз. Бородаевского была проведена через 10 лет, в начале марта 1993 г. Исследование факторов среды, бактерио- и зоопланктона было произведено в иной точке склона котловины с глубиной около 14 м. Зима 1993 г. отличалась большим прогревом всей толщи воды, активными микробиологическими процессами на склоне котловины, что связано с поступлением большого количества остатков макрофитов из мелководий после осенних штормов. Микробиологами изучалось содержание кислорода, метана, интенсивность его окисления, общее количество бактерий (Дзюбан и др., 1998) (табл. 5.4). Зоопланктон был собран на каждом метре глубины (табл. 5.5).

Таблица 5.4. Факторы среды, количество бактерий, образование и окисление метана в оз. Бородаевском 3–4 марта 1993 г. (по: Дзюбан и др., 1998)

Глубина, м	T °C	O ₂ , мг/л	Численность бактерий, млн. кл./мл	Образование CH ₄ ,мкл/(л×сут.)	Окисление CH ₄ , (мкл./л.сут.)
0	0.1	7.8	1.8	0	17.1
1	2.1	7.6	-	0	1.8
2	3.6	6.7	0.6	0	2.1
3	3.7	5.4	-	0	2.0
4	3.9	5.0	0.9	0	2.9
5	4.2	4.6	-	0	1.1
6	4.3	3.8	1.2	0	0.9
7	4.1	2.7	1.4	0	2.0
8	4.1	2.4	2.1	0	0.9
9	3.6	1.1	3.0	0	158
10	4.6	0.8	4.2	979	394
11	5.0	0	2.1	23.500	0
12	5.6	0	5.8	26.350	-
13	5.8	0	6.1	0	-

Исследования оз. Бородаевское в 1993 г. застали озеро в период интенсивного, необычно высокого прогрева (до 4–5 °C) и низкого содержания кислорода в результате активных микробиологических процессов, связанных с образованием и окислением метана.

Таблица 5.5. Вертикальное распределение криофильного зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Бородавском 3-4 марта 1993 г.

Виды, группы	Горизонт, м													
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Keratella cochlearis</i>	0.2	0.4	0.4	0.4	0.4		0.2	0.4	0.4		0.2			
<i>K. K. hiemalis</i>		0.2			0.42	0.2	0.6		0.2					
<i>Kellicottia longispina</i>	1.05	1.7	2.1	1.3	0.6	1.0	1.5	0.8	1.0	0.6	0.4	0.2		
<i>Filinia major</i>	0.4	0.2	0.2	0.8	0.2	0.4	0.84							
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	1.3	0.2		0.2	0.21				0.2					
<i>P. euryptera</i>		0.2												
Nauplius	0.8	8.0	13.5	12.2	11.8	11.37	8.8	11.4	15.8	14.7	2.1	1.5	1.3	
<i>Cyclops kolensis</i>)		0.2	0.2		0.2	0.2	0.2	1.5	6.3	19.0	4.0	1.7	6.3
<i>C. C. kolensis</i> Copepodit							0.2	0.4	0.2	4.2	4.2	0.6	0.8	34.7
<i>C. abyssorum</i>										0.4	3.5	1.0	0.8	0.8
<i>Eudiaptomus graciloides</i>					0.2	0.2		4.2	4.0	8.4	2.1	2.1	0.2	
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit								0.2	0.2					
<i>Daphnia cristata</i>					1.26	0.8		2.1	1.05	5.2	2.9	1.05	1.0	1.0
<i>D. longispina</i>										0.7	0.84		0.2	0.8
<i>D. longiremis</i>										0.9				
<i>Bosmina longirostris</i>	0.2	1.9	4.8	2.7	2.5	2.3	1.26	0.8	2.3	2.1	0.8	0.8	0.6	9.5
Общие: N, тыс. экз./м ³	4.2	12.8	20.8	18.0	16.6	16.6	14.3	20.6	27.5	43.8	36.2	11.37	6.9	54.5
B, г/м ³	0.005	0.3	0.066	0.054	0.05	0.047	0.037	0.44	0.375	1.1	1.9	0.46	0.24	1.5

Примечание. ¹⁾ Пустые клетки - отсутствие вида. То же в табл. 5.7-5.12.

Образование CH_4 наиболее интенсивно шло в самом придонном слое, а окисление — в слое 9–10 м, так называемом оксиклине, где содержание O_2 составляло всего 1.1–0.8 мг/л (табл. 5.4). Эти процессы выделения и окисления метана в значительной степени определяли распределение зоопланктона (табл. 5.5). Подлёдное окисление метана было выражено слабо, здесь было только несколько более высокое содержание бактерий (1.8 млн. кл./мл), тогда как максимум их отмечен в оксиклине (3.0–4.2 млн. кл./мл). Высокое содержание бактерий у дна (до 6 млн. кл./мл) связано со взмучиванием осадков батометром.

Зоопланктон по видовому составу в 1983 и 1993 гг. несколько различался, что связано с более поздними сроками наблюдения в 1983 г., а также более напряженным кислородным режимом и большим прогревом толщи воды в 1993 г.

Исследования 1993 г. происходили почти на месяц раньше, чем в 1983 г. Слой снега на льду препятствовал проникновению света, развитию фитопланктона и коловраток. Отмечена небольшая численность р. *Keratella*, совсем не встречены синхеты, конохилоидес, аспланхна. Во всех горизонтах отмечался круглогодичный вид *Kellicottia longispina*.

Благоприятный кислородный режим в 1983 г. способствовал сохранению, созреванию популяции *E. graciloides* и скоплению диаптомусов вблизи самого дна. В 1993 г. почти вся популяция этого вида расселилась в горизонте 7–9 м, где содержание O_2 было ещё около 3–2 мг/л. Популяция *Cyclops kolensis* разделилась: половозрелые особи держались в слое 9–10 м при низком содержании кислорода около 1 мг/л, тогда как копеподиты IV-й стадии в состоянии диапаузы оказались вблизи дна. Можно предположить, что, как и на оз. Неро, дефицит кислорода тормозит активизацию и развитие копеподитов. Однако, следует отметить, что и в 1983 г. в оз. Бородаевском при оптимальном кислородном режиме популяция *C. kolensis* почти на 84% состояла из незрелых особей IV-й стадии.

В материале, собранном в 1993 г., было впервые обнаружено 23 особи *Cyclops abyssorum*. Циклопы держались глубже 9 м, были сосредоточены на 10 м, но встречены единичными экземплярами до дна. Среди них преобладали половозрелые самки

без яйцевых мешков — 74%, самок с яйцами было 4%, самцов — 2%. Остальная часть популяции — копепоидиты.

В 1983 г. максимальная биомасса всего зоопланктона ($\approx 3.0 \text{ г/м}^3$) регистрировалась в придонном слое, в 1993 г. в связи с замором наибольшая величина отмечена в оксиклине (на 10 м — около 2.0 г/м^3) (рис. 5).

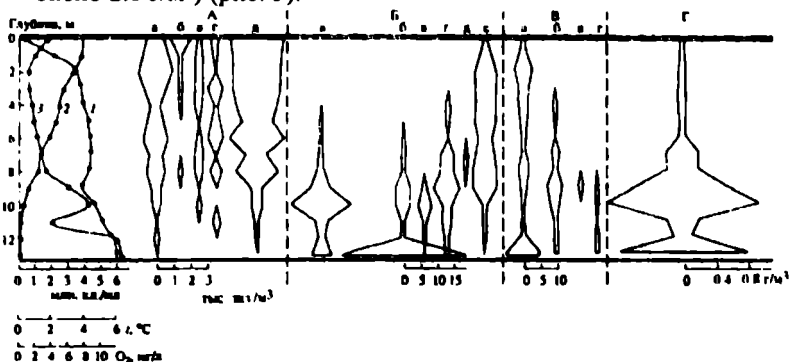


Рис. 5. Вертикальное распределение температуры (1), концентрации кислорода (2), количества бактерий (3) и зоопланктона в оз. Бородаевском 3–4 марта 1993 г. А — коловратки: а — *Kellicottia longispina*, б — *Polyarthra major* + *P. dolichoptera*, в — *Keratella cochlearis*, г — *Filinia major*, д — общая численность коловраток (тыс. экз./м³); Б — копепо-ды: а — *Cyclops kolensis*, б — *C. kolensis* Copepodit, в — *C. abyssorum*, г — *Eudiaptomus graciloides* + *E. gracilis*, д — *Eudiaptomus* Copepodit, е — науплиусы веслоногих; В — ветвистоусые: а — *Bosmina longirostris*, б — *Daphnia cristata*, в — *Daphnia longiremis*, *D. galeata*, Г — общая биомасса (г/м³).

Среди встреченных видов коловраток в марте 1993 г. активно размножались (встречены особи с яйцами) *Kellicottia longispina*, *Filinia major*, среди ветвистоусых — *Daphnia cristata*, *D. longiremis*, *D. galeata*, *Bosmina longirostris* встречена молодь и единичные самки с яйцами. Из веслоногих интенсивно размножались *Eudiaptomus graciloides* и *Cyclops abyssorum*. Численность и структура популяции *E. graciloides* на разных горизонтах была различной. До 11 м глубины преобладали самцы, глубже встречались только самки с яйцевыми мешками (табл. 5.6).

Таблица 5.6. Численность и структура популяций *Eudiaptomus* (в %) в марте 1993 г. на разных горизонтах

Горизонт, м	Численность, тыс. экз./м ³	♂	♀ ¹⁾	♂ ₊
7	4.2	60	25	15
8	4.0	84	10.5	5.5
9	8.4	48.8	48.8	2.4
10	2.1	40	40	20
11	2.1	80	0	20
12	0.2	0	0	100
13	0.6	0	0	100

Примечание. ♀¹⁾ — без яиц; ♀₊ — самки с яйцевыми мешками.

Погружение самок с полными яйцевыми мешками отмечалось нами также у *Cyclops scutifer* в период интенсивного размножения летом в гипolimнионе оз. Сиверского. Видимо, в связи с увеличением веса яйценосной особи, происходит погружение рачка, что имеет черты защитной реакции. Вылупившиеся затем науплии поднимаются в верхние слои. В период наблюдений в 1993 г. науплии *E. graciloides* встречались с горизонта 2–3 м; до глубины 8 м их численность колебалась в пределах 8–12 тыс. экз./м³, а в горизонтах максимальной плотности размножающейся популяции диаптомуса (7–9 м) их численность возрастала до 15–16 тыс. экз./м³. *Cyclops abyssorum*, встреченный в оз. Бородаевском, распределялся в узком горизонте 9–12 м. Основная часть размножающейся части популяции держалась на 10 м (около 3.5 тыс. экз./м³), где 14.3% составляли самцы и столько же самки с яйцевыми мешками; половозрелых самок без яиц было — 71.4%. На горизонте 11 м численность упала (1.05 тыс. экз./м³); популяция состояла из одних самок, среди них яйценосных было — 40%. Выше и ниже (на 9 и 13 м) встречены отдельные копеподиты *C. abyssorum* на IV–V-й стадии.

Последняя съёмка факторов среды и зоопланктона оз. Бородаевского была произведена в аномальную теплую зиму 2008–2009 гг. Становление льда на водоёмах бассейна Верхней Волги произошло лишь во вторую половину декабря, чего не наблюдалось за период исследований с 1976 г. Первые ледовые явления на Рыбинском водохранилище в зиму 2008–2009 гг. наблюдались с 10 ноября, но лёд встал лишь 18 декабря.

Таким образом, период ледообразования длился 38 суток, что на 10 суток более, чем за предыдущий 20-летний период исследований на Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1987).

В период сбора материала на оз. Бородаевском 16–17 февраля 2009 г. толщина льда была менее 30 см, снега — около 40 см над котловиной; в прибрежье лёд был около 20 см. Прозрачность воды была обычной для периода зимней стагнации — 500 см. Холодный изотермический слой отсутствовал. Прогрев толщи воды был аномально низким — 1–1.5 °С. Содержание кислорода уменьшалось лишь глубже 10 м.

Пробы зоопланктона собраны двумя способами: планкто-батометром ($v = 5$ л) через 2 м по вертикали, а также большими сетями ($d = 48$ см и 55 см) с разной ячейей для получения достаточных материалов для рассмотрения состояния популяций. Сбор материала производился сетями с горизонтов 0–5 м, 0–10 м, 0–15 м.

Состав и численность зоопланктона, температура и содержание кислорода представлены в таблице 5.7.

Количество зоопланктона в 2009 г. было необычайно низким, хотя видовой состав оставался обычным для зимнего времени — 11 видов; присутствовали все три группы. Численность же не превышала 10 тыс. экз./м³ и биомасса — 0.44 г/м³. Это было более чем в 5 раз ниже, чем в 1993 г. и объясняется несколькими причинами. При позднем замерзании водоёма при ветровом перемешивании холодной воды погибают особи как криофильных, так и круглогодичных видов. После полного становления льда была полностью выхожена вода и, видимо, грунты. Толща воды медленно прогревалась, сохранились низкие придонные температуры и высокое содержание O₂. В результате тормозились бактериальные процессы, не образовался оксиклин, шло слабое выделение метана и совсем не происходило его окисления в толще воды. Низкие температуры во всей вертикали до дна, отсутствие термо- и оксиклина не способствовало развитию зоопланктона, его росту, созреванию, размножению, образованию скоплений. Небольшое скопление в придонном горизонте отличалось присутствием *Eudiaptomus* и копеподитов *C. kolensis*, а также *D. cristata*.

Таблица 5.7. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в оз. Бородаевском в середине февраля 2009 г.

Горизонт, м	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Температура, °С	0.8	1.0	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.3	1.4	1.4	1.5	1.5
O ₂ , мг/л		11.8				9.62			9.8		4.84					
<i>Keratella</i>					0.4		0.2		0.4							
<i>K. quadrata</i>			0.4		1.0											
<i>Kellicottia</i>							0.2				0.2					
<i>longispina</i>			0.2		0.2		0.2				0.2					
<i>Synchaeta</i>																
<i>oblonga</i>									0.2							
<i>S. verrucosa</i>							0.2							0.2		
<i>Asplanchna</i>													0.2	0.4		
<i>prionota</i>			0.2		0.4				0.4		0.1		0.2	0.4		
<i>Nauplius</i>									1.8		2.2		5.2	0.2		
<i>Eudiaptomus</i>							0.6									
<i>graciloides</i>											0.4		0.2	0.4		
<i>Copepodit</i>									0.2				0.4			
<i>Cyclops kalensis</i>									2.0		0.6		1.8	2.0		
<i>C. kalensis</i>			0.2				0.4									
<i>Copepodit</i>									0.2					0.2		
<i>C. abyssorum</i>							2.0				3.4		1.4	0.4		
<i>Daphnia</i>					0.2		2.0		2.0							
<i>crispata</i>																
<i>Bosmina</i>					0.8		1.2		1.8		0.8		0.6	0.4		
<i>longirostris</i>			1.0													
<i>N. long. 203/м³</i>			2.0		3.0		5.0		9.0		7.9		10.2	4.2		
<i>B. 17/м³</i>													0.44			

Для более полного и точного обследования бедного зоопланктона оз. Бородаевского в феврале 2009 г. были взяты обширные качественные пробы сетями двух типов с ячейей № 76, а для ловли только ракообразных — с ячейей № 38. Был получен обширный материал для оценки вертикального распределения и структуры отдельных популяций (табл. 5.8, 5.9).

Таблица 5.8. Распределение отдельных видов и групп (в %) на разных горизонтах оз. Бородаевского в феврале 2009 г. (сеть, газ № 76)

Виды и группы	Горизонты облова, м		
	5–0	10–0	15–0
<i>Keratella cochlearis</i>	14.2	13.8	5.04
<i>K. quadrata</i>	2.0	1.72	
<i>Kellicottia longispina</i>	18.92	16.09	3.36
<i>Filinia major</i>			0.84
<i>Synchaeta oblonga</i>	34.45	8.05	
<i>S. verrucosa</i>	4.05	4.6	
<i>Conochiloides natans</i>		4.6	
<i>Asplanchna</i>	2.7	1.15	1.68
Nauplius ($I = 0.125–0.25$)	2.7	2.3	1.68
Nauplius ($I = 0.3–0.42$)	4.05	1.15	2.52
<i>Cyclops kolensis</i>	4.05	1.16	6.72
<i>C. kolensis</i> Copepodit	1.35	2.3	
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	1.35	14.9	31.09
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit		0.58	
<i>Cyclops abyssorum</i>		1.15	0.84
<i>Cyclops</i> Copepodit		0.58	
<i>Daphnia cristata</i>	2.7	10.35	25.22
<i>D. longiremis</i>		1.15	1.68
<i>Bosmina longirostris</i>	7.43	17.2	11.76
Rotifera, %	76.37	57.48	10.9
Copepoda, %	13.5	25.32	50.4
Cladocera, %	10.13	17.2	38.7

Примечание. Методика обработки таких проб заключается в распределении по видам 100–200 экз. зоопланктеров; затем подсчитывается их доля в %.

Материал, полученный ловлей сетью ($d = 48$ см и ячейей № 76), содержал сотни тысяч особей; наибольшее количество, естественно, было при облавливании горизонта 15–0 м. Однако

количество коловраток (прямой счёт) в этом случае значительно уменьшилось. Это связано с особенностями среды зимой и ловлей в одной и той же лунке 3 раза подряд без промежутков. В пробах 5–0 и 10–0 м коловраток много, а у нескольких видов число их при прямом подсчёте одинаково. Однако при облове сетью горизонта 15–0 м число их в 1 см³ пробы значительно уменьшилось. *K. cochlearis* — в слое 5–0, 10–0 м — 21, 24 особи; *Kellicottia* в этих слоях — 2–8 особей, а в горизонте 15–0 м число видов не уменьшилось, но число экземпляров (в 1 см³) снизилось значительно. Коловратки в лунке у поверхности были выловлены двумя предыдущими подъёмами сети.

Таблица 5.9. Соотношение (в %) отдельных групп и видов ракообразных в оз. Бородаевском (горизонт 0–15 м) в феврале 2009 г. при ловле сетью (газ № 38)

Виды, группы	№ облова		
	I	II	III
Nauplius (0.3–0.42 мм)	1.2	2.63	1.27
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	3.6	0.87	0
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	24.21	35.2	25.84
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	9.24	15.78	3.8
<i>Cyclops kolensis</i>	1.8	4.38	12.82
<i>Cyclops abyssorum</i> Copepodit		0.87	
<i>Cyclops abyssorum</i>		0.87	1.27
<i>Daphnia cristata</i>	35.15	33.3	32.5
<i>Bosmina longirostris</i>	24.8	6.1	25.5
Copepoda	40.05	60.6	42.0
Cladocera	59.95	39.4	58.0

Более интересно и наглядно расширение видового состава и возрастание количества ракообразных с увеличением глубины. Значительно возрастает количество *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cristata*. Соотношение видов в разных облавливаемых столбах воды изменяется с глубиной. Увеличивается количество и доля ракообразных, которые держатся вблизи дна.

При трёхкратном облове всей толщи воды (дно — 15 м — 0 м) крупноячеистой сетью выявлено соотношение видов среди ракообразных, что можно рассматривать как структуру ком-

плекса ракообразных. Было произведено три подъёма из одной лунки. Соотношение большинства видов различалось незначительно (табл. 5.9).

Следует отметить, что в обловах в горизонтах 10–0 и 15–0 м возросло только количество ракообразных в 2–3 раза, что определяется приуроченностью веслоногих и ветвистоусых к слоям ниже 10 м. Это показано и другим сбором крупноячейстой четкой (газ № 38). Менее всего по отдельным подъёмам колебалось количество самых массовых видов — *Eudiaptomus graciloides* и *Daphnia cristata* (табл. 5.9).

Наличие обширного материала позволило рассмотреть структуры популяций видов в такой экстремальной ситуации. Среди популяции *C. kolensis* копеподитов IV стадии — 40%, зрелых самок без яиц — 40%, самцов — 20%; встречена только одна самка с яйцами. Популяция *Eudiaptomus graciloides* состояла: 5% самцов, 5% самок с прикрепленными сперматофорами, 10% — копеподитов IV–V-й стадий и 80% самок без яиц. Популяция *Cyclops abyssorum* в отличие от диаптомусов и *Cyclops kolensis* размножалась, хотя и была малочисленной: самки с яйцевыми мешками составляли — 20%, без яиц — 50%, самцов — 20%, копеподитов V-й стадии 10% (всего отловлено около 40 особей).

27–28 июля 2005 г. были произведены исследования среды и зоопланктона оз. Бородаевское. Температура поверхности воды была около 24 °С, у дна около 10 °С; прозрачность — 240 см. Содержание кислорода у поверхности — около 10 мг/л, у дна — лишь 1 мг/л; металимнион располагался на глубине 4–6 м.

Сбор зоопланктона производился планктобатометром 5 л, а также большой сетью от дна до поверхности. Обнаружен *Limnocalanus macrurus*, 3 взрослые самки. Холодолюбивый комплекс содержал 10 видов, из них холодолюбивых стенобионтов было 5 видов: *Keratella cochlearis*, *K. irregularis*, *Daphnia longiremis*, *Cyclops abyssorum*, *Limnocalanus macrurus*. Теплолюбивый и холодолюбивый комплексы рассмотрены раздельно (табл. 5.10). Проба, взятая на горизонте 12 м погибла.

Таблица 5.10. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в оз. Бородаевском в конце июля 2005 г.

Показатели	Горизонт, м						
	0	2	4	6	8	10	14
Температура, °C	23.6	23.4	22.4	16.2	14.4	14.4	10.9
O ₂ , мг/л	10.1	10.2	9.8	4.2	3.0	2.5	0.7
Теплолюбивый комплекс:							
<i>Trichocerca capricornis</i>		2.5		0.8	0.8		
Nauplius	10.0	17.5	40.0	11.6	9.6	5.1	3.6
Copepodit Cyclopoida	10.0	35.0	25.0	6.0	3.6	2.4	2.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	30.0	20.0	11.7	4.0	3.0	3.6	4.8
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	-	5.0	25.0	8.2	5.6	3.6	0.4
<i>Leptodora</i>		0.2	0.4				
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	9.4	32.5	20.0	1.6		2.4	0.8
<i>Daphnia cucullata</i>	6.0	60.0	35.0	4.9	3.2	1.8	
<i>Eubosmina coregoni</i>	0.8	10.0	6.2	3.2	3.6	0.4	1.6
<i>Chydorus sphaericus</i>	5.0	10.0	0.4	1.0	2.0	1.2	0.8
<i>Ceriodaphnia</i> sp.				1.0	0.4		
Общая N, тыс. экз./м ³	71.2	192.7	163.7	43.9	31.8	20.5	24.0
Rotifera	10.0	2.5		0.8	0.8		
Copepoda	50.0	77.5	101.7	29.8	21.8	14.7	10.8
Cladocera	21.2	112.7	62.0	13.3	9.2	5.8	13.2
Холодолобивый комплекс:							
<i>Keratella quadrata</i>	¹⁾			0.6	0.2		
<i>K. cochlearis</i>					1.4	1.3	0.4
<i>K. irregularis</i>					2.0	1.2	1.2
<i>Kellicottia</i>		2.5	0.2	1.0	2.2	1.2	2.6
<i>Polyarthra major</i>	10.0	2.5	0.2	0.8			
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	9.6	5.4	9.6	0.4	0.8		
<i>E. Copepodit</i>	0.6				0.2		0.2
<i>D. cristata</i>	10.0	20.0	35.0	5.4	1.6	3.0	0.8
<i>D. longiremis</i>				0.2	0.6	0.2	0.2
<i>D. galeata</i>			0.4	1.6	1.8	1.2	0.2
N, тыс. экз./м ³	30.2	30.4	45.4	10.0	10.8	8.1	6.4
Rotifera	10.0	5.0	0.4	2.4	5.8	3.7	4.2
Copepoda	10.2	5.4	9.6	0.4	1.0	-	1.0
Cladocera	10.0	20.0	35.4	7.2	4.0	4.4	1.2

Примечание. ¹⁾ пустые клетки — отсутствие вида.

Численность холодолюбивого комплекса значительно ниже, чем теплолюбивого — летнего. В период исследований в массовом количестве размножились *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*; в большом количестве присутствовала молодь *Mesocyclops* и *Thermocyclops oithonoides* — все они составляли около 190 тыс. экз./м³, тогда как максимальная численность холодолюбивых составляла всего 45.4 тыс. экз./м³.

Коловратки летнего комплекса почти отсутствовали за исключением *Trichocerca capucina*. *Kellicottia* же заселяла всю толщу воды и активно размножалась во всех слоях. Особи с яйцами встречены с 4 м и до 8. Малочисленная популяция *Eudiaptomus* была сосредоточена до 4 м и активно размножалась; встречены самки с яйцами (8–9 яиц). Плодовитость же у дафний была незначительна, особенно у *D. galeata* (1–2 яйца или эмбриона; максимальное количество всего — 4). Количество зародышей у летней *D. cucullata* несколько больше 2–4 яйца, в среднем 3. Причём, особи *D. cucullata* и *D. galeata* очень крупные, до 1.35–1.5 мм; низкая плодовитость во вторую половину лета характерна для лимнических дафний вообще.

Для общей оценки состояния обоих комплексов в конце июля 2005 г. следует отметить очень высокое расположение термо-и оксиклина и резкие (на 6.2 °C и 5.6 мг/л) изменений показателей среды (табл. 5.10). Большой гипolimнион (с 8 до 16 м) имел оптимальные для криофильных видов температуры, но низкое содержание кислорода (3–1 мг/л), что позволяло ветвистоусым расселиться лишь до 10–12 м. Уже с 8 м отмечены отмершие особи *Eubosmina coregoni*, *Diaphanosoma*, *Daphnia cucullata*, *Mesocyclops*, *Ceriodaphnia*. При общей численности на 14 м представителей этих видов — 13.2 тыс. экз./м³ — отмерших с разложившимся кишечником, растекшимся глазом, обросших грибами было 2.6 тыс. экз./м³ — около 10%.

Летняя съёмка оз. Бородаевское была произведена 30–31 августа 2007 г., в те же календарные сроки, что и в 2005 г. Однако экологическая ситуация на озере была иной. Сбор материалов произведён на 5 станциях: от центра озера (котловина, гл. 14.5 м) до побережья у монастыря, гл. 5 м. Прозрачность воды была несколько ниже — 220 см, температура почти на 4 °C ни-

же, чем в 2005 г. Металимнион залегал на 6–8 м, перепад температуры в нём был необычайно высок — 6 °С. Гиполимнион был меньше по глубине, но с более низкими стабильными температурами (табл. 5.11).

Таблица 5.11. Факторы среды и вертикальное распределение зоопланктона (тыс. экз./м³) в котловине оз. Бородавское 30 июля 2007 г.

Факторы среды, виды	Горизонт, м						
	0	3	6	8	10	12	14.5
Температура, °С	19.8	19.3	18.3	12.2	10.2	9.5	9.5
O ₂ , мг/л	12.2	-	6.4	2.1	1.9	-	-
Теплолюбивый комплекс:							
<i>Trichocerca capucina</i>	1.8	3.0		0.2	0.4		
Nauplius	14.4	72.6	30.4	15.6	8.8	1.8	0.6
Copepodit Cyclopoida	10.2	14.4	13.2	5.8	3.2	2.4	1.2
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	3.0	2.4	3.6			0.6	0.6
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	1.8	14.0	14.4	2.8	1.4	1.0	
<i>Leptodora</i>		0.2	0.8			0.2	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	3.6	7.2	1.4	0.2	0.2	0.2	
<i>Daphnia cucullata</i>	1.2	8.4	3.1	0	0	0	
<i>Eubosmina coregoni</i>	4.2	6.4	1.0				
<i>B. longirostris</i>	0.25				1.2	0.6	39.0
<i>Chydorus sphaericus</i>	7.8	10.2	0.8	0.2			12.0
<i>Ceriodaphnia</i> sp.							
Rotifera	1.8	3.0		0.2	0.4		
Cladocera	17.05	32.4	7.1	0.4	1.4	1.0	35.0
Copepoda	29.4	103.4	61.1	24.2	13.4	5.8	13.2
Общая численность, тыс. экз./м ³	48.25	138.8	68.7	24.8	15.2	6.8	52.2
Холодолобивый комплекс:							
<i>Keratella cochlearis</i>				0.2			
<i>K. quadrata</i>							
<i>K. irregularis</i>	0.6		1.0				
<i>Polyarthra maior</i>	10.8	2.4	1.2				1.8
<i>Filinia longiseta</i>							0.6
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	0.2		2.2				
<i>E. Copepodit</i>	0.5	0.8					
<i>Cyclops abyssorum</i>					0.2		
<i>C. abyssorum</i> Copepodit					1.2	0.2	0.5
<i>Daphnia cristata</i>	1.2	13.2	14.9	2.6	4.4	3.4	7.2
<i>D. longiremis</i>			0.4	0.2		1.45	1.2
<i>D. galeata</i>	0.1	1.1	0.4	0.2	0.6	4.7	1.9
Rotifera	11.4	2.4	2.2	0.2			1.8
Cladocera	1.3	14.3	15.7	3.0	5.0	9.75	10.8
Copepoda	0.7	0.8	2.2		1.4	3.6	7.7
Общая N, тыс. экз./м ³	13.4	17.5	20.1	3.2	6.4	13.35	20.3

Холодноводный комплекс в таких условиях был значительно разнообразнее и богаче количественно, чем в 2005 г. Предшествующие исследованиям дни отличались переменной погодой с ветрами и грозами, что способствовало заглублению металимниона и выносу в открытую часть прибрежных форм зоопланктона. Полученные данные на глубоководной станции представлены на таблице 5.11.

Зоопланктон в июле 2005 и 2007 гг. по видовому составу был сходен, но по состоянию различался, что связано со значительной разницей в прогреве водоёма. Более высокие температуры летом 2005 г. способствовали интенсивному развитию видов теплолюбивого комплекса. Активно размножались популяции *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Популяция *Mesocyclops* в 2005 г. имела в своём составе большую долю копеподитов (почти 50%). Средняя численность науплиусов была около 14 тыс. экз./м³, максимальная — 40 тыс. экз./м³; копеподитов — почти столько же (14 и 35 тыс. экз./м³ соответственно). В 2007 г. популяция этого вида выглядела иначе: в ней преобладала молодь циклопов в науплиальной стадии — 20 тыс. экз./м³, максимальная величина — 72 тыс. экз./м³; копеподитов соответственно было — 7.2 и 14.4 тыс. экз./м³.

Более многочисленными в 2005 г. были популяции *Daphnia cucullata* и *Diaphanosoma*. Средняя численность в столбе воды первого вида в 2005 г. была около 20 тыс. экз./м³, второго — около 10 тыс. экз./м³ при максимальных величинах соответственно — 60 и 32.5 тыс. экз./м³ (табл. 5.10). В 2007 г. средняя и максимальная численности *D. cucullata*, *Diaphanosoma* составляли: первого вида — 7.2 и 8.4 тыс. экз./м³, второго — 2.0 и 7.2 тыс. экз./м³.

Относительная роль *Daphnia cristata* (среди представителей рода дафний) была в 2007 г. значительно выше, чем в 2005 г. В более прохладной среде озера в 2007 г. средняя численность *D. cristata* была выше, чем у летних ветвистоусых — около 7 тыс. экз./м³ и максимальная около 15; вид был сосредоточен над металимнионом на 3–6 м, а *D. cucullata* и *Diaphanosoma* располагалась ближе к поверхности. *D. longiremis* была немногочисленна, и встречена в годы наблюдений с глубины от 6 м и

до дна. Кислородный режим в 2007 г. был несколько более благоприятен и металимнион располагался глубже, в слое 6–8 м.

В придонных слоях встречен *Cyclops abyssorum* и его копеподиты разных возрастов (с 7–9 члениками). Для более полного представления о структуре популяций холодолюбивых видов были собраны дополнительные пробы в котловине большой сетью (газ № 38) от дна до поверхности. В пробе обнаружены многие сотни ракообразных для расчёта их соотношения в зоопланктоне и изучения структуры отдельных популяций, размеров особей, плодовитости и морфологических особенностей. Структура рачковой части зоопланктона представлена в таблице 5.11. Как видно из представленных данных, доля холодноводного комплекса в сообществе ($\approx 40\%$) меньше, чем теплолюбивого. Однако исследования произведены специально в период летней стагнации, в наименее благоприятное время, для функционирования холодолюбивых видов.

Для получения представления о расселении холодолюбивых видов в придонных слоях на 5 точках акватории котловины с глубинами 14–15 м были взяты пробы батометром ($v = 5$ л). Были зарегистрированы скопления отдельных видов вблизи дна (табл. 5.12). Приведённые в таблице величины численности видов теплолюбивого комплекса не могут отражать его состояние, т.к. основная масса летних рачков располагается в эпилимнионе. Вблизи дна, как правило, встречены отмирающие особи среди дафний, крупные без яиц; среди массовых *Mesocyclops* и *Thermonocyclops* — старые особи, часто покрытые обрастателями. Преобладающая среди дафний — *Daphnia cristata* во всех пробах обнаружена у дна, но численность её изменялась более, чем на порядок: от 3 тыс. экз./м³ до 53. Численность немногочисленной *D. longiremis* изменялась на порядок от 0.6 до 6.6 тыс. экз./м³. *D. galeata* тоже держалась у дна.

Колоссальные скопления *Bosmina longirostris* и *Ceriodaphnia quadrangula* в придонном слое связаны с вымыванием рачков из прибрежной зоны волновым воздействием при сильном ветре. Особенно это происходит при ветре, дующем в сторону берега, когда наблюдается не только сильное взмучивание всего водного слоя, но и опускание поверхностных вод и вовлечение их компенсационным течением в акваторию котловины.

Таблица 5.12. Видовой состав, численность (тыс. экз./м³) зоопланктона оз. Бородаевского 30 июля 2007 г. в придонном слое в районе котловины

Параметры, группы, виды	№ станции				
	1	2	3	4	5
Глубина, м	14.5	14.8	15	15.5	14.8
Температура, °С	9.5	9.5	8.9	8.8	8.9
Теплолюбивый комплекс					
<i>Filinia longiseta</i>	1.8				
Nauplius (<i>Mesocyclops</i> + <i>Thermocyclops</i>)	0.6	0.4			
Cyclopoida Copepodit	1.2	1.0	1.4		
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.6				
<i>Thermocyclops oithonoides</i>		0.6	1.4	0.4	2.4
<i>Daphnia cucullata</i>		0.6		1.2	
<i>Diaphanosoma</i>				0.6	
<i>Eubosmina coregoni</i>		0.4			
<i>B. longirostris</i>	39.0	4.6	1460.0	6.0	66.0
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	12.0	1.4	25.0	1.2	36.0
Холодолюбивый комплекс					
Nauplius (Cyclops)		0.2		0.6	6.0
<i>Cyclops kolensis</i>			0.2		
Copepodit <i>C. kolensis</i>		0.4		0.4	
Copepodit Cyclops				1.2	
<i>Eudiaptomus graciloides</i>		0.2		0.2	
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit					0.2
<i>Cyclops abyssorum</i>	0.5				
<i>C. abyssorum</i> Copepodit		0.4	1.2		1.2
<i>Daphnia cristata</i>	7.2	3.2	53.0	5.4	13.2
<i>D. longiremis</i>	1.2		6.6	0.6	1.2
<i>D. galeata</i>	1.9	22.0	2.2	20.2	3.0

Здесь ракообразные прибрежной зоны, не приспособленные к условиям пелагиали, оседают в глубинные слои. *B. longirostris*, как исключительно эвритермный вид с большим диапазоном потребляемых пищевых частиц (от 0.25 до 20 мкм) (Вербицкий, 1985), продолжает функционировать. Рачки имеют наполненные кишечника, яйца и молодь в выводковых сумках. Среди *Ceriodaphnia* яйценосные особи встречаются единично.

В зимнее время как вид теплолюбивый *C. quadrangula* никогда не была встречена.

Скопления прибрежных и пелагических видов в придонном слое наблюдалось в летний период при сильных ветрах неоднократно. На оз. Белом, когда биомасса *Daphnia longispina* вблизи дна (гл. 3 м) достигала 20 г/м^3 , у поверхности рачков было менее 2 г/м^3 (Смирнова и др., 1981). Аналогичные явления летом во время шторма наблюдались в Сизьменском расширении. В русле Шексны (гл. 6 м) были обнаружены скопления *Ceriodaphnia pulchella*, попавшие в придонные слои из обширной мелководной зоны залива (Ривьер, Литвинов, 2006). Однако следует отметить, что *Bosmina longirostris* постоянно встречается в зимнее время в придонных слоях различных водоёмов, где продолжает размножаться (имеет яйца и эмбрионы) при температурах $2-5^\circ\text{C}$ (Ривьер, 1986, 1987).

За период исследований оз. Бородаевского с 1983 г. в нём произошли существенные изменения, связанные с состоянием окрестностей. В начале 1980-х гг. только начались реставрационные работы в одном храме. В настоящее время Ферапонтов монастырь включён в список Всемирного наследия ЮНЕСКО и входит в состав национального парка «Русский Север». Вокруг озера сохранились только отдельные участки коренного хвойного леса, характерного для среднетаежных древостоев, окружающих озеро ещё в 1980-х гг.

В последнее десятилетие поток туристов несоизмеримо возрос, увеличилась и застройка берегов озера. Это, несомненно, усилило антропогенную нагрузку на его экосистему. Уровень озера изменяется при произвольной работе шлюза. Однако согласно проводимым в последние годы исследованиям глубина его уменьшилась на несколько метров, отмечено резкое уменьшение содержания O_2 у дна.

Судя по фактическому изложенному материалу, видовой состав холодноводного комплекса за почти 30-ти летний период не изменился. Однако среди истинных криофильных циклопов в озере обнаружено только два вида — *Cyclops kolensis* и *C. abyssorum* и те очень малочисленны. Так, максимальная численность *C. kolensis* в марте 1983 г. составляла $10.4 \text{ тыс. экз./м}^3$; в марте 1993 г. — 42 тыс. экз./м^3 ; в феврале 2009 г. — не превышала

2.2 тыс. экз./м³. Лето *C. kolensis* проводит в диапаузе на дне, в толще воды не встречается. В озере в 1993 г. обнаружен *C. abyssorum*, температурный диапазон которого 0–12 °C; это стено-термный вид, адаптированный к холоду. Численность вида в озере ничтожна, хотя он и встречен круглогодично в придонных слоях. В марте 1993 г. максимальная численность наблюдалась в слое 10 м — 3.6 тыс. экз./м³, в феврале 2009 г. в количественных пробах батометра обнаружены единичные особи в горизонте 8–13 м — 0.2 тыс. экз./м³.

В летних сборах батометром в июле 2005 г. *C. abyssorum* не был обнаружен, а в 2007 г. на гл. 15 м, в котловине при температуре 8.9 °C — численность копеподитов составляла в среднем 1.3 тыс. экз./м³. В пробах, собранных в 2005, 2007 гг. большими сетями (табл. 5.13), поймано несколько десятков особей *C. abyssorum* от копеподитов (9 сегментов, размер тела 1.6–1.7 мм) до зрелых самок без яиц ($I_T = 2.15$ мм). По приближительным расчетам объёма воды, процеженной через сеть, средняя численность в столбе — менее 1 экз./м³. Но известно, что *C. abyssorum* обитает летом только в придонных слоях, поэтому количество особей вида, полученное только при работе батометром, отражает реальную численность этих циклопов в горизонте их обитания. Однако и при максимальной зарегистрированной плотности *C. abyssorum* 3–4 экз./л встреча полов всё же затруднительна (судя по наблюдениям за популяцией *C. kolensis*) (Ривьер, 1987). Существуют, видимо, какие-то поведенческие механизмы в период размножения, неизвестные нам, наблюдать которые в современных условиях не представляется возможным.

Ещё меньше сведений получено за все годы исследований по экологии и биологии *Limnocalanus macrurus*. *L. macrurus* относится к реликтовым видам, обнаружен в восьми озёрах Белоруссии, группе Браславских озёр на широте около 50° — южная граница вида (Вежновец, 1984). Оз. Бородаевское расположено значительно севернее, около 60° с.ш. и 38° в.д.

Наиболее подробно параметры среды и биология *L. macrurus* изучены в оз. Южный Волос (Вежновец, 1984). При длине озера 2.5 км (оно немного больше оз. Бородаевского) его глубина уникальна — 40.2 м. Температурный градиент *L. macrurus* в

оз. Ю. Волос сходен — до 10–12 °С, что характеризует этот вид как холодолюбивый, олиготенотермный.

Таблица 5.13. Соотношение видов ракообразных (%) в котловине оз. Бородаевского 30 июля 2007 г. (большая сеть, газ № 38)

Виды, группы	%
Nauplius ($l = 0.35\text{--}0.42$ мм)	0.5
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	2.15
<i>Limnocalanus macrurus</i>	0.3
<i>Cyclops abyssorum</i>	0.33
<i>C. abyssorum</i> Copepodit	0.6
<i>C. kolensis</i>	0.3
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	1.9
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	27.12
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	3.4
<i>Daphnia cucullata</i>	5.4
<i>D. cristata</i>	15.0
<i>D. galeata</i>	16.6
<i>D. longiremis</i>	1.5
<i>Daphnia</i> (молодь)	7.0
<i>Eubosmina coregoni</i>	3.4
<i>B. longirostris</i>	6.2
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	4.3
<i>Chydorus sphaericus</i>	2.0
<i>Leptodora kindtii</i>	2.0

Нижняя пороговая граница O_2 — 3 мг/л, что наблюдалось нами на всех исследованных водоёмах для криофильных веслоногих. В оз. Ю. Волос — лимнокаланус — моноциклический вид с продолжительностью жизни около года. Размножение происходит в зимнее время. Самка не носит яйца, не имеет яйцевых мешков, яйца тонут и развиваются в придонном слое. Молодь растёт летом в гипolimнионе на глубине 25–35 м. Зимой лимнокаланус довольно равномерно распределён в толще воды, но летом придерживается максимальных глубин. Численность *L. macrurus* в оз. Ю. Волос невелика, максимальная составляет 600 экз./м³ в декабре и июне (численность включает стадии от старших науплиев до младших копеподитов и взрослых особей). Среднегодовая численность (1974–1980 гг.) в оз. Ю. Волос ко-

лебалась от 2.07 до 0.03 тыс. экз./м³ (Вежновец, 1984). По данным Авинского (1982) в оз. Верхнее Врево среднегодовая численность вида составляла 4.87 тыс. экз./м³.

В наших сборах в оз. Бородаевском *L. macrurus* в пробах, взятых батометром ($v = 5$ л) не встречен ни разу (хотя материал составил 54 пробы). Рачки были пойманы только сетями с большими диаметрами входных отверстий и с ситом № 76 и 38. В июле 2005 г. было поймано всего 4 взрослых самки в районе котловины; в июле 2007 г. всего 1 взрослый самец и 2 науплиуса, размером 0.4–0.45 мм. В феврале 2009 г. при усиленной работе большими сетями (6 обловов от дна до поверхности) было поймано всего 3 науплиуса. Все приведённые данные свидетельствуют о крайней разреженности популяций лимнокалануса в оз. Бородаевское в связи с ухудшением условий существования этого стенобионтного вида. Снижение численности лимнокалануса в оз. Южный Волос наблюдал В.В. Вежновец (1984). Так, он отмечал резкое, на порядок, снижение численности рачков с 2.07–1.08 тыс. экз./м³ в 1974–75 гг. до 0.31–0.03 — в 1980 г. Усиление хозяйственной деятельности на водосборе (распашка склонов, применение минеральных удобрений) привело к уменьшению прозрачности, развитию дефицита кислорода у дна, увеличению смертности яиц и науплиальных стадий, снижению общей численности, нарушению цикла развития. Подобная ситуация — ухудшение качества воды, развитие заморов в придонном слое, видимо, угнетающе действует на *L. macrurus* в оз. Бородаевском, что и привело к резкому сокращению численности — аномально низким показателям, свидетельствующим, что вид находится на стадии вымирания.

5.3. Озеро Сиверское

Озеро Сиверское входит в состав Северо-Двинской водной системы, соединяющей через р. Шексну ряд озёр бассейны Верхней Волги и Северной Двины. Его площадь 9.57 км². Котловина озера имеет глубину до 26 м; она невелика, изобата 20 м проходит против монастыря. Наибольший спад глубин находится у восточного мыса, выступающего в акваторию озера (рис. 6).

Сама котловина имеет продолговатую форму, простирается с севера на юг и её протяжённость менее 0.1 длины озера.

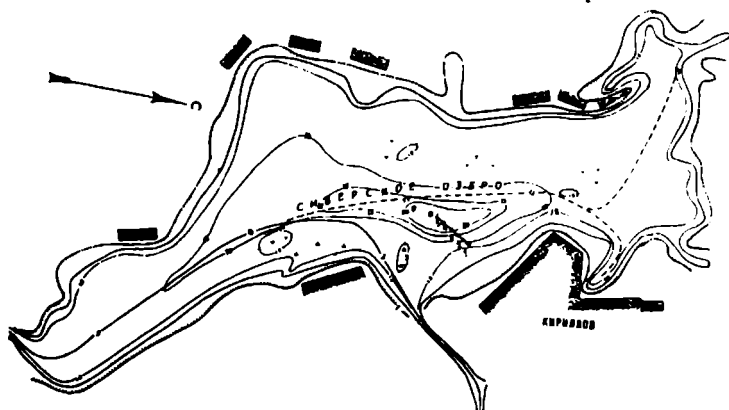


Рис. 6. Озеро Сиверское со станциями (1-5) от монастырского прибрежья (гл. 1.8 м, ст. 1) до ст. 5 — максимальная глубина котловины 25-26 м; звездочки — максимальные глубины котловины.

Впервые некоторые показатели качества воды оз. Сиверского были получены в первой половине сентября 1958 г. до строительства плотины на р. Шексне (Романенко, 1959). Наблюдения велись на склоне котловины (гл. 9 м) и центре её (гл. 23.5 м). При температуре 9-10 °С и прозрачности 140 см содержание кислорода у поверхности было — 9-10 мг/л, у дна — всего 1.3 мг/л. Общее количество бактерий 0.6-0.68 млн. экз./л; сапрофитов всего 9-110 кл./мл; хемосинтез в котловине на поверхности ила выражался значительной величиной — 3.2 мгС/м²×сутки.

В конце 60-х гг. прошлого века вода озера характеризовалась высокими качествами, и оно отличалось от близлежащих водоёмов. Сиверское имело высокую прозрачность (летом около 200 см), высокую величину рН (8.3), низкую цветность (10°), наименьшие величины перманганатной и бихроматной окисляемости; в воде озера летом отсутствовали минеральные соединения азота (Скопинцев и др., 1971).

В 1977 г. (после зарегулирования стока р. Шексны и поднятия уровня озера приблизительно на 2 м) прозрачность летом сохранялась — 215 см; рН составляла (до гл. 17 м) 8.5–7.1. Цветность изменялась по вертикали от 30 до 27 °С. Содержание кислорода от поверхности до 5 м составляло 10.2 мг/л, затем на 17 м падало до 2.5 и до 0.12 мг/л — у дна. В мае, в период гомотермии (9.6 мг/л поверхность, 7.4 — дно) прозрачность воды оставалась высокой — 210 см, рН сохраняла свои величины около 8–7.6; цветность была 30°.

В марте 1977 г. были произведены некоторые гидрохимические анализы. Цветность оставалась повышенной — 30°; аммонийный азот, который летом присутствует во всей толще воды (0.07–0.16 мгN/л), зимой отмечен только у дна, но сохранялась та же концентрация (0.16 мгN/л). Минерализация оз. Сиверского — самая высокая среди 6 озёр Северо-Двинской системы — 223 мг/л (в оз. Зауломском она ниже — 157 мг/л) (Экологические исследования ..., 1982).

Таким образом, за 15-ти летний период существования озера после поднятия уровня в 1963 г. в нём изменилась, возросла цветность; в период летней стагнации отмечался замор у дна и дефицит O₂ глубже 5 м.

Присутствие аммонийного азота и величины его большие, чем среди 6-ти обследованных озёр, свидетельствует об антропогенном загрязнении озера.

В течение всего сезона 1977 г. в оз. Сиверском отмечались максимальные (среди 5-ти озёр системы) значения ионов Na и Cl — в марте 5.8 и 6.8 мг/л; в мае 5.1–6.0 и в июле–августе — 5.0–6.0 мг/л. Для сравнения те же показатели, в те же сроки в оз. Зауломском были: 4.5–4.0; 3.2–4.0 и 3.2–3.8 мг/л. Повышение содержания ионов Na и Cl — свидетельства антропогенного загрязнения оз. Сиверского (Законнова, Литвинов, 2005).

Материалы по зоопланктону оз. Сиверского обширны. Сбор их начался в 1973 г. и продолжался с перерывами до 2005 г. Всего проведено 10 экспедиций, собрано и обработано более 200 проб (табл. 2.1, 2.2). Пробы собирались в период летней стагнации (VII–VIII), зимней стагнации (III) и только в 1985 г. в мае в период весенней гомотермии. За все годы иссле-

дований состав холодолюбивого комплекса изучен с наибольшей подробностью. Он состоит из 23 видов.

Первые исследования на оз. Сиверском были проведены 11–12 VII 1973 г. Сбор производился планктобатометром (10 л) через 4 м по вертикали с борта судна с помощью лебёдки. Прозрачность воды была всего 170 см, температура у поверхности — 19.7 °C; термоклин располагался на глубине 8–10 м, где перепад составлял 2.7 °C. Холодный (11.7–9.9 °C) гипolimнион занимал нижние 10 м толщи воды, располагаясь от 11 м до дна.

Холодолюбивый зоопланктон был представлен всего 5 видами:

Показатели	Горизонт, м		
	0+4	8+10	12+16
Температура, °C	19.7–18.9	15.5–12.8	11.0–10.1
Виды, тыс. экз./м³:			
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	2.0	1.0	1.25
<i>Keratella cochlearis</i>	3.0	1.0	
<i>K. quadrata</i>			1.5
<i>Asplanchna priodonta</i>	1.5	3.0	0.75
<i>Cyclops scutifer</i> + <i>C. scutifer</i> Copepodit	2.5	15.0	1.0

Исследования озера в 1973 г. носили ориентировочный характер, однако при измерении температуры на каждом метре глубины была установлена стратификация озера, наличие мощного холодного гипolimниона. Кроме того, был обнаружен новый для региона Верхней Волги вид — *Cyclops scutifer* (рис. 7).

14–15 VIII 1974 г. прогрев озера был меньше; на поверхности — 17.9 °C и уже на 10 м температура падала до 13.8 °C, а после 12 м и до дна колебалась около 10.0–9.0 °C (рис. 8). Пробы до 12 м брались через 2 м большим батометром (v=10 л) (фото 7). Пробы из гипolimниона (10–20 м) были сконцентрированы в одну интегральную пробу (60 л). Зоопланктон оказался мало разнообразным даже среди летних видов. Среди холодолюбивых коловраток присутствовали те же виды, что и в августе 1973 г. Популяция *C. scutifer* присутствовала от верхнего горизонта до гипolimниона. Наибольшее количество зрелых особей

отмечено в горизонте 10–12 м. По вертикали особи *C. scutifer* распределялись неравномерно (тыс. экз./м³):

<i>Cyclops scutifer</i>	Горизонт, м; объём пробы, л			
	0+2+4 (30 л)	6+8 (20 л)	10+12 (20 л)	10-20 (60 л)
Соперодит	0.1	7.5	18.75	2.49
Самки	0	0	5.0	0
Самцы	0	0.25	5.0	2.07
N, (тыс. экз./м ³)	0.1	7.75	28.75	4.56
Температура, °C	17.9-17.7	17.2-15.8	12.2-9.8	9.8-9.0

Судя по вертикальному распределению популяции *C. scutifer* и её структуре в отдельных слоях, основная масса циклопов держалась в горизонте 10–12 м при температуре 12–10 °C, где и размножалась. Однако бо́льшая часть рачков ещё не приступила к размножению, и взрослые особи составляли только 28.7% от численности популяции.

Исследования 1973–1977 гг. показывали, что термоклин располагался в аэробной зоне, что характерно для озёр олиго-мезотрофного типа (рис. 8). При дальнейших исследованиях оказалось, что при большом прогреве водной толщи и установлении длительной штилевой погоды в оз. Сиверском наблюдается резкое падение содержания O₂ в гипolimнионе и скопление всего зоопланктона, в том числе и холодолюбивых видов, в эпилимнионе (Ривьер, 1982б, 1987, 2000а).

В 1976 г. впервые на оз. Сиверском были произведены круглосуточные сборы в центре котловины на глубине

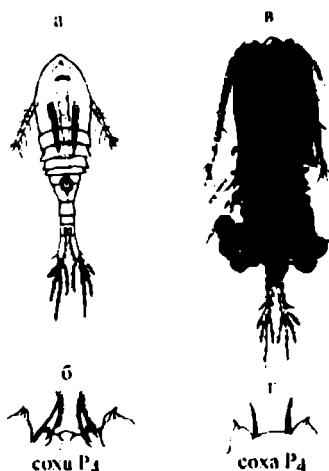


Рис. 7. *Cyclops scutifer scutifer* Sars, 1863 из оз. Сиверского (а) и его коксоподит IV-й пары грудных ног (P₄) (б). *Cyclops scutifer wigreusis* из оз. Дальнего (Камчатка) (в) и его коксоподит P₄ (г) (в — по: Вещлер, 2009).

25 м с 20.00 час 4 августа до 15.00 5 августа. Пробы собирались с борта судна большим батометром ($v = 10$ л) через 4 м от поверхности до дна. Цель суточных исследований — проследить вертикальные перемещения массовых холодолюбивых видов. Вертикальное распределение всего зоопланктона в 12 часов дня представлено в таблице 5.14.

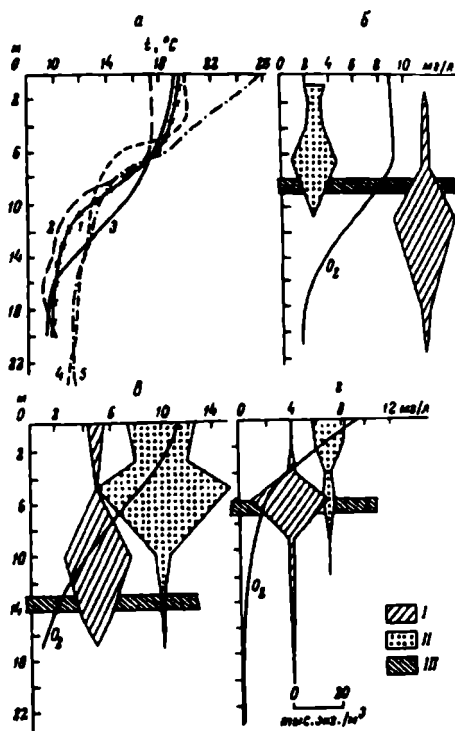


Рис. 8. Вертикальное распределение температуры, кислорода и массовых форм циклопов: *Cyclops scutifer* и *Mesocyclops leuckarti* в оз. Сиверском летом. а — температура, 1 - август 1973 г., 2 — август 1974 г., 3 — июль 1975 г., 4 — август 1976 г., 5 — август 1977 г.; по оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — температура °С; б — кислород, циклопы и металимнион в 1974 г., в — то же в 1975 г., то же в 1977 г. I — *Cyclops scutifer*, II — *Mesocyclops leuckarti*, III — металимнион; по оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — содержание кислорода.

Рассмотрено вертикальное распределение отдельных видов в полдень. *D. sicullata* населяла эпилимнион, на 14 м количество вида снижалось в 4 раза, на 18 м у большинства крупных особей наблюдались черты разложения: растекшийся глаз, рас-

павшийся кишечник; самки были покрыты обрастаниями, что характерно для старых, уже не линяющих (не отрождающих молодь) самок. *D. cristata* — малочисленна, её меньше на порядок, чем *D. cucullata*. Максимум количества особей зарегистрирован в слое 14 м при температуре 12.3 °C.

Таблица 5.14. Распределение зоопланктона в котловине оз. Сиверского в полдень (5 VIII 1976 г.)

Температура, виды	Горизонт, м					
	0.5	3.0	6.0	10.0	14.0	18.0
Температура, °C	20.4	20.7	15.1	13.0	12.3	11.8
Зоопланктон, тыс. экз./м ³ :						
Теплолюбивый комплекс:						
<i>Synchaeta pectinata</i>	0	0.1	0	0	0	
<i>Asplanchna priodonta</i>	1.3	1.3	0	0	0	0.2
Nauplius	87.5	70.0	40.0	37.5	132.5	20.0
Copepodit Cyclopoida	50.0	50.0	7.5	5.0	3.8	4.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	1.3	8.8	0.5	2.6	5.0	1.4
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	22.5	26.3	9.4	8.1	3.8	2.6
<i>T. crassus</i>	2.5	2.5	8.1	6.4	3.8	0.2
<i>Leptodora kindtii</i>	0.1	0.3	0.2	0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	0.1	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	68.8	92.5	17.5	48.0	22.5	5.6
<i>Eubosmina coregoni</i>	3.8	1.0	0	0.2	0.1	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	20.0	20.0	0.1	2.5	1.3	0.8
Холодолюбивый комплекс:						
<i>Keratella quadrata</i>	3.8	5.0	1.3	0.1	0	0.2
<i>K. irregularis</i>	0	0	1.3	0	1.3	0.1
<i>Polyarthra maior</i>	57.6	25.0	1.3	2.5	5.0	1.8
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.4	0	0.5	2.4	0.1	0.1
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	1.3	0	0	0	0	0
<i>Cyclops scutifer</i>	0.1	0.9	4.0	5.3	9.8	0.9
<i>C. scutifer</i> Copepodit	0.1	1.3	0	0	0	0
<i>Daphnia cristata</i>	0.3	1.8	0.9	2.5	7.5	1.6
Общие: \bar{N} , тыс. экз./м ³	<u>321.5</u>	<u>290.2</u>	<u>92.8</u>	<u>128.5</u>	<u>200.4</u>	<u>40.1</u>
\bar{B} , г/м ³	2.326	1.86	2.1	2.65	2.48	0.46

Летние теплолюбивые Cyclopoida: *M. leuckarti*, *Th. oithonoides* и *Th. crassus* — доминируют среди ракообразных эпилимниона. Их количество совместно с их подростшей молодью чрез-

вычайно велико. Но уже в металимнионе, где после 5 м температура падает на 1 м на 3.5 °C, а на 6 м уже регистрируется всего 15.1 °C, численность *Thermocyclops* сокращается в несколько раз, а их молоди более, чем на порядок. На 14–18 м большинство особей — самцы, видимо, отмирающие. Так, на горизонте 10 м наблюдалась большая численность (более 10 тыс. экз./м³) самцов *Thermocyclops*. Озеро Сиверское — типичный пример, где в летнем планктоне среди Cyclopoida в массовом количестве размножаются два вида — «двойники» («twin species»): *M. leuckarti* и *Th. oithonoides* (Nilssen, Warvagen, 2000). Однако в оз. Сиверском время их перехода в активное состояние, массовое размножение и максимальная численность несколько не совпадают. *M. leuckarti* раньше переходит в активное состояние весной, *Th. oithonoides* интенсивно размножается во вторую половину лета.

Кроме видов, обнаруженных в полдень, некоторые встречены в пробах в другое время суток. Так, в 20 часов на поверхности и на глубине 3–6 м присутствовали взрослые особи *Cyclops vicinus* в количестве 0.2–0.6 тыс. экз./м³; на глубине 10 м встречена самка *Cyclops kolensis*. В 20 час была взята проба на гл. 24 м, в ней все особи ракообразных имели признаки отмирших; численность их была 5.9 тыс. экз./м³, биомасса — 0.065 г/м³.

Популяция размножающегося в период исследований *C. scutifer* была немногочислена, но в разное время суток были получены неодинаковые результаты на разных горизонтах (тыс. экз./м³). Рассмотрен половой состав популяции (табл. 5.15). Из приведённых данных видно, что в горизонте 3 м численность *C. scutifer* колеблется от 0.2 до 2.2 тыс. экз./м³, а наибольшая плотность регистрируется в слое 6–10 м. В светлое время численность в горизонте 14 м увеличивалась; в тёмное время (24.00–4.00 час.) — снижалась.

Соотношение полов в разных горизонтах было не постоянным, но прослеживались некоторые закономерности.

Рассматривая всю популяцию *C. scutifer*, присутствующего в это время (4–5 VIII) в озере во всей толще воды, можно характеризовать её, как находящуюся в стадии размножения, судя по её структуре.

Таблица 5.15. Изменение численности и структуры популяции (в %) *Cyclops scutifer* на разных горизонтах в течение суток в оз. Сиверском 4-5 VIII 1976 г.

Время, час	Горизонт, м	Численность, тыс. экз./м ³	Структура популяции, %			
			♀	♀ с яйцами	♂	Копеподиты IV стадии
20.00	3	1.3	0	0	0	100
	6	4.0	36.6	<u>15.4</u> 5.7 ¹	42.3	0
	10	4.1	36.2	24.4	37	2.4
	14	9.8	16	67	17	0
24.00	3	0.6	16.6	0	33.4	50
	6	10.3	21.2	60.1	17.5	1.2
	10	10.0	53.0	<u>22.0</u> 5.0	20.0	0
	14	2.3	30.4	39.2	21.7	8.7
4.00	3	1.7	41.7	8.3	50.0	0
	6	24.6	45.5	26.0	28.5	0
	10	12.2	41.5	<u>31.1</u> 1.6	25.8	0
	14	3.2	34.5	31.1	34.4	0
8.00	3	0.2	0	0	10.0	0
	6	15.6	36.5	<u>20.0</u> 3.8	32.0	7.7
	10	5.9	22.9	<u>16.9</u> 1.7	50.8	6.7
	14	6.3	30.1	<u>50.8</u> 4.8	11.1	3.2
12.00	3	2.2	22.7	4.6	13.6	59.1
	6	9.0	26.2	5.6	12.6	55.6
	10	11.9	28.4	5.2	12.1	54.3
	14	11.1	29.0	<u>29.7</u> 3.5	26.1	11.7
15.00	3	1.2	41.6	16.7	16.7	25.0
	6	17.5	52.9	<u>15.1</u> 4.6	21.7	5.7
	14	5.7	42.1	<u>22.8</u> 1.75	31.6	1.75

Примечание. ¹ знаменатель — самки с прикрепленными сперматофорами.

Количество самцов в слое максимального скопления рачков (горизонты 6, 10, 14 м) колебалось от 12.1 до 37%, составляя в среднем около 22%. Количество самок с яйцевыми мешками в этих же горизонтах изменялось значительно больше, от 5.2 до 67%. Среднее количество таких самок рассчитывать не имеет смысла, т.к. постоянно происходит вылупление науплиев и самки с яйцевыми мешками переходят в группу самок без яиц. Общее же количество половозрелых самок в популяции (в горизонтах с максимальной численностью) колебалось от 33 до 83%, составляя в среднем около 70%. Преобладание самок в популяции свидетельствует об интенсивном процессе размножения, что подтверждается низкой долей копеподитов. Исключение составляет серия сборов в 12.00, когда копеподиты присутствовали во всех горизонтах, по сравнению с полуденными сборами, когда они при небольшой численности обнаруживались у поверхности. Небольшая (но учтённая) доля самок с прикрепленными сперматофорами (колебания от 1.6 до 5.7% от всех особей) свидетельствует, что наличие сперматозоидов кратковременно, и они быстро отпадают.

Сбор материала по вертикальному распределению зоопланктона в течение суток производился с борта большого экспедиционного судна с электрической лебедкой при работе батометром с вертикально открывающимися крышками, механически захлопывающимися при остановке лебёдки на нужной глубине (фото 7). Тем не менее, колебание количества особей (особенно подвижных циклопов) велики. Однако это связано более не с методикой сбора, а небольшими, но имеющими место, вертикальными перемещениями рачков, образованиями скоплений. Причём, перемещения в толще воды особей разных полов и самок с яйцевыми мешками различаются. Яйценосных самок больше в глубинных слоях. Миграции самцов почти не прослеживаются, но они расселены по всей толще воды, поднимаются в самые поверхностные слои и отличаются большей скоростью движения, чем самки.

Перемещение таких подвижных форм как циклопы могут происходить быстро, однако при заморных явлениях летом у дна и высоких температурах в эпилимнионе *C. scutifer* ограничен в своих вертикальных перемещениях. Его экологическая

ниша в период летней стагнации (период размножения вида) резко сужается. Поэтому перемещения происходят в узком горизонте и их трудно проследить, особенно при больших (3–4 м) диапазонах взятия проб. Это было подтверждено при дальнейших исследованиях.

Материал, собранный в августе 1976 г., позволил выявить присутствие в гипolimнионе 6-ти холодолюбивых видов. Среди ракообразных самым многочисленным оказался *C. scutifer*, который в середине лета активно размножался в гипolimнионе при температуре 13–12 °C.

C. scutifer создавал заметную численность и биомассу. Так, на 6 м в 4.00 час. при численности 24.6 тыс. экз./м³ биомасса рачков была 1.53 г/м³, в 15.00 при численности 17.5 тыс. экз./м³ эта величина составляла 1.09 г/м³. В осреднённой пробе по всей толще воды (горизонты 0, 3, 6, 10, 14, 18 м), составляющей в сумме 60 л, доля *C. scutifer* была около 20.3% (общая биомасса зоопланктона — 1.38 г/м³; биомасса *C. scutifer* — 0.5 г/м³).

Исследования оз. Сиверского 8–10 VIII 1977 г. производились в необычайно жаркую штилевую погоду. Температура поверхности воды колебалась в течение суток от 24.8 °C (в 12 часов дня) до 23.6 °C в 6 часов утра. Сборы велись через 2 м планктобатором 10 л с борта большого судна. Были обловлены горизонты 0, 2, 4, 6, 9, 12, 20 м. С глубины 9 м количество зоопланктона снижалось более чем на 2 порядка, и глубинные слои облавливались лишь в 24 и 9 часов.

В течение суток с 9 часов (8 августа) до 12 часов (9 августа) было проделано 10 серий вертикальных ловов батометром. Общий состав зоопланктона и его распределение в толще воды рассмотрено по серии ловов в 12 часов (табл. 5.16).

Теплолюбивый комплекс был необычайно богат количественно (табл. 5.16). Основу численности и биомассы составляли *Eubosmina coregoni* и *Daphnia cucullata* (на поверхности 7.6 г/м³; на 4 м — 3.85 г/м³ — это более половины общей биомассы). Холодолюбивый комплекс был беден, ниша его располагалась в нижних слоях эпилимниона, где содержание кислорода не падало ниже 5 мг/л, а температура не поднималась выше 17.6 °C. Массовый вид — *Cyclops scutifer*, был сосредоточен в горизонте 6 м; на 9 м содержание кислорода падало до 1 мг/л. Расселение

теплолюбивых видов было ограничено верхними 4 м эпилимниона, криофильного — 4–6 м над металимнионом. Здесь обнаружены в небольшом количестве *Daphnia galeata* и *D. cristata* (табл. 5.16) (рис. 9).

Таблица 5.16. Вертикальное распределение факторов среды и зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Сиверском в полдень 8 августа 1977 г.

Виды, группы	Горизонт, м						
	0	2	4	6	9	12	20
Температура, °C	25.0	24.2	21.4	17.6	13.2	12.0	10.9
O ₂ , мг/л	-	10.2	9.3	5.2	1.2	0.5	0.2
Теплолюбивый комплекс:							
<i>Kellicottia longispina</i>	5.0	2.5	7.5	0	0	0	0
<i>Nauplius Cyclopoida</i>	70.0	32.5	27.5	3400.0	25.7	0	0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	5.0	10.0	0.7	2.5	0	0	0.2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0.8	1.2	0.8	0	0	0	0
<i>Th. crassus</i>	6.2	5.0	1.3	3.7	0	0	0
<i>Copepodit Cyclopoida</i>	35.0	27.5	25.0	137.0	0.5	0.9	0.5
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	17.5	22.5	10.0	0	0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	40.0	22.0	25.0	0.8	0.1	0.5	0.2
<i>Eubosmina coregoni</i>	60.0	57.5	22.5	0.1	0	0.4	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	12.5	10.0	0	0	0	0	0
<i>Leptodora kindtii</i>	0.1	1.5	0	0	0	0	0
Холодолобный комплекс:							
<i>Keratella cochlearis</i>	2.5	0	0	0	0	0	0
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	10.0	5.0	10.0	0	0	0	0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	6.2	15.0	11.0	0	0	0.1	0
<i>Eudiaptomus Copepodit</i>	25.0	25.0	10.0	3.7	0	0.1	0
<i>Cyclops scutifer</i>	0	0.2	0.5	17.5	0.2	0.2	0.1
<i>Cyclops vicinus</i>	0	0	0	0.1	0	0	0
<i>Daphnia galeata</i>	0	0.2	1.3	0	0	0	0
<i>Daphnia cristata</i>	0	0	0.9	0	0	0	0
Общие: N, тыс. экз./м ³	302.1	238.1	151.7	3565.9	26.5	2.1	1.1
B, г/м ³	9.29	9.52	5.85	4.27	0.04	0.09	0.04

Необычайным явлением было скопление огромной численности (до 3.4 млн. экз./м³) науплиев в горизонте 6 м. Это были в основном мелкие науплии размером 0.20–0.25–0.28 мм, крупнее 0.3 мм встречались единичными экземплярами. Как видно из рис. 9, численность науплиусов при принятых условиях облова

на горизонте 6 м колебалась на 1–2 порядка. Это свидетельствует о миграциях молоди вверх в узком слое в пределах 2–3 м в тёмное время суток; в светлое же время огромные скопления науплиев фиксировались на 6 м глубины. Здесь же держались крупные взрослые особи *C. scutifer* и немногочисленные особи *C. vicinus*. Естественно, что скопление науплиев состояло из молоди разных видов, в том числе *Thermocyclops*.

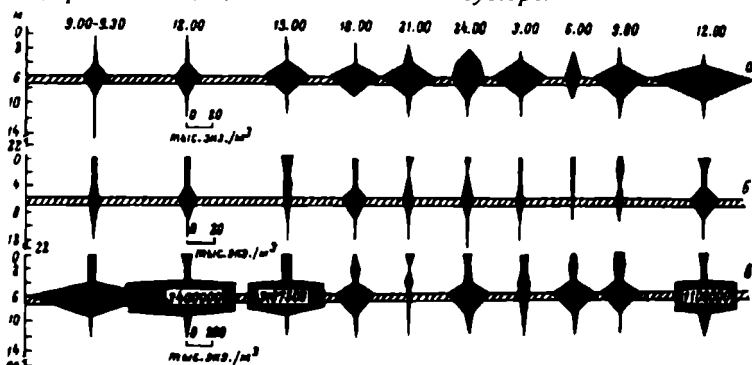


Рис. 9. Вертикальное распределение *Cyclops scutifer* в течение суток 8 – 9 VIII 1977 г. на оз. Сиверском. а — взрослые особи, б — копеподиты, в — науплиусы; по оси ординат — глубина, м. Металимнион заштрихован.

Расселение и структура популяции *C. scutifer* показало, что циклопы интенсивно размножались. Плодовитость их была высокой (около 16 яиц), а повышение температуры и развитие — поднятие заморной зоны до слоя скачка, видимо, стимулировало размножение вида. Максимальная численность *C. scutifer* за период суточных наблюдений — 97,5 тыс. экз./м³ и биомасса 6,53 г/м³ была отмечена (9 августа) при повторном взятии серии в 12 часов. Структура популяции не была рассмотрена в каждой серии, но из полученных наблюдений очевидно, что в популяции преобладали самки; их общее количество колебалось от 97,2 до 84%; самцов было от 3 до 16%. Самки с яйцевыми мешками составляли около половины их общего количества. Небольшое количество самцов и огромные скопления науплиев — свидетельства окончания периода размножения (табл. 5.17; рис. 9).

Таблица 5.17. Численность (N, тыс. экз./м³) и структура популяции (%) *C. scutifer* в горизонте 6 м в течение суток (8–9 VIII 1977 г.) на оз. Сиверском

Показатели	Время, час.									
	9.00	12.00	15.00	18.00	21.00	24.00	3.00	6.00	9.00	12.00
N	15.2	17.5	35.0	38.7	41.25	25.00	40.0	10.0	41.25	97.5
♀	64.2	58.8	50.0	-	-	60.3	-	-	-	-
♀ с яйцами	33	35.3	34.0	-	-	33.0	84.4	-	84.5	88.5
♂	2.8	5.9	16.0	-	-	6.7	15.6	-	15.5	11.5

Cyclops vicinus встречен в горизонте 4–6 м в количестве всего 32 особей во всей суточной серии сборов. Все особи были взрослые самки без яиц. Видимо, *C. vicinus* имел в этот период диапаузу в развитии в связи с высокими температурами воды.

Daphnia galeata и *D. cristata* были обнаружены на гл. 4 м. Это были крупные самки, первый вид длиной до 1.605 мм, второй — до 1.25 мм; встречены неполовозрелые особи ($l_1 = 0.6–0.8$ мм); молодь присутствовала единичными экземплярами.

Ситуация на озере была такова, что оптимального развития достигли летние, теплолюбивые ветвистоусые, холодолюбивые же виды были угнетены, в связи с замором в нижних 12 м толщи воды (практически во всём гипolimниионе) и необычайно высоким прогревом всего эпилимниона до 21.4–25.0 °C.

Наблюдения, произведённые в одни и те же календарные сроки в 1976 и 1977 гг., показали, насколько различно может выглядеть зоопланктонное сообщество в зависимости от погодных условий, прогрева воды, интенсивности развития сообщества, реакций отдельных видов и комплексов на экологические условия.

Состояние популяции *Cyclops scutifer* в оз. Сиверском было исследовано 1 июля 1982 г. Было произведено 3 подъёма большой планктонной сетью от дна до поверхности. Эти сборы особенно ценны, поскольку застали озеро в начале летнего прогрева: температура поверхности была всего 14 °C, в придонных слоях — обычные для озера — 11 °C; прозрачность оказалась несколько сниженной — 210 см, в связи с ветреной погодой. Весна 1982 г. на Верхней Волге была затяжной и холодной. В середине мая в районе Шекснинского водохранилища было

похолодание; температура воздуха днём снижалась до 9 °С, а вода прогрелась всего до 5–6 °С.

В популяции *C. scutifer* резко преобладали самцы — 75.4%, самок было — 24.6%. В эти группы входили и незрелые особи с 7–8 сегментами, но уже различающиеся по половым признакам. Самцов незрелых (8 сегментов) была почти половина — 34.3%. Самки были представлены: особи с 8 сегментами — 1.3%, с прикрепленными сперматофорами — 9.65%, без яйцевых мешков — 8.35%, самок с яйцами — 5.3%. Таким образом, зрелых самцов было — 41%, зрелых самок всего 23.3%; из них приступили к размножению — имели прикрепленные сперматофоры и яйцевые мешки — всего около 15.0%. По структуре популяции можно с определённой констатировать, что циклопы только приступили к размножению. Резкое преобладание в популяции самцов (в том числе и среди незрелых особей) характерно для начала репродукционного периода. Самцы раньше и в преобладающем количестве появляются в популяции, но и раньше отмирают при окончании размножения. Это свойственно и другим холодолюбивым видам р. *Cyclops* (Алексеев, 1981а; Ривьер, 1986, 2005а, б).

Для получения сведений о начале развития зоопланктона, об активизации массовых видов циклопов: *C. kolensis*, *C. vicinus* и *C. scutifer* в мае 1985 г. были произведены исследования на оз. Сиверском, заставшие озеро в период весенней гомотермии. Естественно, число холодолюбивых видов было больше, чем летом, и они были распределены во всей толще воды. Несмотря на низкие температуры (на всех горизонтах — около 6 °С) прозрачность воды составляла всего 220 см. Измерения содержания O₂ не производились; можно только предположить, что в большей части толщи воды заморных явлений не было; зоопланктон от дна до поверхности был сходным в количественном и качественном отношениях (табл. 5.18).

Сбор материала в период весенней гомотермии позволяет сравнить уровень развития доминирующих видов Cyclopoida, относящихся к теплолюбивому и холодолюбивому комплексам. В теплолюбивом — доминирует *Mesocyclops leuckarti*, в холодолюбивом — *Cyclops scutifer*, что было прослежено в летние периоды 1973–1977 гг. В теплолюбивый комплекс входят ещё два

вида: *Thermocyclops oithonoides* и *Th. crassus*, Численность последних на порядок ниже, чем первых двух (табл. 5.18).

Таблица 5.18. Температура воды (°C) и состав зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Сиверском 23 мая 1985 г.

Показатели	Горизонт, м									
	1+2	3+4	5+6	7+8	9+10	11+12	13+14	15+16	17+18	19+20
Температура, °C	6.4	6.3	6.2	6.1	6.1	6.0	6.0	6.3	6.2	6.0
Теплолюбивый комплекс:										
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.4	0.3			0.2	0.3	0.7		0.1	
<i>Synchaeta pectinata</i>	0	0.3	0.3	0.1		0.1				
Nauplius (0.2-0.3 мм)	5.0	1.0			0.1	0.5	7.5	1.3		
Nauplius (0.4-0.6 мм)	10.0	1.8	7.5			1.0				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	75.0	30.0	57.5	60.0	52.5	67.5	57.5	72.5	55.0	36.0
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	7.6	0.5	5.0	0.1	2.5	0.1	7.5	2.5	2.5	
<i>Th. crassus</i>	0	0.1	2.5				2.5	2.5	5.0	
<i>Daphnia cucullata</i>	0.2				0.2	0.2	0.1			
<i>Eubosmina coregoni</i>		0.1		0.2		0.2	0.1			
<i>Leptodora kindtii</i>										
<i>Chydorus sphaericus</i>	1.4	0.5	7.5	0.5	1.3	1.3	0.6	0.2	0.6	
Холодолобивый комплекс:										
<i>Keratella cochlearis</i>					0.1	0.1				
<i>K. hiemalis</i>				0.1	0.1		0.5			
<i>K. quadrata</i>	0.6	0.6		2.5			0.5			
<i>Notholca cinetura</i>	0.1									
<i>Synchaeta oblonga</i>						0	0.3			0.2
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.1	0.4				1.2	1.0		0.1	
<i>Filinia major</i>	0.2					0.1	0.2			
<i>Conochiloides natans</i>	0.2			2.5						
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0	0.3	0.2				0.2	2.5		
<i>Cyclops kolensis</i>	0.2	0.1		0.6			0.6	1.2	0.6	0.8
<i>C. kolensis</i> Copepodit	2.5	0	2.5							
<i>C. vicinus</i>		0.1		0.3		0.1		0.1		
<i>C. scutifer</i> Copepodit	22.5	12.5	22.5	15.0	12.5	15.0	7.5	7.5	10.0	2.5
<i>Daphnia cristata</i>							0.2			
<i>D. galeata</i>	0	0.1		0.2						
Общие:										
N, тыс. экз./м³	126	56.4	105.6	81.6	69.4	89.6	87.3	100.0	73.9	38.4
B, г/м³	1.73	0.87	1.47	1.28	0.64	1.35	1.2	2.21	1.13	0.64

Примечание. ¹⁾ пустые клетки — отсутствие вида.

В холодолобивом комплексе присутствует р. *Cyclops*; в оз. Сиверском кроме *C. scutifer* к нему относятся ещё два вида: *C. kolensis* и *C. vicinus*. Однако, численность этих видов более чем на порядок ниже, чем *C. scutifer*. Все три вида разобщены во времени и пространстве. Следует отметить, что летние виды до-

стигают большей плотности, чем холодолюбивые. Почти одинаково многочисленны в летнем комплексе 2 вида *M. leuckarti* и *Th. oithonoides*, что наблюдается во всех озёрах Скандинавии и Севера Европы (Nilssen, Waervagen, 2000). Третий летний вид *Th. crassus* — малочислен. Среди же холодолюбивых *Cyclops*, в оз. Сиверском только *C. scutifer* достигает заметной численности. Это определяется более обширной нишей теплолюбивых *Cyclopoida* по сравнению с холодолюбивыми.

Распределение массовых видов по вертикали в мае показывает, что *Mesocyclops* (самки, самцы и копеподиты IV-й стадии) в массовом количестве, выйдя из диапаузы, заселили всю толщу воды; их количество практически не изменялось от дна до поверхности.

Нет определённой закономерности в вертикальном распределении *Th. oithonoides* и *Th. crassus*. Однако, как показано в предыдущих сборах, *Th. oithonoides* в период максимального развития достигает высокой численности. В период этих исследований *C. scutifer* также перешёл в активное состояние, но его крупные копеподиты находились в основном на III-й стадии, редкие экземпляры — на IV-й. Копеподиты населяли всю толщу воды. Они также как *Mesocyclops*, зимуют в наилке в диапаузе, но отстают от последнего в развитии. *C. kolensis* и его копеподиты IV-й стадии встречались от дна до поверхности, но в количестве более, чем в 20 раз меньшем, чем *C. scutifer*. Численность *C. vicinus* мала, — можно говорить лишь о присутствии этого крупного циклопа в озере.

Среди ветвистоусых обнаружены первые вылупившиеся из эфиппиев и зимних яиц особи *Daphnia cucullata* и *Eubosmina coregoni*.

Видовое разнообразие холодолюбивых коловраток было значительно. Встречались истинные зимние виды: *Notholca cinetura*, *Conochiloides natans*, *Synchaeta oblonga*, *K. hiemalis*. Остальные виды относятся более к эвритермным, развивающимся в большом диапазоне температур.

В июле (20–21) 1987 г. была предпринята попытка изучения горизонтального распределения холодолюбивых видов, присутствия их на склонах котловины с разной глубиной. Пробы собирались малой (5 л) моделью планктобатометра с борта

катера. Был произведён сбор материала на станциях с глубиной 7, 10, 15 и 20 м (станции 2–5). Подъёмы батометра брались на каждом метре глубины; интегрировалось по 3 подъёма в одну пробу (табл. 5.19).

Таблица 5.19. Некоторые факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) оз. Сиверского в июле 1987 г.

№ станции, глубина, м	2, 7 м	3, 10 м	4, 15 м	5, 20 м
Температура, °С: поверхность-средний слой-дно	14.7–14.2	14.4–14.2–13.4	14.6–14.4–9.2–8.4	14.8–14.4–10.6–8.2–7.8
Содержание О ₂ , мг/л: поверхность-средний слой-дно	12.5–5.7–5.9	12.4–5.8–5.5	12.6–5.8–4.1–3.5	12.0–5.7–3.8–1.8–0.5
Зоопланктон				
Теплолюбивый комплекс:				
<i>Polyarthra malor</i>	0.2	0.1		0.13
<i>P. euryptera</i>	0.1			
<i>Filinia terminalis</i>	0.1			
<i>Kellicottia longispina</i>	2.65	0.4	0.25	2.7
Nauplius (0.13–0.25)	40.2	13.4	8.14	10.47
Copepodit Cyclopoida	35.2	23.45	13.1	17.5
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	15.07	10.4	3.0	7.6
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	17.6	10.22	18.3	13.3
<i>Th. crassus</i>	0.84	1.7	0.2	0.1
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	4.6	5.0	1.04	0.5
<i>Daphnia cucullata</i>	6.7	7.5	12.4	6.0
<i>Eubosmina coregoni</i>	6.7	5.0	15.35	8.7
<i>Bosmina longirostris</i>	0.6	0.23	0.5	19.6
<i>Chydorus sphaericus</i>	6.7	3.35	2.8	1.7
<i>Leptodora</i>	0.13	0.3	0.1	0.3
Холодолюбивый комплекс:				
<i>Keratella quadrata</i>	0.6	0.5	0.1	1.8
<i>K. irregularis</i>	0.1	0.03		0.01
<i>Filinia major</i>		0.1	0.03	1.5
<i>Eudaptomus gracilis</i> +	6.4	7.93	16.8	15.9
<i>Eu. graciloides</i>				
<i>Eudaptomus</i> Copepodit	9.0	0.8	1.5	1.85
<i>Cyclops scutifer</i>	0.6	3.7	13.9	8.6
<i>Daphnia cristata</i>	5.9	10.4	24.4	25.5
<i>D. galeata</i>	1.67	0.74	1.3	2.4
<i>D. longiremis</i>	2.34	4.35	9.0	3.2
Общая: N, тыс. экз./м ³	203.5	109.7	141.2	151.7
B, г/м ³	2.9	2.8	3.87	3.12

Середина лета 1987 г. отличалась не характерной для летнего времени холодной, пасмурной, дождливой, ветреной погодой (до 12 м/с) и волнением 6–7 баллов. Температура воды на Северо-Двинской системе не превышала 15 °С. Прозрачность

воды в оз. Сиверском над глубиной 7 м составляла 350 см, над 10 м — 340 см, над 15 м — 360 и над 23 м — 360 см. Цветность над этими же глубинами (ст. 1) была 30–35° у поверхности и дна, 30–35° — ст. 2, 30–35° — ст. 3 и 35–40° — ст. 4. Таким образом, повышение цветности после поднятия уровня, зарегистрированное в 1970-х гг., сохранялось. Цветность даже несколько возросла, что связано с сильным влиянием поверхности стока, особенно в весенний период и при обильных осадках. В экстремальное холодное лето 1987 г. в конце июля на водоёмах Верхней Волги (оз. Белое, Сизьменское расширение) летней теплолюбивый комплекс был немногочислен. В планктоне присутствовали зимние и ранневесенние виды (Ривьер, Литвинов, 2006). Температура, содержание кислорода, видовой состав и уровень развития зоопланктона на оз. Сиверском 20–21 июля 1987 г. представлен в таблице 5.19. В таблице (в связи с большим объёмом материала) приведены осреднённые данные по каждой станции (средние показатели для всей толщи воды). Видно, что количественно весь зоопланктон распределён относительно равномерно в толще воды как по периферии котловины (гл. 7, 10 м), так и в самой котловине. Несколько больше к периферии тяготеют летние теплолюбивые формы: диафанозома, хидорус, значительно больше над глубиной 7 м — науплиев *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Наоборот, в самой котловине возрастает численность *Daphnia cristata*, *D. longiremis*, *Eudiaptomus* и *Cyclops scutifer*. Численность и структура популяций этих видов в каждом горизонте представлена в таблицах 5.20. и 5.21.

Прослеживая распределение дафний по отдельным станциям с различной глубиной и численность отдельных видов по горизонтам в связи с температурой и содержанием кислорода, можно отметить, что два вида, различные по экологии *D. cucullata* и *D. cristata* имели приблизительно одинаковый уровень развития. Однако распределены они были у поверхности различно. *D. cristata* населяла всю обследованную водную массу; в котловине её численность определённо увеличивалась с глубиной. Наиболее плотно *D. cristata* населяла слои 10–15–20 м, где температура опускалась до 10 °С, а содержание кислорода было около 3.5 мг/л (табл. 5.20).

Таблица 5.20. Распределение (тыс. экз./м³) представителей р. *Daphnia* в оз. Сиверском в июле 1987 г. на разрезе «Монастырь-котловина»

Станция, глубина, горизонт	<i>D. cucullata</i>	<i>D. cristata</i>	<i>D. galeata</i>	<i>D. longiremis</i>	T °C	O ₂ , мг/л
Ст. 2, гл. 7 м						
1+2+3	23.45	38.75	1.6	0	14.7	12.5
4+5+6	9.2	9.2	2.2	4.35	14.2	5.9
Ст. 3, гл. 10 м	Сборы не производились					
1+2+3						
4+5+6	10.0	6.22	0	3.1	14.6	5.8
7+8+9	12.4	3.6	0.8	9.7	13.4	5.5
Ст. 4, гл. 15 м						
1+2+3	19.6	17.5	1.4	4.3	14.6-14.4	12.6
4+5+6	4.95	5.0	0	0.8	14.4	5.8
7+8+9	10.1	30.75	1.3	3.6	14.2	4.1
10+11+12	18.7	51.6	1.1	8.4	9.2	3.1
13+14	4.95	34.6	9.9	2.5	8.4	3.5
Ст. 5, гл. 21 м						
1+2+3	12.8	12.9	1.5	3.0	14.8	12.0
4+5	15.7	15.8	0.15	8.5	14.5	
6+7	5.4	24.1	0.31	6.0	14.4	
8+9	3.5	92.0	3.4	3.6	13.4	
10+11	3.8	35.5	1.95	3.8	11.4-11.0	3.8
12+13	15.5	26.0	3.1	3.1	10.6-9.6	
14+15	0	5.4	2.9	5.2	8.6-8.2	2.7
16+17	1.55	29.5	13.5	3.2	8.2-8.0	1.8
18+20	0	19.9	8.9	7.4	8.0-7.8	1.1-0.5

D. cucullata как летний теплолюбивый вид населяла поверхностные слои ближе к берегу. Над глубинами 15 м она встречалась до горизонта 13–14 м, а над самой котловиной в пелагиали населяла только верхние 5 м, а глубже встречалась единичными особями. Значительная численность холодолюбивой *D. longiremis* не типична для летнего периода, и развитие её связано с устойчивым похолоданием. В районе котловины этот вид населял всю толщу воды; незначительно менялась его численность и над глубиной 15 м. *D. galeata*, немногочисленная по всему озеру, всё же в придонном слое на станциях 4 и 5 увеличивала свою плотность при температуре всего около 8 °C и содержании кислорода — 3–2.0 мг/л.

Таблица 5.21. Численность (тыс. экз./м³), структура популяции (%) *Cyclops scutifer* и факторы среды в оз. Сиверском в июле 1987 г.

№ станции, горизонт, м	Числен- ность	Структура популяции, %			Т °С	O ₂
		♀	♀ _я	♂		
Ст. 4:						
1+2+3	0.86	38.8	0	61.2	14.6-14.4	12.6
4+5+6	0.33	100	0	0	14.4	5.8
7+8+9	4.6	28.6	0	71.4	14.2	4.1
10+11+12	29.7	22.0	33.0	45.0	9.2	3.1
13+14	53.6	25.0	43.7	31.3	8.4	3.5
Ст. 5						
1+2+3	15.8	50	0	50	14.8	12.0
4+5	3.5	51.4	5.7	42.9	14.5	
6+7	2.6	50.0	7.7	42.3	14.4	5.7
8+9	7.3	49.3	23.3	27.4		
10+11	10.0	60.0	15.0	25.0	11.4-11.0	3.8
12+13	13.0	46.15	7.7	46.15	10.6-9.6	
14+15	11.25	72.8	5.2	22.0	8.6-8.2	2.7
16+17	13.2	15.1	47.0	37.9	8.2-8.0	1.8
18+20	18.0	38.9	33.3	27.8	8.0-7.8	1.1-0.5

Как видно из таблицы 5.19 популяция *Cyclops scutifer* была сосредоточена на станциях 4 и 5 (гл. 15, 20 м). Численность и структура популяции на каждом горизонте рассмотрена в таблице 5.21. Прослеживая распределение отдельных групп популяции, можно отметить, что наименьшее количество самок с яйцами было в верхних слоях; на склоне котловины до 9 м они отсутствовали, тогда как в придонном скоплении они составляли почти половину популяции. Самцы и самки без яиц имели обратную тенденцию: их количество с глубиной уменьшалось. Увеличение доли самок с яйцевыми мешками в придонных слоях отмечено и в самой котловине. Это явление определённо имеет место, т.к. отмечалось при вертикальных съёмках постоянно. Оно — чисто физического происхождения: увеличивается вес самки (по мере роста науплиев в яйцах), и самки медленно погружаются в нижние слои. Уход от выедания более заметных особей рыбами — приспособительное значение для сохранения популяции. Наиболее плотное скопление *C. scutifer* (53.6 тыс. экз./м³) зарегистрировано на склоне с глубиной 15 м при темпе-

ратуре 8.4 °C и содержании кислорода около 3 мг/л. Повышение численности циклопов в котловине начиналось с глубины 9–10 м; глубже циклопы встречались в количестве 11–18 тыс. экз./м³, не образуя заметного скопления. Это связано не с температурным фактором, а с дефицитом кислорода глубже 15 м (табл. 5.19).

Таким образом, даже в середине, но холодного, лета при температуре 14–15 °C у поверхности холодноводный комплекс был разнообразен и обилён. Его состояние значительно отличалось от того, что наблюдалось в 1977 г. (сроки наблюдений в 1987 г. — 20–21 VII; в 1977 г. — 8–9 VIII). В 1977 г. при температуре поверхности 24–25 °C и заморе, распространившемся до 9–10 м глубины, доминировали в планктоне *Daphnia cucullata* и *Eubosmina coregoni* (табл. 5.16 и 5.20).

На оз. Сиверском 20–21 VII 1991 г. были произведены сборы зоопланктона с учётом факторов среды (прозрачности, температуры, содержания кислорода, количества взвешенного вещества) на 4-х станциях с глубиной 5, 10, 18 и 20 м. Лето 1991 г. характеризовалось обычным прогревом. В начале июня температура воды в Шекснинском водохранилище достигала 13–14 °C, в начале июля — 19–20 °C. В последней декаде июля на оз. Сиверском температура у поверхности колебалась от 19.8 до 21 °C. Прозрачность на всех станциях была одинаковой, около 200 см. Содержание кислорода у поверхности почти не менялось — 10.4–10 мг/л. Термоклин располагался на глубине 7–9 м (разной на разных станциях). Перепад на ст. 3 (на 8–9 м) достигал 8 °C (на 1 м). Такой большой интервал температуры между эпи- и гипolimнионом не наблюдался в предыдущий период исследований и связан с длительным периодом устойчивой без сильных ветров погоды. Мощный стабильный гипolimнион с температурой 10–8 °C регистрировался с 12 м и до дна. Оксиклин с резким падением содержания кислорода (с 9 до 3.6 мг/л) располагался не в эпимлионе, а ниже термоклина. Дефицит O₂ — около 2 мг/л, и ниже наблюдался глубже 14–15 м. Стратификация озера, расположение и границы эпи-, мета- и гипolimниона были чётко выражены, также, как и расположение оксиклина.

Зоопланктон был богат качественно и количественно, особенно в пелагиали в районе котловины. Обширный и громоздкий материал представлен в таблицах частично. Рассмотрено распределение только холодолюбивых видов на ст. 1 (гл. 5 м), ст. 2 (гл. 10 м) и ст. 3 (гл. 18 м) (табл. 5.22).

По периферии котловины холодноводные формы отсутствуют, сюда заносятся токами воды отдельные особи. На глубине 10 м по всей толще воды при диапазоне температуры от 20 до 17 °С и содержании O_2 до 3 мг/л встречен исключительно эвритермный вид *Keratella quadrata*. *K. irregularis* — вид, характерный для чистых холодных вод преимущественно северных водоёмов. В оз. Сиверском встречен отличающимися подвидами: *K. irregularis irregularis* имеет задний шип, и *K. i. wartmanni* — ещё более мелкая форма без заднего шипа, *K. ir. angulifera* с иным строением ячеек панциря (Маркевич, 1982). Необычайное обилие подвидов и экоморф р. *Keratella* в оз. Сиверском требует специального изучения.

Daphnia cristata в прибрежье отсутствует, но по склонам котловины заселяет всю толщу воды, избегая лишь придонный слой с дефицитом кислорода. Численность вида в период максимального прогрева невелика, в это время среди дафний в эпи- и металимнионе доминирует летний вид — *D. cucullata*. Типично расположение в толще воды других более стенобионтных видов — *D. longiremis* и *D. galeata*. Эти виды встречаются глубже 10–11 м при температуре 12–10 °С и дефиците кислорода от 4 до 1 мг/л.

Cyclops scutifer образует небольшое скопление на ст. 2 у дна; сходная численность вида зарегистрирована на ст. 3 на такой же глубине — 10–11 м. В горизонте 16–17 м популяция состояла из копеподитов — 62% и взрослых особей 38%; среди них самцов было 32%, самок с яйцами — 50% и самок без яиц — 18%.

На ст. 4 (гл. 20.5 м) вертикальное распределение сходно с тем, что наблюдалось на ст. 3 (гл. 18 м) (табл. 5.23).

Из коловраток в толще воды чаще встречалась холодолюбивая *Filinia major*; она образовала небольшое скопление в придонном горизонте, как и на ст. 3. *Daphnia cristata* расселялась вглубь до 11 м (t — 11–12 °С, O_2 — около 3 мг/л); глубже встречались отдельные особи.

Таблица 5.22. Факторы среды и распределение видов холодноводного комплекса (тыс. экз./м³) в оз. Сиверском 20-21 VII 1991 г.

Горизон- ты, м	Т°С	O ₂ , м/л	<i>Keratella</i> <i>quadra</i>	<i>K. irre-</i> <i>gularis</i>	<i>Filinia</i> <i>major</i>	<i>Daphnia</i> <i>crustata</i>	<i>D. longi-</i> <i>remis</i>	<i>D. gale-</i> <i>ata</i>	<i>Cyclops</i> <i>scutifer</i>	<i>C. scutifer</i> Copepodit	<i>Eubaptomus gracilis</i> + Copepodit
Станция 1, гл. 5 м											
0+1+2	19.5	10.4	0.84	0.13		0	0	0	0.13	0	10.5
3+4+5	19.4	10.2- 10.0				0.4					5.0
Станция 2, гл. 10 м											
0+1	19.5	10.4	1.25			2.5			0.1		10.5
2+3	19.0	10.0	1.25	2.5		1.25			0.2		13.75
4+5	19.1	10.0	7.5		1.2	2.6				1.25	15.0
6+7	19.1	10-9.6	3.75			2.4					7.5
8+9	17.6	9.6-3.4	3.75		1.3	1.26			0.2		15.0
10	11.7	2.0				0.4			3.6		2.2
Станция 3, гл. 18 м											
0+1	21- 21.5	10-9.6	5.0	0.1		0.6					7.5
2+3	21.0	9.6	5.0			2.5					13.75
4+5	21.0	9.6	3.7	1.35		2.8		0.2			12.5
6+7	21.0	9.5	1.25			3.2					7.5
8+9	20.5- 12.5	8.6	2.5			1.3	0.6	0.2	0.5		10.0
10+11	12.0- 11.5	7.7-7.2				0.4	2.5		2.5		5.0
12+13	10.5- 10	3.6-3.0	0.2			1.9	5.5	1.2	5.0		0.7
14+15	10	2.8-1.8				0.7	18.5	1.6	4.9		0.8
16+17	10	1.0-0.6			5.5	0		7.5	5.5		0.7

Примечание. Пустые клетки — отсутствие вида.

Таблица 5.23. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в центре котловины (ст. 4) оз. Сиверского 20–21 VII 1991 г.

Факторы среды, виды	Горизонт, м								
	0+1	2+3	4+5	6+7	8+9	10+11	12+14	15+17	18+20
Температура, °C	20.1	20.1	20.0	19.7	18.3-16	12-11	10.6-9.4	9.2-8.9	8.8-8.4
Кислород, O ₂ , мг/л	10.4	10.4-10	10.0	9.6-9.4	8.8-3.6	3.2-2.9	2.8-1.8	1.8	0.8
Теплолюбивый комплекс:									
<i>Polyarthra maior</i>	0.4	2.5							
<i>P. euryptera</i>		5.0	1.0	0.4	0.2				0.1
<i>Trichocerca capucina</i> + <i>T. longiseta</i>		1.0	0.2	0.8	0.2				
<i>T. similis</i>									
<i>Kellicottia longispina</i>						0.2			
<i>Asplanchna priodonta</i>			0.4	0.2					
Nauplius	20.0	20.0	20.0	21.0	15.0	3.8	0.7	0.7	17.5
Copepodit Cyclopoida	25.0	30.0	35.0	15.0	6.5	6.3	0.4	0.4	17.5
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	7.5	20.0	16.0	3.5	1.6	2.5			14.2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	5.0	21.0	20.0	15.0	8.0	2.5	0.53	0.4	1.6
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.0	4.0	2.0	3.5	4.0	0.5	0	0	0.5
<i>Daphnia cucullata</i>	7.5	10.0	20.0	20.0	11.5	2.5	0.4	0.13	6.6
<i>Eubosmina coregoni</i>	2.5	2.5	5.0	3.5	5.0	0	0.5	0.13	0.8
<i>B. longirostris</i>	0.4	0.2	0.4	0.6	0.6	3.8	5.0	5.8	1.7
<i>Chydorus sphaericus</i>	45.0	22.5	40.0	32.0	3.5	1.3	0	0.1	11.7
<i>Leptodora kindtii</i>		5.0	1.0	1.0	0.2				
Холодолюбивый комплекс:									
<i>Keratella quadrata</i>		5.0	1.0	1.0	0.2				3.35
<i>K. irregularis</i>	0.2		0.2	0.2					
<i>Filinia major</i>			0.2	0.2		0.2	0.4	2.5	0.9
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	5.0	10.0	5.0	1.6	3.0	2.5	0.7	0	1.1
<i>Eu. Copepodit</i>		5.0	6.5	5.2	3.5	0	0	0.3	3.3
<i>Cyclops scutifer</i>		0.3	0.4	0.4	1.4	2.6	5.87	1.73	0
<i>C. scutifer Copepodit</i>			0.4						
<i>Daphnia cristata</i>	2.5	2.0	5.0	1.0	2.5	6.3	0.3	0.7	0.4
<i>D. galeata</i>					0.4	1.0	3.3		
<i>D. longiremis</i>	0.6		0.6		1.0	5.0	6.7	13.34	0.2
Общие:									
N, тыс. экз./м ³	137.6	160.5	180.3	124.8	68.7	42.3	25.0	26.3	76.0
B, г/м ³	2.9	1.76	1.97	0.98	1.9	1.1	0.9	0.8	0.87

Многочисленная в период наблюдений *D. longiremis* была сосредоточена в слое 10–17 м при температуре 12–9 °C и содержании кислороде всего 3–2 мг/л; *D. galeata* встречена в узком горизонте 10–14 м. Все три вида дафний распределялись, видимо, в соответствии с их экологическим диапазоном. Самый ши-

рокий температурный диапазон у *D. cristata*. Два других вида более узкие термофилы, ограниченные в своём глубинном распределении замором в узком придонном слое (табл. 5.23).

Если наблюдать и анализировать распределение и количество всего зоопланктонного сообщества, то многие виды заселяют чёткие слои — свои экологические ниши. Так, к эпилимниону тяготеют *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *Eubosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*. В гиполимнионе они практически отсутствуют. Их численность до самого придонного слоя уменьшается на порядок (диафанозома, босмина), либо в 200–400 раз (*D. cucullata*, *Ch. sphaericus*). Они практически исчезают с глубины 10–12 м. Обращает на себя внимание увеличение численности *D. cucullata* и *Ch. sphaericus* у самого дна. Специальное окрашивание придонных проб не применялось, но материал просматривался в нефиксированном виде под биноклем в полевой лаборатории (на экспедиционной машине или на борту судна). Дафнии и хидорусы, скопившиеся у дна, — это отмершие и в разной степени разложившиеся особи (растекшийся глаз, расплывшийся кишечник). Мертвые рачки, как правило, покрыты обрастателями. Среди трупов *D. cucullata* встречаются особи с округлой головой, что характерно для I поколения (Ривьер, 1975). Естественно, что разложение рачков у дна при низкой температуре и дефиците кислорода идёт медленно.

Особое внимание на протяжении всего периода исследований на большинстве озёр было уделено *B. longirostris*. Это прибрежный чрезвычайно эвритермный и эврибионтный вид. *B. longirostris* постоянно встречалась в придонных слоях глубоководных озёр как в летний, так и в зимний периоды (Ривьер, 1986, 1987, 20076). Известно, что *B. longirostris* развивается в массовом количестве в первую половину лета в защищённом и полузащищённом побережье. Во время штормов она выносится в открытые участки, где может встречаться в пелагиали (Ивановское водохранилище ..., 1978), достигая численности в десятки млн. экз./м³. Не имея возможности благодаря своей конфигурации держаться в толще воды, *B. longirostris* опускается в придонные слои, где продолжает функционировать.

Если проследить вертикальное распределение босмин — пелагиобионта, имеющего яркие признаки цикломорфоза, — *Eu-*

bosmina coregoni и литорального вида — *B. longirostris*, то над котловиной первый вид почти исчезает глубже 10 м, тогда как второй имеет максимальную численность в слое 10–17 м (табл. 5.23).

Рассмотрение *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, как представителей холодолюбивого комплекса, предполагает определённую долю условности. Эти виды — постоянные представители зоопланктона зимних водоёмов (Щербаков, 1967; Ривьер, 1986; Боруцкий и др., 1991). Циклы их развития зависят от типа водоёма. В оз. Сиверском встречены оба вида, но доминирует *E. gracilis*, имеющий два цикла размножения — зимний и летний.

Исследования в июле 1991 г. застали летний цикл размножения *E. gracilis*. Рачок заселял всю толщу воды, но избегал заморной зоны, и глубже 10–15 м его численность снижалась. Наибольшее количество диаптомуса отмечено на периферии котловины (табл. 5.22, 5.23). На ст. 1 в слое 0–2 м доминировали самцы (86.7%), самок с яйцами и прикрепленными сперматофорами было 3.3%; самок без яиц — 10%. Доминирование в популяции самцов отмечалось в слоях 0–7 м на ст. 2. Самцы преобладали на горизонтах 2–9 м на ст. 3, но глубже 11 м, где численность резко снижалась, в популяции оставались одни самки без яиц. В горизонте 8–9 м, где численность популяции была максимальной, структура её половозрелой части выглядела так: самцов — 54.8%, самок с яйцами и прикрепленными сперматофорами — 22.6%, самок без яиц — 22.6%. Над котловиной (ст. 4, гл. 20 м) наибольшая плотность *E. gracilis* наблюдалась в горизонте 2–3 м. Структура взрослой части популяции была: самцов — 72.5%, самок с яйцами и сперматофорами — 22.5%, самок без яиц — 5%. Во всей популяции в озере около половины особей у поверхности и преобладающая часть — в горизонте 4–9 м представляет собой ещё копеподитов IV-й стадии (табл. 5.23). Таким образом, популяция *E. gracilis* в период исследований во вторую половину лета при температуре в слое обитания 20–10 °C только приступала к размножению. Около половины рачков были неполовозрелыми, во взрослой части популяции преобладали самцы (от 55 до 87%).

В слое температурного скачка возрастает плотность воды при большом перепаде температур, замедляется скорость оседа-

ния частиц, погибших гидробионтов, клеток планктонных водорослей. *C. scutifer* по наблюдениям в озёрах Камчатки относится более к альгофагам, потребляющим *Stephanodiscus*, инфузорий, протококковые водоросли, *Melosira*, *Navicola*, растительный детрит (Монаков и др., 1972; Монаков, 1998). Биомасса водорослей (при стабильном индексе усвоения) должна быть в пределах 7–4 мг/л; дальнейшее увеличение плотности пищевых частиц не влечёт за собой увеличения эффективности питания (Павельева, Сорокин, 1971). Питание *C. scutifer* водорослями, простейшими и коловратками в оз. Дальнем и Курильском объясняется авторами бедностью зоопланктона этих озёр ветвистоусыми и веслоногими.

Несмотря на богатство зоопланктона оз. Сиверского ветвистоусыми, основная масса их обитает в эпилимнионе. Многолетние наблюдения за вертикальным распределением и миграциями ракообразных в озере показали, что слои обитания *C. scutifer* почти лишены массовых видов ветвистоусых, населяющих эпилимнион (*Daphnia*, *Eubosmina coregoni*, *Diaphanosoma* и др.) (табл. 5.23). Биомасса (мг/л) этих мирных форм и *C. scutifer* в горизонтах 10–14 м составляла:

Горизонт, м	Мирные формы	<i>Cyclops scutifer</i>
10+11	0.72	0.36
12+13+14	0.79	0.11

Количество взвешенного вещества на всех горизонтах было в несколько раз выше, чем биомасса зоопланктона. На горизонтах 9–15 м количество взвеси было почти на порядок выше, чем биомасса мирных форм (табл. 5.24).

Таким образом, имея небольшие данные по вертикальному распределению взвешенного вещества и мирных зоопланктеров, можно констатировать, что популяция *C. scutifer*, располагающаяся в верхних малонаселённых слоях гиполимниона, где численность организмов сокращается в 3–5 раз, всё же обеспечена пищей, видимо, в большей степени за счёт взвешенного вещества.

Таблица 5.24. Температура, содержание кислорода, количество взвешенного вещества и биомасса зоопланктона в толще воды оз. Сиверского (20–21 VII 1991 г.)

Станция, горизонты, м	T °C	O ₂ , мг/л	Взвесь, мг/л	Биомасса зоопланктона, мг/л
Ст. 1, гл. 5 м				
0+1+2	19.5	10.4	4.2	1.3
3+4+5	19.4	10.2-10.0	2.6	0.86
Ст. 2, гл. 10 м				
0+1	19.5	10.0	7.5	0.82
2+3	19.1	10.0	5.7	2.25
4+5	19.1	10.0	4.9	2.44
6+7	19.1	10.0	6.4	1.70
8+9	19.1-17.6	9.6-3.4	8.8	1.63
10	11.7	2.0	-	-
Ст. 3, гл. 18 м				
0+1	21.5	10.0	5.1	2.14
2+3	21.5	9.6	3.8	3.00
4+5	21.0	9.6	4.6	2.50
6+7	21.0	9.6-9.5	5.1	1.85
8+9	20.5-12.5	9.5-8.6	5.4	1.38
10+11	12.0-11.5	7.2-4.2	3.4	0.55
12+13	10.5	3.6-3.0	4.1	0.56
14+15	10.0	2.8-1.8	5.2	0.76
16+17	10.0	1.0-0.6	-	0.93
18	9.0	-	-	-
Ст. 4, гл. 20.5 м				
0+1	20.1	10.4	-	2.92
2+3	20.0	10.4	-	1.76
4+5	20.0	10.0	-	1.97
6+7	19.7	9.6-9.4	4.1	0.99
8+9	18.3-16.0	8.8-3.6	6.0	1.92
10+11	12.0-11.0	3.2-2.9	4.2	1.08
12+13+14	10.6-9.4	2.8-1.8	3.9	0.9
15+16+17	9.2-8.9	1.8	-	0.8
18+19+20	8.8-8.4	0.8	-	0.87

Последние летние исследования зоопланктона оз. Сиверского были предприняты 27–29 VII 2005 г. В районе котловины сборы произведены на станции с гл. 5, 14 и 20.5 м; пробы брались тем же батометром ($v = 5$ л) через 2 м по вертикали и большой сетью. Температура и содержание кислорода измерялись на каждые 2 м от поверхности до дна. Прозрачность воды

была ниже, чем в предыдущие годы исследований в эти же сроки, всего 140–150 см. Зоопланктон был богат качественно и количественно. В эпилимнионе высокой численности достигали все три вида циклопов: *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* и *Th. crassus*. Высокая численность последнего вида впервые наблюдалась на этом озере. Слой температурного скачка (3.4 °C) располагался высоко, на 6–8 м и совпадал с оксиклином (перепад содержания O_2 на 1 м — 3.5 мг/л). Подробно вертикальное распределение факторов среды и содержания отдельных видов в котловине представлено в таблицах 5.25 и 5.26.

В каменистом прибрежье на глубине 5 м зоопланктон оказался разнообразным и многочисленным. Если в районе котловины обнаружено в 9-ти пробах — 23 вида, то на мелководье в 1 пробе обнаружено 18 видов. Зоопланктон (на 5 м) был более разнообразен у дна. Здесь прозрачность воды была ниже, чем в открытой части — 135 см. При сравнении численности доминирующих видов тепловодного комплекса над котловиной и в том же горизонте (4 м) в мелководной зоне оказалось, что летние виды особенно многочисленны у берега вблизи дна. Естественно, что виды, распространяющиеся в глубину, реже встречаются на верхних горизонтах над котловиной и менее расселяются на значительно большие расстояния в горизонтальном направлении. Большее богатство зоопланктона у дна на мелководье связано с перегревом поверхности воды и влиянием волнового взмучивания вблизи берега.

Массовый холодолюбивый вид — *Cyclops scutifer* был сосредоточен в горизонте 6 м при экстремальной температуре 17.8 °C и содержании O_2 — 5.7 мг/л. Часть популяции расселилась выше и ниже (табл. 5.25). Численность (тыс. экз./м³) на отдельных горизонтах и структура популяции (%) были несколько различными:

Горизонт, м	4	6	10	12
Численность, тыс. экз./м ³	9.8	37.4	1.2	0.4
Сореподит + самцы	0	0	50	0
самцы	71.2	40.5	33.3 ¹⁾	50
самки	24.6	27.0	0	50
самки с яйцами	4.2	32.5	16.7	0

Примечание. ¹⁾ — из взрослых самцов — половина мёртвые особи.

Таблица 5.25. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в котловине оз. Сиверского в конце июля 2005 г.

Горизонт, м	0	4 ¹⁾	6	10 ¹⁾	12	14	16	18	20(дно)
T °C	23.9	18.0	17.8	13.8	12	10.2	9.8	9.4	8.7
O ₂ , мг/л	10.2	6.6	5.7	1.5	2.3	1.9	2.7	-	-
Теплолюбивый комплекс:									
<i>Polyarthra euryptera</i>	25.0	5.0	1.0	4.0	0.8	4.8	1.8		
<i>Trichocerca capucina</i>	2.2	5.0		0.2	0.2		0.8		
<i>Filinia longiseta</i>	0.6	0							
<i>Kellicottia</i>	0.4	10.0	2.4	0.4			0.2		
Nauplius	60.0	55.0	2.4	9.4	2.0	7.0	5.8		
Copepodit Cyclopoida	65.0	30.0	10.0	2.8	1.0	2.2	0.4		
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	40.0	0.2	12.5	0.2	0	0.2	0.6	8.8 ²⁾	
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	55.0	30.0	17.5	1.6	0.4	0.4		0.6	
<i>Th. crassus</i>	20.0	0				0.2			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.4	3.8	7.75	0.4	0.2	0.4			
<i>Daphnia cucullata</i>	10.4	45.0	14.4	0.4	0.4	1.0	0.6		0.2
<i>Leptodora</i>	0.2								
<i>Chydorus sphaericus</i>	1.6	1.0	0.4	0.6	0.2	0.4			0.2
<i>Eubosmina coregoni</i>	2.6	1.2		0.2		0.2			
Холодолюбивый комплекс:									
<i>Keratella quadrata</i>	0			0.2					
<i>K. cochlearis</i>	0.2	0.2	0.2						
<i>K. irregularis</i>	0		0.2			1.2			
<i>Pompholex sulcata</i>	0	0	0.8		3.0	1.6	2.8		
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0						0.4		
<i>Eudiaptomus graciloides</i> + Copepodit	7.6	7.0	20.9	0.4		0.2			0.2
<i>Cyclops scutifer</i>	0.2	9.8	37.4	1.2	0.4	0.8		0.2	
Copepodit <i>Cyclops kolensis</i>	0	0.4						0.6	0.4
<i>Daphnia longiremis</i>	0	0.4						0.6	0.4
<i>D. cristata</i>	50.0	7.6	3.8	0.2					
<i>D. galeata</i>	0.2	2.8	6.0	0.2					

Примечание. 1) — пробы, взятые на 2 и 8 м, погибли; 2) — *M. leuckarti* — Copepodit IV стадии.

Таблица 5.26. Факторы среды и доминирующие виды зоопланктона (тыс. экз./м³) на мелководной станции (гл. 5 м) и в котловине на той же глубине в оз. Сиверском в июле 2005 г.

Параметры среды, виды	Глубина, м		
	0	4	4 (над котловиной)
Температура, °C	24.0	18.4	18.0
O ₂ , мг/л	10.2	6.8	6.6
Теплолюбивый комплекс:			
<i>Polyarthra major</i>	60.0	30.0	5.0
<i>Nauplius</i>	65.0	140.0	55.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.8	10.0	0.2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	10.5	100.0	30.0
<i>Th. crassus</i>	0	5.0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0.8	25.0	3.8
<i>Daphnia cucullata</i>	0.6	30.0	45.0
Холодолюбивый комплекс:			
<i>Pompholyx sulcata</i>	0	5.0	0
<i>Eudiaptomus</i> + <i>E. Copepodit</i>	1.2	20.0	7.0
<i>Cyclops scutifer</i>	0.2	0.6	9.8
<i>Daphnia cristata</i>	2.6	20.0	7.6
<i>D. galeata</i>	0	2.4	2.8
<i>D. longiremis</i>	0	0	0.4

Наиболее достоверный состав популяции регистрируется там, где сосредоточена наибольшая её часть, на глубине около 6 м. Здесь популяция состоит из самцов и самок почти в равной пропорции. Среди самок — большая часть имеет яйцевые мешки.

Над глубиной 14 м большой ($d = 48$ см) сетью с газом № 36 произведён облов толщи воды от дна до поверхности. В этом случае, судя по вертикальному распределению, основная часть популяции *C. scutifer*, скопившаяся около горизонта 6 м, была поймана. Сделано несколько подсчётов структуры популяции из обильной пробы, в которой оказались несколько сотен особей *Cyclops scutifer*. Средние показатели были: самцов 41.1%, самок без яиц — 34.6%, самок с яйцами — 24.3%. Эти, полученные на большом материале, показатели сходны с теми, которые регистрировались в скоплении циклопов на горизонте 6 м (см. вывод на с. 135).

Таким образом, в конце июля 2005 г. ситуация на озере напоминала состояние среды и биоты в августе 1977 г., когда поверхностные слои прогрелись до 24–25 °C, слой температурного

скачка располагался около 6 м глубины, где было 17.6 °C и O₂ — 5.2 мг/л. Популяция *C. scutifer* была малочисленной (17.5 тыс. экз./м³ — максимальная величина) и состояла почти на 80% из самок, самцы уже в значительной степени отмерли. Условия среды в августе 1977 г. были экстремальными для криофильного комплекса и для самого многочисленного вида *C. scutifer*.

Исследования в конце июля 2005 г. показали, что циклопы продолжают существовать при прогреве поверхности до 24 °C и заморе в придонных слоях. Они концентрируются в металимнионе, где имеют значительную численность (37.5 тыс. экз./м³) и активно размножаются, имея в своём составе около 60% самок и 40% самцов. Преобладание самок в популяции и обнаружение на глубине 10–12 м мертвых особей самцов свидетельствует о снижении интенсивности размножения.

Криофильный зоопланктон в подлёдный период и факторы среды на оз. Сиверском изучались в марте 1983 г. и более подробно в феврале 1993 г.; результаты частично публиковались (Ривьер, 1986, 2005б; Дзюбан и др., 1998).

22–23 марта 1983 г. толщина льда на озере была 47 см, прозрачность — 420 см. Материал был собран на станциях с глубиной 4, 5, 9 и 19 м. Пробы брались на каждом метре, но сливались по два подъёма в одну склянку. Температура измерялась на каждом метре, а содержание кислорода через каждые 5 м (рис. 10).

Криофильный зоопланктон содержал 18 видов, наиболее разнообразны были коловратки. Населена была вся толща воды; в поверхностных слоях преобладали по численности коловратки, в придонных — ракообразные (табл. 5.27).

Кроме семи, указанных в таблице видов коловраток, в небольшом количестве встречены *Polyarthra dolichoptera* (0.1 тыс. экз./м³, ст. 2; 0 м); *Notholca squamula frigida* (0.1 тыс. экз./м³, у дна на ст. 1), *Asplanchna priodonta* (0.1 тыс. экз./м³, ст. 3; 0 м), *Filinia longiseta* (0.4 тыс. экз./м³, ст. 3; гл. 5–6 м). Самыми широко расселёнными во всей толще воды оказались *Keratella quadrata* и *Synchaeta verrucosa*. *Conochiloides natans* был немногочислен и не образовывал скопления, какие наблюдались вблизи окислина при развитии процесса окисления метана и большого

количества метаноокисляющих бактерий (Ривьер и др., 1981; Дзюбан и др., 1998).

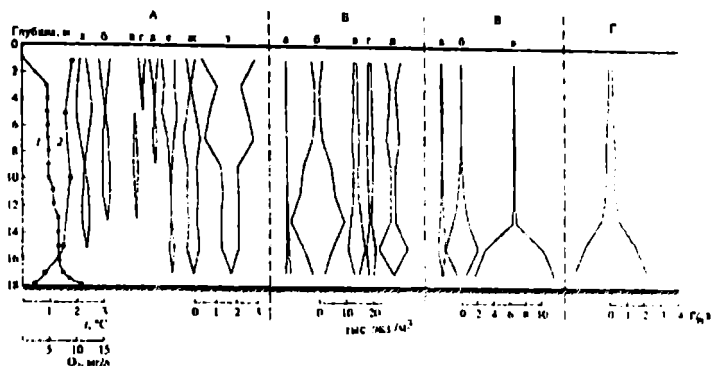


Рис. 10. Вертикальное распределение температуры, концентрации кислорода и количество (тыс. экз./м³) зоопланктона в котловине оз. Сиверского 22–23 марта 1983 г. 1 — температура, °С; 2 — содержание кислорода, мг/л. А, Б, В и Г как на рис. 5. А: а — *Synchaeta verrucosa*, б — *Conochiloides natans*, в — *Kellicottia longispina*, г — *Keratella cochlearis*, е — *K. quadrata* + *K. hiemalis*, ж — *Filinia major*, з — общая численность коловраток. Б: а — *Cyclops vicinus*, б — *Cyclops kolensis* Copepodit, в — *Eudiaptomus gracilis*+*E. graciloides*, г — *Eudiaptomus* Copepodit, д — науплиусы. В: а — *Bosmina longirostris*, б — *Daphnia cristata*, в — *D. longispina*.

Наибольшей численности весной в подлёдный период на оз. Сиверском достигала *Filinia major* — вид, встречающийся в самых разных водоёмах вплоть до прудов, но в холодное время (Кутикова, 1970; Pejler, 1965). Обычные в подлёдный период виды: *Keratella quadrata*, *K. hiemalis*, *Synchaeta verrucosa* встречаются в холодное время года (с ноября до апреля) в озёрах Чудском и Выртсъярв, но при обычной длительности подлёдного периода. При тёплой зиме, позднем замерзании и коротком подлёдном периоде численность этих видов снижается (Blank et al., 2009; Virto et al., 2009).

Слой, м	Т °С	O ₂ мг/л	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Общие: тыс. экз./л ³ г/м ³
11+12	1.1					0.1		0.1	0.5	1.6	12.1	0.1	1.7	1.6	0.8	0.1	0.2	18.2
13+14	1.2-1.3						0.1	0.3	0.4	1.5	18.8	0.3	0.8	3.9	2.0	0.5	0.6	0.53
15+16	1.4	7.2		0.2														29.2
17+18	1.5-1.9	3.2							0.6	9.4	10.3	0.8	3.0	5.7	4.3	7.8	1.0	0.98
											4.1	1.5	1.9	1.6	1.1	10.6	0.2	43.2
																		2.79
																		22.5
																		4.0

Примечание. 1 — *Keratella cochlearis macracantha*, 2 — *K. quadrata*, 3 — *K. hiemalis*, 4 — *Kellicottia longispina*, 5 — *Synchaeta verrucosa*, 6 — *Conochiloides natans*, 7 — *Filinia major*, 8 — маупиусы, 9 — коноподиты *Cyclops kolensis*, 10 — *C. kolensis*, 11 — *Eudiaptomus* + коноподиты, 12 — *E. gracilis* + *E. graciloides*, 13 — *Daphnia cristata*, 14 — *D. galeata*, 15 — *Bosmina longirostris*; ¹⁾ пустые клетки — отсутствие вида.

Численность массового зимнего *Cyclops kolensis* была значительно выше, чем в период гомотермии в мае 1985 г. (табл. 5.27). Популяция в марте 1983 г. состояла из копеподитов IV-й стадии, встреченных в количестве около 5 тыс. экз./м³ у дна на станциях 1 и 2. В значительном большем количестве циклопы встречены на ст. 3, где они заселяли горизонты от 9 до 16 м, образуя скопления до 19 тыс. экз./м³ в слое 13–14 м. Копеподиты вышли из диапаузы и вели активный образ жизни, держались в придонном слое. В популяции циклопов также присутствовали зрелые самки с яйцевыми мешками — 10.7%, без яиц — 14.7%, самцов было 1.8%; копеподиты составляли основу популяции — 72.8%.

В период исследований активно размножался *Eudiaptomus*, причём в поверхностном слое присутствовали оба вида почти в равных количествах. Самка *E. gracilis* значительно крупнее (1.2–1.55 мм; средний размер — 1.33 мм), чем *E. graciloides* (1.0–1.12 мм, средний размер — 1.06)¹. Скопление размножающегося *E. graciloides* обнаружено вблизи дна на глубине 8 м (ст. 2, табл. 5.27). Оно состояло из копеподитов — 59.6%, самок — 19.1% без яиц, яйценосных — 6.4% и самцов — 14.9%. Плодовитость составляла в среднем 8 яиц (от 7 до 10 яиц). В придонном скоплении (ст. 3, горизонт 15–16 м) преобладали взрослые особи *E. gracilis* — 65.5%, копеподитов IV стадии — 34.5%. Таким образом, наблюдалось активное размножение обоих видов; в популяциях было около 30% половозрелых особей.

Последняя зимняя съёмка на оз. Сиверском была произведена в первых числах марта 1993 г. В ней, кроме обычных параметров (прозрачности, температуры, содержания кислорода), измерялось содержание метана (CH₄), общая численность (ОКБ) и биомасса бактерий (Б_м), образование метана (МОБ) и его окисление (МОК). Параметры среды, количество бактерий и зоопланктона представлены в таблице 5.28 (Дзюбан и др., 1998).

Метан образуется в самом придонном слое, но окисляется во всей толще воды, а наиболее интенсивно в прилёдном и придонном слоях. Здесь же отмечается и повышение общей численности бактерий. Численность бактерий 1–2 млн. кл./мл — нижняя граница количества пищевого субстрата для зоопланктеров-фильтраторов. Как показано (Кутикова, 1972; Галковская и др.,

¹ Меньшие размеры самок *Eu. graciloides* по сравнению с *Eu. gracilis* приводятся в «Определителе Calanoida пресных вод СССР», 1991 г.

1988), наиболее интенсивное питание коловраток происходит при концентрации пищевого субстрата (0.1–10 мг/л), затем потребление колеблется, но резко падает лишь при 1000 мг/л (или 1 г/м³). В нашем случае концентрация пищевого субстрата (биомасса бактерий – Бм.) составляла в основной толще 0.2–0.3 мг/л и до 0.7 мг/л (табл. 5.28). Биомасса зоопланктона (Бз.) до горизонта 14 м соизмерима с биомассой бактериопланктона. Глубже отмечены скопления веслоногих, в основном *Cyclops kolensis*, в питании которого бактериопланктон не играет роли.

Таблица 5.28. Факторы среды и показатели бактериопланктона в котловине оз. Сиверского 4–5 марта 1993 г. (по: Дзюбан и др., 1998)

Горизонт, м	T °C	O ₂ , мг/л	CH ₄ , мкл./л	ОКБ, млн. кл./мл	Бм, мг/м ³	Бз, мг/м ³	МОБ, мкл./ (л×сут.)	МОК, мкл./ (л×сут.)
0	0.2	11.2	7	1.2	296	52	-	3.3
1	1.8	10.8	3	0.8	100	151	-	0.4
2	2.2	10.4	2	1.3	240	194	-	0.6
4	2.4	9.8	3	1.1	220	140	-	0.8
6	2.5	9.2	3	1.0	180	173	-	0.8
8	2.6	8.6	3	0.9	175	209	-	0.6
10	2.9	7.6	2	0.9	120	158	-	0.2
11	2.9	7.4	2	-	-	179	-	0.3
12	2.9	6.6	3	1.6	220	110	-	0.3
13	3.0	5.6	2	1.4	275	236	-	0.5
14	3.0	5.0	2	1.6	210	300	-	0.6
15	3.0	3.7	2	0.8	140	585	-	0.3
16	3.2	2.6	2	1.2	260	4400	0	0.3
17	3.4	1.6	14	2.2	390	8040	0	1.8
18	3.4	1.4	90	3.1	744	5106	0.01	1.8

По наблюдениям в других озёрах и Рыбинском водохранилище в марте начинается развитие подлёдного фитопланктона, который является основной пищей коловраток (Галковская и др., 1988). Однако в период исследований на оз. Сиверском в марте 1993 г. исследования фитопланктона не производились. Приуроченность коловраток к поверхностным слоям и уменьшение их с глубиной (за исключением *Filinia major*) — косвенное свидетельство наличия в верхних слоях планктонных водорослей (табл. 5.29).

Зоопланктон был собран (батометром Руттнера, $v = 4.75$ л) на каждом метре по вертикали. Всего обнаружено 13 видов; по разнообразию преобладали коловратки, но численность их была на 2 порядка меньше, чем веслоногих. Среди последних доминировал *Cyclops kolensis* и *Eudiaptomus gracilis*, менее было *C. vicinus* и *E. graciloides*. Ветвистоусые: *Bosmina longirostris* и *Daphnia galeata* встречены (единичные особи) только в придонном слое. Вертикальное распределение отдельных видов и групп было типично для начала весны в озёрах без развития придонной заморной зоны (табл. 5.29; рис. 11).

Несмотря на присутствие метаноокисляющих бактерий, процесс окисления метана шёл слабо, максимум наблюдался у нижней кромки льда и составил 3.3 мкл/(л×сут.), тогда как в этот же период в оз. Бородаевском в слое окислина на глубине 9–10 м окисление CH_4 шло со скоростью около 400 мкл/(л×сут.), а в оз. Выдогощ окислин располагался на глубине 6–7 м, и интенсивность метаноокисления была максимальной — 2730 мкл/(л×сут.) (Дзюбан и др., 1998). Небольшое количество ветвистоусых в придонном слое в оз. Сиверском связано не с недостатком бактериальной пищи, а, видимо, с выеданием их активизирующимися копеподами *C. kolensis* и взрослыми особями циклопа, плотность которых была необычайно велика. Скопление *C. kolensis* в придонных слоях (16–18 м), содержащее 100–200 тыс. экз./м³ — молоди IV стадии и 23–55 тыс. экз./м³ — взрослых особей, — свидетельства активизации популяции, выхода из диапаузы, начала роста и развития копеподитов. Начиная с глубины 16 м рассмотрена структура зрелой части популяции *C. kolensis* (в %):

Горизонт, м	копеподиты взрослые, (тыс. экз./м ³)	Структура популяции, %			Биомасса <i>C. kolensis</i> , г/м ³
		♀ без яиц	♀ с яйцами	♂	
16	<u>102</u> 29.5	44.7	39.5	15.8	3.4
17	<u>115.7</u> 54.7	50.0	42.5	7.5	7.24
18	<u>197.9</u> 23.2	60.0	32.0	8.0	4.36

Таблица 5.29. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в оз. Сиверском 3-4 марта 1993 г.

Горизонт, м	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
T °C	0.2	1.8	2.2	-	2.4	-	2.5	-	2.6	-	2.9	2.9	2.9	3.00	3.0	3.0	3.2	3.4	
O₂	11.2	10.8	10.4	-	9.8	-	9.2	-	8.6	-	7.6	7.4	6.6	5.6	5.0	3.7	2.6	1.6	
Зоопланктон:																			
<i>Keratella cochlearis</i>	1.2	1.5	1.5	0.6	0.8	1.3	0.6	0.6	1.1	0.8	0.4		1.7	0.2	2.0	0.4	2.1		
<i>K. quadrata</i>	0.6	0.6	0.2	0.8	1.0	0	0.6	1.3	0.6	0.2	0.6	0.8	1.1	0.4		4.2	2.1		
<i>Kellicottia</i>		2.3	5.7	3.6	3.2	4.2	2.0	4.0	2.5	4.0	2.1	1.9	1.3	4.4	1.7		0.2	0.2	2.1
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	3.6	3.6	1.3	0.8	0.8	0.6	1.5	0.8	0.8					0.2	0.2				
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.2	0.1	0.8	0.4	0.4	0.4	0.4	0.2		0.2				0.2	0.2				
<i>Filinia major</i>		1.3	3.4	3.6	3.6	6.1	2.3	6.1	1.9	0.8	1.0	1.0	1.0	2.9	4.2	21.0	4.2		4.2
<i>Nauplius</i>	37.8	37.9	31.6	34.7	46.3	55.6	66.3	94.7	82.1	63.1	48.6	34.7	31.6	34.5	35.4	33.7	12.6	8.4	8.4
<i>Cyclops kolensis</i>	0.4	1.1	2.4	2.5	0.20	0.4	0.8	1.5	1.2	1.4	1.0	2.0	1.4	1.3	4.7	7.4	102.0	115.0	197.7
<i>C. kolensis</i>	1.0	0.2	0.6	0.6	0.4	0.2	0.8	0.2		0.2	0.2	0.4		0.2	1.0	2.1	29.5	54.7	23.2
<i>C. vicinus</i>											0.2			0.4	1.1	0.4	2.7	0.6	0.4
<i>Eudiaptomus</i>		0.2			0.2		0.2		0.2		0.6	1.5	1.5	2.0	0.2		11.4	9.2	8.4
<i>E. gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>														0.2	0.2	2.7			
<i>Bosmina longirostris</i>	0.2	0.2	0.4	0	0.2		0.2	0.2		0.2				0.2	0.2	0.6	2.1	0.4	4.2

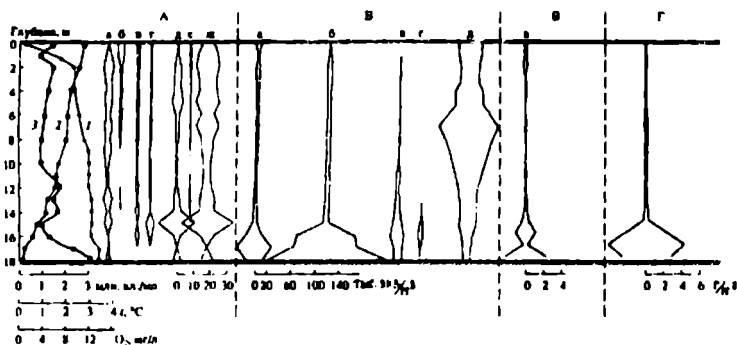


Рис. 11. Вертикальное распределение температуры, кислорода, количества бактерий и зоопланктона в котловине оз. Сиверского 4–5 марта 1993 г. 1, 2, А, Б, В и Г как на рис. 5 и 10. 3 — бактерии, млн. кл./мл. А: а — *Kellicottia longispina*, б — *Polyarthra maior* + *P. dolichoptera*, в — *K. cochlearis*, г — *K. quadrata* + *K. hiemalis*, д — *Filinia major*, е — *Asplanchna priodontha*, ж — общая численность коловраток (тыс. экз./м³). Б: а — *Cyclops kolensis*, б — *Cyclops kolensis* Copepodit, в — *Eudiaptomus gracilis* + *E. graciloides*, г — *Cyclops vicinus*, д — науплии.

Полученная картина структуры зрелой части популяции *C. kolensis* показывает, что циклопы активно размножаются, самок с яйцевыми мешками около 38%, самцов значительно меньше самок. Это свидетельствует о конечном этапе процесса размножения. Подтверждение этому — огромное скопление науплиев в горизонте 5–9 м, от 50 до 95 тыс. экз./м³. Однако, они достаточно многочисленны во всей толще воды, кроме придонного (16–18 м) слоя, где обитают взрослые особи. Причём 90–98% науплиев имеют размер 0.15–0.25 мм и только небольшая часть более крупных личинок длиной около 0.3 мм, видимо, принадлежит диаптомуусу (табл. 5.29).

Судя по соотношению взрослой части популяции *C. kolensis* и копеподитов IV-й стадии, участвует и в размножении в слое 16 м — 22.9% всей популяции, в слое 17 м — 32.3%, а у самого дна преобладают всплывшие от дна копеподиты, а взрослая часть меньше — всего 11.6%. В среднем в придонном скоплении размножающаяся часть составляет 22.4%. Это немно-

го больше, чем наблюдалось в течение 1978–1982 гг. в Рыбинском водохранилище. Там размножающаяся в течение второй половины зимы и начала весны часть популяции составляла около 13%. Замечено, что после вскрытия водохранилища часть копеподитов IV-й стадии не переходит во взрослое состояние, а опускается на дно совместно с новым поколением (Ривьер, 1986). Эта часть популяции составляет около 10%. Не известна судьба размножающихся зимой особей, продолжается ли у них вылупление науплиев после вскрытия водоёма или они отмирают. Но, несомненно, что размножение части популяции подо льдом — это небольшой второй репродуктивный максимум. Поэтому *C. kolensis* можно считать моноциклическим видом условно. Хотя основная часть популяции и размножается после таяния льда, но 13% или 22% популяции размножается подо льдом в придонном слое. В подлёдном водоёме при температуре 1–3 °С рост и линьки науплиев происходят очень медленно, а после вскрытия водоёма и его прогрева молодь, появившаяся подо льдом, а также после вскрытия водоёма, растёт быстро и к моменту оседания на дно рачки не различаются в своём состоянии (Ривьер, 1987).

Пластичность репродукционного периода характерна для р. *Cyclops* и, в частности, для *C. kolensis* в оз. Байкал, в его открытой пелагиали и в мелководных заливах (Мазепова, 1978).

Наличие «дициклии» у *Cyclops scutifer* описано в глубоководных (200–400 м) озёрах Камчатки. Прогревающаяся медленно огромная толща воды, создаёт поочерёдно условия для активизации покоящихся копеподитов на разных глубинах. Поэтому образуются «когорты» размножающихся частей популяции. Размножение «когорт» происходит во второй половине лета, с некоторой разницей во времени, когда водоём наиболее хорошо прогрет (Куренков, 2005).

Обычно многочисленная популяция *Eudiaptomus gracilis* в оз. Сиверском в марте 1993 г. имела максимальную численность всего 11,4 тыс. экз./м³, и скопления располагались в слое 15–18 м. Диаптомусы приступили к размножению; среди половозрелых особей преобладали самцы, составляющие большую часть популяции. Это характерно для начала периода размноже-

ния всех *Copepoda*. В отличие от *C. kolensis*, на всех горизонтах в скоплении *E. gracilis* соотношение полов было сходным (в %):

Горизонт, м	Численность взрослых особей, тыс. экз./м ³	Структура популяции, %			Общая биомасса, г/м ³
		♀ без яиц	♀ с яйцами	♂	
16	11.4	16.7	16.6	66.7	0.74
17	9.2	16	18	66	0.58
18	8.4	31	8.6	60.4	0.48

Малочисленная в озере популяция *Cyclops vicinus* была рассредоточена в горизонте 14–17 м, образуя некоторое уплотнение до 2.7 тыс. экз./м³ на 16 м (табл. 5.29). Здесь в её составе обнаружены самцы (46%), самки без яйцевых мешков (31%), а также самки с яйцевыми мешками — 23%. Большое количество самцов — почти половина популяции свидетельствует о начале репродукционного периода.

Единичные особи *Bosmina longirostris*, отдельные находки *Daphnia galeata* и отсутствие среди них размножающихся особей и молоди, вероятно, связано с огромными скоплениями циклопов, которые активизировались, вышли из диапаузы. Исчезновение мирных зоопланктеров при больших количествах циклопов наблюдалось зимой в Рыбинском водохранилище (Ривьер, Жгарёв, 1989).

5.4. Озеро Плещеево

Первая съёмка в целях изучения криофильного зоопланктона оз. Плещеево была произведена 10–15 марта 1980 г. Часть материалов была опубликована (Ривьер, 1983, 1986).

Плещеево — самое крупное из исследованных глубоководных озёр метагипотермического типа. Длина озера — 9.55 км, наибольшая ширина 6.7 км, наибольшая глубина 24.3 м. Считается, что в формировании котловины участвовали процессы карстообразования. Котловина озера глубже 15-ти метровой изобаты относится к профундали; её объём — 338.6 млн. м³ составляет большую часть общего объёма озера (582.24 млн. м³ или 66.7%). На большей части водосборной площади оз. Пле-

щеево отмечены отложения морен и межледниковые осадочные породы (Экосистема оз. Плещеево, 1989) (рис. 12).

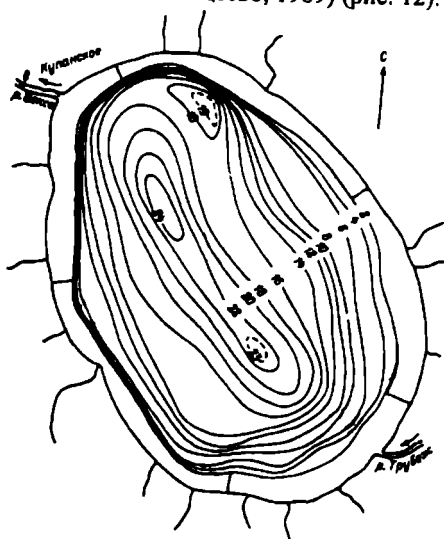


Рис. 12. Карта глубин озера Плещеево.

Фауна беспозвоночных в подлёдный период до последнего времени в озере не изучалась. Однако очень хорошо были известны холодноводные виды рыб — переяславская ряпушка, а также налим, глубоководные расы плотвы и окуня. Исстари существовал подлёдный неводный лов многочисленной в озере уклей, которая зимой образует плотные скопления. За одно притонение (500 метровым неводом) ловилось до 1 т уклей. Ряпушка и уклей — одни из главных потребителей зоопланктона. В рационе ряпушки доминирует криофильный зоопланктон, обитающий в гипolimнии, уклей — теплолюбивый, населяющий эпилимнион (Экосистема озера Плещеево, 1989; Ривьер и др., 1992).

Исследования в марте 1980 г. велись на 6 станциях с глубиной 23, 20, 15, 10, 5 и 2 м. Толщина льда уменьшалась от центра котловины к берегу, от 63 до 50 см и была в обратной зависимости от глубины: 23–20 м — 63 см; 15 м — 62; 8 — 57; 7 — 55;

4 м — 50 см. Такая зависимость толщины льда характерна для глубоководных озёр, но не для мелководных и водохранилищ; в последних благодаря наличию проточности лёд над руслами затопленных рек обычно имеет меньшую толщину, чем над пойменными участками. В период исследований была произведена подробная термическая съёмка. Было зарегистрировано явление «прогиба» изотерм на склоне котловины, что, видимо, связано с прогревом вод на уровне эпилимниона и стеканием этих более плотных слоёв воды по склону в котловину (рис. 13).

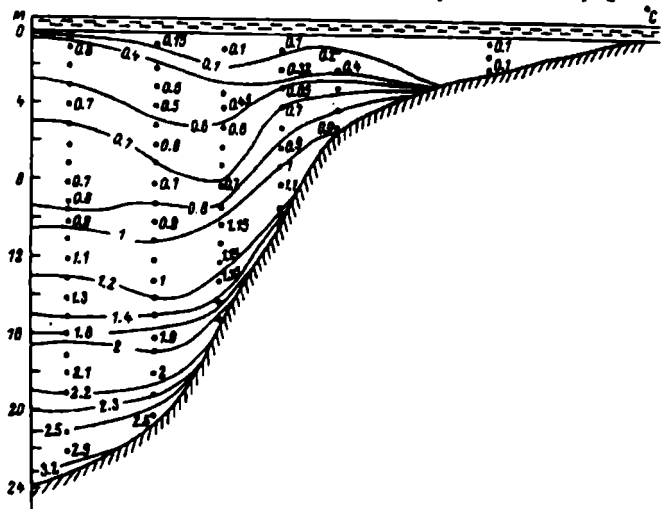


Рис. 13. Изотермы на разрезе котловина оз. Плещеево — мелководье вблизи устья р. Трубеж (март 1980 г.).

Подобное явление было прослежено в течение всего подлёдного периода в непроточном затопленном русле р. Мологи в Рыбинском водохранилище. Эти плотностные течение увлекают за собой придонных зоопланктеров, в частности всплывших копеподитов *C. kolensis*, которые скапливаются, уплотняются в самых глубоких участках водоёма (Ривьер, 1983, 1986, 1987).

В вертикальном распределении температуры не наблюдалось резкого её изменения, она постепенно повышалась к придонному слою. Иначе распределён кислород. В горизонте 16–

18 м содержание O_2 снижалось на 2 мг/л; здесь расположен оксиклин, где обычно функционируют метаноокисляющие бактерии. Подобная картина распределения температуры и кислорода наблюдалась и в марте 1985 г., когда подробно была обследована микрофлора (Дзюбан, 1989). Оксиклин был ещё более выражен: на глубине 16–18 м содержание O_2 падало с 3.8 мг/л, а глубже 20 м до 0.6 мг/л, как это наблюдалось и в 1980 г. (табл. 5.30). Общее количество бактерий в оксиклине возрастало до 2 млн. кл./мл; глубже 18 м наблюдалось образование в оксиклине метана (Дзюбан, 1989а).

Видовой состав зоопланктона включал 8 видов коловраток, 4 вида веслоногих и 2 вида ветвистоусых. Среди коловраток доминировала многочисленная *Keratella cochlearis macracantha* (до 52 тыс. экз./м³), населяющая всю толщину воды озера: от придонных слоёв котловины до мелководья у р. Трубеж (гл. 2 м) (табл. 5.30, рис. 14).

Многочисленна в озере оказалась *Filinia major*, обычная для зоопланктона в подлёдный период. В противоположность *K. c. macracantha*, населившей наиболее плотно слои до 10 м, *Filinia* приурочена и наиболее многочисленна в слоях глубже 4–6 м. *Conochiloides*, всегда образующий скопления вблизи оксиклина, достигал максимальной численности (около 18 тыс. экз./м³ и биомассы 0.4 г/м³) на ст. 1, в котловине, на глубине 18–20 м.

Asplanchna priodonta, приуроченная в развитии к массовому размножению своей предпочтительной жертвы — *Keratella*, населяла всю толщу воды на всех станциях. В фиксированном состоянии *A. priodonta* имела средний размер 398 мкм с колебаниями от 325 до 500 мкм. 30% коловраток заглотили *K. c. macracantha*, а также *Filinia*, *K. hiemalis* и *Conochiloides*. В скоплении *Asplanchna* (ст. 1, гл. 20 м) численность коловраток достигала 15 тыс. экз./м³ (биомасса 0.3 г/м³). В популяции питающихся *Asplanchna*, заглотивших жертвы оказалось 48%, с зародышами — 26%. Таким образом, аспланхна активно питалась и размножалась при температуре 2.1–2.3 °C и содержании кислорода менее 2 мг/л.

Таблица 5.30. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в оз. Плещеево 10–14 марта 1980 г.

№ станции, горизонт, м	T °C	O₂, мг/л	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Ст. 1, гл. 23 м															
0	0.25	10.2	2.2		0.8	0.2	0.2	1.0		1.6		0.2			
2	0.6	10.0	26.2	0.2	2.0	0.4	1.0	0.4		12.4				0.2	0.4
4	0.7	8.0	26.2		0.2	0.2	0.6		0.2	20.4	0.2			0.2	0.2
6	0.9	7.5	14.0		0.2		0.6		0.4	23.6					0.4
8	0.85	6.8	17.6		2.2		5.4			15.8	1.0		0.2		0.2
10	1.05	6.5	20.8		2.0		3.8			14.2	1.0		0.6		1.4
12	1.1	6.0	6.2		0.6		2.4			5.4	1.2		0.4	0.2	0.2
14	1.4	5.6	6.0		3.2		1.4	1.0		7.2	1.4		0.4	0.4	1.4
16	1.8	3.8	0.6		5.2			2.4		6.6	4.8		0.2	0.2	0.2
18	2.1	1.8	2.4		10.6			5.4		7.0	8.8	0.4		5.0	5.4
20	2.3	1.2	11.0	5.0	15.0			17.8		0	7.0			0.6	
22	2.5	0.6	0.8	1.2	2.2			3.0	0.4	0.8	5.4	0.2	0.4	0.2	
Ст. 2, гл. 15 м															
0	0.3	9.8	3.8	0.2				5.4		0.6					
2	0.35		33.4		1.2		3.4			5.8				0.2	
4	0.65		34.0	0.2	0.6	0.2	3.6	0.6		4.4					0.2
6	0.85	6.65	28.2			0.8	4.4	0.4	0.4	10.2	0.4				
8	0.9	5.6	25.6	0.4	0.8		5.0	0.4	0.2	10.0					0.4
10	1.25	5.6	17.8	0.2	0.4	0.2	4.6	0.2	1.4	6.0		0.2			0.2
12	1.25		12.0		0.6	0.4	4.4	0.6	4.0	3.8	0.4			0.4	
14.5	1.9	4.2	2.4		1.0		2.0		5.2	2.2	4.4			0.4	
Ст. 3, гл. 10 м															
0	0.22	9.2	23.2	0.4	1.2			7.4		4.4					
2	0.55	6.2	29.2	0.4	1.2	0.4	0.8	2.8		14.2					
4	0.9	5.03	52.2		0.2		0.2	1.2		18.2	0.2			0.4	0.2

№ станции, горизонт, м	Т °С	O ₂ , мг/л	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
6	1.1		33.8		0.4	0.2	2.8	0.2	0.2	22.0				0.6	
8	1.2		42.0	0.4	0.4	1.4	3.2	2.6	0.8	19.2	0.6			0.6	
10.5	1.45	5.33	19.6	0.4	0.6	0.6	3.8	0.2	0.4	3.2	0.6			1.4	
Ст. 4, гл. 5 м															
0	0.2		17.6	0.4	1.2	0.2	0.4	3.2			9.6				
2	0.4	6.21	25.4	0.2	0.8		0.8	1.6			39.2	0.2			
4	0.85	6.7	39.2	0.2	0.2		1.4	0.2			32.0				0.2
5	1.05														
Ст. 5, гл. 2 м															
2	0.1	4.3	12.4				0.8				5.6				

Примечание. 1 — *Keratella cochlearis macroacantha*, 2 — *K. hiemalis*, 3 — *Asplanchna priodonta*, 4 — *Synchaeta* sp., 5 — *Filinia major*, 6 — *Comochiloides natans*, 7 — науплиусы, 8 — *Eudiaptomus graciloides*, 9 — копепоиды *Cyclops kolensis*, 10 — *C. kolensis*, 11 — *Cyclops vicinus* + копепоиды, 12 — *Daphnia strizata*, 13 — *D. galeata*.

Пустые клетки — отсутствие вида.

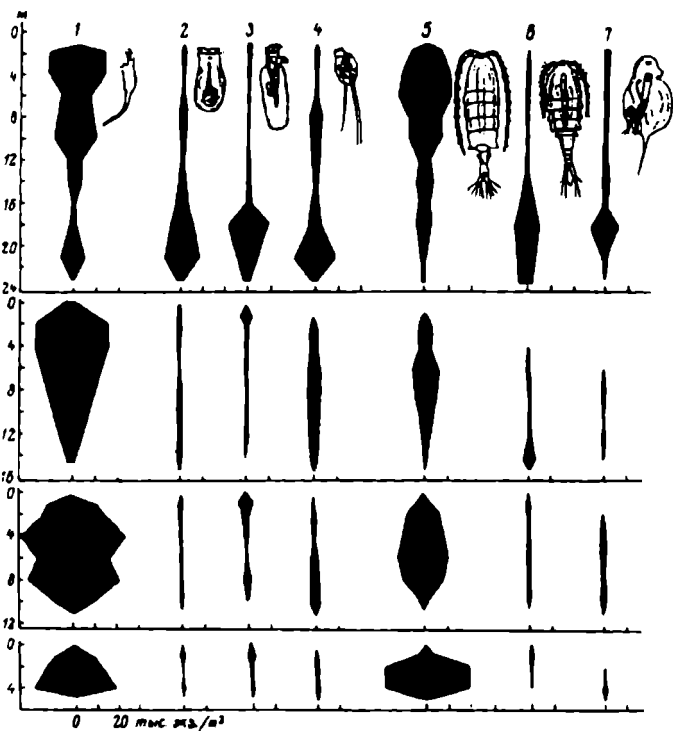


Рис. 14. Вертикальное распределение массовых видов зоопланктона в оз. Плещеево в марте 1980 г. и на разрезе устье р. Трубеж — центр котловины. 1 — *Keratella cochlearis macracantha*; 2 — *Asplanchna priodonta*; 3 — *Conochiloides natans*; 4 — *Filinia major*; 5 — *Eudiaptomus graciloides*; 6 — *Cyclops kolensis*; 7 — *Daphnia* (*D. galeata* + *D. cristata*).

Специфические зимние коловратки р. *Notholca* — *N. squamula squamula* и *N. s. frigida* были обнаружены в акватории с глубинами 10–5 м в придонных слоях, максимальная численность всего — 0,4 тыс. экз./м³.

Среди веслоногих доминировал *E. graciloides*. Он достигал максимальной численности (22–23 тыс. экз./м³ и биомассы 1,53 г/м³) на станциях 1, 2 и 3 везде на горизонте 4–8 м. Популя-

ция диаптомусов состояла из самцов — 44%, зрелых самок 40% и копеподитов IV–V-й стадии — 16%. Среди зрелых самок около 10% имели прикреплённые сперматофоры. Однако среди многих сотен наблюдаемых особей не было ни одной самки с яйцевыми мешками. Популяция приступит к размножению после вскрытия водоёма.

Наглядную картину горизонтального распределения зоопланктона дали подъёмы большой сетью на участке сублиторали (гл. 10 м) и в прибрежной зоне (гл. 2.5 м). *K. c. macracantha* расселилась по всей акватории озера и стала абсолютным доминантом в прибрежной зоне (73%); здесь же роль ракообразных всего около 8%. На глубине 10 м сохраняются благоприятные условия для населяющего всю толщу воды *Eudiaptomus graciloides*. Здесь его доля (40%) равна представленности *K. c. macracantha* (39%). Остальную часть зоопланктеров составляют *Filinia major* (7.5%), которая над всеми глубинами предпочитает придонные слои, а также немногочисленные крупные коловратки: синхеты, аспланхна и конохилоидес (табл. 5.31).

Таблица 5.31. Структура сообщества зоопланктеров (%) в сублиторали и прибрежной зоне оз. Плещеево в марте 1980 г.

Виды	Глубина, м	
	10	2.5
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	39.0	72.7
<i>K. hiemalis</i>	1.65	1.4
<i>Filinia major</i>	7.45	2.1
<i>Conochiloides natans</i>	1.65	5.6
<i>Synchaeta verrucosa</i>	1.65	7.0
<i>Notholca squamula</i>	0.8	0.7
<i>Asplanchna priodonta</i>	2.5	1.4
<i>Brachionus angularis biogens</i>	0.8	0.7
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	40.4	7.0
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	1.65	0.7
<i>Daphnia cristata</i>	0.8	0
<i>D. galeata</i> (+ <i>D. longispina</i>)	1.65	0.7

Таким образом, в марте 1980 г. газовый режим на оз. Плещеево был благоприятен, придонный прогрев незначи-

лен. Зоопланктон был представлен в основном двумя видами: *K. c. macracantha* и *Eudiaptomus gracilis*, численность и представленность которых были на порядок выше каждого из остальных присутствующих видов. Значительное количество хищной аспланхны, связано с развитием керателли, которая обнаружена в желудках у 50% аспланхн и в числе до 5 экз. в одном желудке.

Популяция диаптомусов состояла на 85% из зрелых особей. Учитывая присутствие 10% зрелых самок, имеющих прикрепленные сперматофоры, можно судить о начале процесса размножения. Единичные зрелые самки *Cyclops kolensis* и *C. vicinus* с яйцевыми мешками — свидетельства размножения этих циклопов в марте. Однако размножение всех копепод шло очень слабо, и количество науплиев, максимальное у дна (гл. 21 м), составляло всего около 8-13 тыс. экз./м³; в среднем для толщи воды их было менее 3 тыс. экз./м³.

Немногочисленные дафнии, сосредоточенные в горизонте 18 м (около 10 тыс. экз./м³), размножались. Средний размер *D. galeata* — 0.98 мм (от 0.8 до 1.25 мм); максимальная плодовитость — всего 4 яйца; размножалось около 30% особей популяции. Средний размер *Daphnia cristata* — 0.856 мм (от 0.7 до 1.0 мм); размножалась значительная часть (60%) популяции; однако плодовитость была очень мала, 1-2 яйца или эмбриона.

В конце марта 1982 г. была обследована одна глубоководная станция (гл. 15 м). Пробы брались батометром ($v = 5$ л) на каждом метре глубины, но сливались по две в одну склянку. Толщина льда была обычной — 65 см, прозрачность — типичной для этого озера зимой — 880 см. Изотермический холодный поверхностный слой отсутствовал, но придонные температуры были невелики — всего 1.0 °C; содержание кислорода было оптимальным и высоким до дна. Зоопланктон был обычным для озера зимой, но соотношение видов и состояние сообщества и популяций, уровень развития отдельных видов резко различались от того, что наблюдалось в 1980 г. на декаду раньше, чем в 1982 г. Основные факторы среды и количество отдельных видов представлено в таблице 5.32.

В 1980 г. на глубине 14-16 м температура (1.4-1.6 °C) была почти на 0.5 °C выше, чем в 1982 г. (всего 1.0 °C). Для зимнего

времени такая разница в температуре значительна. Придонные температуры 1–1.5 °С (1980, 1982 гг.) очень низки для глубинных слоёв оз. Плещеево в подлёдный период. Так, в январе-марте 1984–86 гг. температура на глубине 15 м была 1.4–2.0 °С, а на глубине 20 м — 2.2–2.6 °С, а в январе 1990 г. в придонном слое на участке глубиной 15 м было 2.8 °С, а в марте этого года — 2.6 °С. Максимальные придонные температуры в подлёдный период у дна котловины — 3–5 °С, наблюдаются не ежегодно, это зависит от характера погоды перед ледоставом, длительности периода ледообразования (Экосистема озера Плещеево, 1989; Ривьер, 2000а).

Таблица 5.32. Температура, содержание кислорода и зоопланктон (тыс. экз./м³) в оз. Плещеево 26 марта 1982 г.

Показатели	Горизонт, м						
	0+1	2+3	4+5	6+7	8+9	10+11	12+13
Температура, °С	0.2	0.3	0.4	0.4	0.4	0.65	0.95
Кислород, O ₂ мг/л	7.3	-	6.6	-	-	7.9	7.6
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	0.1	0.3	0.2	0.2	0.1	0	0
<i>K. quadrata</i>	0.1	0.1	0	0	0	0	0
<i>K. hiemalis</i>	0	2.1	1.8	1.2	0.2	0.1	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.1	0.1	0.2	0.1	0.4	0.2	0
<i>Conochiloides natans</i>	0.3	0	0.4	0.1	0.2	0.2	0.2
<i>Filinia longiseta</i>	0	0	0	0	0	0.1	0
<i>Synchaeta verrucosa</i>	0.6	0.6	0	0.4	0	0	0
<i>Nauplius</i>	1.0	1.5	2.0	0.6	1.0	1.3	0.5
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	2.9	2.5	2.1	5.0	5.8	9.6	4.4
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	0.2	0.1	0.3	2.4	2.5	7.6	13.4
<i>C. kolensis</i>	0	0	0.1	0	0	0	0
<i>Daphnia galeata</i>	0	0.1	0	0	0	0	0

Дефицит кислорода в зимний период до 0.5 мг/л наблюдался до начала 1990-х гг. прошлого века только в придонном слое самой котловины, тогда как в период летней стагнации отсутствие кислорода может достигать верхних слоёв гипolimниона (Бикбулатов, Щеглов, 1992). При прогрессивном эвтрофировании глубоководных озёр заморные явления всегда более выра-

жены летом. Фитопланктон озера в подлёдный период был исследован в марте 1991 г. Он сосредоточен в верхних 5 м толщи воды и состоял практически из одного-двух видов: *Aulacosira islandica*, а также *Asterionella formosa*. Численность и биомасса первого вида в поверхностном слое составляла 475 кл./л и биомасса 0.9 мг/л. Количество бактерий в толще воды в области котловины (гл. 20 м) в марте изменяется от 0.55 млн. кл./мл у поверхности до 1.34 на 17 м вблизи дна, составляя в среднем 0.76 млн. кл./мл (Экосистема озера Плещеево, 1989). Биомасса водорослей около 1 мг/л и численность бактерий менее 1 млн. кл./мл — недостаточный пищевой субстрат для фильтраторов. Тем не менее, коловратки присутствовали и размножались во всей толще воды. Для *Eudiaptomus* такой скудный пищевой ресурс в виде диатомей не позволяет популяции активно размножаться. Размножение начинается после вскрытия водоёма в мае. Максимум численности *E. graciloides* наблюдается в июне, когда численность взрослых особей и молоди рачков может достигать 140 тыс. экз./м³ (Столбунова, 2006). В марте 1982 г. видовой состав зоопланктона был сходен с тем, который регистрировался в 1980 г. Не обнаружена лишь *Notholca squamula* в результате меньшего количества проб, не было также *Daphnia cristata*. Единичные особи дафний, обнаруженные в 1982 г. среди многочисленных активизирующихся копепоидитов *Cyclops kolensis*, обычная ситуация, наблюдаемая в придонном скоплении циклопов.

Количественно состав зоопланктона в 1982 г. отличался меньшей долей коловраток в результате слабого развития *Keratella cochlearis macracantha* (около 20 тыс. экз./м³ в 1980 г. и всего — 0.2 в 1982 г. (осреднённые данные для всей толщи воды), бóльшим количеством *Cyclops kolensis* и его копепоидитов (около 4 тыс. экз./м³ против 0.7 в 1980 г.) и несколько меньшим количеством *Eudiaptomus* (4.5 тыс. экз./м³, против 5.4 в 1980 г.) (табл. 5.30, 5.32).

Таблица 5.33. Факторы среды и зоопланктон (тыс. экз./м³) в оз. Плещеево в январе 1990 г.

№ станции, глубина, горизонт	Факторы среды		Состав зоопланктона, виды, численность									
	Т °С	O ₂ , мг/л	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1.5	0.45	4.9	0.4	1.4	0.2					0.3		
3.5	0.95	4.7	2.0	0.4						37.6	0.2	
Ст. 1, глубина 4 м												
1+2	0.6	5.5	0.2					0.1		2.4	0.4	
3+4	1.1	4.9	0.1	0.8	0.9		0.1	0.1	0.3	4.3	0.3	
5+6	1.6	4.4	0.5	0.6	0.1				0.2	8.9		0.2
7+8	1.9	3.9	0.6	0.8	0.2				0.3	21.8	0.2	
Ст. 2, гл. 9 м												
1+2	0.6	5.2	0.2	0.9	0.2			0.5	0.3	0.4	0.1	
3+4	1.2		0.2	0.6	0.2				1.0	1.6		0.2
5+6	1.5	5.6	0.1	0.1	0.2	0.1			0.3	2.4	0.2	0.8
7+8	1.7			0.4		0.2			1.0	9.6	0.2	0.8
9+10	1.8	4.6	0.2	0.4				0.2	1.6	7.8	0.3	0.6
11+12	2.2		0.2	0.3	0.5	0.1		0.6	1.9	8.6	0.7	0.3
13+14	2.8	4.2	0.2	0.4		0.1	0.1	0.3	2.4	3.5	0.6	0.1
Ст. 3, гл. 15 м												
1+2	0.6	5.2	0.2	0.9	0.2			0.5	0.3	0.4	0.1	
3+4	1.2		0.2	0.6	0.2				1.0	1.6		0.2
5+6	1.5	5.6	0.1	0.1	0.2	0.1			0.3	2.4	0.2	0.8
7+8	1.7			0.4		0.2			1.0	9.6	0.2	0.8
9+10	1.8	4.6	0.2	0.4				0.2	1.6	7.8	0.3	0.6
11+12	2.2		0.2	0.3	0.5	0.1		0.6	1.9	8.6	0.7	0.3
13+14	2.8	4.2	0.2	0.4		0.1	0.1	0.3	2.4	3.5	0.6	0.1

Примечание. 1 — *Keratella cochlearis macracantha*, 2 — *K. hiemalis*, 3 — *Kellicottia longispina*, 4 — *Filinia major*, 5 — *Pol-yartha dolichoptera*, 6 — *Synchaeta* sp., 7 — науплиусы, 8 — *Eudiaptomus graciloides*, 9 — копепоиды *Cyclops kolensis*, 10 — *Daphnia longispina*, *D. guleata*.

Последнее исследование зимнего подлёдного зоопланктона оз. Плещеево было произведено 20–21 января 1990 г. на трёх станциях, глубина — 4, 9 и 15 м. Толщина льда была 40–45 см, прозрачность около 800 см, цветность 20°. Факторы среды и вертикальное распределение зоопланктона представлено в табл. 5.33.

Материал, собранный в конце января, нельзя сравнивать с показателями, полученными в марте 1980, 1982 гг. В начале весны до вскрытия водоёма наблюдается максимальное развитие подлёдного сообщества. Однако видовой состав в январе был типичным для оз. Плещеево в подлёдный период. По материалам 1990 г. не вошли в табл. 5.33 встреченные единичными экземплярами коловратки: *Conochiloides* и *Asplanchna*. Копеподиты *Cyclops kolensis* только начали всплывать из донных отложений, но встречались в небольшом количестве в толще воды, численность их уменьшалась к поверхности. Наибольшей численности и биомассы достигал *E. graciloides*, как и в наблюдениях 1980 г. Скопления рачков регистрировались на 4 м (37.6 тыс. экз./м³) и свале котловины (21.8 тыс. экз./м³). Такое распределение *E. graciloides*, вероятно, связано с расселением особей в оптимальной зоне освещённости и прогрева, где присутствует фитопланктон при высокой прозрачности зимних вод. Значительные для подлёдного периода биомассы, создаваемые в основном диаптомусом, свидетельствуют о его кормовой ценности для пелагических рыб как в период открытой воды, так и в зимний период (табл. 5.34).

Таблица 5.34. Соотношение видов и групп подлёдного зоопланктона оз. Плещеево в разные годы в профундали (гл. 15 м), средние величины для толщи воды

Сроки наблюдений	Виды					
	<i>K. cochlearis macracantha</i>	Rotifera	<i>E. graciloides</i>	<i>Cyclops kolensis</i>	Copepoda	Общий зоопланктон
1980, III	19.8	<u>23.5</u> 0.04	<u>5.4</u> 0.35	<u>0.7</u> 0.01	<u>7.5</u> 0.37	<u>33.0</u> 0.42
1982, III	0.2	<u>1.7</u> 0.01	<u>4.6</u> 0.36	<u>1.8</u> 0.1	<u>2.6</u> 0.48	<u>11.5</u> 0.49
1990, I	0.2	<u>1.1</u> 0.01	<u>4.8</u> 0.31	<u>0.3</u> 0.01	<u>6.40</u> 0.32	<u>7.8</u> 0.36

Примечание: над чертой — численность (тыс. экз./м³), под чертой — биомасса (г/м³).

Соотношение видов в подлёдном зоопланктоне изменяется в основном среди коловраток, которые наиболее разнообразны и размножаются зимой. Но их биомасса невелика, тогда как 2 вида веслоногих *E. graciloides* и *C. kolensis*, не размножающиеся зимой, создают значительную биомассу даже в начале подлёдного периода (табл. 5.34).

Большое количество *Eudiaptomus graciloides* в начале зимы определяется численностью осенней популяции рачка и оптимальными условиями при образовании ледяного покрова и переходе в подлёдное существование. Эти процессы прослежены в Рыбинском водохранилище в 1976–85 гг. (Ривьер, 1986).

В период летней стагнации в конце июля (1984 г.) температура у поверхности воды поднялась до 23 °С, в придонном слое было около 8 °С. Распределение основных видов зоопланктона оказалось типичным. Летний *Conochilus unicornis* населял нижние слои эпилимниона (4–6 м), здесь же встречалась и немногочисленная *Keratella quadrata*. В придонных слоях образовалось плотное скопление *Filinia major* (до 340 тыс. экз./м³). Резко различалось горизонтальное распределение летней *Daphnia cucullata* и холодолюбивой *D. cristata*. Однако дафнии более чувствительны к дефициту кислорода, чем *F. major*, и глубже 17 м *D. cristata* отсутствовала (Столбунова, 2006).

В середине августа 2008 г. при температуре поверхности 17.8 °С были произведены ловы зоопланктона большой сетью (газ № 76) в трёх зонах пелагиали озера: над глубиной 7 м, лов — 5–0 м; над глубиной 12 м — 10–0 м; над глубиной 17 м — горизонт 15–0 м, в трёх повторностях (табл. 5.35).

Было рассчитано соотношение видов в разных зонах озера. Холодолюбивые коловратки *Filinia major* и *Pompholux sulcata* встречены в небольшом количестве только в профундали (гл. 10–15 м). Эвритермный вид *Kellicottia longispina* встречена по всей толще воды от сублиторали (15.0%) до профундали (13.1%). Общая доля коловраток изменялась от глубины 7 м до глубины 17 м с 25% до 17%, что типично для летнего времени.

Общее количество копепод увеличивалось с 47 до 70% в области котловины за счёт возрастания молоди *Cyclopoida* и *Eudiaptomus* в придонных слоях. Среди *Cladocera* доминируют летние виды. *Daphnia cristata* вообще не была встречена.

D. galeata отмечена во всей толще воды, но несколько большее её количество было в сублиторали. Доминировала в сообществе над глубинами 7–12 м летняя *Diaphanosoma brachyurum*.

Таблица 5.35. Состав зоопланктонного сообщества (в %) на разных участках оз. Плещеево в середине августа 2008 г.

Виды	№ станции; глубина, м; облавливаемый горизонт, м		
	1	2	3
	7	12	17
	5-0	10-0	15-0
Rotifera			
<i>Kellicottia longispina</i>	15.0	10.0	13.14
<i>Polyarthra vulgaris</i>	7.8	1.64	2.0
<i>Keratella cochlearis</i>	0.46	1.46	0.76
<i>K. quadrata</i>	1.84	-	0.4
<i>Filinia major</i>	-	-	0.76
<i>Pompholyx sulcata</i>	-	0.55	-
Общее количество, %	25.1	13.65	17.06
Copepoda			
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	11.6	13.5	8.7
<i>Eudiaptomus Copepodit</i>	3.2	2.72	5.7
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	11.6	11.33	13.0
<i>Thermocyclops crassus</i>	-	-	0.1
<i>Cyclops Copepodit</i>	10.14	13.3	24.3
Nauplius	10.21	10.0	18.6
Общее количество, %	46.75	60.85	70.1
Cladocera			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	12.9	6.4	2.0
<i>Daphnia cucullata</i>	6.9	8.3	6.5
<i>D. galeata</i>	6.0	2.4	1.14
<i>D. longispina</i>	-	0.73	-
<i>Daphnia</i> (молодь)	-	1.64	-
<i>Eubosmina coregoni</i>	0.92	5.3	2.3
<i>Leptodora kindtii</i>	0.05	0.18	0.5
<i>Bythotrephes brevimanus</i>	1.38	0.55	0.4
Общее количество, %	28.15	25.50	12.84

Небольшое разнообразие и невысокие количественные показатели холодолюбивых зоопланктеров в гипolimнионе

оз. Плещеево в летнее время связаны с развитием обширной придонной заморной зоны. До начала 1990-х гг. общее количество бактерий и численность сапрофитов колебалось от 0.9 до 5.9 млн. кл./мл и 200–1500 кл./мл, что характеризовало озеро как мезотрофный водоём (Дзюбан, Косолапов, 1992). Однако деструкционные процессы в придонном слое и в грунтах идут не только с образованием CO_2 , CH_4 , но и выделением H_2S , который может окисляться на поверхности донных отложений, но и поступать в водную толщу. Авторы считали, что «любое усиление антропогенного воздействия на озеро и его водосбор может привести к резкому изменению направленности биологических процессов и ухудшению его состояния».

Известно, что экологическая ниша холодноводного комплекса в оз. Плещеево сужается в связи с эвтрофированием и расширением заморной зоны. В особенно жаркие летние периоды при повышении температуры в эпилимнионе до 23–25 °С размер ниши составляет всего 4–2 м, что особенно пагубно сказывается на биологических показателях переславской ряпушки. При максимальных температурах эпилимниона ряпушка не совершает ночных кормовых миграций в верхние слои, а вынуждена питаться в металимнионе, где зоопланктон беден. Пищу ряпушки (до 30% от пищевого комка) составляют *Eudiaptomus* и его молодь, которые летом при максимальном прогреве, тоже избегают поверхностных слоёв (Экосистема озера Плещеево, 1989).

В августе 1996 г. кислород исчезал уже с глубины 15 м, образование метана возросло до 480 мкл/л, а его окисление достигало 120 мкл/(л×сут.) (Дзюбан, 2002). Такие показатели характерны для водоёмов с накоплением больших количеств органического вещества в грунтах, с ухудшением кислородного режима, и в первую очередь с угнетением холодолюбивого сообщества. Примером такого водоёма, где деструкционные процессы достигли экстремального уровня, служит оз. Выдогощ, расположенное в прибрежье Волжского плёса Иваньковского водохранилища.

5.5. Озеро Выдогош

Озеро Выдогош — пример стратифицированного озера, находящегося в стадии гиперэвтрофии. Такой процесс не мог бы произойти при естественном состоянии озера. Он стал необратим в результате зарегулирования Верхней Волги, строительства плотины Ивановской ГЭС в 1937 г.

Водами Ивановского водохранилища было залито несколько пойменных озёр (Сучок, Кабановское). Оз. Выдогош (гл. 18–12 м), расположенное на левом берегу за руслом Волги, оказалось отгороженным от зеркала водохранилища мелководной зоной (гл. 1–1.5 м), заросшей затем густой водной растительностью. Противоположный от русла берег озера морского происхождения, сложен песками с гравием и галькой, поросший сосновым лесом. До затопления озеро представляло собой чистый водоём, использовалось (и используется в настоящее время) как рекреационное. Уже в конце 60-х гг. прошлого века зарастание мелководий между озером и руслом привело к образованию сплавин, а илы озера стали представлять собой отложения из макрофитов, содержащие 56.6% общего органического вещества (Ивановское водохранилище..., 1978). Эти же заросли отгораживают озеро от загрязнения сточными водами Твери, поступающими в русло р. Волги, выше озера.

Как известно, Ивановское водохранилище отличается стабильным уровнем воды в летний период. Сработка уровня на 2–3 м производится зимой, и озеро оказывается отгороженным обнажившимся дном от русловых вод (Авакян, Ривьер, 2000). В зимний период в Ивановском водохранилище всегда наблюдается дефицит кислорода при сработке уровня как результат поступления обескислороженных вод с заросших мелководий; к этому добавляется воздействие сточных городских вод. Но, как отмечено выше, эти стоки не попадают в котловину озера ни летом, ни зимой. Интенсивное эвтрофирование озера, имеющее в общем природную основу, вызвано образованием водохранилища и поэтому имеет антропогенную составляющую — зарегулирование стока, повышение уровня воды.

Среди всех исследованных озёр разных типов, оз. Выдогош представляет собой крайнюю степень эвтрофирования, когда

почти круглый год (кроме кратковременных периодов осеннего и весеннего перемешивания) зоопланктоном населена только часть эпилимниона. Криофильный комплекс угнетен из-за заморов в большей части котловины озера не только летом, но и в зимний период.

В подлёдный период исследования криофильного комплекса оз. Выдогош производились 24 февраля 1983, 13 марта 1985, 10 февраля 1993 гг.

Вертикальное распределение температуры в 1983 и 1985 гг. было относительно сходным. Характерной особенностью температурного фактора в оз. Выдогош является отсутствие холодного (0 °C) изотермического слоя, быстрое повышение температуры воды с глубиной и расположение термоклина под нижней кромкой льда, а глубже — постепенное повышение температуры:

Глубина, м	Температура, °C		Кислород, O ₂	
	1983 г., II	1985 г., III	1983 г.	1985 г.
0	0	0.3	-	0.25
1	1	1.2	2.4	0.75
2	1.5	2.3	4.48	0.71
3	1.7	2.7	-	1.75
4	1.8	3.1	-	0.8
5	1.9	3.2	6.4	-
6	1.9	3.25	-	-
7	1.95	3.3	-	0.47
8	2.0	3.35	-	-
9	2.0	3.4	-	0.36
10	2.1	3.4	4.8	-
11	2.3	3.5	-	-

В 1983 г. пробы брались на 2.5 недели раньше, чем в 1985 г., кроме того, 1983 г. характеризовался на водохранилищах Верхней Волги длительным периодом ледообразования (около 28 сут.), пониженными зимними температурами, относительно благоприятным кислородным режимом, слабым развитием микробиологических процессов (Ривьер, 1987). Лёд в феврале 1983 г. на оз. Выдогош был необычайно тонким, всего 25 см, прозрачность достигала 100 см. Зоопланктон был разнообразен и относительно многочислен, причём населена была вся толща

воды, а наибольшее количество регистрировалось в придонных слоях (табл. 5.36).

Таблица 5.36. Вертикальное распределение зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Выдогош в феврале 1983 г.

Виды	Горизонты взятия проб, м			
	0+1	2+3+4	5+6+7	8+9+10
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0.1	0	0
<i>K. quadrata</i>	0.5	1.0	0.5	1.0
<i>K. hiemalis</i>	1.0	2.2	1.2	1.2
<i>Kellicottia longispina</i>	0.1	0.2	0	0.2
<i>Notholca squamula</i>	0.1	0	0	0
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.1	0	0	0.2
<i>S. grandis</i>	2.4	1.5	0.4	0
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	1.4	0.1	0.1	0.2
<i>Filinia longiseta</i>	0.3	0.1	0.5	0.2
<i>Conochiloides natans</i>	0	0	0	0.1
Nauplius	1.6	1.4	0.9	1.4
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	0	0	0.1	0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0	0	0.1	0.5
<i>Cyclops vicinus</i> Copepodit	0	0.2	0.1	0.1
<i>C. vicinus</i>	0.1	0	0	0
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	0	0	0	0.1
<i>Acanthocyclops</i> Copepodit	0.2	0.2	0.2	0.6
<i>Daphnia cristata</i>	0.1	0.2	0.6	3.6
<i>Bosmina longirostris</i>	0	0	0.2	3.2
Общие: $N, \text{тыс. экз./м}^3$	<u>7.9</u>	<u>7.2</u>	<u>4.9</u>	<u>12.6</u>
$B, \text{г/м}^3$	0.03	0.031	0.032	0.244

В феврале 1983 г. в озере замечено подлёдное скопление коловраток, хотя численность их и невелика. Здесь максимальное количество *Synchaeta grandis*, *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera* — последние два вида и *Notholca squamula* — типичные криофилы; их общая численность около 6 тыс. экз./м³. В горизонте 2–4 м сохраняется почти такая же численность. В слое 5–7 м коловраток значительно меньше, кроме *K. hiemalis*, равномерно населяющей всю толщу воды. В придонном скоплении, характерном для всех глубоких озёр и впадин водохранилищ, зоопланктон наиболее разнообразен. Среди коловраток

здесь отмечен *Conochiloides natans*, никогда не встречающийся в прилёдном скоплении. Удовлетворительный кислородный режим (около 5 мг/л) и обильное питание (количество бактерий 4–5 млн. кл./мл) (Ривьер, 1986, 1987; Ривьер, Жгарёв, 1985), создают условия для развития и размножения ветвистоусых: *Daphnia cristata* и эвритопной и эвритермной *Bosmina longirostris*. Дафнии и босмины активно размножались; среди дафний было около 30% молоди, среди босмин — 48%. Встречены единичные особи *C. kolensis*, несколько больше — *C. vicinus*.

При обследовании озера 13 марта 1985 г. ситуация оказалась удручающей: подо льдом наблюдались огромные скопления пузырей метана площадью в десятки м², которые длительно горели. Во всей толще воды кислорода было мало: у дна и под самым льдом — 0.25–0.36 мг/л; около 2 мг/л регистрировалось только на 3 м. Наблюдалось явление «перевернутого дна», когда окисление метана и размножение метаноокисляющих бактерий идёт в придонном оксиклине, а также у нижней кромки льда (Романенко, 1979, 1985).

Ракообразные были встречены единичными экземплярами. замечено небольшое скопление коловраток у нижней кромки льда (около 7 тыс. экз./м³ — *Filinia longiseta*, *Keratella hiemalis*). На глубине 3–4 м коловраток было всего 1.2–2.5 тыс. экз./м³, на 5–10 м около 4 тыс. экз./м³, здесь же на глубине 6–7 м обнаружены единичные особи *Conochiloides natans*. Биомассы были ничтожны, лишь у нижней поверхности льда величина составляла 0.008 г/м³.

Значительные различия в показателях среды в оз. Выдогош в 1983 и 1985 гг. были связаны с длительностью периода ледообразования на Верхней Волге: в 1983 г. около 28 суток, тогда как в 1985 г. — около 10 суток (Ривьер, 1987). Это отразилось в 1983 г. на малой толщине льда (25 см), более низких (из-за выхолаживания водной толщи) температурах воды (в среднем 1.8 °C), благоприятном кислородном режиме (не ниже 5 мг/л) и присутствии зоопланктеров во всей толще воды. В 1985 г. средняя температура была — 2.8 °C; кислород почти отсутствовал (0.75–1.75 мг/л). Зоопланктон населял лишь верхние 5 м; коловраток было около 4 тыс. экз./м³, ракообразные обнаружены единичными экземплярами. Таким образом, в эвтрофном водо-

ёме длительный период ледообразования замедляет процессы деструкции с поглощением O_2 , и среда оз. Выдогощ зимой 1983 г. была более благоприятна для развития зоопланктона.

В 1985 г. оз. Выдогощ и Слободской плёс оз. Селигер изучались почти одновременно — 15–16 марта. Водоёмы находятся на расстоянии друг от друга около 200 км и расположены почти на одной широте — 57° с.ш. Они похожи морфометрически (глубина оз. Выдогощ около 13 м, глубины в Слободском плёсе 10–15 м). Климатическое и погодное влияния на эти водоёмы, принадлежащие бассейну Верхней Волги, должны быть в значительной степени сходными. Однако условия среды и планктоценозы в этих озёрах различались по многим параметрам (табл. 5.37).

Озёра различались более всего цветностью, прозрачностью (\approx в 6 раз), большим количеством взвешенного вещества (водорослей) и коловраток (в Слободском плёсе). Как показано выше, оз. Выдогощ отличается постоянным высоким количеством бактерий даже в зимний период (до 4–5 млн. кл./мл), что наряду с повышенной цветностью снижает прозрачность воды более чем присутствие колоний водорослей. Хороший кислородный режим и развитие фитопланктона способствовало в оз. Селигер развитию подлёдного скопления коловраток.

В феврале 1993 г. было произведено очередное исследование среды и зоопланктона оз. Выдогощ, в период которого было уделено особое внимание изучению микробиологических процессов образования и окисления метана (Дзюбан и др., 1998). Были раскрыты тонкие взаимосвязи между звеньями экосистемы: бактериопланктоном и зоопланктоном.

Поглощение O_2 при окислении метана и образование слоя метаноокисляющих бактерий зимой было впервые прослежено С.И. Кузнецовым (1970). При образовании стратификации бактериопланктон оказывает самое непосредственное действие, изменяя химический режим отдельных слоёв (табл. 5.38).

За все годы зимних исследований в 1993 г. в озере наблюдался интенсивный зимний прогрев водной толщи: колебания температуры от подлёдного слоя до дна были в среднем $0.8^\circ C$, у поверхности достигали $3.8^\circ C$. Содержание кислорода было минимальным; уже на 4 м — менее 2.0 мг/л. На глубине около 7 м

шло активное окисление метана. В горизонте с 5 до 8 м регистрировалось максимальное количество бактериопланктона, от 4.2 до 5 млн. кл./мл (табл. 5.38).

Таблица 5.37. Параметры среды и показатели зоопланктона в озёрах Селигер и Выдогощ 15–16 марта 1985 г.

Показатели	Оз. Выдогощ	Оз. Селигер, Слободской плёс
Толщина льда, см; глубина, м	70; 13	70; 15
Температура, °C:		
поверхность	0.3	0.1
дно	3.5	3.7
средняя для толщи воды	2.8	1.5
Цветность, °:		
поверхность	70	40
дно	75	35
Содержание кислорода, мг/л:		
поверхность	0.25	10.5
дно	0.36	5.1
среднее для толщи воды	0.96	8.2
Прозрачность, см	70	400
Взвешенное вещество, мг/л:		
поверхность	0.34	2.9
дно	4.1	3.96
среднее для толщи воды	1.62	2.44
Численность коловраток, тыс. экз./м ³ :		
поверхность	7.0	14.9
дно	3.5	3.6
максимальная для толщи воды	7.5	14.9
средняя для толщи воды	4.6	6.46
Численность в поверхностном слое (весь зоопланктон)	7.9	16.5
Численность ракообразных у дна	9.4	20.0
Общие: N , тыс. экз./м ³	31.6	66.1
B , г/м ³	0.34	0.7

Таким образом, оксиклин сформировался в горизонте около 7 м, где и происходило окисление метана и размножение метаноокисляющих бактерий. Однако живой зоопланктон при таких ничтожных количествах O_2 (0.2–0.4 мг/л) уже существовать не может. Численность бактерий остаётся высокой и при содержании O_2 около 0.2 мг/л. Зоопланктон оказался наиболее многочислен на глубине 5 м; коловратки и ракообразные довольно

равномерно распределены в слое 1–4 м. Их численность несколько увеличивалась (за счет коловраток) у нижней кромки льда, где обычно образуется подлёдное скопление, особенно характерное для эвтрофированных водоёмов.

Таблица 5.38. Температура, содержание кислорода, метана, общей численности бактерий (ОБК) и зоопланктеров, а также интенсивность окисления метана (мкл/(л×сут.) в феврале 1993 г. в оз. Выдогощ (по: Дзюбан и др., 1998)

Глубина, м	T °C	O ₂ , мг/л	CH ₄ , мг/л	ОБК, млн. кл./мл	Окисление, мкл/(л×сут.)	Количество зоопланктона, N, тыс. экз./м ³
0	0	3.6	1160	2.0	250	33.05
1	3.8	3.5	270	3.0	240	22.9
2	4.0	3.2	80	1.3	75	21.5
3	4.2	2.6	45	1.4	40	19.8
4	4.2	1.9	190	2.1	120	27.6
5	4.4	0.7	25	4.5	120	74.1
6	4.4	0.4	130	5.0	125	22.7
7	4.2	0.2	2900	4.8	2730	8.8
8	4.2	0	650	4.2	0	5.4
9	4.2	0	780	2.2	-	5.7
10	4.2	0	870	2.0	-	2.7
12	4.2	0	2130	2.2	-	5.9
14	4.0	0	5680	3.8	-	4.8
15	-	-	-	-	-	5.2
16	-	-	-	-	-	5.5

Распределение видов, связанное с условиями отдельных слоёв (экологических ниш), представлены в таблице 5.39 и на рисунке 15.

Глубже 8 м зоопланктеры присутствовали в пробах, но большинство из них — отмершие, в основном старые особи с распавшимся кишечником, расплывшимся глазом, без яиц и зародышей. Активно размножались — встречались особи с прикреплёнными яйцами: *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *K. hiemalis*, *P. dolichoptera*, *Filinia major*, *Kellicottia*, *Conochiloidess natans*.

Таблица 5.39. Вертикальное распределение зоопланктона (тыс. экз./м³) в оз. Выдогош в феврале 1993 г.

Виды	Глубина, м										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Keratella cochlearis</i>	1.9	1.3	0.8	0.6	1.0	4.8	0.2	0.2	0	0	0
<i>K. hiemalis</i> + <i>K. quadrata</i>	3.8	5.0	2.5	1.0	1.3	12.6	8.0	1.9	0.6	0.8	0.2
<i>Kellicottia longispina</i>	0	0.2	0.2	0.6	0	3.1	0	0	0	0	0
<i>Notholca cinctura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0
<i>N. squamula frigida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0
<i>Synchaeta</i> sp.	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0
<i>Polyarthra maior</i>	0.4	0	0	0.4	0.2	0	0	0.2	0.6	0	0
<i>P. dolichoptera</i>	0.2	0	0.8	0.4	1.5	4.8	0.4	0	0.4	0	0
<i>Filinia major</i>	0.2	0.2	0.4	0.2	0.2	1.0	0.6	0.2	0.6	0	0.2
<i>Asplanchna priodonta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0
<i>Conochiloides natans</i>	0.8	3.2	2.5	2.5	3.8	15.8	1.7	1.5	0.8	1.6	0.4
<i>Conochilus unicornis</i>	0	0	0	2.1	0.8	0	1.3	0.2	0	0	0
<i>Nauplius</i>	24.0	11.4	12.2	6.9	16.8	3.1	2.9	1.2	1.4	0.6	
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	0.6	0.8	0.4	0.4	0.4	0.6	0.6	0.2	0	0	0.2
<i>C. kolensis</i>	0.4	0	0.4	0	0	0.2	0.4	0	0	0	
<i>Eudaptomus</i> Copepodit	0	0.2	0	0.2	0.2	0.8	0.4	0	0	0.2	0.2
<i>E. graciloides</i> + <i>E. gracilis</i>	0	0	0.4	0.6	0.2	10.0	2.7	1.9	0.6	1.2	0.6
<i>Cyclops vicinus</i> Copepodit	0	0	0.2	0	0.2	0	0	0	0	0	0
<i>C. vicinus</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnia cristata</i>	0.2	0.2	0.2	2.5	0.8	14.1	2.9	0.8	0.4	0.2	0.2
<i>Bosmina longirostris</i>	0	0	0	0.6	0	0.8	0.2	0.2	0	0.2	0.2
Общая биомасса, г/м ³	0.12	0.12	0.16	0.18	0.14	1.25	0.3	0.19	0.06	0.06	0.06

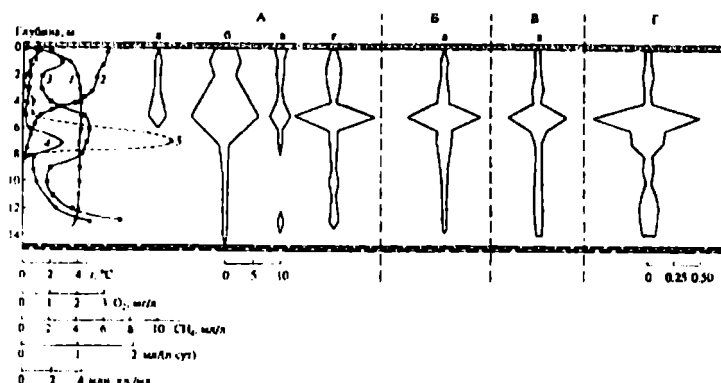


Рис. 15. Вертикальное распределение температуры, концентрации кислорода, метана, скорости его окисления, количества бактерий и зоопланктона в оз. Выдогощ 10–11 февраля 1993 г. 4 — содержание метана, мг/л; 5 — скорость окисления метана, мл/л·(сут.); а, б, в — как на рис. 11; г — *Conochiloides natans*. Б: а — *Eudiaptomus gracilis* + *E. graciloides*. Остальные обозначения как на рис. 11. 1–5 — по: Дюбан и др., 1998.

Последний вид был сосредоточен в горизонте 5 м, где его численность достигала 16.0 тыс. экз./м³, а биомасса 0.3 г/м³. *C. natans* — крупные коловратки, сидящие в слизистом домике, длиной до 1.5 мм; имеют в нём до 6 яиц. Эти коловратки никогда не образуют подлёдные скопления, а активно размножаются вблизи оксиклина, где в изобилии не только различный бактериопланктон, но и фитопланктон способный к гетеротрофному росту (в частности, *Oscillatoria*).

Наиболее многочисленными среди ракообразных были: *Daphnia cristata* и *Eudiaptomus graciloides* (*E. gracilis* встречен единичными экземплярами). Скопление *D. cristata* регистрировалось на горизонте около 5 м, здесь наблюдался и максимум молоди ($\approx 27.7\%$). Взрослые особи с круглой головой достигали длины 1.1 мм. Популяция *E. graciloides* состояла из копеподитов (размером 0.8–0.9 мм) — 8%, самцов — 57%, самок без яиц — 29% и самок с яйцами — 6%. Большое количество науплиусов в толще воды выше скопления взрослых особей характерно для

личиночных стадий, которые обычно мигрируют в верхние слои. Среди *Cyclops kolensis* несколько половозрелых особей (самцы и самки с яйцевыми мешками) встречены только под нижней кромкой льда. Подобное явление наблюдалось у этого вида в озёрах Неро и Весецком плесе оз. Селигер при дефиците кислорода в толще и обилии пищи (коловраток, науплиев) в верхних слоях. *C. vicinus* — обнаружен только единичными, не размножающимися экземплярами.

Таким образом, Выдогощ представляет собой озеро, находящееся в крайней стадии природного эвтрофирования. Известно, что микробиологические процессы с поглощением O_2 наиболее энергично происходят в летний период и особенно выражены в период летней стагнации. В оз. Выдогощ бактериальное поглощение кислорода идёт интенсивно зимой. С одной стороны, деструкционные процессы нарушают кислородный режим и делают необитаемой большую часть толщи воды озера. Однако, для холодолюбивого комплекса условия подо льдом несравненно более благоприятны, чем летом. Об этом свидетельствует богатый видовой состав — 19 видов, среди них большое разнообразие коловраток и значительные для зимы биомассы, создаваемые ветвистоусыми, веслоногими и коловраткой *Conochiloides natans* (табл. 5.39).

Благоприятный температурный режим — прогрева вся толща воды, способствует интенсификации бактериальных процессов, но и в какой-то степени стимулирует размножение зоопланктона, особенно коловраток в поверхностном скоплении. Подобные поверхностные скопления (у нижней кромки льда) возникают в других водоёмах лишь в марте-апреле при проникновении света и тепла через ледовый покров (Ривьер, 1986, 1987; Салахутдинов, 2003). Прогрев водной толщи до $4.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ и отсутствие холодного поверхностного изотермического слоя — результат особенностей иловых отложений озера, содержащих до 55% органического вещества, состоящего из крупных частиц от остатков макрофитов. Известно, что именно содержание в грунте органических частиц влияет на его теплофизические свойства. Проникновение тепла в илистые грунты происходит медленнее, а теплозапас в илах в 2–3 раза больше, чем в песчаных грунтах (Бакастов, 1966; Буторин и др., 1982). Отдача тепла

грунтами с таким содержанием органических частиц продолжается и во вторую половину подлёдного периода. Оптимальный температурный режим, наличие бактериальной пищи способствует развитию криофильного зоопланктона. Однако уже во вторую половину зимы активные деструкционные процессы сужают экологическую нишу зоопланктеров и подавляют их развитие.

Озеро Выдогош исследовалось в период осенней гомотермии в 1973 (13 X) и в 1992 (4 X) гг. Температура воды в 1973 г. была 6.4–6.2 °C до дна; в 1992 г. на поверхности было 10.4 °C, у дна 9.2 °C. В 1973 г. видовой состав был беднее и количество зоопланктона ниже, чем летом. Но в 1992 г. исследования заставили осенний максимум развития *Synchaeta*, *Keratella quadrata*, *Asplanchna*, *Daphnia cristata*. В октябре 1992 г. работы были проведены на декаду раньше и при температуре на 4 °C выше, чем в 1973 г. (табл. 5.40). Хаотично распределены по вертикали не вошедшие в таблицу виды, встречающиеся единичными экземплярами: летние, теплолюбивые — *Thermocyclops crassus*, *Chydorus sphaericus*, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, а также *Daphnia longispina*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*. Тем не менее, они включены в общую численность и биомассу зоопланктеров в каждом горизонте.

Такого разнообразного и количественно обильного зоопланктона не наблюдалось за все 8 лет исследований в летний и зимний периоды на оз. Выдогош. Были в равной степени ещё активны теплолюбивые виды, а также холодолюбивые. Немногочисленны были только летние stenothermные формы: *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora*, *Thermocyclops crassus*, *Brachionus*. Населена была вся толща воды, т.к. горизонты мало отличались температурой. Содержание кислорода было удовлетворительным (колебания последнего были в пределах 11.6–4.5 мг/л).

Биомассы во всей толще изменялись от 3.2 до 1.8 г/м³, что не встречается в Иваньковском водохранилище в осенний период (Ривьер, 1978, 20056). Можно отметить по состоянию особей, имеющих яйца в выводковых сумках, присутствию большого количества молоди, что идёт активное размножение *D. cucullata*, *D. cristata*, *Eubosmina coregoni*.

Таблица 5.40. Состав, вертикальное распределение и уровень развития (N, тыс. экз./м³) зоопланктона в оз. Выдогош в октябре 1992 г.

Виды, группы	Горизонт, м										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Keratella cochlearis robusta</i>	0.1	1.3	0	0	2.5	1.3	0.1	0	0	2.0	7.0
<i>K. quadrata</i>	8.8	15.0	20.0	15.0	12.5	10.0	15.0	7.5	9.0	11.0	20.0
<i>Synchaeta oblonga</i>	15.0	7.5	10.0	10.0	3.7	20.0	17.5	1.3	3.0	3.0	1.0
<i>Synchaeta</i> sp.	6.3	12.5	10.0	11.3	3.8	15.0	6.3	0.1	9.0	3.0	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	11.3	10.0	12.5	6.3	10.0	6.3	8.8	0	4.0	8.0	0.2
<i>Polyarthra maior</i>	1.3	5.0	3.8	1.3	2.5	5.0	2.5	0	4.0	2.0	0
Nauplius	37.5	35.0	37.5	35.0	36.3	32.5	40.0	15.0	34.0	32.0	27.0
Copepodit Cyclopoida	27.5	65.0	17.5	20.0	32.5	22.5	17.5	3.8	19.0	20.0	11.0
Copepodit Diaptomidae	10.0	6.3	7.5	17.5	8.8	15.0	2.5	1.3	17.0	8.0	2.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.2	5.0	0.2	3.8	1.3	5.0	2.5	0	0.6	1.0	0
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0	5.0	12.5	12.5	5.0	7.5	15.0	7.5	6.0	8.0	10.0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	3.8	3.7	3.8	1.3	3.0	2.1	3.8	8.8	5.0	2.2	2.5
<i>E. graciloides</i>	9.0	8.7	7.5	10.1	5.0	6.2	4.1	5.1	8.0	4.0	2.8
<i>Cyclops vicinus</i>	2.7	10.0	10.0	10.0	10.0	15.0	5.0	3.8	8.0	8.0	2.0
Copepodit C. vicinus	0	1.3	1.2	1.1	0.6	0.6	0.2	0.9	0.5	1.0	3.5
<i>Eurytemora velox</i>	0.2	0.6	0.7	1.3	0.2	0.3	0.1	0	1.0	1.0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	6.3	30.0	12.5	12.5	10.0	7.5	10.0	20.0	3.0	6.0	46.0
<i>D. cristata</i>	1.3	3.7	11.3	15.0	12.5	22.5	15.0	36.3	16.0	11.0	13.0
<i>Daphnia</i> (молодь)	6.3	7.5	5.0	7.5	1.3	0	5.0	1.3	0	4.0	0
<i>Eubosmina coregoni</i>	10.0	8.8	15.0	20.0	12.5	7.5	3.8	12.5	9.0	14.0	0
<i>B. longirostris</i>	2.5	3.7	3.8	8.8	5.0	0	0	1.3	3.0		0
Общие:	170.0	227.8	216.5	244.4	182.0	212.0	189.0	133.0	165.0	158.0	151.3
N, тыс. экз./м ³	1.84	2.7	2.8	3.2	2.16	2.5	1.9	3.14	2.44	1.75	2.0
B, г/м ³											

Огромные массы науплиусов (относительно мелких — 0.25–0.41 мкм) представляют собой многочисленные личиночные стадии циклопов, видимо, *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Однако во всех слоях среди особей этих видов встречаются уже не размножающиеся старые самки, покрытые обрастателями. Копеподиты циклопов представляют собой молодь этих видов на IV стадии. Большое количество копеподитов старших возрастов среди *Eudiaptomus*, *Cyclops vicinus* и появление самцов характеризует состояние популяций этих видов, как находящихся в на-

чале фазы активного размножения. Однако оно может не состояться или быть сильно подавленным при быстром развитии дефицита O_2 при становлении льда, что характерно для этого эвтрофного водоёма и происходит в нём каждую зиму. Большое количество *Asplanchna* на всех горизонтах связано с обилием коловраток р. *Keratella*, в нашем случае *K. quadrata* — излюбленный, избираемой пищи хищной аспланхны (Hetting, 1987; Walz, 1997; Virgo et al., 2009).

В середине октября 1973 г. в озере наблюдались более низкие температуры и осенняя гомотермия с разницей поверхностного и придонного слоёв в $0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($6.4\text{--}6.2\text{ }^{\circ}\text{C}$); содержание кислорода в Волжском плёсе составляло на поверхности около $7\text{--}8\text{ мг/л}$. В оз. Выдогош о хорошем кислородном режиме в это время можно судить по наибольшему богатству зоопланктона именно в придонном слое (табл. 5.41). Глубина озера в октябре 1973 г. до сработки уровня составляла ещё 18 м. В составе зоопланктона и количественном развитии видов прослеживались закономерности, свойственные именно этому озеру осенью. Они наблюдались затем и в октябре 1992 г.

Среди коловраток доминировали: *Keratella quadrata* и *K. cochlearis* и их потребитель *Asplanchna priodonta*. Высокую численность сохраняла *Daphnia cucullata*; многочисленна (как и в 1992 г.) была *Eubosmina coregoni*. Среди холодолюбивых ракообразных зарегистрированы взрослые особи *Cyclops vicinus* и копеподиты III–IV-й стадий, а также *Eudiaptomus gracilis*; среди коловраток — зимняя *Synchaeta oblonga*. Виды летнего теплолюбивого комплекса (*Diaphanosoma*, *Leptodora*, *Thermocyclops*) уже исчезли; единичными экземплярами встречен *Brachionus calyciflorus*. Основу численности формировали коловратки: в среднем горизонте ($4+6\text{ м}$) их было (более 100 тыс. экз./м^3) на два порядка больше, чем ветвистоусых. Основу биомассы образовывали ракообразные, особенно в глубоких слоях, где кроме дафний, присутствовало большое количество молоди циклопов, размером от 0.5 до 0.9 мм (молодь *Mesocyclops* и *Cyclops vicinus*) (табл. 5.41). Среди большого количества *Daphnia cucullata* присутствовали многочисленные самцы и крупные самки без яиц и зародышей. Популяция имела структуру (в %), обычную для периода окончания жизненного цикла:

крупные самки без яиц ($l = 1.0-1.12$ мм) – 18.2,
 молодые самки без яиц ($l = 0.65-0.75$ мм) – 15.2,
 взрослые самцы ($l = 0.68-0.88$ мм) – 66.6.

Таблица 5.41. Состав, вертикальное распределение и уровень развития (тыс. экз./м³) зоопланктона в оз. Выдогош в октябре 1973 г.

Виды	Горизонты, м		
	0+2	4+6	10-16
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i>	4.5	20.0	5.0
<i>K. quadrata</i>	10.0	20.5	25.5
<i>Synchaeta oblonga</i>	9.5	27.0	14.5
<i>Asplanchna priodonta</i>	8.5	9.0	9.5
<i>Polyarthra</i> sp.	0	2.5	0.5
<i>Conochilus unicornis</i>	5.5	10.5	7.0
<i>Bipalpus hudsoni</i>	0	12.0	10.0
<i>Filinia longiseta</i>	0	0.5	0
Nauplius	6.0	9.0	10.5
Cyclopoida Copepodit (<i>C. vicinus</i>)	7.5	7.5	22.0
<i>Cyclops vicinus</i>	0	0.45	0.5
Copepodit Eudiaptomus	0	0	1.0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	1.0	1.0	2.5
<i>Daphnia cucullata</i>	0.15	1.3	14.0
<i>D. cucullata</i> (молодь)	2.0	0.2	2.5
<i>D. cristata</i>	0.1	0	0
<i>B. longirostris</i>	1.5	2.5	2.0
<i>Eu. coregoni</i>	6.0	4.0	22.5
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	1.5	1.0
Общие: <u>N, тыс. экз./м³</u>	<u>69.25</u>	<u>130.0</u>	<u>151.65</u>
<u>B, г/м³</u>	<u>0.62</u>	<u>0.62</u>	<u>1.48</u>

В популяции *Eubosmina coregoni* самцов ($l = 0.4-0.42$ мм) было 52%, а самок ($l = 0.41-0.43$ мм) — 48%. Таким образом, и для *Eu. coregoni* время наблюдений совпало не с осенним пиком численности, который в некоторых водоёмах наблюдался в сентябре–октябре, а с окончанием жизненного цикла, когда в популяциях преобладают самцы и старые самки.

Зоопланктон в оз. Выдогош в осенний период (октябрь) распределён по вертикали совершенно иначе, чем летом и зимой. Он населяет всю толщу воды, но в конце октября всё же

скапливается, оседает в придонных слоях. Распределение по всей толще воды связано с хорошим кислородным режимом осенью, а высокая плотность зоопланктеров — с богатым пищевым ресурсом озера круглогодично. Сосредоточение крупных ветвистоусых босмин и дафний в придонном слое в октябре 1973 г. связано с более поздними сроками наблюдений, когда происходит постепенное отмирание старых особей и медленное оседание их ко дну.

Исследования в летний период факторов среды и состояния зоопланктона производились в 1973 г. (29 VI), 1975 г. (18–19 VI), 1990 (9 VII) и 1991 (5 VI).

В июне 1973 г. глубина оз. Выдогощ составляла 16 м. Зоопланктон был богат и разнообразен, но населял лишь верхние 4 м толщи воды (в пределах мета- и гипolimниона он отсутствовал) (табл. 5.42).

Из холодолюбивого комплекса в озере присутствовали *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops vicinus* и *Daphnia cristata* (выделены толстым шрифтом). Условия их существования были напряжёнными. Температура у поверхности — 21 °C, слой скачка располагался на глубине 4–6 м, где температура снижалась с 17 до 12 °C. В гипolimнионе она была минимальна — 6–4 °C (рис. 16). Таким образом, температурные условия большей части толщи воды были благоприятны для развития холодолюбивого комплекса.

Однако газовый режим был чрезвычайно напряженным. На 6 м и глубже количество CO₂ — 48–57.7 мг/л, а O₂ — 1.0–0.04 мг/л (Иваньковское водохранилище и его жизнь, 1978). Основной летний зоопланктон располагался выше металимниона, ниже его погружались отдельные (большей частью) отмирающие особи. *Cyclops vicinus* и *D. cristata* всё же располагались в металимнионе, где их численность была максимальной (табл. 5.42).

Следующим этапом исследований было выяснение наличия суточных вертикальных миграций отдельных видов при резком температурном и газовом расслоении водной толщи озера. В середине июня 1975 г. прогрев озера был ниже, температура у поверхности была 17.9 °C, у дна — 8.4 °C, металимнион располагался несколько глубже, на 6–8 м. Заселена зоопланктерами

была толща воды до глубины 8 м, т.е. обитаемая зона была шире, чем в предыдущий период исследований. Численность холодолюбивых видов была выше (рис. 16, 17; табл. 5.43).

Таблица 5.42. Видовое разнообразие и количество (тыс. экз./м³) зоопланктона в отдельных слоях оз. Выдогощ в июне 1973 г.

Виды	Горизонт лова, м			
	0	2+4	6+8	10+15
<i>Keratella cochlearis</i>	7.5	1.2	1.0	0
<i>K. quadrata</i>	47.5	8.75	7.5	3.75
<i>Kellicottia longispina</i>	27.5	5.0	2.5	1.2
<i>Conochilus unicornis</i>	2.5	27.5	0	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.4	0	0	0
Nauplius	10.0	40.0	0.3	0
Cyclopoida Copepodit	27.5	42.5	0	0.15
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	22.5	8.75	0	0
<i>Cyclops vicinus</i>	0	2.5	0	0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.4	0.4	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	22.5	6.2	0	0
<i>Limnospira frontosa</i>	0.2	0.15	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	55.0	71.25	7.5	0.5
<i>D. cristata</i>	0.9	17.5	0.2	0.15
<i>Eubosmina coregoni</i>	25.0	7.5	0	0
<i>B. crassicornis</i>	0.2	0.5	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	5.0	1.25	0	0
<i>Leptodora kindtii</i>	0.1	0.35	0	0
Общие: N, тыс. экз./м ³	254.5	103.2	19.1	6.3
В, г/м ³	3.6	3.4	0.27	0.1

В период этих исследований при более низких температурах в металимнионе (15–10 °C) холодолюбивый комплекс, состоящий среди ракообразных из *Cyclops vicinus*, *Eudiaptomus gracilis* и *Daphnia cristata*, располагался в металимнионе. Первый вид населял толщу 2–6 м, распределяясь почти равномерно в нижнем слое эпилимниона и металимнионе. *Daphnia cristata* как представитель ветвистоусых более требовательна к содержанию O₂, была многочисленна в слое 4–6 м. Численность *Eudiaptomus* была невелика, особи также держались в металимнионе, на глубине 4–6 м (табл. 5.43).

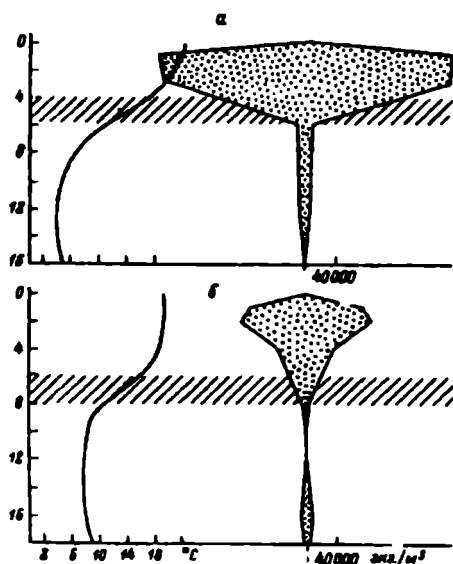


Рис. 16. Вертикальное распределение температуры и зоопланктона в оз. Выдогош в июне 1973 (а) и 1975 (б) гг. Металимнион заштрихован. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — температура, °С и численность зоопланктонов, экз./м³.

Наблюдалась разница в вертикальном распределении теплолюбивых и холодолюбивых видов. Так, летний *Mesocyclops leuckarti* был приурочен исключительно к верхним 4 м, глубже он не встречался, тогда как *Cyclops vicinus* был сосредоточен в слое 2–6 м, но встречался и в глубинных мало пригодных для жизни диаптомид и ветвистоусых бескислородных слоях. Летняя *Diaphanosoma brachyurum* доминировала среди ветвистоусых в слое до 2-х м, а *Daphnia cristata* была наиболее многочисленной в слое 6 м, а в верхних 2 м встречалась единичными экземплярами.

Очень высокая биомасса зоопланктона озера, образованная ракообразными, располагалась только в верхних 6 м толщи его котловины, а остальные 10 м были безжизненными из-за почти полного отсутствия кислорода. Существенных суточных перемещений не было обнаружено ни для теплолюбивых, ни для холодолюбивых видов. Препятствие этому — заморная зона, занимающая большую часть толщи воды (рис. 16, 17).

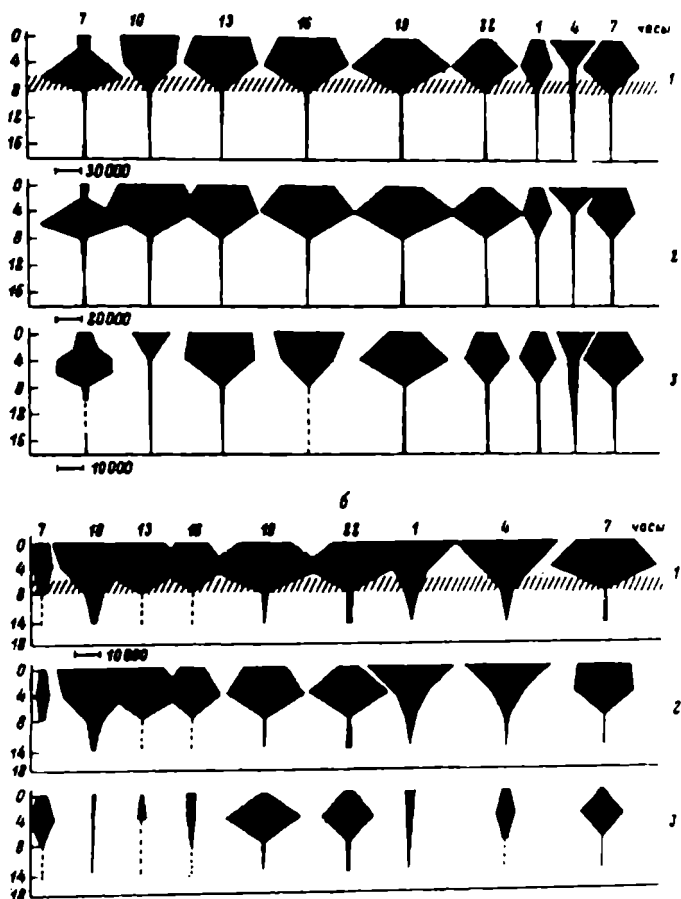


Рис. 17. Вертикальное распределение *Daphnia cucullata* (а) и *Eubosmina coregoni* (б) в оз. Выдогаш в течение суток 18-19 июня 1975 г. 1 — вся популяция, 2 — половозрелые особи, 3 — молодь. Металимнион заштрихован. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — численность, экз./м³.

Таблица 5.43. Видовое разнообразие и количество (тыс. экз./м³) зоопланктона в оз. Выдогош в июне 1975 г.

Виды	Глубина, м								
	0	2	4	6	8	10	12	14	16
<i>Keratella quadrata</i>	1.5	8.0	2.0	0	0	0.1	0	0	0
<i>Kellicottia longispina</i>	0.5	1.5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	5.0	4.5	0.5	0	0	0.3	0	0	0
<i>Synchaeta</i> sp.	2.0	0.8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polyarthra</i> sp.	1.5	2.5	0	0	0	0	0	0	0
Nauplius <i>Eudiaptomus</i>	2.0	5.0	0.5	0	0	0	0	0	0
Nauplius Cyclopoida	9.5	16.5	5.0	0.5	0	0	0	0	0
Cyclopoida Copepodit	35.0	32.5	19.0	19.0	0.4	0	0	0.7	0.9
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	36.5	36.5	32.0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclops vicinus</i>	5.5	12.5	11.5	13.5	0.2	0.4	0.2	0	0.3
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	0.8	1.5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	1.0	0.8	3.5	1.2	0	0.2	0	0.1	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	7.5	24.0	5.5	0.5	0	0	0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	13.0	12.5	53.0	91.5	4.5	1.3	0.1	0.5	0.6
<i>D. cristata</i>	1.0	0.8	4.0	14.0	0.6	0	0.1	0	0.1
<i>Eubosmina coregoni</i>	5.5	8.0	14.5	8.0	3.5	0.6	0	0	0.8
<i>Eu. longispina</i>	0	0	3.0	7.0	0	0.1	0	0	0.8
Общие:									
N, тыс. экз./м³	133.6	168.7	156.0	165.2	9.4	3.2	0.5	1.3	3.0
B, г/м³	1.7	2.5	4.06	5.65	0.3	0.1	0.001	0.05	0.06

В июле 1990 г. зоопланктон оз. Выдогош изучался также по вертикали; пробы собирались на каждом метре до глубины 10 м, где зоопланктон практически отсутствовал уже до дна. Кислородный режим был также неблагоприятным, как летом 1973 и 1975 гг. Ниже горизонта 7 м были только следы O₂. Оксиклин располагался выше термоклина, что является признаком эвтрофных озёр. Наблюдалось повышение цветности в придонных слоях, это, видимо, связано с накоплением в глубинных слоях окрашенного коллоидного органического вещества. Электропроводность, которая отражает минерализацию воды, увеличилась в средних слоях, но до 9 м была сходной с тем, что наблюдалась в это время в русле Волги против близлежащего с. Го-

родня (217–219 мкС/см). Она значительно отличалась от величин, регистрируемых в районе реки, куда поступают сточные воды г. Твери (устье ручья Перемерка — 1861, ниже по руслу реки до 370 мкС/см). Таким образом, развитие в озере деструкционных процессов не связано с поступлением в его котловину сточных вод, а является результатом природного эвтрофирования, как следствие развития зарослей и славин высшей водной растительности вокруг озера (табл. 5.44).

В июле 1990 г. основная биомасса регистрировалась в слое 1–6 м, глубже зоопланктона было на 3–4 порядка меньше. Среди холодолюбивых форм обнаружены: *Cyclops vicinus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia cristata*.

Сравнивая результаты всех летних исследований в оз. Выдогощ, в июле 1990 г. наблюдалось необычайное развитие зоопланктона. Среди коловраток доминировал *Conochilus unicornis*, что характерно для первого весенне-летнего пика численности. Сбор материала производился в период установившейся жаркой погоды, что вызвало интенсивный прогрев водной толщи. Оксиклин располагался на глубине всего 4 м, термоклин — на глубине 6–7 м. Переход оксиклина в зону эпилимниона характерен для этого озера. Холодолюбивые виды сверху были ограничены высокими температурами, снизу — заморной зоной. Копеподитные стадии *Eudiaptomus* более тяготели к поверхностным слоям, чем взрослые особи. На глубине 5 м, где температура была ещё около 24 °С, они исчезали из-за дефицита O_2 — менее 1 мг/л. *Cyclops vicinus* распределялся гораздо глубже, встречаясь до 9–10 м, но основная масса рачков держалась на глубине 2–6 м. Циклопы более устойчивы к дефициту кислорода. Необычайно было распределение массовой *Daphnia cristata*, составляющей более 50% численности всех ветвистоусых. Вся популяция была сосредоточена в эпилимнионе, но уже содержание кислорода 0.9–0.4 мг/л вызвало снижение численности, а ниже 7 м при количестве O_2 — 0.25–0.2 мг/л в планктоне обнаруживались отмирающие, либо отмершие особи *D. cristata*. Таким образом, реакция *D. cristata* на дефицит кислорода оказывается более резкой, чем на температуру, почти в два раза превышающую оптимальную для этого вида (табл. 5.44).

Таблица 5.44. Основные параметры среды, общая численность (тыс. экз./м³) зоопланктона и количество холодноводных видов в оз. Выдогощ 9-10 июля 1990 г.

Показатели	Глубина, м												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Параметры среды:													
t °C	24.2	24.2	24.2	24.0	23.8	19.9	14.6	12.7	10.6	9.1	8.2	7.1	7.0
O ₂ , мг/л	8.1	7.8	7.4	1.4	0.9	0.4	0.25	0.2	0.2	0.1	0	0	0
Электропроводность, Мкс/см	217	217	217	218	219	219	219	218	212	206	205	202	201
Щелочность, °	35	35	37	39	40	45	45	45	48	50	50	-	-
Количественные показатели групп и видов:													
Rotifera (общая численность)	974.0	436.2	244.0	391.2	28.6	12.8	1.0	0.4	0.4	1.0	-	-	-
Nauplius	105.0	75.9	40.0	75.0	80.0	112.0	0.6	0.4	0.4	0	-	-	-
Copepoda:	258.6	176.5	163.0	230.8	125.0	156.0	1.0	0.8	1.6	0.6	-	-	-
<i>Eubosmina gracilis</i>	0.4	0	3.6	1.2	0	0	0	0	0	0	-	-	-
Copepodit Eubosminae	14.0	0.8	2.6	3.2	0.4	0	0	0	0	0.2	-	-	-
Cyclops vernalis	4.0	10.2	9.2	4.0	2.0	8.0	0.2	0.2	0.4	0.8	-	-	-
Cleodocera:	268.6	283.8	185.8	430.6	50.8	126.2	5.6	1.2	2.0	1.8	-	-	-
<i>Daphnia cristata</i>	112.0	150.0	100.0	210.0	40.0	80.0	2.2	0.6	1.0	0.8	-	-	-
Общие: N, тыс. экз./м ³	1501.8	896.5	592.8	1483.2	204.4	295.0	5.6	2.4	4.0	3.4	-	-	-
B, г/м ³	6.75	8.08	10.6	13.2	2.1	3.85	0.07	0.05	0.08	0.3	-	-	-

Примечание. «-» — пробы не брались.

Распределение части популяции *C. vicinus* до 10 м, где численность его ещё около 1.0 тыс. экз./м³ связана с биологией этого вида, пластичным циклом его размножения. Известно, что обитающий даже в мелководных прудах *C. vicinus* имеет два периода активного размножения — весенний и осенне-зимний, между которыми во время наибольшего летнего прогрева водоёма впадает в диапаузу и опускается на дно (Добрынина, 1976).

С целью изучения биологии *C. vicinus* в оз. Выдогощ была рассмотрена структура популяции (в %) в различных горизонтах воды (м) и в целом по озеру в начале июля 1990 г.:

Стадии развития	Глубина, м								Среднее для популяции
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Copepodit IV, V, ♂	28.6	54.2	30.6	36.4	52	67.6	100	50	52.2
Copepodit IV, V, ♀	0	12.5	2.0	9.8	4.0	5.9	0	50	10.2
♂	57.1	16.6	49.0	40.2	20.0	23.6	0	0	25.6
♀ без яйцевых мешков	14.3	12.5	12.2	13.6	8.0	0	0	0	8.3
♀ с яйцевыми мешками	0	4.2	6.2	0	16.0	2.9	0	0	3.7

В популяции, как в отдельных горизонтах воды, так и во всей обитаемой толще, преобладали самцы, созревающие и зрелые (≈78%). Самок, как среди копеподитов старших возрастов, так и среди зрелых, было всего около 22%, а с яйцевыми мешками из них — менее 4%, но они скопились на глубине 5 м. Такое состояние популяции характерно для начала периода интенсивного размножения. В дальнейшем самцы отмирают раньше самок, и соотношение полов выравнивается. В конце периода размножения в популяции остаются старые самки, среди молодого поколения присутствует масса копеподитов младших возрастных групп (Ривьер, 1986). Можно лишь предположить, что высокий перегрев верхних слоёв и замор в нижних — неблагоприятно влияют на рост и развитие *C. vicinus*, замедляя развитие и размножение. Оптимальные температуры для *C. vicinus* — 2.5–23 °C (Рылов, 1948). В приднепровских озёрах *C. vicinus* переходит в активное состояние весной при 12 °C, а впадает в

диапаузу летом при 21 °С (Монченко, 1974). По нашим данным циклоп размножается зимой при 2–4 °С, а летом (как видно из настоящих данных) выдерживает и 24 °С.

В июле 1991 г. была произведена очередная съёмка факторов среды и состояние зоопланктона в оз. Выдогощ в связи с выяснением экологической ситуации в различных акваториях Иваньковского водохранилища. Показатели среды и зоопланктон в озере оказались сходными с тем, что наблюдалось в 1990 г., почти в те же сроки исследований (рис. 32).

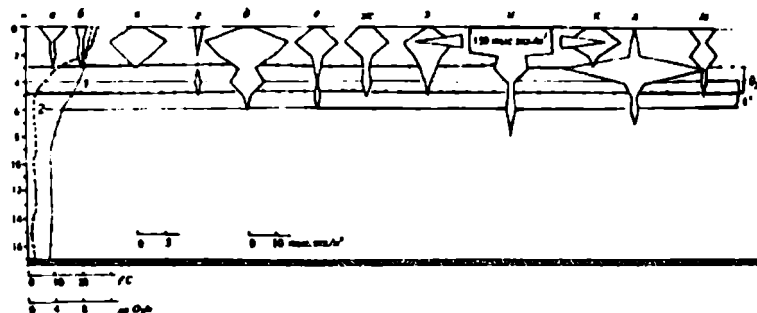


Рис. 18. Вертикальное распределение температуры, кислорода и зоопланктона в оз. Выдогощ 5 июля 1991 г. 1 — температура, °С, 2 — содержание кислорода, мг/л; а — *Kellicottia*, б — *Keratella quadrata*, в — *Conochilus unicornis*, г — *Eudiaptomus gracilis*, д — *Cyclops vicinus*, е — *Mesocyclops leuckarti*, ж — *Thermocyclops oithonoides*, з — *Limnospila*, 4 — *Daphnia cucullata*, к — *Diaphanosoma*, л — *Daphnia cristata*, м — *Eubosmina coregoni*.

Температурный скачок располагался несколько ниже, на глубине 4–6 м, оксиклин значительно выше, всего на 3–5 м; глубже 5 м O_2 было меньше 1 мг/л. Выбор условий существования для зоопланктеров был невелик. Все летние формы располагались в верхних 2 м толщи воды. Только *Cyclops vicinus* и *Daphnia cristata* распределялись глубже; первый вид до 4 м, *D. cristata* скопилась на 3 м, где содержание кислорода было ещё около 4.2 мг/л, температура около 20 °С. Основная же толща воды, как и в июле 1990 г., оставалась безжизненной. Живой зоопланктон обитал лишь до 5 м, глубже встречались раковины ракообразных с разложившимся кишечником и глазом. Биомас-

сы (г/м^3) в верхних 4 м толщи оз. Выдогощ необычайно велики, они были несравненно выше, чем в других акваториях Иваньковского водохранилища:

Группы, виды	Глубина, м						
	0	1	2	3	4	5	6
Коловратки	0.02	0.002	0.002	0	0	0	0
Веслоногие (летние формы)	0.6	3.8	1.8	0.78	0.82	0.33	0.01
<i>Cyclops vicinus</i>	0.28	2.24	1.4	0.49	0.56	0.3	0.009
Ветвистоусые (летние формы)	1.9	15.6	6.6	4.6	2.72	0.1	0.054
Среди них:							
<i>Daphnia cristata</i>	0	0.1	0.25	3.6	0.5	0.03	0.02
Общий зоопланктон, <u>N, тыс. экз./м³</u>	<u>181.4</u>	<u>458.6</u>	<u>281.4</u>	<u>148.6</u>	<u>142.6</u>	<u>10.0</u>	<u>3.6</u>
<u>B, г/м³</u>	<u>2.6</u>	<u>19.4</u>	<u>8.4</u>	<u>5.38</u>	<u>3.9</u>	<u>0.43</u>	<u>0.064</u>

На глубине 3 м *C. vicinus* и *D. cristata* составляли около 76% биомассы. В таких неблагоприятных условиях эти два относительно холодолюбивых вида при высоких пищевых ресурсах озера образуют значительную часть биомассы зоопланктона, располагаясь в очень узком слое. Они доминируют среди остальных видов ракообразных в слоях 3–5 м, где температура от 21.2 до 16.3 °C, а содержание кислорода от 4 до 1.5 мг/л. Из всего состава холодноводного комплекса в таких условиях остаются всего два вида, которые, по-видимому, следует считать относительно стенобионтами. Из приведённых данных в очередной раз видно, что циклопы значительно более устойчивы к дефициту кислорода, чем дафнии.

Таким образом, среди всех исследованных метагипотермических озёр (Селигер, Бородаевского, Сиверского, Плещеево) оз. Выдогощ выделяется несоответствием своей морфологии и экологии зоопланктона. Из всех наблюдаемых факторов среды, только температурный режим сохраняет черты, типичные для стратифицированных озёр. Чрезвычайно большое поступление в озеро органических остатков из окружающих его заросших мелководий, вызвало активные бактериальные процессы разрушения органического вещества с потреблением кислорода. В озере наблюдаются летние, а также зимние заморы, охватывающие

летом основную толщу воды. Оксиклин летом располагается выше термоклина, в эпилимнионе. Так, в июле 1990 г. термоклин (с перепадом 5.3%) располагался в слое 6–7 м, оксиклин (с перепадом 6 мг/л) в слое 3–4 м (табл. 5.44).

Холодолюбивый комплекс беден зимой, а особенно летом. Для него, как летом, так и зимой, нет оптимальной экологической ниши, гиполимнион и металимнион лишены кислорода, идёт выделение метана и его окисление с интенсивным поглощением O_2 .

Озеро представляет собой редкий пример процесса естественного эвтрофирования, но спровоцированного и вызванного антропогенным стрессом: строительством плотины Иваньковской ГЭС, поднятием уровня воды на 4 м и поддержанием постоянного уровня летом и сработкой его зимой. Это позволяет водной растительности на мелководьях вокруг озера накопить большую биомассу. Такого процесса не наблюдается в естественных водоёмах при обычном падении уровня воды к концу лета и осенью, а не к концу зимы.

Поддержание постоянного уровня в период открытой воды вызвано потребностями судоходства. Стабильный уровень способствует интенсивному зарастанию мелководий, что приводит к общему эвтрофированию водоёма. Зимняя сработка уровня вызывает поступление заморных, лишённых кислорода вод в открытые участки водохранилища, ухудшая газовый режим в подлёдный период во всём водоёме (Иваньковское водохранилище ..., 1978; Авакян, Ривьер, 2000).

Глава 6

КРИОФИЛЬНЫЙ ЗООПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище, а особенно его Главный озеровидный плёс, приближается по своей морфо-биологической структуре к естественным водоёмам. Главный плёс сходен с близлежащими озёрами как по биоразнообразию, так и по продуктивности сообществ гидробионтов (Яковлев, 2001).

Криофильный зоопланктон изучался подробно в озеровидном Главном плёсе в зимние периоды с 1978 по 1985 гг. Было произведено около 100 экспедиций, собрано и обработано около 900 проб зоопланктона. Одновременно измерялась прозрачность, цветность, температура, исследовались кислородный режим, динамика взвешенного вещества, криофильные жгутиконосцы, бактериопланктон (Ривьер, 1986, 1987; Ривьер и др., 1981; Ривьер, Жгарев, 1985, 1989; Rivier, 1990). В эти статьи и монографию вошли исследования по 1985 г. Материалы, собранные с 1985 г., не публиковались.

В течение 6 лет с 1978 по 1985 гг. в Главном плёсе на стационаре в излучине затопленной р. Мологи, где течение инструментально не регистрировалось, производились 2–5 раз в месяц в течение периода ледостава исследование среды и зоопланктона. Связь интенсивности прогрева толщи воды зимой, содержания кислорода и уровня развития зоопланктона с длительностью периода ледообразования представлены в таблице 6.1. Наиболее быстро (за три дня) и рано (31 октября) замерзло водохранилище в 1980 г.; наиболее продолжителен период ледообразования (28 дней; ледостав 3 XII) был в 1983 г. Состав сообщества зоопланктона и факторы среды в сходные календарные сроки в эти крайние по характеру становления льда годы представлены в таблице 6.2.

Из представленных в таблице 6.2 данных видно, что в 1980 г. в связи с ранним замерзанием, в марте появился холодный изотермический слой до середины толщи воды, но грунты продолжали отдавать тепло, и у дна было более 2 °С. Кислородный режим был напряжённым, оксиклин располагался на 10 м. у

дна отмечались следы O_2 . Весь зоопланктон поднялся ото дна и располагался в горизонте на 10 м. Здесь регистрировалось необычайное скопление копепоидов *Cyclops kolensis*, причём на два метра выше и ниже численность снижалась на 2 порядка. Половозрелых особей были единицы. Они также скопились среди своей молодежи.

Таблица 6.1. Средние температуры ($^{\circ}C$) и продолжительность периода ледообразования (сут.) в 1979–1985 гг. на Рыбинском водохранилище (затопленное русло р. Мологи)

Год	Месяцы; температура, $^{\circ}C$					Средние за II–IV, ($t, ^{\circ}C$)	Средние за XII, I–IV, ($t, ^{\circ}C$)	Начало ледовых явлений	Полный ледостав	Продолжительность ледообразования, сут.
	XII	I	II	III	IV					
1978–1979	0.23	0.63	1.61	0.95	1.05	1.2	0.89	19 XI	2 XII	14
1980		0.18	0.94	0.80	0.84	0.86	0.69	29 X	31 X	3
1981			0.86	0.82	0.86	0.84	0.84	2 XI	10 XI	9
1982		0.61	0.53	0.56	0.72	0.57	0.58	17 XI	29 XI	13
1983		0.23	0.35	0.43	0.48	0.42	0.37	7 XI	3 XII	28
1985		0.61	0.74	0.85	0.5	0.69	0.67	12 XI	20 XI	8

Прогрев придонного слоя и длительный ледостав способствовали проявлению микробиологических процессов в оксиклине. Было отмечено развитие гетеротрофной водоросли *Oscillatoria* и массовое размножение крупной зимней коловратки *Conochiloides natans*. Общая биомасса в горизонте на 10 м была необычайно высокой — около 42 г/м^3 .

В 1983 г. при длительном периоде ледообразования (табл. 6.1, 6.2), температуры вблизи дна были всего $0.7\text{--}1.0^{\circ}C$, но в конце марта отмечен подлёдный (у нижней кромки льда) прогрев и интенсивное развитие подлёдного скопления коловраток; их было 8 видов, доминировала обычная в Рыбинском водохранилище *Synchaeta oblonga*. Численность Rotifera составляла в верхнем 3-х метровом слое $7.0 \text{ тыс. экз./м}^3$, тогда как в остальной толще воды их было меньше.

Таблица 6.2. Показатели среды и криофильный зоопланктон в Рыбинском водохранилище (Главный плёс, затопленное русло р. Молога)

Показатели	Даты исследований													
	19 III 1980 г.							29 III 1983 г.						
Горизонт, м	0	2	4	6	8	10	12	14	1+2+3	4+5+6	7+8+9	10+11+12	13+14+15	
t, °C		0	0	0.1	0.6	1.2	2.1	2.3	0.3	0.4	0.52	0.6	0.7-1.0	
O ₂ мг/л		5.5	4.2	4.0	-	2.0	0.3	0.1	11.5	9.0	8.2	5.2	4.0	
Зоопланктон, тыс. экз./м ³														
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	2.0	0.4			0.6				1.6	0.4	0.2	1.9	2.1	
<i>K. quadrata</i>	0.8	0.4	0.2	0.2	1.6		0.6		0.5	0.5	0.8	0.6	0.6	
<i>K. hiemalis</i>	1.0		0.2	0.8	2.6				0.6		0.3	0.7	1.0	
<i>Kellicottia longispina</i>									0.4			0.5	2.4	
<i>Notholca squamula</i>	16.0	0.6		0.4	0.6					0.2				
<i>N. cinetura</i>														
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	3.4								0.2			0.2		
<i>Synchaeta oblonga</i>	3.6	1.4							0.3	0.1	0.1	0.9	0.2	
<i>Asplanchna priodonta</i>					0.2				3.2	1.7	1.7	2.0	1.7	
<i>Cunochiloides natans</i>						56.0	5.0		0.1					

Показатели	Даты исследований											
	19 III 1980 г.						29 III 1983 г.					
	1.2	0.6		0.6	1.4		0.5	0.5	0.5	1.4		
<i>Nauplius</i>												
<i>Eudiaptomus</i>												
<i>gracilis</i> + <i>Cope-</i>						12.4						
<i>podit</i>												3.6
<i>Cyclops kolensis</i>												17.6
<i>Copepodit</i>	0.2				3.8	40.2	10.0					30.5
<i>C. kolensis</i>						8.2	0.2					1.8
<i>C. vicinus</i> + <i>Cope-</i>						0.8	0.2					0.1
<i>podit</i>												
<i>Bostrina longi-</i>						0.4						
<i>rostris</i>												
Общие:												
тыс. экз./м ³	29.0	4.2		3.0	11.4	1397.8	46.2	10.2	7.6	3.7	8.3	62.7
г/м ³	0.04	0.005			0.124	41.6	1.33	0.3	0.01	0.004	0.006	2.6

Примечание. Пустые клетки — отсутствие вида здесь и в следующих таблицах.

Хороший кислородный режим даже в конце марта 1983 г. (у дна — 4.0 мг/л) способствовал естественному для зимы распределению веслоногих. *C. kolensis*, все циклопы и диапомусы были сосредоточены в 3-х метровом придонном слое; здесь же регистрировалась и максимальная биомасса — всего 2.6 г/м³. Оксиклин в толще не был выражен, микробиологические процессы шли не интенсивно, не было отмечено развитие металимниального *Conochiloides natans*.

В 1985 г. период ледообразования был средним — 8 суток. Средними были величины длительности становления льда в 1985, 1981, 1982 и 1978–1979 гг. — 8–14 суток (табл. 6.1). Средняя для толщи воды в течение января–апреля 1985 г. температура составляла 0.67 °С. Зимний ход динамики температуры характеризовался опусканием холодного изотермического слоя в конце марта до 4 м и началом подлёдного прогресса в начале апреля. Придонные температуры в феврале–марте достигали 2.4 °С. Распределение зоопланктона и факторы среды представлены в табл. 6.3. Сборы произведены 26 марта приблизительно в те же сроки, что в 1980 и 1983 гг.

Как видно из таблицы 6.3, керателли населяли всю толщу воды, до придонного заморного слоя, хотя и были немногочисленны. В слое оксиклина (10–11 м) сосредоточен обычный здесь *Conochiloides natans*; в этом же горизонте образовала скопление *Filinia major*. Копеподиты *Cyclops kolensis* скопились (до 200 тыс. экз./м³) в слое 10–11 м. На этой глубине также наиболее многочисленны диапомусы и дафнии. В горизонте 8–11 м наблюдалось наибольшее повышение температуры (\approx на 1.0 °С) и резкое падение содержания кислорода, до 2.4 мг/л. Как показали исследования на всех водоёмах, такое содержание кислорода не лимитирует образование придонного скопления веслоногих, дафний и придонных коловраток: *Filinia* и *Conochiloides*. Однако, ветвистоусые более чувствительны к дефициту кислорода и уже на 12 м при содержании O₂ — 2.0 мг/л исчезают из проб. Значительные биомассы зоопланктона в горизонте 10–11 м были образованы копеподитами *C. kolensis*, всплывшими из наилка в 4-х метровый придонный слой из-за развития заморной зоны, а также вслед за продвигающимся от дна в средние слои мирным зоопланктоном — кормовыми объектами циклопов.

Таблица 6.3. Основные факторы среды и вертикальное распределение криофильного зоопланктона на затопленном русле р. Мологи 26 марта 1985 г.

Показатели	Горизонт, м									
	2	3	4	5	8	10	11	12	13	15
Температура, °C	0	0	0	0.1	0.2	0.8	1.2	1.5	1.9	2.4
O ₂ , мг/л	9.8	-	7.0	-	4.9	4.0	2.4	2.0	0.5	0.1
Зоопланктон, тыс. экз./м ³										
<i>Keratella cochlearis</i>	0.2	0.3			0.6	1.0				
<i>K. quadrata</i>	2.0	0.4	0.4	0.2	2.2	2.5		0.4	0.2	0.1
<i>K. hiemalis</i>	3.2		0.2	0.2						
<i>Notholca squamula</i>	0.2									
<i>N. cineraria</i>	0.6		0.2	0.2	0.2	5.5	0.5		1.0	
<i>Filinia major</i>	1.8	0.2	0.4	0.2						
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.2				0.2					
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.2	0.2		0.4	0.4	8.0	2.5	2.5	0.2	
<i>Conochitoides natans</i>		0.2	0.4	1.8	0.8	14.0	3.5			
Nauplius	1.0	0.2			23.0	113.5	198.5	5.8	2.8	0.2
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit		0.2			0.2	1.0	2.0			
<i>C. kolensis</i>			0.2			1.0	1.0			
<i>C. vicinus</i> Copepodit						0.5				
<i>C. vicinus</i>					0.2	1.0	3.5			0.1
<i>Eubrotomus</i> Copepodit						10.0	7.0	0.2		
<i>E. gracilis</i>					0.8	8.0	2.0			
<i>Daphnia cristata</i>							2.0			
<i>D. longispina</i>							1.0			
<i>Bosmina longirostris</i>	0.2	1.4	1.8	2.8	28.8	167.0	224.0	6.4	4.2	0.4
Общее: тыс. экз./м ³	10.0	0.01	0.01	0.01	0.44	4.03	5.86	0.12	0.05	
	0.02									

В 1985 г. с января по апрель было произведено 9 серий вертикальных сборов зоопланктона на русле р. Мологи. Было отмечено 13 видов коловраток, среди них доминировала *Synchaeta oblonga*, достигшая численности 28.0 тыс. экз./м³ в середине февраля, *Keratella hiemalis* — до 8.2 тыс. экз./м³ — 11 апреля; *K. quadrata* — 6.5 тыс. экз./м³ в конце марта. Эти виды были наиболее многочисленны в верхнем трёхметровом слое при температуре 0–0.2 °С и содержание O₂ — 13.0–3.6 мг/л. *Conochiloides natans* и *Filinia major* образовывали скопления (тыс. экз./м³) в придонном слое воды:

Дата	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III	26 III	28 III	8 IV	11 IV
Горизонт, м	15	13-15	13-15	15	13-15	10-11	10	10-12	11
<i>Conochiloides</i>	0.7	0.5	5.0	1.0	3.8	3.75	15.4	36.6	22.5
<i>Filinia</i>	0.5	0.3	1.6	1.2	2.5	3.0	3.8	2.0	2.5

Придонные температуры были максимальны в течение марта; в слое 13–15 м прогрев достиг 2–2.3 °С. Содержание кислорода к концу марта в придонном слое снизилось до 0.5 мг/л. В период максимальной численности *Conochiloides* (8IV, на 10–12 м) количество O₂ в этом горизонте составляло около 2 мг/л. В придонном слое (13–15 м) при содержании кислорода менее 0.5 мг/л зоопланктон практически отсутствовал (табл. 6.3). Перемещение коловраток в более верхние слои в конце периода ледостава связано с развитием в придонных слоях заморной зоны (Ривьер, 2005).

Изучение зоопланктона в 1985 г. продолжалось и после вскрытия водоёма (20–21 V). В последней декаде мая температура поверхности воды в Главном плёсе составляла 7–9.6 °С. В планктоне появилась масса весенне-летних видов: *Brachionus*, *Conochilus*, *Mesocyclops*, *Eubosmina longispina*. Однако на шести станциях в пределах центральной водной массы постоянно встречались виды: *Notholca squamula frigida*, (мелкая морфа *N. s. squamula* не встречена в пробах), *Keratella hiemalis*, *Conochiloides natans*, *Filinia major*. По численности во всём сообществе доминировали теплолюбивые виды, но количество некоторых холодолюбивых было выше, чем это когда-нибудь наблюдалось в подлёдный период (табл. 6.4).

Таблица 6.4. Численность (тыс. экз./м³) кривофильных видов в Рыбинском водохранилище (Главный плёс, 20–21 мая 1985 г.)

Виды	№ станции					
	1	2	3	4	5	6
Температура, °C	10	9.6	8.4	8.6	7.4	7.0
<i>Notholca squamula frigida</i>	0.25	0.1	0.5	0.3	0	0.1
<i>Keratella hiemalis</i>	1.5	0.5	2.25	3.2	5.7	6.1
<i>Filinia major</i>	0	0	0	0.9	0.2	0.3
<i>Conochiloides natans</i>	0	0	0	0	0.5	0.8
<i>N Rotifera</i> (общ.)	16.2	7.0	16.0	16.3	16.8	12.5

Таким образом, можно отметить, что общая численность коловраток колебалась в центральной водной массе в пределах 50%; средние показатели были около 14 тыс. экз./м³. Значительную долю среди коловраток имела *Keratella hiemalis*, образуя 40–50% от их общего количества. При повышении температуры от 7 до 10 °C отмечена тенденция уменьшения доли и численности этого кривофильного вида в зоопланктоне. Можно предположить, что прогрев воды до 7 °C — оптимальный для *K. hiemalis*. Этот вид панцирных коловраток, как все представители *Keratella* и *Notholca*, лучше переносят волновое воздействие, чем, например, мягкий, сидящий в слизистом домике *Conochiloides*, который быстро исчезает после вскрытия водоёма.

В этот же период исследований 25 мая 1985 г. была произведена вертикальная съёмка на ст. Городок в русле р. Шексны в пределах Главного плёса, глубина русла здесь — 11.5 м. Температура поверхности составляла 7.6 °C, снижаясь постепенно у дна — до 4.6 °C. Состав и уровень развития (тыс. экз./м³) зоопланктона представлен на отдельных горизонтах (табл. 6.5). Содержание кислорода не измерялось, т.к. в период весенней гомотермии и интенсивном волновом перемешивании высокое содержание O₂ наблюдается до самого дна. Эти сборы, сделанные батометром (5 л) на каждом метре вертикали по 2 подъёма, показывают, что во время весенней гомотермии зоопланктон крайне беден. Встречено 14 видов, 7 из которых — холодолюбивые, 7 — весенне-летние. Популяция *C. kolensis* в этом регионе была малочисленна, около 5.0 тыс. экз./м³; вблизи дна копеподиты не обнаружены; популяция состояла на 80% из самцов, попадались зрелые самки с яйцами (до 40 яиц). Однако по нали-

чению в популяции копепоидов и преобладанию самцов — размножение только началось. Науплий в придонном слое не обнаружено, все они скопились вблизи поверхности. Такое распределение молоди типично после вскрытия водоёма. Появившиеся в придонном слое босмины и дафнии — это только что вылупившиеся молодые особи.

Расчёт индекса Шеннона и индекса сапробности в одной точке в один срок, но на разной глубине показывает, насколько приближительны всякие расчёты подобных критериев. Индекс сапробности колебался, изменяясь более чем в 2 раза; варьировал и индекс Шеннона, особенно у поверхности по сравнению с остальной толщей воды.

Таким образом, в ранневесенний период при прогреве толщи воды до 5-7 °С зоопланктон крайне беден. Из криофильных видов функционирует, начинает размножаться *Cyclops kolensis*; теплолюбивые виды только появляются из зимних яиц и эфиппиев. Первыми появляются *Mesocyclops leuckarti* и *Eubosmina longispina*. Наибольшие величины биомассы одинаковы в обоих комплексах и составляют всего 0.14–0.13 г/м³ в придонном слое (табл. 6.5).

Главный плёс Рыбинского водохранилища — огромная водная масса объёмом около 11–13 км³, что составляет около 72% объёма всего водохранилища. Эта водная масса относительно стабильна и инертна. Однако, вследствие малых глубин (около 5–5.6 м), небольшой доли затопленных озёр и рек, температурная стратификация летом в Главном плёсе кратковременна и регистрируется как исключение (Рыбинское водохранилище, 1972; Буторин и др., 1982). Поэтому криофильные виды лишены летом экологической ниши и проводят летний сезон в виде покоящихся стадий и летних яиц.

Рыбинское водохранилище — водоём весеннего наполнения. Сработка уровня начинается в зимний период, и в некоторые годы зимнее падение уровня превышает 2 м. При этом на участках пойм вблизи русел рек при резком перепаде глубин лёд ложится на грунт, образуются трещины, либо прогибы льда. В трещинах, достигающих ширины 2–3 м, а также под прогибами льда образуется новый прозрачный лёд, под которым развиваются прилёдные биоценозы — фитопланктон и коловратки (Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер, 1987).

Таблица 6.5. Состав и обилие (тыс. экз./м³) зоопланктона на русле р. Шексны в пределах Главного плёса (ст. Городок) 25 мая 1985 г.

Зоопланктон	Горизонт, м					
	1+2	3+4	5+6	7+8	9+10	11
Криофильные виды:						
<i>Keratella quadrata</i>					0.1	
<i>K. hiemalis</i>	0.3					
<i>Notholca squamula frigida</i>		0.1				
<i>Conochiloides natans</i>			0.1			
Nauplius	27.0	1.1	0.5	2.0	1.7	
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	0.4			0.2		
<i>C. kolensis</i>	0.1	0.3	0.1	0.1	1.4	3.7
<i>C. vicinus</i>				7.8		0.7
<i>Eudiaptomus gracilis</i>				0.1		
тыс. экз./м ³	27.8	1.4	0.7	2.5	3.1	4.2
г/м ³	0.012	0.01	0.01	0.015	0.045	0.14
Теплолюбивые виды:						
<i>Synchaeta pectinata</i>			0.1			
<i>Brachionus calyciflorus</i>			0.1			
<i>Mesocyclops leuckarti</i>		0.5	0.8	1.9	0.4	0.4
<i>Mesocyclops</i> Copepodit	3.2	4.2	5.6	3.0	3.7	1.0
<i>Thermocyclops oithonoides</i> Copepodit	0.4	0.1		0.4	0.1	
<i>Th. oithonoides</i>	0.3		0.1		0.1	
<i>Eubosmina longispina</i>	0.2	0.1	0.1	0.1	0.7	0.8
<i>Daphnia</i> sp.					0.1	
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.1		0.1			
тыс. экз./м ³	4.3	4.9	6.9	5.4	5.1	2.2
г/м ³	0.04	0.08	0.12	0.09	0.12	0.13
Индекс сапробности	1.25	2.01	1.77	2.45	2.4	2.36
Индекс Шеннона	2.85	1.18	1.28	1.25	1.26	1.25

Минимальный уровень отмечается в марте – начале апреля до разрушения льда. Подъём уровня совпадает с максимумом поступления вод половодья. Зимне-весенние воды, обладающие минимальной минерализацией, низкой температурой и высокой

прозрачностью задерживаются в Главном плёсе до начала лета, когда в центре плёса в июле содержится ещё «зимняя вода». Такая ситуация способствует продлению функционирования криофильного комплекса в мае–июне, а в особенно холодные весенние периоды, до июля. В середине мая – начале июня в центре Главного плёса в поверхностном слое осуществляется жизненный этап — размножение самого массового холодолюбивого вида — *Cyclops kolensis*. Это впервые наблюдалось в мае 1960 г. (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963), а затем неоднократно исследовалось в 1980–90-е гг. (Ривьер, 1986, 1987; Rivier, 1996).

В мелководных озёрах, бассейна Верхней Волги после таяния льда существование криофильного комплекса кратковременно и обычно не охватывается исследованиями.

Функционирование весной криофильного зоопланктона в эпитермическом (средняя гл. 2.5 м) Кубенском озере описано И.И. Николаевым (1977). Автор выделяет ранневесенний период с преобладанием холодноводных видов, считая оптимальной для этих видов температуру 4–6 °С. К этому комплексу относятся коловратки р. *Notholca*: *N. acuminata*, *N. foliacea*, *N. cinctura*, а также *Keratella cochlearis macracantha*, *K. hiemalis*, *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia major*. Среди ракообразных продолжали размножаться *Cyclops kolensis*, *C. vicinus*, *Daphnia cristata*. На оз. Кубенском исследования весеннего холодноводного зоопланктона производились в первой декаде мая, когда озеро ещё не полностью освободилось ото льда, затем в течение мая. Наиболее многочисленны были представители р. *Notholca* до 40 тыс. экз./м³. *C. kolensis* при прогреве воды до 12–15 °С исчез из планктона; молодь перейдя на IV-ю копеподитную стадию, опустилась в диапаузе в пелоген.

Угасание зимнего сообщества на Рыбинском водохранилище, в связи с разрушением ледяного покрова, и появление первых особей летнего комплекса было прослежено также 19–20 мая 1987 г. в Главном плёсе. Исследования такого рода велись только в инертной зимней водной массе центральной зоны, куда не проникают до середины июня весенние воды притоков. Прогрев в последней декаде мая 1987 г. был необычайно низким —

2.4–6.2 °C, прозрачность максимальна — 190–230 см. Такая высокая прозрачность характеризует зимнюю водную массу. Если в отрогах водохранилища и устьях рек встречается до 10–15 летних видов, то в Главном плёсе сохраняется зимнее состояние среды и биоты. Видовой и количественный состав (тыс. экз./м³) зоопланктона представлен в основном *K. hiemalis* и *Cyclops kolensis*:

Район, глубина, м	Наволоч, 9 м	Средний Двор, 9.5 м	Русло Шексны в Главном плёсе, 11.5 м
t поверхность, °C	4.2	2.4	6.2
<i>Keratella hiemalis</i>	0.12	0.24	0.32
<i>Filinia major</i>		0.02	0.16
N коловраток	0.26	0.7	0.7
<i>Cyclops kolensis</i> Cope- podit	0.28	0.1	0.5
<i>C. kolensis</i>	0.14	0.02	0.12
N веслоногих (без науплиев)	0.76	0.42	2.1
Общая B, г/м ³	0.02	0.017	0.046

При чрезвычайно холодной затяжной весне, когда в последней декаде мая при открытой водной поверхности сохраняются зимние температуры (2–6 °C), зоопланктон особенно беден. Его биомассы значительно ниже, чем в подлёдный период, не превосходят 0.05 г/м³. Основу зоопланктона составляют криофильные виды, хотя и их численность ничтожна. Это один из наиболее неблагоприятных периодов в вегетации сообщества зоопланктона. Зимние виды отмирают из-за штормовой погоды, вылупление и размножение теплолюбивых видов лимитируются низкими температурами воды. Первыми среди летних форм встречены единичные особи *Mesocyclops*, *Daphnia longispina* и *Eubosmina longispina*.

Последние годы на Рыбинском водохранилище продолжались исследования криофильного комплекса как подо льдом, так и в начальные сроки после вскрытия водоёма.

5–6 апреля 2005 г. в Главном плёсе (ст. Наволоч, гл. 6 м) подо льдом было исследовано вертикальное распределение зоопланктона, температура и электропроводность отдельных слоёв. Эти показатели значительно изменялись даже на такой незначи-

тельной глубине; у поверхности регистрировалась более мягкая вода (208 мкС/см), у дна более минерализованная — 248, что связано с подтаиванием нижней кромки льда. Температура была положительной во всей толще воды: у нижней кромки льда — 0.2 °С; у поверхности грунта — 2.2 °С. Копеподиты *Cyclops kolensis* уже расселились в толще воды и поднялись в верхний, прилёдный слой; появились самые первые половозрелые особи:

Горизонт, м	0	1	2	3	4	5
Зоопланктон, тыс. экз./м ³ :						
<i>Keratella quadrata</i>			0.1			
<i>Notholca cinetura</i>	0.5		0.3			
Nauplius	0.3	0.2	1.0	0.1	0.8	0.8
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	5.4	1.5	1.5	3.2	1.3	5.9
<i>C. kolensis</i>					0.1	
<i>Daphnia cristata</i>						0.1

В Главном плёсе после таяния льда криофильный зоопланктон изучался 5 и 12 мая 2004 г. на ст. Наволок, Средний Двор и в затопленном устье р. Мологи (табл. 6.6). Были произведены сборы планктобаторометром через 2 м по вертикали от дна до поверхности. Пробы интегрировались. Видовой состав был чрезвычайно разнообразен, но преобладали криофильные виды; летние формы в начале мая только вылуплялись из зимних яиц. Прозрачность на этих станциях составляла 160–170 см, что характерно для ранневесеннего состояния водной массы Главного плёса. В начале мая прогрев поверхностных слоёв достиг 10–13 °С; тогда как у дна было 3–5 °С. Наименьший прогрев всего 7.2 °С отмечен на ст. Наволок, в центре Главного плёса. Состав и численность различались на отдельных станциях (табл. 6.6). На ст. Наволок среди взрослой части популяции *C. kolensis* самцов было 6.5%, самок с прикрепленными сперматофорами — 30%, самок с яйцевыми мешками всего 5%, что свидетельствует о начале процесса размножения.

Впервые размножающиеся самки имеют длину 1.12–1.22 мм; размер зрелых самцов — 1.1 мм; в двух яйцевых мешках может быть разное количество яиц: 26 и 24 — минимальное число яиц в 2-х мешках. Как известно, в процессе образования новых яйцевых мешков количество яиц в них увеличивается.

Таблица 6.6. Состав и уровень развития (тыс. экз./м³) зоопланктона в Главном плёсе Рыбинского водохранилища в мае 2004 г.

Показатели	5–6 мая			19–20 мая	
Станция, глубина, м	Наволоч, 7 м	Средний Двор, 9 м	Устье р. Мологи, 14,8 м	Наволоч, 11 м	Средний Двор, 7,2–6,9 м
Температура, °C: пов.-дно	7.2–3.4	10.8–4.5	12.8–4.8	7.6–6.9	7.2–6.9
Криофильный комплекс:					
<i>Keratella cochlearis</i>	0.22	0.15			
<i>K. hiemalis</i>	0.03			0.2	
<i>K. quadrata</i>	0.15	0.05			
<i>Notholca cinetura</i>	0.03		0.02		
<i>N. squamula</i>			0.04		
<i>N. labis</i>			0.02		
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.03				
<i>Filinia</i> sp.	0.06	0.02			
<i>Kellicottia</i>	0.7	0.15			
Nauplius	3.1	1.9	0.75	0.34	8
<i>Cyclops kolensis</i> Copopodit	1.6	2.0	0.04	0.5	0.14
<i>C. kolensis</i>	2.45	1.4	0.2	2.8	2.4
<i>C. vicinus</i>	0.1	0.3		0.1	
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.5	2.0		0.2	0.16
Летний зоопланктон:					
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.1		0.02	0.02	0.2
<i>Daphnia</i> sp.	0.1	0.06			
<i>Eubosmina longispina</i>	0.5	0.6	0.1	0.1	0.08
<i>Daphnia cucullata</i>		0.02		0.02	
Криофильный зоопланктон, тыс. экз./м ³	8.97	7.97	1.07	4.14	10.7
Летний зоопланктон, тыс. экз./м ³	0.7	0.68	0.12	0.14	0.28

На ст. Средний Двор популяция *C. kolensis* оказалась более зрелой; самцов было 60%; самок с прикрепленными сперматофорами 25%, с яйцами — 15%. Среди копеподитов преобладали самки на V-й копеподитной стадии. Таким образом, подтверждается закономерность — более раннее созревание самцов, что обеспечивает успех размножения.

До середины мая 2004 г. стояла холодная, ветреная погода. Температура воздуха понизилась до 9–10 °C; произошло волно-

вое перемешивание водной массы: температура поверхности воды снизилась до 6.9 °С, в придонных слоях до 5–6 °С, практически выровнялась по вертикали. Прозрачность несколько снизилась до 140–130 см из-за волнения.

В таблице 6.6 отчётливо видно, что ко второй декаде мая исчезли все криофильные виды коловраток, несмотря на низкие температуры воды. Если в начале мая при более высоких температурах верхнего слоя в сообществе встречено 7 видов зимних коловраток, то на тех же станциях через 2 недели встречен только один вид. Состояние среды также не способствовало развитию весенне-летних форм. Среди зоопланктеров доминировал *C. kolensis*, активно размножающийся. Структура его популяции за 2 недели значительно изменилась: количество самок с яйцами возросло до 32%, без яиц до 25.4%, относительная численность самцов снизилась до 35.2%, появилась молодь — копепоиды I–II-й стадии — 7.4%.

Затянувшийся в 2004 г. прогрев водоёма не способствовал появлению летних теплолюбивых форм. Сильное волновое перемешивание, движение водной среды — отрицательный фактор для функционирования зимних видов, обитающих в стабильной среде подлёдного водоёма, либо в неподвижном не взмучиваемом гипolimнионе стратифицированных озёр в летний период.

31 мая 2005 г. была произведена съёмка на тех же станциях в Главном плёсе. Минимальная температура регистрировалась в центре плёса, на ст. Наволок — 13.8 °С, на ст. Молога — 15.2 °С; тогда как в Волжском плёсе было уже 16.4 °С, в Моложском — 17.2 °С. Зоопланктон был чрезвычайно разнообразен; на ст. Молога - 22 вида, на ст. Наволок — 20 видов, преобладали теплолюбивые формы: *Conochilus*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Daphnia longispina*, *Eubosmina coregoni*, *Eu. longispina*, *Eu. crassicornis* и т.д. Численность весенне-летних форм была невелика. Заканчивался процесс размножения *Cyclops kolensis*. Соотношение (%) полов и возрастных групп на станциях было различным:

Станция, температура	Сореподит II–III стадии	♂	♀ без яиц	♀ с яйцевыми мешками
Ст. Наволок, t = 13.8 °С	90	5	5	0
Ст. Молога, t = 15.2 °С	76	20	4	0

В популяции преобладало уже молодое поколение, копепоиды II–III-й стадии, самцы и самки в значительной степени отмерли, размножающихся самок не отмечено.

Наиболее позднее (от времени вскрытия водоёма) нахождение кριοфильных видов было зарегистрировано в конце июня 2001 г. Затяжная весна в этом году сменилась интенсивным потеплением. Из Шекснинского водохранилища в Шекснинский плёс Рыбинского вместе со стоком проникала *Daphnia longiremis*. При температуре поверхности воды 16.8 °C, её численность составляла 9.0 тыс. экз./м³ при численности остальных ветвистоусых — 25.6 тыс. экз./м³. *D. longiremis* продолжала встречаться по руслу р. Шексны единичными экземплярами до глубоководного приплотинного участка (гл. 21 м; t °C поверхности — 18.1 °C) Рыбинской ГЭС. Здесь же на глубине 10 м обнаружены единичные экземпляры *Synchaeta lakowitziana* (0.5 экз./м³) и *D. longiremis* (1 тыс. экз./м³). В эти же сроки *S. lakowitziana* обнаружена в русле р. Мологи (ст. Брейтово) на глубине 2–6 м в количестве 1.6–2.5 тыс. экз./м³. В этих же пробах численность коловраток весенне-летнего комплекса составляла уже 400–663.0 тыс. экз./м³ за счёт массового и быстрого размножения *Conochilus hippocrepis*.

При более поздних исследованиях в июле–августе кριοфильные виды в составе зоопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища не обнаруживались.

Период весеннего нагревания озёр имеет две фазы. Первая фаза начинается с повышения температуры на периферии водоёма, продвижения прогрета в открытую часть и возникновения термобара¹. Вторая фаза заканчивается с исчезновением термобара. Скорость распада льда весной зависит от температуры воды в подлёдный период, а в конечном результате от длительности периода ледообразования. Эти процессы сложны, нигде не наблюдались круглогодично и с малыми временными промежутками. В озерах Ладога и Онега известно, что при частичном зимнем покрове льдом происходят большие потери тепла. В такие «тёплые» зимы потери тепла значительно больше, чем

¹ Термобар — пограничный поверхностный слой воды с температурой её наибольшей плотности — +4 °C.

при быстром и полном замерзании, когда резко уменьшаются теплопотери с поверхности льда (Тихомиров, 1982).

Период весеннего подлёдного прогревания был прослежен нами на Рыбинском водохранилище в течение зимы-весны 1979 и 1982 гг., но особенно подробно в январе-апреле на разрезе через русло затопленной р. Мологи в Главном плёсе (рис. 19).

На рисунке правый берег — крутой, левый переходит в пойму в сторону открытой части плёса. Полный ледостав в зиму 1982 г. произошёл 29 ноября. В конце января — холодный изотермический слой над руслом достиг 1–2 м; во второй декаде февраля — 2–3 м, при этом придонные температуры поднялись до 1.7 °C. Через месяц температура 0 °C регистрировалась по всей пойме и склоне русла до глубины 6 м. В начале апреля после таяния снега на льду и резкого увеличения проникающей радиации картина изменилась: над руслом во всей толще воды температура приобрела положительные значения. Это способствовало массовому развитию водорослей и коловраток под нижней кромкой льда, до начала поступления талых вод (конец апреля). После вскрытия водоёма эти скопления разрушаются (рис. 19, 20).

Наблюдение термобара и исследования последней фазы функционирования криофильного комплекса после вскрытия водоёма 5–14 мая 1982 г. производились в северо-западной наиболее холодной части Главного плёса в русле затопленной р. Шексны (ст. Городок). Температура воздуха 5 мая — 8 °C, воды в Волжском плёсе — 6 °C у поверхности и 4.0 °C — у дна (гл. 15 м, русло р. Волги). Прозрачность в Волжском плёсе составляла около 110 см. При продвижении судна на северо-запад температура поверхности снижалась до 4–3 °C, прозрачность возрастала до 250 см.

На ст. Городок (гл. 17.5 м) температура от дна до поверхности не изменялась (2.6–2.5 °C); прозрачность составляла 280 см, что максимально для зимних водных масс после таяния льда. Значительно больший прогрев в Волжском плёсе, уже перешедший из стадии гомотермии в прямую температурную стратификацию, характерную для периода открытой воды, показывает отличия динамики температуры в водохранилище от истинной озёрной экосистемы.

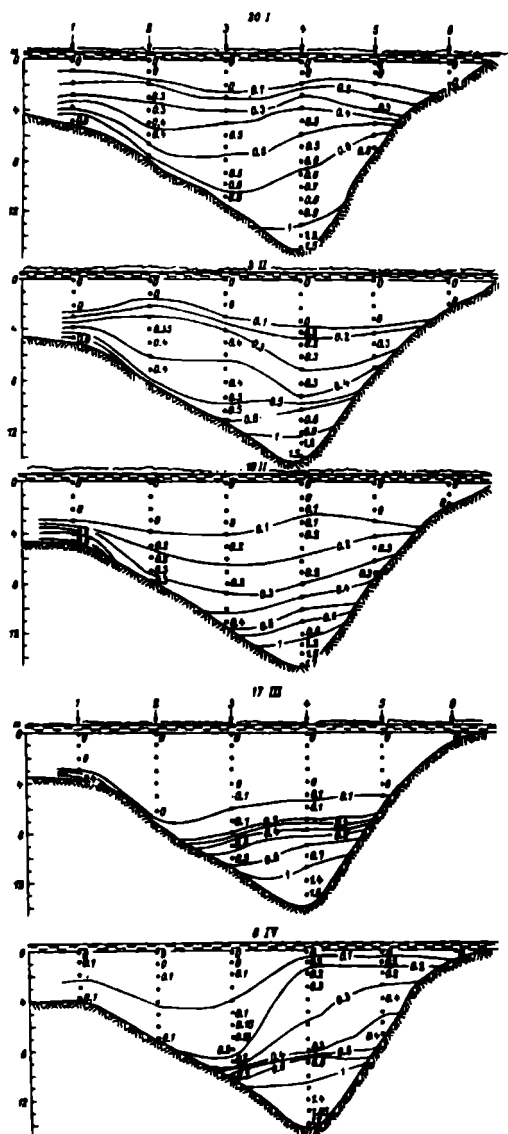


Рис. 19. Изменения температуры воды ($^{\circ}\text{C}$) на шести станциях разреза через русло р. Мологи в подлёдный период 1982 г. (Рыбинское водохранилище).

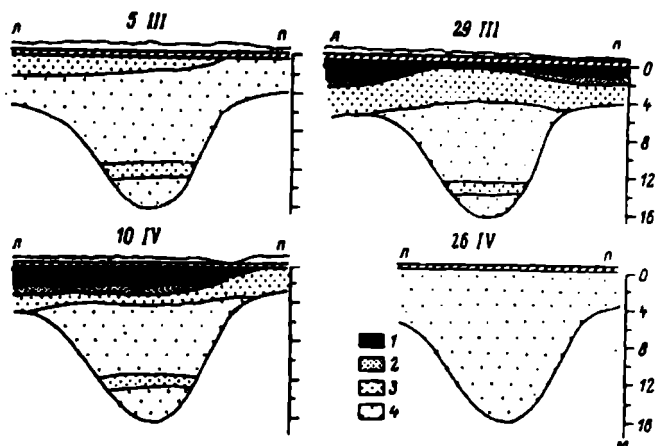


Рис. 20. Развитие подлёдного скопления коловраток и его разрушение на разрезе через русло р. Мологи в конце подлёдного периода 1979 г. (Рыбинское водохранилище). 1 — более 100 тыс. экз./м³, 2 — 50–100, 3 — 10–50, 4 — 1–10, п — правая пойма, л — левая пойма.

Наличие в Волжском плёсе, хотя и слабой, проточности (0.12–0.2 м/сек) нарушает естественный более интенсивный прогрев поверхностных слоёв и создаёт постепенное снижение температуры ($t^{\circ}\text{C}$) до дна без образования какого-либо термоклина:

Горизонт, м	Волжский плёс, русло Волги, устье р. Мологи, гл. 15 м	Главный плёс, русло Шексны, гл. 17.5 м (ст. Городок)
0	6.0	2.5
1	5.9	2.6
2	5.9	2.5
3	5.8	2.5
4	5.7	2.5
5	5.6	2.5
6	5.3	2.5
7	5.0	2.5
8	4.8	2.5
9	4.6	2.5
10	4.2	2.5
11	4.1	2.5

Горизонт, м	Волжский плёс, русло Волги, устье р. Мологи, гл. 15 м	Главный плёс, русло Шексны, гл. 17.5 м (ст. Городок)
12	4.1	2.6
13	4.1	2.5
14	4.0	2.5
15	4.0	2.55
16		2.6

В северо-западной части Главного плёса (на русле р. Шексны) температурные условия (всего 2.5 °С) специфичны для начала функционирования зоопланктона. На акватории с остатками ледяных полей процессы проникновения тепла в водную толщу идут медленно в результате поглощения тепла тающим льдом и усиливаются только после повышения температуры всей массы воды до 4 °С. Гораздо быстрее прогреваются стоячие зимние воды надвижением на них прибрежных прогретых вод половодья и при интенсивном горизонтальном и усиленном вертикальном ветровом перемешивании воды.

Феномен термобара хорошо прослеживается только на огромных глубоководных озёрах, таких как Байкал (Lickhoshway et al., 1985), озёрах Ладоге и Онеге (Тихомиров, 1982). Термобар имеет место быть и на средних глубоководных озёрах, хотя это явление не прослежено и не описано по причине его краткочисленности и скоротечности.

В Рыбинском водохранилище в Волжском отроге (ст. Коприно) 5–6 мая 1982 г. температура воды была около 13 °С, прозрачность составляла 100–110 см (вода имела желтовато-серый оттенок). В акватории устья р. Мологи (русло р. Волги) температура поверхности воды была 6 °С, тяжелая вода (около 4 °С) располагалась с 10 м и до дна (15 м) (вывод на с. 207–208); прозрачность была значительной — 140 см. Через 10–12 км в сторону русла р. Шексны (на северо-запад) на полпути до стандартной ст. Наволок температура поверхности снизилась до 4.5 °С. Здесь хорошо просматривалась извилистая полоса плавающего мусора (иглы хвойных деревьев, кусочки коры, древесины, сухие листья), за которой температура была уже 3.8 °С. Полоса мусора — локализация опускания, «ныряния»

наиболее плотной — тяжелой воды при 4 °С с поверхности вглубь. У ст. Городок (пойма р. Шексны, гл. 8 м) температура поверхности составляла 2.5 °С и колебалась до дна в пределах всего 0.1 °С (вывод на стр. 207-208). Вода имела тёмно-синий цвет. Над поверхностью, на 1–1.5 м располагался холодный густой белый туман. Прозрачность с 6 по 8 мая колебалась от 280 до 270 см; с 12 по 14 мая снизилась со 120 до 80 см. Содержание кислорода мало изменялось по вертикали и колебалось за период 8–14 мая от 13.1 до 10.0 мг/л. Лишь 6 мая при температуре всей толщи 2.5 °С и прозрачности 280 см содержание кислорода было близко к тому, что наблюдалось подо льдом в конце апреля (3.2–2.7 мг/л) и составляло у поверхности и дна 5.2–5.27 мг/л. Это было связано с относительно устойчивой безветренной погодой в период таяния льда.

Зоопланктон в период исследований (6–14 мая) на пойме р. Шексны (гл. 8 м) состоял в основном из зимних видов. Отмечены первые всплывшие копепоиды летних циклопов, первые вылупившиеся из зимних яиц и эфиппиев молодые особи босмин и дафний. Сбор материала производился на каждом метре глубины батометром ($v = 5$ л); пробы сливались с каждой двух горизонтов, обрабатывались тотально без штемпель-пипетки. Результаты исследований температуры и зоопланктона представлены в таблице 6.7.

Строгие соблюдения методики сбора и обработки материала позволили проследить состав, горизонтальное распределение, динамику общей численности и биомассы, изменение структуры популяции массового вида — *Cyclops kolensis*, приступившего к размножению.

Среди коловраток в толще воды остались одиночные зимние формы: *Notholca squamula frigida*, *Keratella hiemalis*, *Conochiloides natans*. Появились только первые особи *Conochilus hippocrepis* (при температуре 5–6 °С). До 10 мая при прогрева воды до 5 °С, копепоиды *C. kolensis* всё ещё были многочисленны у дна, но уже 12–14 мая при 6 °С они переместились к поверхности, хотя и численность их в общем уменьшилась, т.к. они созревали и переходили в категорию взрослых особей.

Таблица 6.7. Ранневесеннее развитие зоопланктона на пойме затопленной р. Шексны в Главном плесе Рыбинского водохранилища в мае 1982 г.

Показатели	Дата													
	6 V		8 V		10 V		12 V		14 V					
Горизонт, м	1+2	3+4	5+6	7+8	1+2	3+4	5+6	7+8	1+2	3+4	5+6	7+8	1+2	3+4
T, °C	2.5	2.5	2.5	2.6	4.5	4.5	4.4	4.2	5.2	5.2	6.1	6.0	5.3	6.2
Криofильный комплекс:														
<i>Keratella hiemalis</i>	-	0.3	0.1	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-
<i>K. quadrata</i>	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1	-
<i>Notholca squamula frigida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. cinetura</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Filinia major</i>	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conochiloides natans</i>	-	-	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kellicottia</i>	-	-	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nauplius</i>	1.1	1.0	-	0.1	1.4	1.0	0.7	0.3	0.8	0.1	0.5	0.7	1.1	0.3
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	2.7	4.0	-	5.9	8.7	7.8	6.3	12.5	5.0	8.0	7.7	8.0	3.8	2.5
<i>C. kolensis</i>	3.7	1.7	-	4.0	2.4	2.9	2.9	6.4	4.4	6.7	6.9	5.9	3.9	6.2
<i>C. vicinus</i> Copepodit + взрослые особи	-	-	-	-	-	0.1	-	-	0.1	-	-	-	-	0.1
<i>Eubosmina Copepodit</i>	-	-	-	-	-	0.1	0.1	-	0.1	0.1	-	-	-	0.1
Теплолюбивый комплекс:														
<i>Conochilus</i>	-	-	-	-	-	-	0.4	-	0.1	0.2	-	0.1	0.1	0.1
<i>Mesocyclops Copepodit</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3
<i>Therapsocus Copepodit</i>	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1	-	-	-	-
<i>Eubosmina (молодь)</i>	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Daphnia (молодь)</i>	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-
Общие: N. тыс. экз./м³	6.6	5.8	-	10.5	13.1	12.1	10.3	19.2	11.2	15.0	15.3	14.8	10.0	17.0
B, г/м³	0.2	0.17	-	0.3	0.34	0.34	0.3	0.58	0.36	0.49	0.47	0.44	0.3	0.51
Примечание. Проба 6 V (5+6 м) — погиблая; пустые клетки — отсутствие вида.														

Среди летних циклопов первыми появляются, всплывают в толщу воды копеподиты IV–V-й стадий *Mesocyclops*, появляются первые особи *Thermocyclops*. Босмины вылупляются несколько раньше дафний, но при температуре 4–6 °C — это первые молодые рачки.

Даже при таком стационарном исследовании (стабильная среда и строгое соблюдение методики) колебания общего количества зоопланктеров значительны: от 6 до 19 тыс. экз./м³ и биомассы — 0.17–0.58 г/м³. В этом случае нельзя сослаться на облов не всей толщи воды — подъёмы батометра брались на каждом метре вертикали. Объяснением могут быть только образования небольших плотных скоплений копулирующих особей доминирующего вида — кольского циклопа. Появление большого количества самцов создаёт активность особей, их интенсивное движение. Изменение структуры популяции *C. kolensis* в период наблюдений с 6 по 14 мая представлены в таблице 6.8. Структура популяции в период исследований рассматривалась на двух различных сериях сборов. Батометром (5 л × 2) на каждом метре по вертикали и одним подъёмом от дна до поверхности большой сеткой (d = 42 см, газ № 76). Можно видеть, что цифры значительно колеблются, но тенденция прослеживается по обоим способам сбора. 6–10 мая в популяции явно преобладают копеподиты. Самцы составляют около 30% в сборах батометра и в сборах сетью.

Выбывается из похожих показателей количество самцов у поверхности: 6 мая — 52% и 8 мая — всего 12%. В дальнейшем количество самцов остаётся на одном уровне, около 30%. При этом относительное количество копеподитов уменьшается более чем в 2 раза к концу наблюдений.

Весь период наблюдений возрастало количество самок. Если до 10 мая доля самок с прикрепленными сперматофорами и яйцевыми мешками колебалась от 1 до 6%, то 12–14 мая относительное количество таких самок стало составлять 10.0–22.6%. Если в самом начале процесса размножения среди зрелых особей самцы преобладали, то в период появления яйценосных самок доля самцов продолжала возрастать, но значительно медленнее, а общая доля зрелых самок стала составлять до 50% всех

рачков популяции. Таким образом, можно предположить, что оставшиеся копеподиты в основном неполовозрелые самки, либо неразвивающиеся особи второй более малочисленной генерации (Ривьер, 1987).

Таблица 6.8. Структура популяции *Cyclops kolensis* (в %) в разных горизонтах 6-14 мая 1982 г.

	Горизонт, м				Вся толща воды 8-0 м
	1+2	3+4	5+6	7+8	
Дата	6 V				
Сор. ¹⁾	41.4	70.0	-	60.0	54.0
♂	52.0	26.0	-	38.0	36.0
♀	2.0	0.5	-	2.0	6.5
♀ _я	4.6	3.5	-	0	3.5
	8 V				
Сор.	78.2	68.9	64.0	62.0	-
♂	11.8	30.2	27.0	29.0	-
♀	6.0	0.9	3.6	3.0	-
♀ _я	4.0	0	5.4	6.0	-
	10 V				
Сор.	50.0	54.8	52.0	57.6	60
♂	39.0	31.3	36.0	34.5	30
♀	10.2	8.5	9.0	6.5	6.0
♀ _я	0.8	5.4	3.0	1.4	4.0
	12 V				
Сор.	49.3	54.9	50.0	48.6	52.0
♂	19.5	25.1	17.5	28.6	18.0
♀	16.9	17.0	17.5	11.4	14.0
♀ _я	14.3	13.0	15.0	11.4	16.0
	14 V				
Сор.	40.0	27.4	26.0	30.0	26.0
♂	23.0	40.4	32.8	35.0	24.0
♀	19.0	9.6	23.4	25.0	24.0
♀ _я	18.0	22.6	17.8	10.0	26.0

Примечание. ¹⁾ Сор. — Corepodit, ♂ — самец, ♀ — самка без яиц, ♀_я — самка с яйцами.

В зимний период копеподиты *C. kolensis* наполнены запасами липидов, желтоватыми жировыми пузырьками. Характер-

ной особенностью диапазирующих копепод служит именно нахождение в их теле запасов липидов (Пастернак, 2009). В начале исследований (6–8 мая) среди копеподитов встречались особи с желто-оранжевыми жировыми вкраплениями, которые хорошо просматриваются со спинной стороны рачка. У зрелых самцов и самок эти вкрапления исчезают. Если обратиться к составу зоопланктона в период исследований, то кормового субстрата для циклопов нет, встречаются единичные особи мирных форм. Созревание яичников и образование яйцевых мешков происходит тоже, по-видимому, за счёт липидных запасов. Это прослежено и у морских мирных *Calanidae*, которые образуют яйца задолго до «цветения», развития фитопланктона, находясь в глубоких слоях воды. «Развитие яиц происходит целиком за счёт накопленных в предшествующий период питания липидных резервов» (Пастернак, 2009). Автором на обширном материале прослежена достоверная отрицательная корреляция между степенью зрелости гонад и объёмом жира. Это доказывает, что формирование яйцевых мешков в отсутствии питания происходит за счёт накопленных ранее запасов липидов.

В зиму 2009–2010 гг. первые ледовые явления на Рыбинском водохранилище наблюдались в первой декаде ноября. Затем после потеплений лёд неоднократно нарушался, и окончательное становление его произошло в начале первой декады декабря. Период ледообразования длился около 33 суток.

10 марта 2010 г. общая толщина льда на русле Мологи составляла 60–70 см, причём большая часть его представляла собой непрозрачный лёд верхнего намерзания. Толщина снежного покрова была около 30–40 см. Таким образом, в марте в период наблюдений проникновение света под лёд было минимальным. Прозрачность составляла 175 см, что обычно для зимы на этой станции. Отмечена повышенная цветность (около 80° в связи с обильными осенними осадками). Температура у дна всего 1.1 °С.

Глубина ст. Бор-Дорки — 14 м. Пробы брались от поверхности до дна через 2 м; взяты две качественные пробы большой сетью. Зоопланктон оказался чрезвычайно бедным. Доминировали копеподиты *C. kolensis*. Популяция состояла из копеподитов IV–V-й стадий, сосредоточенных вблизи самого дна (тыс.

экз./м³); отдельные особи встречены только с глубины 10 м. От поверхности до 6 м в пробах живых организмов не было. Ни коловраток, ни планктонных ветвистоусых в пробах не оказалось:

Глубина, м	2	4	6	8	10	12	13	14.5
Температура, °С	0	0.1	0.4	0.6	0.8	0.9	0.95	1.1
Nauplius	0	0	0	0	0.6	0	-	-
<i>Cyclops kolensis</i> Copepodit	0	0	0	0	0.8	0.4	-	-
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0	0	0	0	0	0.2	-	-
<i>Alona quadrangularis</i>	0	0	0	0	0	0.2	-	-

В качественной пробе обнаружено 5 видов: *Cyclops kolensis*, *C. vicinus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Alona quadrangularis* и молодая особь — *Macrotrix*. Количество копеподитов *C. kolensis* в сетной пробе составило более 1000 особей. В пробе обнаружено несколько экземпляров *Cyclops vicinus*: 6 — копеподиты IV–V-го возраста, две зрелые самки без яиц и 6 самцов. *C. vicinus* составил менее 1.5% от всего сообщества. За все годы зимних исследований в русле р. Мологи, такого бедного зоопланктона даже в начале подлёдного периода не наблюдалось. Популяция *C. kolensis* не развивалась; все копеподиты представляли собой молодь размером 0.82–0.94 мм с максимальной численностью 4.4 тыс. экз./м³ в придонном слое. *C. vicinus* в пробах, собранных батометром, не был обнаружен. Тем не менее, особи, пойманные большой сетью, были представлены копеподитами, самцами и половозрелыми самками. Нужно отметить по всему обширному материалу (более 1 тыс. экз./м³ *C. kolensis*), что рачки не имели жировых вкраплений в теле, которые характерны для зимних популяций этого вида зимой и весной перед началом их роста и развития.

В марте 2010 г. на стандартной станции Рыбинского водохранилища (русло р. Мологи, ст. Бор-Дорки) зоопланктон был бедным. Отсутствовали коловратки, пелагические ветвистоусые; диаптомусы встречены единичными экземплярами. Популяция *C. kolensis* не развивалась и не размножалась. Только *Cyclops vicinus* как наименее стенотермный и эврибионтный вид присутствовал и имел в составе популяции половозрелых особей.

Таким образом, позднее замерзание, длительный период ледообразования («выхолаживание») водоёма, толстый, непрозрачный лёд верхнего намерзания, обильный снежный покров, низкие температуры даже у дна угнетают развитие подлёдных биоценозов. Холодолюбивые виды (*Eudiaptomus gracilis* и *Cyclops vicinus*) присутствуют единичными экземплярами, а популяция криофильного *C. kolensis* в марте представлена только копеподами IV-й стадии.

Глава 7

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИИ МАССОВЫХ ВИДОВ КРИОФИЛЬНОГО И ХОЛОДОЛЮБИВОГО ЗООПЛАНКТОНА

7.1. Коловратки – Rotifera

Истинными криофильными формами среди коловраток являются представители р. *Notholca* Gosse, 1886. Встречено в изученных водоёмах 8 видов и форм рода:

1. *N. squamula squamula* (Müller, 1786).
2. *N. squamula frigida* Jaschnov, 1922.
3. *N. squamula tenuispina* sub. sp. nov.
4. *N. cinetura* Skorikov, 1914.
5. *N. labis labis* Gosse, 1887.
6. *N. cornuta* Carlin, 1943.
7. *N. acuminata acuminata* (Ehrenberg, 1832).
8. *N. foliacea* (Ehrenberg, 1838).

Самым многочисленным и распространённым видом оказалась *N. squamula squamula* (рис. 21). Она встречается во всех изученных водоёмах как эпитермического, так и гипертермического типов: Рыбинском водохранилище, озёрах: Кубенское, Белое Плещеево, Селигер, но только зимой и ранней весной; никогда не встречалась летом в гипolimнионе. В Рыбинском водохранилище в зимне-весенний сезон 1985 г. в районе стационара (ст. Бор-Дорки, русло р. Мологи) *N. squamula squamula* совместно с *N. cinetura* встречались в подлёдном скоплении весь период ледостава с конца января до середины апреля. Наибольшая численность (тыс. экз./м³) отмечалась в поверхностном скоплении (0–3 м) с конца февраля до середины апреля 1985 г.:

Показатели	Дата							
	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III	28 III	8 IV	11 IV
Горизонт 0–3 м:								
Температура, °C	0.1	0	0	0.1	0	0.2	0.2	0.1
<i>N. squamula</i>	0.1	0.3	0.4	0.4	0.3	0.7	0.4	0.8
<i>N. cinetura</i>	0.3	0.4	0.6	1.3	1.3	1.4	1.5	0
Общая численность коловраток, тыс. экз./м ³	4.75	17.5	34.6	15.0	12.8	13.8	12.2	14.5

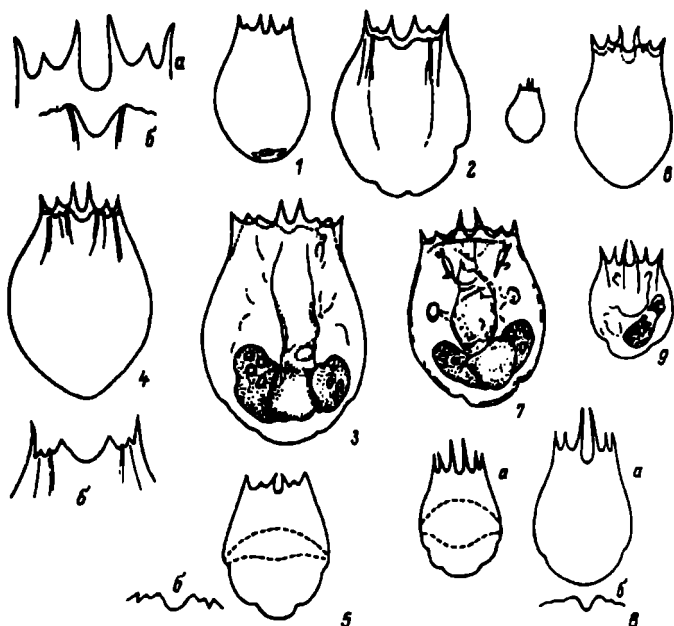


Рис. 21. Коловратки рода *Notholca*. 1 — *N. squamula squamula*, Рыбинское водохранилище; 2 — *N. squamula frigida* и *N. squamula tenuispina* при одном и том же увеличении, Рыбинское водохранилище; 3 — *N. squamula frigida* ($l=337$ мкм), оз. Плещеево; 4, 5 — *N. squamula mulleri*; 6 — *N. squamula squamula*, оз. Белое; 7 — то же, оз. Плещеево; 8 — *N. squamula tenuispina*, Рыбинское водохранилище; 9 — то же, оз. Кубенское; а — спинной, б — брюшной край. Пунктир внутри коловратки — её толщина.

Можно отметить, что наибольшая численность р. *Notholca* не совпадает с максимальной численностью всех коловраток. В первую половину зимы массового развития достигают представители р. *Synchaeta*: *S. oblonga* (28 тыс. экз./м³), *S. verrucosa* (до 1.3 тыс. экз./м³) и *S. lakowitziana* (до 1.8 тыс. экз./м³). Заметную численность нотолки имеют в конце марта – начале апреля (2.1–1.9 тыс. экз./м³), что составляет около 15% от численности всех коловраток подлёдного скопления. *N. squamula* и *N. cine-*

tura — самые обычные виды зимних коловраток в Рыбинском водохранилище, где они и наиболее изучены (рис. 21). Численность *N. cinetura* на стационаре (русло р. Мологи) за период исследований (1979–2010 гг.) в одни и те же сроки колебалась в 10–20 раз. Причины этих колебаний не очевидны.

Массового развития эти виды достигли в 1980 г. — благоприятном по температурным условиям, интенсивному развитию металимниального биоценоза с высокой численностью бактерий и водорослей, но напряжённом кислородном режиме. В зиму 1979–80 гг. период становления льда был всего три дня, водохранилище замерзло 31 X и вскрылось в последних числах апреля. Подлёдный период имел рекордную продолжительность 180 сут. (при средней 155 дней). *N. squamula* появилась в пробах, собранных 13 февраля. *N. cinetura* — 21 февраля. Исследования продолжились и после вскрытия водоёма (14–15 мая). Единичными экземплярами были встречены *N. squamula tenuispina*, *N. labis*, которые поступили в русло Мологи с тальными водами из других участков. Динамика численности р. *Notholca* в 1980 г. на стационаре (гл. 17 м) — средняя для толщи воды (тыс. экз./м³) представлена ниже:

Показатели	Дата							
	22 I	13 II	21 II	19 III	29 III	11 IV	24 IV	15 V
<i>N.s.squamula</i>	0	0.82	3.175	2.2	3.6	0.8	0.1	0.04
<i>N.s.tenuispina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.08
<i>N. cinetura</i>	0	0	0.1	0.1	0.45	0.9	0.03	0
<i>N. labis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.06
Общая численность всех Rotifera	1.8	9.24	42.0	12.7	15.9	7.2	1.0	4.1

Вертикальное распределение коловраток изучалось в каждый срок наблюдений. Однако из-за громоздкости материала вертикальное распределение рассмотрено только в период максимального развития *N. squamula* и *N. cinetura* — 21 II, 19 и 29 III (табл. 7.1).

Из приведённых в таблице данных видно, что распределение *N. squamula* приурочено к верхним 4–8 м толщи воды и не определяется температурой. В январе выхолаживание водной толщи до 0 °С регистрировалось до 9 м, на 14 м температура достигала всего 0.5 °С, а у дна была — 0.7 °С. В течение февраля

наблюдалось повышение температуры по всей толще. Изотермический холодный слой занимал только верхние 2 м, а придонные температуры достигали 1.9 °С. В последней декаде февраля теплоотдача грунтов была максимальной: положительные температуры регистрировались во всей толще воды (табл. 7.1). Однако в течение следующего месяца, до начала весеннего прогрева (через ледяной покров) теплозапас был минимален.

Таблица 7.1. Вертикальное распределение коловраток (тыс. экз./м³) р. *Notholca* на русле р. Мологи в Рыбинском водохранилище в феврале–марте 1980 г.

Горизонт, м	Дата								
	21 II			19 III			29 III		
	T °C	<i>N.squamula</i>	<i>N.cinetura</i>	T °C	<i>N.squamula</i>	<i>N.cinetura</i>	T °C	<i>N.squamula</i>	<i>N.cinetura</i>
1	0.1	16.0	0	0	16.0	0.8	0.15	23.4	2.2
2	0.2	4.4	0.8	0	0.6	0	0.15	2.0	0.8
4	0.4	2.0	0	0	0	0	0.3	2.0	0.2
6	0.3	2.0	0	0.1	0.4	0	0.45	0.6	0.4
8	0.5	0.8	0	0.45	0.6	0	0.6	0.8	0
10	1.2	0	0	1.05	0	0	0.7	0	0
11	1.5	0.2	0	1.4	0	0	0.8	0.4	0
12	2.0	0	0	1.8	0	0	0.9	0	0

В середине февраля *N. squamula* появилась у нижней кромки льда (2.4 тыс. экз./м³) и расселилась до 2 м с такой же плотностью (2.2 тыс. экз./м³); на 4 и 6 м её количество снизилось до 0.6–0.4 тыс. экз./м³. Вид продолжал интенсивно размножаться с конца февраля (16.0 тыс. экз./м³) до конца марта при температуре 0–0.15 °С, и в конце марта достиг численности 23.4 тыс. экз./м³ (табл. 7.1).

Содержание кислорода в 1980 г. было минимальным за годы исследований (с 1979 по 1985). В феврале среднее значение для толщи воды были — 6.3 мг/л, в марте–апреле — 1.4–1.5 мг/л; тогда как в остальные годы такого низкого содержания кислорода вообще не наблюдалось. Это связано с ранним замерзанием водоёма и чрезвычайно длительным периодом ледостава. С 19 марта содержание O₂ глубже 9 м составляло 2.2 мг/л; 29 марта — 1 мг/л; 11 апреля глубже 10 м — кислород практически

исчез — 0.1 мг/л. Таким образом, развитие *N. squamula* и *N. cinetura* не лимитировалось температурой, но ограничивалось заморными явлениями глубже 8–10 м. Подлёдное скопление, образующееся в верхних 2 м, определялось наличием пищевых объектов фито-бактериопланктона, развивающегося у нижней кромки льда при таянии на нём снега. Это прослежено в самых различных водоёмах и неоднократно — в Рыбинском водохранилище (Романенко, 1979; Трифонова, 1979; Ривьер и др., 1981; Копылов, Косолапов, 2008). Интенсивное развитие фитопланктона при низком снежном покрове в небольших озёрах Прибайкалья иногда по количественным показателям и интенсивности фотосинтеза превосходят летнее «цветение» (Бондаренко, 2009). Следует отметить, что в подлёдный период развитие фитопланктона лимитируется светом, а не содержанием биогенов и температурой воды. При тонком снежном покрове и таянии снега на льду в начале весны создаются благоприятные условия для функционирования фитопланктона (а значит бактерий и простейших). Развитию водорослей в подлёдный период способствует наибольшая зимой прозрачность воды.

Вертикальное распределение коловраток изучалось зимой 1980 г. на русле затопленной р. Шексны в Главном плёсе (ст. Городок, гл. 15 м). Серии наблюдений произведены 23 I, 20 III, 20 III и 4 IV. *N. squamula* обнаружена в январе только в слое 0–2 м — 0.2 тыс. экз./м³. В «качественной» пробе, взятой большой сетью от дна до поверхности обнаружена одна особь *N. cinetura*. На русле р. Шексны прогрев толщи воды был интенсивнее, чем на русле Мологи. Сразу подо льдом было 0.2 °С, на глубине 6 м — 0.7 °С. 20 февраля *N. squamula* обнаружена единичными экземплярами (0.2 тыс. экз./м³) у поверхности и на глубине 6 м. В конце марта и начале апреля никакого увеличения численности не произошло, появились только редкие особи *N. cinetura*, чаще встречающиеся у нижней кромки льда (0.6 тыс. экз./м³). При общей бедности планктона коловратками в этом регионе (1.2 тыс. экз./м³), присутствие *N. cinetura* оказалось заметным.

Велись наблюдения по горизонтальному распределению *Notholca* на 4 точках Главного плёса зимой 1980 г. *N. squamula* была обнаружена на ст. Брейтово (гл. 7 м) и на ст. Наволок

(гл. 5 м), где была взята проба большой сетью от дна до поверхности. Среди коловраток доминировала *Synchaeta oblonga* — 85–91%; *N. squamula* — составляла 2% и *N. cinetura* — около 1%.

Исследования, произведённые 14 II, 11 и 24 IV 1980 г. на поймах вблизи русла Мологи (ст. Бор-Дорки), показали некоторые особенности расселения коловраток р. *Notholca*. На левобережной пойме (гл. 5 м) в середине февраля температура от поверхности до дна изменялась плавно от 0 до 0.4 °C; численность *N. squamula* составляла у поверхности — 1.1 тыс. экз./м³, *N. cinetura* — 0.2 тыс. экз./м³. Общая численность коловраток — 16 тыс. экз./м³. На правой пойме (гл. 2 м), при температуре 0.2 °C регистрировалось массовое развитие коловраток — 130 тыс. экз./м³, доминировала *Synchaeta oblonga* — 72 тыс. экз./м³. Численность *N. squamula* составляла 17 тыс. экз./м³, *N. cinetura* — 1.0 тыс. экз./м³. На левой пойме к 11 IV *S. oblonga* исчезла, численность же *N. squamula* возросла до 4.6 тыс. экз./м³, а развитие *N. cinetura* осталось на том же уровне (около 1.0 тыс. экз./м³). Перед самым распадением льда (24 IV) на левой пойме остались только отдельные особи циклопов, скопление коловраток было разрушено поступающей под лёд талой водой.

Динамика численности *N. squamula* и *N. cinetura* исследовалась с 1982 г. с 21 I по 7 IV на русле Мологи и прилегающих поймах. Над руслом была расчищена площадка 4 × 4 м, которая заносилась снегом и снова расчищалась; толщина истинного (прозрачного льда нижнего намерзания) была 33 см. К концу марта образовался лёд верхнего намерзания; общая толщина льда до конца наблюдений колебалась в пределах 60–70 см. Исследованиями 1980 г. было показано, что *Notholca* в основном скапливались у поверхности, у нижней кромки льда. В 1982 г. уже 21 января в слое 0–0.5 м были встречены *N. s. tenuispina* и *N. cinetura* — численностью 0.2 и 0.2 тыс. экз./м³ соответственно. Общая численность коловраток была 8.0 тыс. экз./м³; доминировала *Keratella quadrata* (4.0 тыс. экз./м³). В придонном горизонте (10–14 м) *Notholca* не были обнаружены.

18 февраля в этой же точке *N. cinetura* составляла 0.4; *N. s. tenuispina* — 0.6 тыс. экз./м³. Общая численность коловраток возросла до 91 тыс. экз./м³; доминировала *Synchaeta oblonga* —

56.8 тыс. экз./м³. В этот период нотольки появились и в придонных слоях (10–14 м), хотя численность их невелика — *N. cinetura* до 1.2 тыс. экз./м³, *N. squamula* всего 0.2. 3 марта наблюдения велись под расчищенной от снега площадкой. Встречено в верхних 4 м толщи воды три вида: *N. cinetura* — 1.2, *N. s. squamula* — 0.3 и *N. tenuispina* — 0.1 тыс. экз./м³. Коловратки были сосредоточены в верхних 2 м воды; общая численность всех коловраток достигала 79 тыс. экз./м³, доминировали *K. hiemalis* — 23.2 и *S. oblonga* — 21.2 тыс. экз./м³. В придонных слоях (9–12 м) встречена *N. squamula frigida* до 1.0 тыс. экз./м³. Эти коловратки имели максимальные размеры от 387 мкм до 425 мкм. Общая численность коловраток в придонных слоях (10, 11, 12 м) мала, всего 9.1; 10.0 и 10.6 тыс. экз./м³. Доминирования одного вида не регистрировалось. Медленное незначительное возрастание количества особей р. *Notholca* продолжалось в середине марта: у поверхности было *N. cinetura* — 2.0, *N. s. tenuispina* — 3.0 тыс. экз./м³. В горизонтах 8–12 м *Notholca* встречались реже: *N. s. tenuispina* — 0.4 тыс. экз./м³, *N. cinetura* вообще не обнаружена, а *N. s. frigida* встречена на глубине 9–10 м (0.4 тыс. экз./м³).

В эти же сроки производились исследования и на обеих поймах. В январе *N. cinetura* встречена в «качественной» пробе, собранной сетью, а также появилась на правой пойме (0.3 тыс. экз./м³). В начале февраля численность *N. cinetura* несколько возросла, до 0.5 тыс. экз./м³. На левой пойме коловратки встречались единичными экземплярами. В середине февраля на правой пойме на гл. 1.5 м встречено 3 вида р. *Notholca*: *N. cinetura* — 0.5 тыс. экз./м³, *N. s. squamula* и *N. s. tenuispina* — около 0.2 тыс. экз./м³.

7 апреля отмечено поступление талых вод под лёд. Общее поверхностное скопление коловраток было разрушено. Их численность от 1 м до 8 м упала от 0.7 до 0.1 тыс. экз./м³. Только на горизонте 9–10 м сохранилось естественное состояние сообщества: численность коловраток была 6.3 тыс. экз./м³, среди них встречена *N. s. frigida*. На поймах отмечено почти полное отсутствие зоопланктона в мутной воде наступившего половодья.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище образуют заметные популяции только два вида и один подвид р. *Notholca*. Максимальная численность 23.4 тыс. экз./м³ наблюдалась у

N. s. squamula в марте 1980 г. на русле затопленной р. Мологи. Коловратки скапливаются у нижней кромки льда в начале весны при проникновении света через пропитанный водой лёд. Они распространяются и на затопленные поймы вблизи русла, но количество их там меньше, и они раньше исчезают при поступлении под лёд талых весенних вод. Крупная форма *N. s. frigida* встречена единичными экземплярами в глубоких слоях в русле р. Мологи.

В остальных изученных водоёмах представители р. *Notholca* регистрировались единичными экземплярами на разных глубинах, не образуя значительных плотностей. *N. s. frigida* отмечена в оз. Плещеево (рис. 21).

Изучение зимнего зоопланктона оз. Плещеево велось в 1980, 1982 и 1990 гг. Исследования охватывали все глубины озера, производились на разрезах побережье – котловина на глубинах: 2.5 – 5 – 10 – 15 – 25 м. *N. squamula* обнаружена была только в 1980 г. на станции глубиной 10 м на горизонте 0–2 м (0.6 тыс. экз./м³). На прибрежной станции (гл. 5 м) встречена от поверхности до дна, но была малочисленна (0.2 тыс. экз./м³). В пелагиали глубже 10 м представители рода не обнаружены. *N. s. frigida* присутствовала в количестве нескольких экземпляров в качественной пробе, взятой большой сетью на станции с глубиной 10 м. В 1982 и 1990 гг. ни одной особи *Notholca* не встречено.

N. cinetura обнаружена в марте 1985 г. в глубокой точке (11 м) Городского плёса оз. Селигер в горизонте 6–7 м; численность коловратки была всего 0.15 экз./м³.

N. foliacea, встреченная в оз. Плещеево в зимнем планктоне, немногочисленна (0.1 тыс. экз./м³). Отмечено интенсивное развитие этого вида в мае-июне при температуре 8–10 °С, когда в пелагиали регистрировалась численность до 6.5 тыс. экз./м³. Наибольшие скопления отмечены в литорали с глубиной от 5 до 1 м, где развиваются заросли. Неоднократно ранней весной в побережье отмечались скопления до 9–29 тыс. экз./м³, возможно образовавшиеся в периоды ветровых и компенсационных течений (Столбунова, 2006). *N. foliacea* обнаружена в оз. Кубенском в ранневесеннем зоопланктоне после вскрытия водоёма (Николаев, 1977).

N. labis встречена в Рыбинском водохранилище весной на пойме вблизи русла р. Мологи, а также в Шекснинском плёсе, куда она приносится из Шекснинского водохранилища.

Замечательная по форме *N. cornuta*, имеющая кроме заднего отростка, длинный изогнутый (наподобие ручки чайника) отросток, исходящий из верхней трети стенки панциря, впервые в Рыбинском водохранилище была встречена в марте 1957 г. в Шекснинском плёсе при температуре 0.3 °C (Буторина и др., 1960). Затем нами *N. cornuta* была обнаружена единичными экземплярами в 1978 г. в излучине р. Мологи (гл. 13.5 м). Исследования в 1978 г. велись интенсивно в ранне-весенний период (7, 15, 21 и 29 марта, 5 и 12 апреля). *N. cornuta* была обнаружена только 5 апреля совместно с *N. squamula* на горизонте 9 м при температуре 0.6 °C. В начале апреля уже поступали талые воды с пойм. В марте температура в придонных слоях достигала 1.6–2.0 °C. В начале апреля она снизилась до 0.7–0.9 °C. Уже отмечался подлёдный прогрев, в слое 0–3 м, он достиг 0.2–0.5 °C. Таким образом, *N. cornuta* могла попасть в русло со стоками вод с пойменных участков (рис. 22).

N. acuminata встречена в феврале–апреле 1952–1953 гг. в нескольких точках открытой части Рыбинского водохранилища, а также в октябре 1952 г. в Волжском плёсе при температуре 3–6.4 °C (Мордухай-Болтовская, 1955). В наших многолетних материалах *N. acuminata* не была найдена.

Встреченные в Рыбинском водохранилище представители р. *Notholca*: *N. squamula*, *N. labis*, *N. acuminata* — относятся к древней группе, отличающейся широким расселением и высоким полиморфизмом. Другая ветвь с центром водообразования в Центральной Азии, имеет много эндемиков в оз. Байкал. К этой более филогенетически молодой ветви в регионе Верхней Волги относится только редкий вид *N. cornuta*. Но самое главное в этом процессе — видообразование происходит в группе панцирных коловраток, в наибольшей степени обладающих способностями к морфологическим изменениям, возникновением различных выростов панциря и разной их длине в зависимости от плотности среды: температуры, минерализации (Kuticova, 1980).

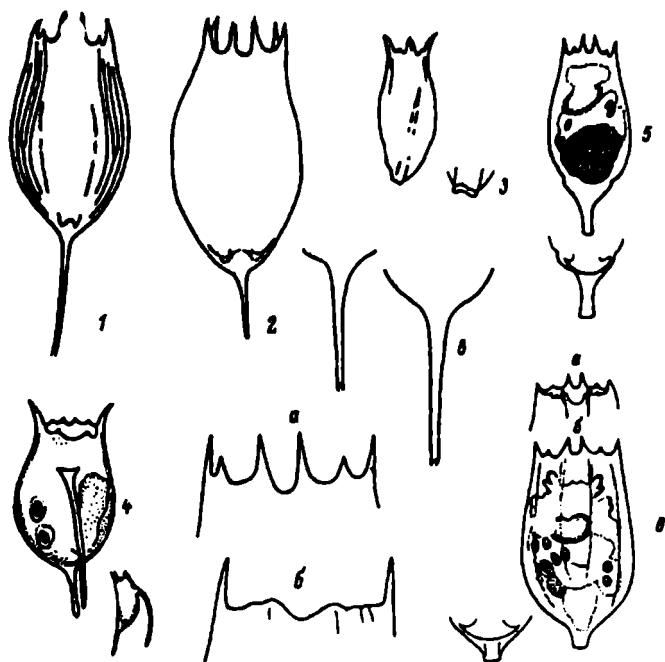


Рис. 22. Коловратки рода *Notholca*. 1 — *N. cinetura*, оз. Белое ($l=675$ мкм, $l_{\text{шип}}=200$ мкм); 2 — *N. cinetura*, Рыбинское водохранилище ($l=475$ мкм, $l_{\text{шип}}=75$ мкм); 3 — *N. cinetura*, молодая особь, 4 — *N. cornuta*, Рыбинское водохранилище ($l=160$ мкм); 5, 6 — *N. labis*, Рыбинское водохранилище ($l=230$ мкм), в — задний шип *N. cinetura*; а — спинной край, б — брюшной.

Двигается *N. squamula squamula* винтообразно, переворачиваясь через боковые стороны, но не через голову, плавает быстрее полиартр и синхет, часто меняет скорость движения. Характер движения *N. cinetura* несколько сходен с плаванием *N. squamula*. Она относительно медленно переворачивается вокруг продольной оси тела, хвостовой отросток во время плавания неподвижен. Скорость движения около 100–120 мкм/сек.

Наиболее богат видами р. *Notholca* в оз. Байкал, который считается центром видообразования этих причудливых форм

(Kuticova, 1980). В подлёдный период над глубинами 50–100 м представители р. *Notholca* локализуются в слое 5–50 м, где в апреле отмечается интенсивное развитие фитопланктона и доминирование диатомовых водорослей в поверхностных слоях воды. В исследованиях подлёдного зоопланктона в апреле 2003 г. (Лазарев и др., 2005) в пробах обнаружены *Notholca grandis*, *N. intermedia*, *N. acuminata*, *N. caudata*, *N. labis*, *N. squamula squamula* и *N. s. cristata*. Следует отметить много сходных видов в зимнем составе р. *Notholca* оз. Байкал, Рыбинского водохранилища и оз. Плещеево. В оз. Байкал роль р. *Notholca* в общем сообществе в поверхностном слое воды также невелика и не превышает 1%. В слое 5–50 м относительное значение возрастает до 46.8% только у одного вида. Встречаются глубже 5 м всего два вида: *N. grandis* и *N. intermedia*. Основную долю среди зимних коловраток формируют представители байкальских синхет, приуроченных только к верхним 5 м байкальских глубин (Лазарев и др., 2005).

Исследования коловраток в оз. Байкал с 1997 по 2004 гг. (Шевелева, Пенькова, 2005) позволили выделить три экологические группы, в том числе холодолюбивые круглогодичные. Последние наиболее разнообразны и многочисленны в подлёдный и ранневесенний периоды — это р. *Notholca* и *Synchaeta*. Авторы отмечают среди р. *Notholca* 14 видов и 5 видов р. *Synchaeta*. Среди холодолюбивых видов большинство эндемики оз. Байкал.

Сведения по экологии и биологии представителей р. *Notholca* в других водоёмах зимой чрезвычайно скудны и ограничены только упоминанием отдельных видов.

Массовыми криофильными видами панцирных коловраток, встреченных в подлёдный период в эпитермических озёрах, Рыбинском водохранилище, летом в гипolimнионе метагипотермических озёр, следует называть *Keratella hiemalis* и *K. cochlearis macracantha*. Наиболее изменчива морфологически *K. hiemalis*. В отличие от *K. quadrata* она имеет упрощённый рисунок гребешков на панцире; имеется только одна замкнутая ячейка, вторая кувшинообразная открыта сверху, её боковые ответвления быстро исчезают и образуют неправильной формы ячейку на верхнем крае панциря. Нижние шипы укорочены и коррелируют с размером единственной замкнутой ячейки панциря (рис. 23).

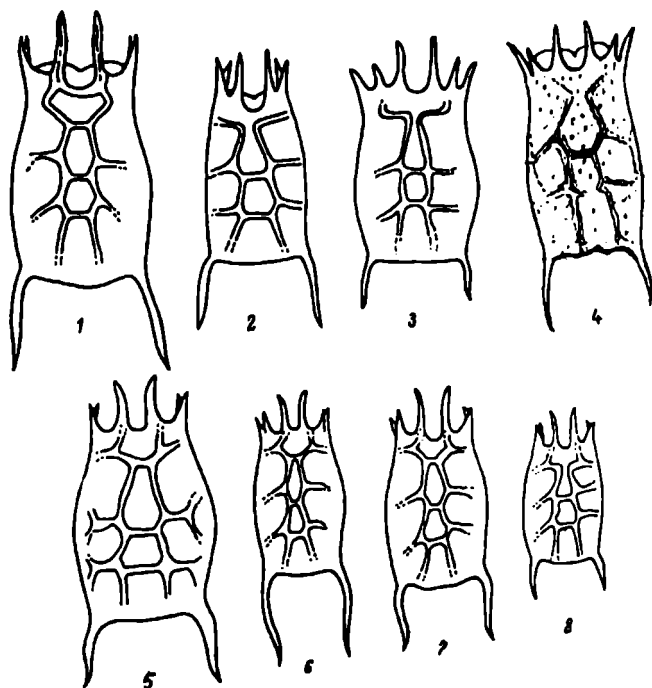


Рис. 23. Коловатки рода *Keratella* из зимнего планктона. 1 — *K. quadrata*, 2 — *K. hiemalis*, Рыбинское водохранилище; 3 — *K. hiemalis*, оз. Плещеево; 4 — *K. hiemalis*, оз. Сиверское; 5–7 — *K. quadrata*, 8 — *K. hiemalis*, оз. Зауломское.

Динамика *K. hiemalis* прослежена в подлёдный период в Рыбинском водохранилище на стационарной станции (русло р. Мологи) в 1978–1979 гг., 1982 и 1985 гг. Наблюдения за динамикой развития *K. hiemalis* в Рыбинском водохранилище в зиму 1978–1979 гг. продолжались 5 месяцев. Одновременно велась регистрация температуры и содержания кислорода. Следует отметить, что в верхних 2 м при работе батометрами показания концентрации O_2 всегда будут высокими (открытая водная поверхность, перебалтывание воды приборами). У дна падение содержания O_2 началось в начале марта, до 6.14 мг/л, а 10 апре-

ля ниже 10 м было уже менее 1 мг/л. Температура изменялась наиболее интенсивно в течение февраля. В конце января изотерма 1 °С поднялась со дна до 8 м, а температура — 3 °С занимала придонный слой. Придонный прогрев сохранялся до конца апреля (до самого вскрытия водоёма). Частый промер температуры позволил уловить начало поступления солнечного тепла сверху, через лёд. Уже в конце марта исчез холодный поверхностный изотермический слой, и в апреле температура 0.8 °С достигла глубины 6 м.

В течение двух недель после становления льда появились только первые особи *K. hiemalis* в верхних 4-х м и в глубинных слоях. В начале февраля оба скопления: поверхностное и в слое термо-окислина (металимниона) были хорошо выражены. К концу февраля они уплотнились, прилёдное до 8.3 тыс. экз./м³, металимниальное до 4.1 тыс. экз./м³. Металимниальное достигло максимального развития в середине марта (15.2 тыс. экз./м³), прилёдное — с конца марта до первой декады апреля. Численность последнего была выше — 24.4–52.5 тыс. экз./м³. В марте биомасса фитопланктона была сосредоточена в глубоких слоях, и у нижней кромки льда водорослей практически не было. Они быстро появились здесь, достигли значительной численности и биомассы в течение апреля (рис. 20, 24). Снижение численности *K. hiemalis* в последних числах апреля связано уже с началом поступления весенних талых вод под лёд и разрушением зимних биоценозов (табл. 7.2).

Исследования распределения *K. hiemalis* в толще воды и уровня развития этого вида на русле р. Мологи в Рыбинском водохранилище производились ежегодно с 1978 по 1985 гг. Средние для толщи воды результаты по годам сильно колебались, но максимальная численность не превышала 52 тыс. экз./м³ (в 1979 г.), что значительно ниже, чем наблюдается весной после вскрытия водоёма для других представителей рода: *K. quadrata* и *K. cochlearis cochlearis*, когда численность достигает сотен тысяч экземпляров на м³.

Из приведённых осреднённых данных видно, что в начале зимы появляются первые особи *K. hiemalis*. В конце февраля — начале марта численность возрастает. Наибольшие величины отмечены весной — в конце марта — начале апреля до поступле-

ния талых вод с поймы в русло. Колебания средних величин значительны; максимальные показатели — 12.3–15.3 тыс. экз./м³, отмечались весной (в апреле) 1979 и 1981 гг.; минимальные — всего 1.6 тыс. экз./м³ — в 1984 г.

Таблица 7.2. Динамика численности (тыс. экз./м³) *Keratella hiemalis* в Рыбинском водохранилище в 1978–1979 гг. (русло р. Мологи, гл. 17 м)

Горизонт, м	Дата									
	26 XII	11 I	6 II	20 II	6 III	14 III	29 III	10 IV	26 IV	
0-1	0	0	3.0	4.5	0	3.0	9.2	52.5	1.4	
2	0	0.6	0.4	8.3	0.2	6.4	24.4	26.4	2.6	
4	0	0.4	0	2.4	1.2	4.0	2.4	3.0	2.2	
6	0	0	0	1.6	1.0	2.4	4.6	6.2	0.8	
8	0	0	0	1.4	2.0	5.6	1.4	4.6	1.4	
10	0.2	0.2	0.4	2.8	0.8	0.8	1.4	4.0	0.4	
12	0	1.0	1.2	4.1	1.8	15.2	1.0	2.0	0.5	
14	0	0.2	1.4	2.2	1.0	1.0	3.0	0	0.2	
16	0	0	0	-	0	-	-	-	-	

Некоторые средние (для толщи воды) величины численности *K. hiemalis* для указанных лет приводятся ниже:

Годы									
1978–1979		1980		1981		1982		1984	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
26 XII	0.02								
11 I	0.3	2 II	0.3					12 I	0.08
6 II	0.76	13 II	2.2	11 II	1.44	3 II	2.7	2 II	0.2
20 II	3.4	21 II	6.7	25 II	12.18				
6 III	1.1					3 III	4.2	5 III	1.6
14 III	4.0	19 III	0.65	12 III	10.3	17 III	3.06		
29 III	6.0	29 III	2.4						
10 IV	12.3	11 IV	2.5	1 IV	4.0	7 IV	0.2	4 IV	1.0
26 IV	0.22	24 IV	0.67	16 IV	15.3				

Примечание. * 1 — дата; 2 — численность, тыс. экз./м³.

При рассмотрении динамики вертикального распределения при подробном изучении этого вида в 1979 и 1980 гг. наибольшее скопление *K. hiemalis* регистрировалось в поверхностном слое после протаивания снега на льду и начале развития приледного фитопланктона. Известно, что представители р. *Keratella* предпочитают криптонадовые водоросли, но потребля-

ют также *Chlamydomonas* и *Euglena* (Галковская и др., 1988). Исследования фитопланктона в 1979 г. на Рыбинском водохранилище (Корнева, 1990, 1993) и в 1971 г. на оз. Красном (Трифопова, 1979) показали, что именно в поверхностном 2-х м слое в конце марта и начале апреля развиваются *Euglenophyta* и *Chlamydomonas* (рис. 24).

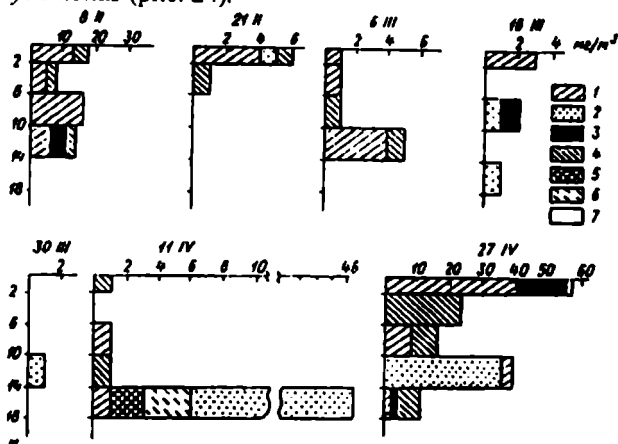


Рис. 24. Развитие фитопланктона в зимний период в русле р. Мологи (Рыбинское водохранилище) (по: Корнева, 1993). 1 — диатомовые, 2 — синезелёные (*Oscillatoria*), 3 — зелёные, 4 — динофитовые, 5 — золотистые, 6 — эвгленовые, 7 — прочие. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — биомасса водорослей, мг/м³.

Коловратки требовательны к содержанию кислорода. В верхних слоях зимой содержание кислорода остаётся благоприятным до самого вскрытия водоёма. Зимние температуры за все годы наблюдений не превышали 3.4 °C, а наиболее плотные скопления *K. hiemalis* наблюдались при 0.8–1.0 °C весной в верхних слоях. Металимниальное скопление, существующее на глубине 8–12 м, также развивается при низкой температуре — 2.2–1.5 °C (табл. 7.2).

K. hiemalis встречена нами исключительно в зимний подлédный период в озёрах: Селигер, Плещеево, Бородаевское, Сиверское. В период весенней гомотермии при 6 °C обнаружены единичные особи в оз. Сиверском, оставшиеся от зимних попу-

ляций. *K. hiemalis* не встречалась в гипolimнионе этих водоёмов в летний период. В оз. Сиверском летом в гипolimнионе встречается в небольших количествах *K. irregularis*. В оз. Плещеево *K. hiemalis* всегда присутствует в зимних сообществах, но сохраняет невысокую численность до 1–2 тыс. экз./м³. В этом озере среди представителей рода зимой доминирует *K. cochlearis macracantha*, достигающая численности 40–50 тыс. экз./м³. Наоборот, в Рыбинском водохранилище зимой среди р. *Keratella* доминирует *K. hiemalis*. *K. c. macracantha* встречается в небольших количествах, но тоже только в подлёдный период. Вертикальное распределение представителей р. *Keratella* и в частности скопления *K. hiemalis* в верхних слоях, определяется развитием подлёдного фитопланктона и главным образом зелёных водорослей. В металимнионе преобладают синезелёные (цианобактерии), в том числе *Oscillatoria* (рис. 24).

К холодолюбивым стенобионтам среди крупных беспанцирных коловраток относится *Conochiloides natans*. Он встречается во всех стратифицированных водоёмах, но только в зимний период исключительно в глубинных слоях, где идут бактериальные процессы и размножаются водоросли, способные к гетеротрофному росту. *C. natans* — истинный пелагиобионт, обладающий, как и *Asplanchna*, обширной слизистой капсулой. *C. natans* имеет чрезвычайно низкие скорости движения, которое представляет собой едва заметное перемещение, скорее связанное со слабыми токами воды. Вид в подлёдный период никогда не встречается в верхних горизонтах, но попадает после вскрытия водоёма единичными доживающими особями, вынесенными течениями на поверхность.

Появление *Conochiloides natans* не наблюдается в начале зимы; чаще первые особи появляются в конце зимы, но размножение идёт очень быстро и за 10–15 дней коловратки могут достичь высокой численности (табл. 7.3, рис. 25).

В 1983 г. исследования в р. Мологе производились лишь в первую половину подлёдного периода (4, 17 февраля и 4 марта). *Conochiloides natans* не был обнаружен. В 1984 г. исследования вертикального распределения зоопланктона на указанной станции велись 12 января, 2 февраля, 5 марта и 4 апреля. *Conochiloides* обнаружен 5 марта в придонном слое, численностью всего 0.2 тыс. экз./м³, и там же 4 апреля тоже единичными экземплярами.

Таблица 7.3. Появление и вертикальное распределение *Conochiloides nitans* (тыс. экз./м³) в Рыбинском водохранилище (русло р. Мологи) за годы исследований

Горизонт, м	Год, число, месяц													
	1979				1980				1981				1982	
	10IV	26IV	21II	19III	29III	11IV	11II	25II	12III	1IV	16II	18II	3III	17III
0-1														
2	0.2	0.2				0.2					0.2			
4		0.2									0.2			
6						0.4				15.4	0.2			
8						2.2				130	0.8	0.6	1.5	0.4
10	5.6				48.0	0.2			0.2	20.0	4.0	0.8	3.0	0.1
12	30.5	0.3	1.0		0.6		1.6		0.4	4.4	0.4		0.4	0
14	1.2	1.8	16.0				3.2	0.4	0.4				0.2	

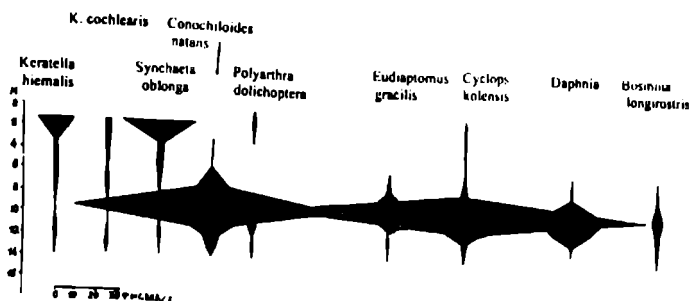


Рис. 25. Вертикальное распределение отдельных видов зоопланктона на русле р. Мологи (ст. Бор-Дорки) 1 апреля 1981 г.

Судя по представленным данным исследований *C. natans* появлялся в феврале в небольших количествах в различных горизонтах, но массового развития достигал в слоях 10–12 м в марте – начале апреля до первых весенних явлений. Массовое развитие *Conochiloides* определяется пищевыми условиями: развитием бактерио- и фитопланктона (в частности *Oscillatoria*) в слое оксиклина (рис. 24). Коловратки активно функционируют при содержании кислорода около 2 мг/л (1 апреля 1981 г.) на глубине 10 м и около 3.5 мг/л — в слое 12 м (10 апреля 1979 г.). Количество *C. natans* в 1979 г. достигало 30 тыс. экз./м³; в 1980 г. — 56 и 1981 г. — 130 тыс. экз./м³ (рис. 25). Численность *C. natans* настолько сильно колеблется по срокам наблюдений, по максимальным величинам в слое обитания вида, что подсчёт каких-то средних показателей не имеет смысла. Такие подсчёты только искажают картину естественных процессов жизнедеятельности вида.

Conochiloides natans относится к криофильным видам, для которого необходима стабильная среда зимнего водоёма, развитие оксиклина со специфическим сообществом бактерио- и фитопланктона. Его нельзя относить к ранневесенним видам и считать, «что в зимнее время в оз. Глубоком не появляется каких-либо видов, не встречающихся в водоёме летом» (Мнацаканова, 2005). *C. natans* встречается в водоёмах в апреле–мае при весеннем перемешивании в виде доживающих, выносимых токами воды из глубоких слоёв, единичных особей.

Впервые в водоёмах Верхней Волги были обнаружены крупные холодолюбивые синхеты: *Synchaeta verrucosa* и *S. lakowitziana*; размер первого вида до 315 мкм, второго — до 325 мкм. *S. verrucosa* обнаружена 25 марта 1982 г. в оз. Вселуг. В центре озера с прозрачностью 175 см над глубиной 6 м в слое 0–1 м при температуре 0–0.2 °C и содержании кислорода 6.5 мг/л коловратки встречены в количестве 1.3 тыс. экз./м³. В этом слое обнаружены среди Rotifera: *S. oblonga*, *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera* — общей численностью 2.5 тыс. экз./м³. *S. verrucosa* была наиболее многочислена. Глубже, на горизонтах от 2 до 6 м, количество коловраток снизилось до 1 тыс. экз./м³; *S. verrucosa* вообще не встречена. На мелководной станции (гл. 2.5 м) *S. verrucosa* обнаружена сразу подо льдом при температуре 0–0.4 °C и содержании O₂ — 4.2 мг/л. Численность синхеты составляла 0.8 тыс. экз./м³. В сообществе преобладали *K. cochlearis* (5.8 тыс. экз./м³) и *Polyarthra dolichoptera* (2.7 тыс. экз./м³). В качественной пробе, взятой большой сетью от дна (6 м) до поверхности, в оз. Вселуг *S. verrucosa* составляла среди всех встреченных видов зоопланктона — 8% и доминировала среди коловраток. Остальные виды были представлены 1–2%.

В этот же период (конец марта 1982 г.) *S. verrucosa* обнаружена в более мелководном оз. Пено. В открытой части (гл. 3 м) у поверхности количество этой крупной синхеты составляло 0.5 тыс. экз./м³, у дна — 0.3 тыс. экз./м³. Кроме *S. verrucosa* в пробах обнаружено 6 видов коловраток с небольшой численностью (3.8 тыс. экз./м³ у поверхности и 1.7 — у дна).

В конце марта 1983 г. *S. verrucosa* встречена в оз. Кубенском в районе против Шелина мыса (глубина 1.2 м; температура —1.4 °C) у поверхности в количестве 0.9 тыс. экз./м³. Численность всех коловраток была 7.3 тыс. экз./м³ (*S. oblonga*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Notholca squamula*, *N. cinetura*, *Kellicottia*).

S. verrucosa в эти же сроки (23 марта 1983 г.) обнаружена в оз. Зауломском (гл. 5 м) в придонном горизонте 3–5 м в количестве 0.3 тыс. экз./м³ при температуре 1.3–1.5 °C и содержании кислорода около 3.2 мг/л. В сообществе среди коловраток (общая численность 8.2 тыс. экз./м³) доминировали *Keratella*: *K. quadrata*, *K. cochlearis* и *K. hiemalis*. Их численность была

6.3 тыс. экз./м³. На мелководной прибрежной станции (гл. 2.5 м) численность коловраток оказалась всего 3.2 тыс. экз./м³; *S. verrucosa* встречена единичными экземплярами (0.1 тыс. экз./м³); на этой станции доминировала *S. oblonga*.

S. verrucosa обнаружена в Ивановском и Угличском водохранилищах. В феврале 1983 г. встречена на русле Волги против г. Калязина (гл. 15 м) в верхних слоях, а также выше плотины Угличской ГЭС (гл. 9 м) при температуре 0 °С от поверхности до дна.

В Рыбинском водохранилище *S. verrucosa* была идентифицирована в зимних материалах 1982 и 1984 гг., хотя встречалась постоянно с начала исследований, с 1978 г.

3 марта 1982 г. на русле р. Мологи *S. verrucosa* встречалась в горизонтах 1–2 м (2.8 тыс. экз./м³) от поверхности до средних слоёв (тыс. экз./м³):

Горизонт, м	1+2	3+4	5+6	7+8
Т °С	0	0-0.1	0.1	0.2
O ₂ , мг/л	7.24	6.6	5.4	4.1
<i>S. verrucosa</i>	2.8	0.5	0.4	0.1
Всего Rotifera	78.8	19.9	8.2	6.7

Таким образом, условия развития *S. verrucosa* были тождественны с параметрами среды для благоприятного развития коловраток, и количество этого вида снижалось с глубиной параллельно с остальными представителями Rotifera. По-видимому, не температура или содержание кислорода определяли их развитие, а пищевой фактор — развитие фитопланктона у нижней кромки льда.

При затяжной холодной весне, в мае 2003 г. температура в верхней части Рыбинского водохранилища колебалась от 7 до 10.2°С. *S. verrucosa* встречена в центре водохранилища (ст. Наволок) среди исключительно зимних форм коловраток: *Keratella cochlearis macracantha*, *K. hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Notolca squamula*. Из летних форм встречены единичные особи *Brachionus calyciflorus*.

Размер всех исследованных особей *S. verrucosa* колебался от 210 до 315 мкм, что зависит от положения ноги после фикса-

ции. Двигается *S. verrucosa* медленно, переворачиваясь вокруг продольной оси тела.

До начала 70-х гг. прошлого века в больших сводках *S. verrucosa* была указана лишь для озёр Швейцарии (Кутикова, 1970). В дальнейшем *S. verrucosa* была найдена в оз. Чудском, где встречалась и в 1960-х гг. Подробные исследования оз. Выртсъярв в 1964–82 гг. показали значительное развитие коловраток в течение года. Зимой среди всего зоопланктона доминировала *S. verrucosa* (Хаберман и др., 1983). По наблюдениям в 1990-х гг. в этом озере *S. verrucosa* составляла 50–34% от всего зоопланктона по численности в январе–феврале. В зимний период эта крупная синхета образовывала половину биомассы зоопланктона (48–47%). В марте численность *S. verrucosa* снижалась, как и биомасса (до 31%). В апреле коловратки исчезали из сообщества. В мелководном Чудском озере (средняя гл. — 2.8 м, максимальная — 6 м) этот вид указан только для января–марта, по материалам длительного ряда наблюдений (1960–1993 гг.) (Haberman, 1998).

S. verrucosa не встречена нами после вскрытия водоёмов, не обнаружена она в гипolimнионе летом в глубоких озёрах. *S. verrucosa*, как показали наши материалы, гораздо чаще встречались в водоёмах бассейна Верхней Волги.

S. lakowitziana обнаружена была впервые в зимний период 1985 г. в русле р. Мологи в Главном плёсе. Вид встречался в основном в поверхностном слое в течение февраля; единичные особи отмечались до конца марта, изредка в придонных слоях при температуре 2.0 °C и содержании кислорода от 10 до 2.7 мг/л. *S. lakowitziana* встречена единичными экземплярами в сборах в конце июня 2001 г. в Рыбинском водохранилище в придонном слое в Приплотинном плёсе (русло р. Шексны, гл. 20 м) на глубине 8–10 м при температуре 16.6 °C, на ст. Брейтово (русло р. Мологи, гл. 13 м), единичными экземплярами и у Центрального мыса (гл. 5 м). В вегетационный период 2001 г. наблюдалась затяжная холодная весна и слабый прогрев водохранилища.

Сведения по биологии и экологии вида крайне скудны. Одновременное развитие в Рыбинском водохранилище в 1985 г. трёх видов р. *Synchaeta* в зимнем водоёме показывает сходные требования представителей этого рода к параметрам среды.

В 1985 г. с 23 января по 11 апреля производились детальные исследования динамики температуры, кислорода, взвешенного вещества и развития зоопланктона, в частности коловраток р. *Synchaeta* (табл. 7.4, 7.5).

Изменения температурного режима сопровождалось проявлениями закономерностей двух процессов: отдачи тепла через лёд — выхолаживание верхних слоёв и отдачи тепла грунтами — возрастание придонных температур. Всё это происходит благодаря процессам, связанным с плотностными течениями, которые возникают из-за изменения удельного веса воды при различной температуре, а также увеличения минерализации придонных слоёв и уменьшения этого свойства в верхних при подтаивании льда во вторую половину зимы. Обычно к концу марта прогрев водной толщи стабилизируется: верхние 5–7 м занимает холодный изотермический слой с температурой около 0 °С, а глубже 11–12 м температура быстро возрастает с 1 до 2.5 °С. Ещё более интенсивно изменяется кислородный режим: в течение первых двух недель подлёдного периода кислородный режим благоприятен: от 13 мг/л у поверхности до 7.0 мг/л — у дна. Придонный дефицит O₂ начинается уже в конце февраля, а в марте-апреле количество кислорода снижается во всей толще воды: в поверхностном слое до 5 мг/л, глубже 10 м до 2.5–1.5 и у дна — следы кислорода — 0.4–0.3 мг/л. Следует отметить, что 9.8–9.4 мг/л у поверхности 8, 11 апреля связаны с попаданием O₂ в лунку при работе с приборами (табл. 7.4).

Раннее начало исследований в 1985 г. позволило проследить динамику взвешенного вещества. В конце января в поверхностном слое насчитывалось до 750 детритных частиц (от разлагающихся колоний *Microcystis*) в литре, в средних слоях (5–8 м) до 2.250 кол./л, а у дна до 3.750 кол./л. Размер частиц был — 50–600 м. В течение февраля (рис. 26) в поверхностном слое общий вес взвешенного вещества составлял 2–3 мг/л. Глубже 6 м количество взвеси увеличивалось от 1 до 4 мг/л. В среднем слое (4–6 м) количество взвешенных частиц было минимальным (2 мг/л). Интенсивное развитие синхет (*S. oblonga*) наблюдалось в течение февраля (до 26.3 тыс. экз./м³), к концу марта численность их снизилась до 1.4 тыс. экз./м³ (табл. 7.5).

Таблица 7.4. Динамика температуры и содержание кислорода на русле р. Мологи в 1985 г.

Глубина, м	Дата													
	23 I		5 II		19 II		22 II		25 III		8 IV		11 IV	
	1*	2*	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1	0	12.9	0	12.6	0	9.96	0	8.8	0	9.8	0.01		0.1	9.4
2	0	12.4	0	12.6	0	10.8	0	9.9	0		0.01	5.6	0	4.6
3	0.1	12.4	0.05	12.9	0	11.0	0.025	9.9	0		0.2		0	
4	0.2	12.6	0.05	13.0	0	10.8	0.1	9.4	0	7.0	0.2	5.2	0.2	3.6
5	0.3	12.5	0.25	13.0	0.5	10.2	0.6	7.5	0.1		0.2		0.2	
6	0.6	10.7	0.6	12.0	0.55	9.7	0.6	7.6	0.1		0.1		0.1	
7	0.7	10.3	0.6	10.7	0.6	9.3	0.6	7.7	0.1	4.9	0.2		0.1	2.9
8	0.7	10.2	0.7	10.3	0.7	9.1	0.7	7.5	0.2		0.2	3.6	0.1	
9	0.7	10.0	0.7	10.2	0.75	8.9	0.9	7.5	0.5	4.5	0.4		0.1	
10	0.7	9.7	0.8	10.2	0.8	8.6	0.8	7.5	0.8	4.3	0.5	2.55	0.3	
11	0.7	9.7	0.8	10.0	0.8	8.6	0.9	7.2	1.0		0.7		0.6	
12	0.8	9.3	0.9	10.0	1.1	6.7	1.1	6.7	1.5	2.4	0.9		1.0	1.4
13	0.8	9.2	1.1	9.7	1.2	6.2	1.2	5.4	1.7		1.2		1.1	
14	0.9	9.1	1.4	7.0	1.5	5.4	1.5	4.0	1.9	0.5	1.6		1.6	
15	1.1	8.1	1.7	7.0	1.7	2.7	1.7	2.1	2.3	0.4			1.9	0.3
16	1.4	7.0	1.9	4.5	1.9	0.05	2.0	0.5	2.4			0.75		

Примечание. * 1 — температура, °С; 2 — кислород, O₂, мг/л.

Таблица 7.5. Динамика и вертикальное распределение *Synchaeta oblonga*, *S. verrucosa* и *S. lakowitziana* (тыс. экз./м³) на русле р. Мологи в 1985 г.

Глубина, м	Synchaeta oblonga								S. verrucosa								S. lakowitziana													
	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III	8 IV	11 IV	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III	8 IV	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III	8 IV	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III	8 IV	23 I	5 II	19 II	22 II	25 III
1+2	1.2	13.0	26.3	9.0	1.4	0.4																								
3+4	1.4	1.5	7.1	3.2	0.2	0.3	0.4																							
5+6	0.1	1.6	2.0	0.4	0.1		0.6																							0.1
7+8	0.1	0.6	2.8	-																										
9+10	0.1	0.8	3.1	-																										
11+12	0.1	1.6	3.2	1.6				0.1																					0.2	
13+14	2.6	0.3	3.1	0.6				0.4																			0.4			
15+16	-	-	1.7	-																										

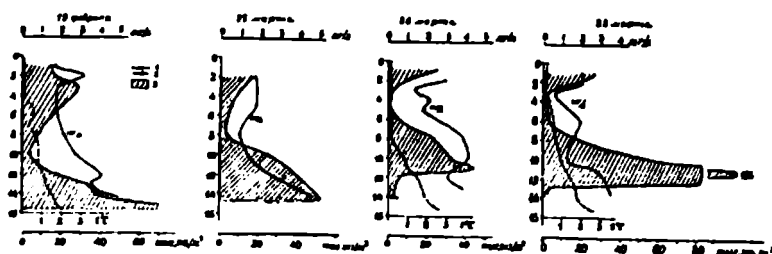


Рис. 26. Вертикальное распределение температуры, °C (1). Взвешенного вещества, мг/л (2) и зоопланктона, тыс. экз./м³ (3) в конце подлёдного периода 1985 г. на русле Мологи в Рыбинском водохранилище.

В последних числах марта в слое 8–12 м перестало существовать уплотнённое взвешенное вещество, состоящее из различных органических частиц детрита, в том числе бактерий на разлагающихся колониях синезелёных. Именно сокращение пищевого субстрата, а не температурные условия и содержание O_2 , способствует исчезновению синхет и развитию металимнического скопления зоопланктона более устойчивых к дефициту кислорода (*Conochiloides natans*, *Polyarthra dolichoptera* и т.д.) (Ривьер, 1987).

Одновременно с массовым развитием *S. oblonga* в зиму 1985 г. констатировалась наибольшая встречаемость (до 1.3 и 1.8 тыс. экз./м³) редких крупных *S. verrucosa* и *S. lakowitziana*, однако они исчезли из сообщества раньше *S. oblonga*. Уже в конце марта отмечены лишь единичные особи *S. lakowitziana* (табл. 7.5).

Следует отметить, что два холодолюбивых вида синхет на водоёмах Верхней Волги: *S. verrucosa* и *S. lakowitziana* имеют сходные черты с крупными синхетами оз. Байкал: *S. pachypoda* Jachnov, 1922 и *S. pachypoda* Kuticova et Vassilieva, 1982 (Атлас и определитель ..., 1995). Все эти виды отличаются «крупной головой, отделённой от остального туловища сужением со складкой», так же, как это наблюдается у *S. lakowitziana* (Кутикова., 1970). Кроме того, эти виды — самые крупные из представителей семейства (до 350–700 мкм).

В результате последних исследований Г.А. Галковской (2005) пелагических коловраток стратифицированных озёр мезотрофно-олиготрофного типа высказывается мнение, что коловратки р. *Synchaeta* по роду своего питания могут быть включены в детритно-бактериальную петлю.

Представители холодолюбивых коловраток несколько различаются по отношению к рН среды. Известны щелочно-водные коловратки, обитающие в водоёмах с рН 7.0 и выше. К ним относятся представители р. *Notholca* (Кутикова, 1970, по: Harting, Myers, 1928). Среди Rotifera меньше всего обитателей кислых вод. Большинство живут в широких диапазонах показателей рН. Коловратки также в значительной степени эвригалинны, при этом они проявляют различную требовательность к температуре воды в зависимости от минерализации (солёности). Так, представители р. *Notholca* в пресной воде — холодолюбивые стенотермы, тогда как в солёной воде эвритермны (Кутикова, 1970). Это доказывает, что коловратки как класс обладают обширным адаптивным потенциалом (Галковская и др., 1988).

Тем не менее, проводя возможные экологические исследования среды, далеко не всегда можно предположить, какой из изученных параметров определяет присутствие, а также массовое развитие того или иного вида в изучаемом водоёме, в отдельных дифференцированных по факторам среды слоях его зимней водной толщи (Ривьер, 1987, 2005). Так, *Polyarthra dolichoptera* встречается как в зимнем водоёме, так и летом, в гипolimнионе. Из всех проведённых нами исследований она образовала наиболее плотное скопление в Весецком плёсе оз. Селигер (25 III 1982 г.) в открытой части с глубиной 2.5 м. Весецкий плёс представляет собой заросший высшей водной растительностью мелководный залив оз. Селигер. Донные отложения на участке исследования представляли собой грубые макрофитные илы, которые богаты органическим веществом, а значит и бактериопланктоном. В открытой части плёса производился зимний сетной лов рыбы. Место выемки сетей — площадка около 50 м² была покрыта прозрачным льдом толщиной 55 см. Прозрачность воды составляла 120 см, температура от поверхности до дна была — 0.9–1.8 °С; содержание кислорода у дна — 1.2 мг/л. Здесь была обнаружена вспышка развития *Polyarthra dolichoptera* —

44.5 тыс. экз./м³; весь зоопланктон — 48 тыс. экз./м³, биомасса — 0.042 г/м³. К центру плёса количество *P. dolichoptera* составляло всего 2.1, 0.7 тыс. экз./м³. Можно с определённой предположить, что вспышка развития полиартры на участке с прозрачным льдом определялась развитием пищевого субстрата — фито- и бактериопланктона у нижней кромки льда.

P. dolichoptera встречалась до глубины 10 м в оз. Сиверском в конце лета (1977 г.), образуя скопление в 8–10 тыс. экз./м³, и доминировала среди коловраток — всего 3 видов (*Keratella cochlearis* и *Kellicottia*). В конце июля 2005 г. в этом озере *P. dolichoptera* встречена единичными экземплярами на глубине 16 м при температуре около 10 °С и содержании O₂ 2.7 мг/л.

В оз. Плещеево этот вид встречался зимой, но не образовывал скоплений (Ривьер, 1986; Столбунова, 2006).

Из всех изученных озёр особенно отличается оз. Выдогощ высокой степенью эвтрофирования и заморными процессами зимой и летом. В феврале 1993 г. небольшое скопление полиартры (4.8 тыс. экз./м³) образовалось в слое 5 м при содержании O₂ 0.7 мг/л и температуре 4.4 °С. В летнем и осеннем планктоне озера *P. dolichoptera* вообще не встречена. Можно только предположить, что вид выносит довольно низкое содержание кислорода.

P. dolichoptera обычна в оз. Выртсыярв, где встречается с декабря по май и составляет значительную долю зоопланктона по биомассе: в декабре — 22%, в январе — 27%, в феврале — 25, в марте–мае — 29–31% (последняя цифра — сумма *P. dolichoptera* и *P. luminosa*) (Haberman, 1998).

По общим экологическим характеристикам *P. dolichoptera* относится к холодолюбивым стенобионтам (Кутикова, 1970). Наши материалы показывают, что массовое развитие вида обеспечивается подлёдным цветением фитопланктона. Потребление кислорода у всех коловраток увеличивается с возрастанием температуры (Галковская и др., 1988). Криофильность *P. dolichoptera* способствует возможности развития этого вида коловраток при малых значениях O₂.

Asplanchna priodonta не относится к холодолюбивым видам, но имеет в водоёмах Средней полосы цикл развития с резким сокращением численности в середине лета, в мае–августе при максимальных температурах воды (Рыбинское водохрани-

лище, 1972; Лазарева, Смирнова, 2005; Иванова, Литвинчук, 2005). Вид относится к истинным планктонным формам, не имеет ноги; у аспланхны упрощённый коловращательный аппарат (Кутикова, 1970). В отличие от большинства коловраток — своих жертв: *Keratella*, *Polyarthra* и других, движение аспланхны медленное, без вращения вокруг продольной оси (*Keratella*, *Notholca*) и прыжков, свойственных р. *Polyarthra*. *Asplanchna* парит и едва передвигается в толще воды благодаря большому овальному прозрачному телу и биению ресничек редуцированного коловращательного аппарата. В период открытой воды динамика численности *Asplanchna* обычно характеризуется двухвершинной кривой. Тем не менее, *A. priodonta* достигает большого развития в подлёдный период. В оз. Плещеево она расселяется во всей толще воды, но образует придонное скопление в наиболее глубоких участках котловины. Так, в марте 1980 г. *A. priodonta* встречалась от поверхности до 15–16 м в количестве 0.2–2.2 тыс. экз./м³, а на горизонте 21 м численность вида достигала 15.0 тыс. экз./м³ (рис. 14). Коловратки активно питались. Их большие желудки содержали *Keratella cochlearis macracantha* по 2–5 экз., или *K. c. macracantha* — 1 экз. и *K. hiemalis* — 1 экз. Кроме того, в желудках обнаружены *Filinia major*, *Conochiloides natans*. В горизонте 12 м ($t = 1.3^{\circ}\text{C}$) численность аспланхны составляла 0.6 тыс. экз./м³, численность жертв — 6.2 тыс. экз./м³ *K. c. macracantha* и 2.4 тыс. экз./м³ — *F. major*. Количество аспланхн, имеющих жертвы в желудках, составило 46%, из них проглотивших первый вид — 30%. В горизонте 21 м ($t = 2.5^{\circ}\text{C}$) при максимальной численности хищника — 15.0 тыс. экз./м³ плотность жертв была: 11.0 тыс. экз./м³ — керателла и 17.8 — *F. major*. В этом скоплении с пищей в желудке оказалось 49% аспланхн. Среди них с зародышами было около 44%. Среди обследованных особей (около 100) в желудках доминировала *Keratella* (Ривьер, 1987). Хорошая сохранность жертв в желудках связана с низкими температурами воды и, видимо, медленным перевариванием.

Подробные наблюдения над питанием *Asplanchna priodonta* проведены на оз. Кривом (Карелия) в 2002–2004 гг. (Иванова, Литвинчук, 2005). При прогреве воды до 10 °C в первой декаде июня численность аспланхны возрастала в разные годы до 38.8.

22.2 и 18.4 тыс. экз./м³. Хотя предпочитаемой пищей аспланхны считаются представители р. *Keratella*, авторы полагают иначе. По совпадению слоёв обитания *Asplanchna* и *Polyarthra* sp. можно предположить, что полиартры служат пищей хищной коловратке. Наши наблюдения в природе показывают предпочтение аспланхной именно представителей р. *Keratella*, первыми дающих максимальное развитие среди коловраток весной. *Polyarthra* могут быть менее доступны хищной аспланхне ввиду своей способности к прыжкам, при которых скорость полиартры, имеющей плавники, выше, чем при обычном плавании почти в 50 раз.

Имеются наблюдения в Главном плёсе Рыбинского водохранилища, свидетельствующие, что ранней весной (конец апреля – начало мая 1985 г., начало июня 2007 г.) *A. priodonta* питалась науплиями (до 4 экз. в желудке) *Cyclops kolensis*. Среди всего зоопланктона в июне 2007 г. аспланхна составляла 5.8% при численности 12 тыс. экз./м³, а её потенциальная жертва — *K. quadrata* — 1.0 тыс. экз./м³ и 1.2%. Науплии же составляли 2.5 тыс. экз./м³ и 3.5%. Других коловраток и мелких форм зоопланктона вообще не было. Известно, что науплии передвигаются прыжками. Можно предположить, что неповоротливой аспланхне науплии становятся доступными в момент их линьки.

Группа коловраток зоопланктона камчатских озёр состоит исключительно из криофильных форм. Так, оз. Курильское (средняя глубина 184 м, максимальная 316 м) населяют представители р. *Keratella*: *K. cochlearis robusta*, *K. quadrata*; их потребитель — *Asplanchna priodonta*, а также *Notholca acuminata*, *N. squamula*, *Filinia terminalis*, *Polyarthra maior*, *Synchaeta oblonga* (Бонк, 2009).

7.2. Класс Crustacea

Надотряд Copepoda

Отряд Calaniformes

В пресных водах встречен единственный представитель р. *Limnocalanus* Sars, 1863 *L. macrurus* Sars, 1863. *L. macrurus* обнаружен в глубоководных озёрах Белозёрско-Кирилловского (оз. Бородаевское, Вашкинское) и Кемского ландшафтов (Кор-

бозеро) (Думнич, 2004). Автор полагает, что распространение вида ограничивается его холодолюбивостью и требовательностью к газовому режиму.

Нами *L. macrurus* (7 особей) обнаружен в оз. Бородаевском в конце июля 2005 г. в сборах зоопланктона от дна до поверхности большой сетью ($d = 38$ см и ситом № 38). В период исследований термоклин и оксиклин совпадали по расположению на глубине 6 м, где температура и кислород на 1 м изменялись максимально — на 3.1°C и 2.9 мг/л. Температура поверхности составляла 23.6°C , глубже 8 м располагался гипolimнион с температурой $11.8\text{--}10^{\circ}\text{C}$ и содержанием O_2 — $2.5\text{--}0.7$ мг/л (рис. 27).

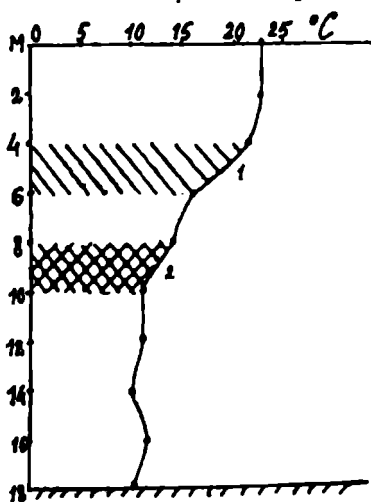


Рис. 27. Вертикальное распределение температуры в оз. Бородаевском в июле 2005 г. Слои температурного скачка заштрихованы (1, 2). Ниже второго — зона обитания *Limnocalanus macrurus*.

В сборах 5-ти литровым батометром на каждом метре глубины ни одной особи лимнокалануса не было поймано. Численность *L. macrurus* в оз. Бородаевском чрезвычайно мала. Так, среди рачкового зоопланктона вид составлял менее 1%; *Cyclops abyssorum* (криофильный циклоп) — около 4%; холодолюбивая *Daphnia longiremis* — менее 1%. *D. cristata* — около 14% и *D. galeata* — менее 2%. Доминировали в сообществе летние формы: *Thermocyclops oithonoides* — 36%, *Mesocyclops leuckarti* — 21%, *D. cucullata* — около 9%.

Вертикальное распределение групп и видов зоопланктона представлено в разделе: «Озеро Бородаевское». Глубже 8 м численность зоопланктона снижалась с 42.6 тыс. экз./м³ до 30.4 тыс.

экз./м³. На поверхности и 2 м глубины количество зоопланктона составляло около 22.3 тыс. экз./м³ и имело биомассу около 1.24 г/м³ (табл. 5.10).

В 2007 г. исследования на оз. Бородаевском производились 30 июля. Прогрев воды был ниже, чем в эти же сроки в 2005 г. На поверхности было 19.8 °С. Термоклин располагался в слое — 8 м, где был максимальный перепад — 3.05 °С на 1 м; с 10 м и до дна температура была относительно стабильной — 10.2–9.5 °С. Содержание О₂ на поверхности — 12.2 мг/л; на 8 м составляло 2.1 °С, а ниже падало до 1.9–1.0 мг/л. Так же, как и в 2005 г, *Limnocalanus* был обнаружен только в сетном лове (16 особей). Было собрано 15 проб батометром ($v = 5$ л) на каждом метре в наиболее глубокой части котловины озера. Холодолюбивый *C. abyssorum* обнаружен в котловине (гл. 15–16 м) и склонах котловины (14–15 м) в небольших количествах — 0.5–1.2 тыс. экз./м³. *Limnocalanus* не обнаружен в пробах, собранных батометром. В соотношении видов в сетном лове *C. abyssorum* имел 1.1%, *L. macrurus* всего 0.3%. Таким образом, судя по соотношению видов и средней численности (в сборах батометром), *C. abyssorum* имел численность около 0.8 тыс. экз./м³; количество *L. macrurus* было всего около 0.2–0.3 тыс. экз./м³.

Размер *L. macrurus* в оз. Бородаевском около 2.0 мм; пойманные особи — самки. Это самые крупные рачки среди копе-под оз. Бородаевского. Рачки отличаются круглой выпуклой головой, хорошо отделённой от остального туловища. Этот признак характерен для популяций, длительный период развивающихся в пресных водоёмах (Рылов, 1930).

Во всех сборах 2005–2007 гг. пойманные взрослые самки *L. macrurus* имели размер 2.01–2.1 мм; длина фурки у рачков практически не изменялась (0.35–0.36 мм); размер самой длинной фуркальной щетинки — 0.50–0.505 мм. Длина самок (по: Боруцкий и др., 1991) — 2.1–2.6 (редко до 3.5 мм); длина самок (по: Рылов, 1930) — 1.87–3.30 мм. Особи из оз. Бородаевского оказываются относительно мелкими, что видимо, связано с нестабильными температурными условиями.

L. macrurus — вид эвригалинный, он обитает по всему побережью Северного Ледовитого океана от Белого моря до Чукотки, а также обнаружен в пресных озёрах Скандинавии, Коль-

ского полуострова, Ладожском, Онежском (Николаев, 1972а, б) и многих озёрах Карелии; встречен в Ботническом и Финском заливах Балтийского моря. Дальнейшие регионы обитания лимнокалануса отстоят далеко: это Каспийское море и ряд глубоких своеобразных Браславских озёр на северо-западе Белоруссии (Вежновец, 1984, 2006) (рис. 28).

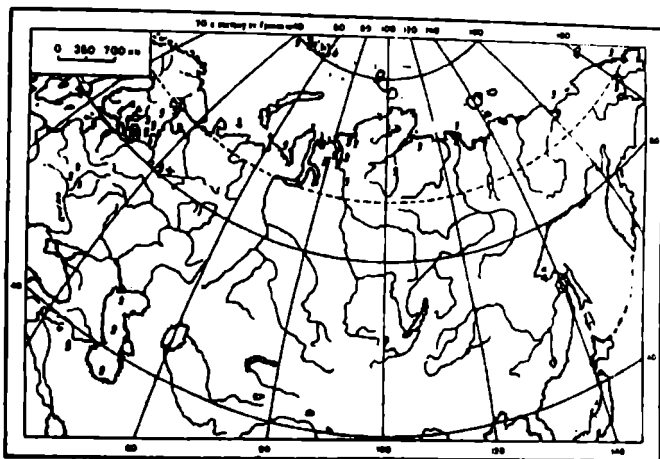


Рис. 28. Распространение *Limnocalanus macrurus* — «9» (по: Боруцкий и др., 1991). Добавлено: регион верховьев Днепра (Бориславские озёра; по: Вежновец, 1984); 9+ — оз. Бородаевское.

Наибольшие требования *L. macrurus* предъявляет к температуре воды; оптимум для рачка 10–12 °С; предельная температура 17 °С; вид характеризуется как холодноводный эвритерм. жизненный цикл которого проходит при температурах от 0 до 10–12 °С. Размножается рачок зимой подо льдом (Семенченко, Вежновец, 1981). Условия обитания лимнокалануса в Браславских озёрах хорошо изучены (Вежновец, 1984, 2006). Озёра характеризуются небольшими размерами (Южный Волос — длина 2.5 км, ширина около 0.48 км) и при этом значительной глубиной — до 40 м. Это озеро имеет холодный обширный гипolimнион. Вертикальное распределение лимнокалануса ограничивается сверху изотермой 10 °С. В середине лета она поднимается

до 15 м. Снизу экологическая ниша рачка ограничена падением содержания кислорода. Нижний порог обитания — 3 мгО₂/л.

В Каспийском море *Limnocalanus grimaldii* (= *L. macrurus*) — представитель арктической фауны (Мордухай-Болтовской, 1960). Он держится в глубинных слоях, ниже слоя температурного скачка. В Северном Каспии (район м. Сагандык и зал. Кара-Богаз) этот слой располагается на глубине 13–15 м; глубже температура составляет всего 10–8 °С (Ривьер, 1967). При штиле лимнокаланус не поднимается выше слоя температурного скачка, при сгонных явлениях у восточного берега и подъёме глубинных вод с температурой 7–9 °С лимнокаланус оказывается на поверхности (Ривьер, 1967; Липпер, 1972а, б).

Среди озёр Северо-Запада экологические особенности лимнокалануса изучены подробно в Онежском озере. Днём (в августе) рачки населяют гипо- и металинион, располагаясь на глубине 20–40 м, ночью перемещаются в мета-и эпилимнион, на глубину 15–5 м (Николаев, 1972а; 1975). Однако до 20% популяции не мигрируют и остаются в гипolimнионе (Николаев, Тьонг, 1972). *Limnocalanus macrurus* весной при 2–4 °С преобладает в отдельных акваториях Онежского озера (до 20% по численности и 63% по биомассе) и встречается до прибрежной зоны с температурой около 10 °С (Филимонова, Куликова, 1969).

Арктические элементы, заселившие озёра Северо-Запада ЕТР, а также Каспий, проникли в бассейн Волги при соединении бассейнов Балтийского, Белого морей посредством ледниковых запрудных озёр, расположенных на водоразделе этих морей (Берг, 1928; Яковлев, 1928). О существовании «Молого-Шекснинского» озера, образовавшегося в последнюю постледниковую эпоху и связывающего бассейны Волги и Северной Двины, писал Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1960). К реликтам ледниковой эпохи относил *L. macrurus* и В.М. Рылов (1930), рассматривая «южные» озёра, где он обитает, как реликтовые. К реликтам ледниковой эпохи относит *L. macrurus*, обитающий в Браславских озёрах, В.В. Вежновец (1984).

Наиболее подробно морфология и биология *Limnocalanus macrurus* изучена В.В. Вежновцом (1984) на озёрах Южный Волос и Дриваты. По строению и опушению ротовых конечностей можно предположить, что лимнокаланус способен как к захвату

крупных пищевых частиц, так и к некоторой фильтрации более мелких. Морфологически пресноводный *L. macrurus* (= *L. grimaldii* var. *macrurus*) не отличается от особей из Балтийского моря. В озёрах Беларуси численность лимнокалануса невелика; среднегодовая составляет 1–2 тыс. экз./м³, а к середине 1980-х она снизилась до 0.02–0.03 тыс. экз./м³. В.В. Вежновец (1984) изучил цикл развития рачка и его миграции. Основная часть популяции не поднимается выше термоклина, и её жизненное пространство — зона с температурой — 3–10 °С. *Limnocalanus* — вид моноциклический; продолжительность жизни поколения — около года. Размножается рачок подо льдом, и взрослые особи погибают. Стадии науплиуса делятся до апреля, в мае появляются первые копеподиты, с июля в гипolimнии преобладают взрослые особи. Известно, что лимнокаланус не носит яйцевых мешков, яйца выходят из яйцеводов и попадают в придонный слой воды.

В.А. Авинским (1982) была подробно изучена биология *L. macrurus* в Валдайском оз. Врево (максимальная гл. — 42 м). Термический режим озера характеризуется чётко выраженной летней стратификацией. В этом озере размножение также происходит зимой, в декабре–феврале. Плодовитость самок около 80 яиц, что значительно больше в мезотрофном оз. Врево, чем в олиготрофных озёрах, где она снижается до 15. Численность науплиев очень велика — до 15 тыс. экз./м³. К концу мая у молодых особей заканчивается метаморфоз, но половозрелыми они становятся только к ноябрю. Видимо, летом рачки находятся в диапаузе. После размножения взрослые особи отмирают. Первые науплиальные стадии развиваются долго (от 20 до 57 сут.), длительность развития копеподитных стадий значительно короче — 9–5 суток (Авинский, 1982).

Таким образом, как по литературным сведениям, так и по нашим данным, взрослые особи присутствуют летом в холодном придонном слое в состоянии паузы в развитии. Особи достигают максимальных размеров, но созревание их происходит уже осенью, в ноябре. Затем следует период размножения и отмирания взрослых рачков.

Изучаемое нами оз. Бородаевское, так же, как озёра Белоруссии, отличается большой глубиной (до 26 м), холодным гипо-

лимнионом 10–11 °С, занимающим большую часть толщи воды, высокой прозрачностью летом — 240 см, что характеризует озеро как олиготрофный водоём. Озеро населено разнообразным и обильным зоопланктоном, состоящим в пелагиали из теплолюбивого и холодноводного комплексов. К последнему из копепод относятся *L. macrurus*, а также *Cyclops abyssorum* и *C. kolensis*, размножающиеся в зимне-весенний период (Ривьер, 20056).

Бородаевское озеро расположено юго-восточнее оз. Белого, около 60° с.ш. и 38° в.д.; оно не связано судоходными водными путями с другими водоёмами. Озеро находится в пределах Вологодского Поозерья, границы которого проходят по каменистым возвышенностям. Здесь после последнего оледенения в межгрядовых понижениях образовались небольшие глубокие озёра. Их водосборные бассейны невелики, водообмен замедлен; они характеризуются отчётливой стратификацией, олиготрофией, в них сохраняются реликтовые виды арктического и субарктического происхождения (Воробьев, Усанова, 2005).

Холодолобивые реликты северного происхождения в оз. Сиверском и Бородаевском, к которым среди копепод относятся *L. macrurus* и *Cyclops*: *C. scutifer*, *C. abyssorum*, *C. kolensis*, при развитии придонной заморной зоны, особенно высоких летних температурах поверхностных слоёв и сужении экологической ниши будут снижать свою численность. Антропогенное эвтрофирование и различного рода загрязнения в регионе связаны с интенсивным посещением этих озёр, развитием туризма. Утратив арктические элементы своей фауны, экосистемы озер понесут ущерб, а озёра потеряют своеобразие как реликтовые.

Сем. Diaptomidae Sars, 1903

Род *Eudiaptomus* Klefer, 1932

В изучаемых водоёмах род *Eudiaptomus* представлен двумя видами: *E. gracilis* (Sars, 1863) и *E. graciloides* (Lilljeborg, 1888).

Экология и биология этих двух видов сходны, и очень пластичны. Диапомусы встречаются в крупных озёрах (Ладозском, Онежском), так и в мелких, изредка в мелководных. Оба вида переносят колебания температуры, pH и минерализации в очень больших пределах (Боруцкий и др., 1991).

Ни в одном из изученных нами водоёмов не отмечено одного цикла развития в течение года. Виды дицикличны, но пики численности возникают в разное время года. Циклы развития специфичны в каждом водоёме и в значительной степени изменяются в зависимости от колебаний среды. Оба вида могут образовывать заметные плотности при 1–3 °С в подлёдный период, размножаться в металимнионе (Рыбинское водохранилище), либо в состоянии половозрелой популяции населять всю толщу воды и не размножаться (оз. Плещеево). Состояние популяции в подлёдный период зависит от её изначальной плотности и структуры перед становлением льда (Ривьер, 1986, 1987).

В мелководных озёрах Волго-Верховья: Пено и Вселуг популяции *E. graciloides* резко различались по численности и структуре. В оз. Пено (гл. 2–3 м) зимой встречались лишь отдельные незрелые особи у дна в наиболее глубоких участках. В оз. Вселуг (гл. до 6 м) также зимой обнаружена популяция этого вида, в которой в равном количестве присутствовали самцы и самки; незрелых особей было в 3 раза меньше. Но популяция не размножалась; самки со сперматофорами и яйцевыми мешками отсутствовали.

В оз. Неро мелководном, эвтрофированном, с постоянными летними и зимними заморами у дна и во всей толще воды виды р. *Eudiaptomus* отсутствуют.

Многолетние исследования зимнего зоопланктона оз. Белого подтвердили присутствие *E. gracilis* в подлёдный период. Летом в оз. Белом отмечены оба вида, но преобладал *E. gracilis*. Встречаемость вида в июле 1987 г. составляла 64.3%, средняя численность — 11.6 тыс. экз./м³ и биомасса — 0.73 г/м³. В июне 2001 г. *E. gracilis* был сосредоточен в менее замутнённой северо-восточной части озера, где на 25% его акватории биомасса рачка составляла — 0.2–0.5 г/м³ (Ривьер, Литвинов, 2006). В подлёдный период в оз. Белом встречены взрослые особи *E. gracilis*, но численность их очень мала, не более 0.35 тыс. экз./м³. В некоторые годы рачки вообще не встречены в количественных пробах, а в качественных составляли всего 1% в общем составе зоопланктона. В мелководном оз. Кубенском в подлёдный период диаптомусы отсутствовали, как и ветвистоусые.

Известно, что в малых мелководных водоёмах популяции *Eudiaptomus* встречаются чрезвычайно редко (Боруцкий и др., 1991). Это подтверждается и нашими материалами. В эвтрофных водоёмах эпите rmического типа диаптомусы не находят экологической ниши, особенно в подлёдный период.

В мета-эпите rmическом оз. Зауломском (Северодвинская водная система, гл. 5.5 м) в подлёдный период *E. gracilis* присутствовал и был представлен полноценной популяцией, состоящей в основном из копеподитов всех возрастов (93%), самцов около 1% и размножающихся самок около 6%. Среди молоди встречены копеподиты III-й стадии, а также науплии до 4.2 тыс. экз./м³. Общая численность популяции *Eudiaptomus* составляла около 10 тыс. экз./м³ (кроме науплиев).

Имеются сведения по многочисленным незаморным озёрам Среднего Заволжья, что при температуре около 1–2 °С и присутствии кислорода популяции диаптомусов размножаются, и особи медленно растут всю зиму. После вскрытия водоёма популяция оказывается представленной взрослыми особями, которые ранней весной приступают к размножению (Салахутдинов, 2003). В оз. Зауломском в конце зимнего периода цветность воды была 35–40 °С, прозрачность 220 см, содержание кислорода у дна не падало ниже 3.2 г/л, а придонная температура составляла 1.5 °С. Такие условия среды, видимо, оптимальны для успешного размножения и развития популяции *E. gracilis* подо льдом, как это отмечено для озёр Заволжья.

Среда глубоких, стратифицированных (метагипотермических озёр) наиболее отвечает требованиям развития рачкового зоопланктона благодаря обилию экологических ниш. Однако, в глубоководном плёсе оз. Селигер (гл. 15 м) зимой при температуре глубже 20 м — 2.0–3.7 °С и отсутствии заморов у дна (содержании O₂ — 8.7–5.1 мг/л) *Eudiaptomus* не был обнаружен. В планктоне доминировали коловратки в поверхностном слое (16.5 тыс. экз./м³), из ракообразных встречены *C. kolensis* — 0.1 тыс. экз./м³ и *Bosmina longirostris* — 0.1 тыс. экз./м³ у самого дна. Отсутствие диаптомусов, вероятнее всего, связано с недостаточным пищевым субстратом. Бактериальные процессы (образование и окисление CH₄) не были выявлены; наблюдалось лишь слабое увеличение взвешенного вещества у нижней кром-

ки льда. Малое количество взвеси показывает и высокая прозрачность в акватории исследований — 340–400 см.

В оз. Бородавском, наименее антропогенно нарушенном из всех изученных озёр, встречен *E. graciloides*. Вид обычен как в летнем, так и в зимнем сообществе. В конце марта 1983 г. популяция была представлена взрослыми особями вблизи дна (23.7 тыс. экз./м³); копеподитов было всего 0.7 тыс. экз./м³. Температура в горизонте обитания была около 2 °С, содержание кислорода — около 7 мг/л. Размер взрослых самок *E. graciloides* от 1.35 до 1.5 мм; 48% самок имели яйцевые мешки; средняя плодовитость была невелика около 7 яиц (132 яйца на 20 яйцевых мешков). В скоплении рачков на глубине 16–19 м обнаружены их науплии размером 0.35–0.42 мм в количестве 2.3 тыс. экз./м³. Копеподиты представляли собой особей IV–V-го возраста размером 1.3–1.35 мм, молодых самок.

В начале марта 1993 г. популяция была менее плотной, всего до 8.4 тыс. экз./м³ и располагалась в горизонте 7–10 м из-за замора в придонных слоях глубже 10 м. В зоне обитания диаптомусов температура — 3.6–4.0 °С, а количество кислорода всего около 2.5 мг/л. Здесь популяция состояла из зрелых самок — 25%, самцов — 60% и самок с яйцевыми мешками — 15%. Копеподиты встречены единичными экземплярами. Самцы и самки были распределены в толще воды по-разному:

Горизонт, м	♂	♀	♀ с яйцами	Общее число особей
4	0	1	0	1
5	1	0	0	1
6	0	0	0	0
7	12	5	3	20
8	16	2	1	19
9	20	20	1	41
10	4	4	2	10
11	8	0	2	10
12	0	0	1	1
13	0	0	3	3

Примечание. Объём пробы — 5 л.

Из приведённых данных видно, что самцов во всей популяции было 69.2%, самок без яйцевых мешков 21.9%, с яйцами — 8.9%. Такое состояние популяции, где доминируют самцы, ха-

рактерно для начала периода размножения. Видимо, развитие популяции в зимних условиях происходит относительно медленно и не пропорционально даже в одни и те же временные периоды. В марте 1983 г. яйценосных самок было почти 50%, самцы были единичны, но присутствовали молодые особи. В те же сроки в 1993 г. преобладали самцы и молодые самки, самок с яйцевыми мешками было около 9%.

Науплии населяли всю толщу воды от 1 до 9 м; с 9 м и до дна (13 м) молодь диаптомусов встречалась единичными экземплярами в связи с отсутствием кислорода. Пребывание единичных особей яйценосных самок в придонных слоях, видимо, кратковременно, затем они мигрируют в зону обитания. По нашим многочисленным наблюдениям (Ривьер, 1982, 1986) науплии обычно поднимаются в более верхние слои. В марте 1993 г. популяция *E. graciloides* была зрелой, отдельные незрелые особи встречены глубже 9 м. Размеры взрослых самок были 1.25–1.32 мм; самцов — 1.05–1.1 мм.

Таким образом, из результатов этих двух серий наблюдений в оз. Бородаевском в марте популяция *E. graciloides* активно размножалась. Это были обычные зимы с толщиной льда 48–62 см, прозрачностью 520–500 см, прогревом в слое обитания 2–4 °C и содержанием кислорода 7–2.5 мг/л. Однако рост молоди, видимо, происходит очень медленно; младших копеподитов не обнаружено. Науплии встречены в более верхних слоях, чем размножающиеся особи. В связи с активными микробиологическими процессами в 1993 г. популяция диаптомусов была значительно менее плотной. В слое максимальной численности — всего 8.4 тыс. экз./м³, тогда как в 1983 г. в те же сроки наблюдений особей *E. graciloides* в слое скопления было около 24 тыс. экз./м³. Это, несомненно, связано с напряжённым кислородным режимом в марте 1993 г. Можно предположить, что вид более чувствителен к содержанию O₂, чем, например, криофильные циклопы, обитающие в этом озере (*C. kolensis*, *C. abyssorum*) и расселяющиеся до дна.

Последние зимние исследования оз. Бородаевского произведены в аномально тёплую зиму 2008–2009 гг. с поздним (в конце декабря) и неустойчивым ледоставом с толщиной льда в середине февраля всего 30 см, но обычной прозрачностью — 500 см. В та-

ких условиях прогрев толщи воды был низким — 1–1.5 °C до дна, содержание кислорода колебалось с поверхности и до 10 м с 15 до 5 мг/л. Зоопланктон был необычайно беден количественно. Максимальная плотность *E. graciloides* отмечена на глубине 12 м — 5.4 тыс. экз./м³. Однако вид входил в группу доминантов и составлял 23.5% среди всех встреченных зоопланктеров. Популяция состояла в основном из незрелых самок без яиц и прикрепленных сперматофоров — 75%, самок с прикрепленными сперматофорами — 5%, самок с яйцами — 5%, самцов — 5% и копепоидов — 10%. На глубине 12 м в скоплении *E. graciloides* самок с яйцами было 26.3%, самцов — 23%, что характеризует популяцию как активно размножающуюся. Размер взрослых (яйценосных) самок 1.3–1.42 мм; самцов 1.01–0.9 мм. Плодовитость сохранялась — около 7–11 яиц в яйцевом мешке.

Большое количество диаптомусов было поймано большими сетями. При секционном лове 5–0, 10–0 и 15–0 м доля диаптомусов среди особей всех видов сообщества составляла в горизонте 5–0 м — 1.3% (♀); в горизонте 10–0 — 12.1% (♀), 2.3% — ♂ и 0.6% — копепоиды. Во всей толще воды (15–0 м) популяция выглядела иначе: самки — 23.6%, самцы — 7.6%; копепоидов всего 1%.

В пробе 15–0 м, когда обловлено всё сообщество толщи воды, популяция только *E. graciloides* была представлена: половозрелые самки (l_t = 1.42–1.25 мм) без яиц и сперматофоров — 79.5%, самцы (l_t = 0.9–1.05 мм) — 4.5%; самки (l = 1.25 мм) с прикрепленными сперматофорами — 3%, самки с яйцами (l_t = 1.40–1.45 мм) — 3%, копепоидов (l_t = 1.05–1.1 мм) — 10%.

Размножение *E. graciloides* даже при температуре 1.2–1.5 °C происходило, хотя и с малой интенсивностью. Популяция была представлена в основном зрелыми самками (почти 80%), но размножалось только 6% особей.

Можно предположить, что аномальные условия зимы 2009 г. — позднее становление льда, особенно низкие температуры (1.2–1.5 °C) у дна не были благоприятны для популяции даже такого эвритермного вида как *E. graciloides*. В 1983 и 1993 гг. самки с яйцевыми мешками составляли 48 и 9%.

Таким образом, популяция *E. graciloides* в оз. Бородавском до самого последнего времени продолжает существовать и, как

обычно, размножается в зимних условиях, при дефиците кислорода и сильном выхолаживании водной толщи. Однако эти неблагоприятные факторы сказываются на численности вида, которая уменьшилась за период исследований озера в несколько раз.

Наблюдение за популяцией *E. graciloides* в оз. Бородаевском было продолжено в период летней стагнации в последних числах июля 2005 и 2007 гг. 27–28 июля 2005 г. прозрачность была 240 см, температура поверхности воды — 24 °С, термоклин был в горизонте 4–6 м; глубже 10 м располагался мощный гипolimнион с температурой 11.4–9.7 °С, занимающий почти половину толщи воды. Содержание кислорода в нём было на грани замора — 2.5–1.1 мг/л. *E. graciloides* был представлен немногочисленной популяцией, располагающейся в области эпи- и металимниона с численностью 9.6–5.4 тыс. экз./м³; копепоиды встречены единичными экземплярами. Обнаружены самцы, самки с прикрепленными сперматофорами и яйцами; самцов — 63.4%, самок — 36.6%, из них с яйцами и сперматофорами — 26.7%; максимальная плодовитость — 9 яиц; максимальный размер самки — 1.32 мм.

В 2007 г. 30 июля при меньшем прогреве поверхности 19.8–19.3 °С и температуре в гипolimнионе, с 8 м — 12.2–9.5 °С, а также сходном кислородном режиме — 12.2 у поверхности и 1.9 мг/л на глубине 10 м популяция *E. graciloides* была малочисленной. На 6 м обнаружено 2.2 тыс. экз./м³; количество копепоидов на 3 м — 0.8 тыс. экз./м³. Во всём сообществе роль *E. graciloides* была всего 2.15% (по сравнению с зимним периодом 2009 г. — 23.5%). По этим показателям можно предполагать большую холодолюбивость вида, как это подтверждается и другими исследователями (Остапеня и др., 1969). На глубине 6 м, где численность популяции была максимальной (2.2 тыс. экз./м³), преобладали самки — 82%, самцов — значительно меньше — 18%. Все самки имели яйца, либо сперматофоры. Преобладание самок в популяции копепоидов обычно характерно для конца периода размножения. Максимальный размер самок 1.3 мм. Встреченные копепоиды (0.2–0.4 тыс. экз./м³) имели 8 сегментов при длине тела 1.1 мм. Более младшие копепоиды — 0.65 мм длиной были также малочисленны — 0.5 тыс. экз./м³.

Приведённые материалы показывают, что *E. graciloides* имеет в оз. Бородаевском два цикла размножения: зимний и летний. Однако летом популяция рачка малочисленна, и роль его в сообществе на порядок ниже, как и плотность, чем в подлёдный период.

Озеро Сиверское наиболее изученный нами водоём, как в зимне-весенние периоды (1983, 1985, 1993 гг.), так и во время летней стагнации (1973–74, 1976–77, 1982, 1987, 1991 и 2005 гг.). Произведены также 2 суточные станции в области котловины.

В озере обитают два вида диаптомусов: *E. gracilis* и *E. graciloides*; численность последнего составляет 20–30% от количества *E. gracilis*. Особи *E. gracilis* впервые обнаружены в июле 1976 г. Немногочисленные взрослые рачки (2.4 тыс. экз./м³) были найдены в пробе на горизонте 10 м; подрастающая молодь — копепоиды III–IV-й стадий (1.3 тыс. экз./м³) держались у поверхности при температуре 20.4 °C.

В начале августа 1977 г. популяции *Eudiaptomus* были значительно плотнее. Взрослые особи даже в середине дня держались (6.2, 15.0 и 11.0 тыс. экз./м³) в эпилимнионе в горизонтах 0, 2 и 4 м; здесь же были сосредоточены копепоиды: 25.0, 25.0 и 10.0 тыс. экз./м³ (табл. 7.6).

Температура в эпилимнионе была наиболее высокой за все сроки наблюдений: 20.4–25.2 °C; содержание кислорода — 10.2–9.3 мг/л. Глубже 9 м и до 20 м — дна, кислород практически отсутствовал — 1.2–0.2 мг/л. Из приведённых данных (табл. 5.16) видно, что расселение *Eudiaptomus* в толще воды более связано с дефицитом кислорода, чем с температурой.

Многочисленные копепоиды *Eudiaptomus*, обнаруженные в конце лета 1977 г., представляют собой молодое поколение, появившееся после раннелетнего периода размножения.

В течение круглосуточных наблюдений (8–9 августа 1977 г.) оба вида *Eudiaptomus* были сосредоточены в эпилимнионе, на глубине 0–4 м (табл. 7.6). В металимнионе, на 6 м численность уменьшалась в несколько раз. Можно заметить только некоторые небольшие перемещения рачков в эпилимнионе. Взрослые особи в 12, 15 часов, в период максимальной освещённости уходят от самой поверхности: их больше в 2 раза на глубине 2–4 м. Копепоиды же в популяции были в 2–3 раза

¹ Ввиду большого объёма работ учитывалась общая численность двух видов.

многочисленнее, чем взрослые особи. Они сохраняли высокую, устойчивую численность в пределах всего эпилимниона и в ночные, и в дневные часы. На глубине 9 м, где температура колебалась от 12.4 до 13.8 °С, диаптомусы практически отсутствовали. В период наблюдений стояла устойчивая штилевая погода, о чём свидетельствуют незначительные колебания температуры у поверхности и на глубине 9 м (табл. 7.6). Никакого перемешивания водной толщи не замечено.

Следует отметить, что *Eudiaptomus* образовывал основную биомассу (г/м³) среди копепод в эпилимнионе в течение всех сроков суточных наблюдений:

Глубина, м	Время, час.									
	9.00	12.00	15.00	18.00	21.00	24.00	3.00	6.00	9.00	12.00
0	-	0.78	1.2	1.24	2.4	1.37	1.23	0.46	1.18	0.78
2	0.9	0.50	0.96	1.7	-	0.31	1.32	1.91	0.78	0.50
4	1.1	0.36	2.15	2.4	2.05	1.19	3.29	0.7	0.73	0.36
В, г/м ³	2.0	1.64	4.31	5.5	4.45	2.87	5.89	3.07	2.69	1.64

Подобные биомассы (до 5–6 г/м³) одного вида в пределах эпилимниона, в горизонте 0–4 м — большие величины для мезотрофного стратифицированного озера, каким является Сиверское. Второй по значимости вид — *Cyclops scutifer* был сосредоточен в более узком горизонте, около 6 м, где биомасса вида колебалась в пределах 0.87–2.9 г/м³, составляя в среднем 2 г/м³.

В конце периода стагнации в августе 1977 г. в оз. Сиверском сложилась напряжённая ситуация, связанная с перегревом верхних слоёв до 25 °С и отсутствием кислорода глубже 9 м. Весь зоопланктон был сосредоточен в верхних 6 м, а остальная толща воды оказалась безжизненной (Ривьер, 1982, 1988). В такой ситуации ясно прослеживаются экологические предпочтения видов в связи с их биологией, которые позволяют им разойтись в пространстве, очень ограниченном сложившимися условиями: экстремально высокими температурами и низким содержанием кислорода. Диаптомусы, как более оксифильные ракообразные, расселились в прогретом верхнем слое, тогда как *C. scutifer*, как холодолюбивый вид сосредоточился в узком горизонте на верхнем пределе своих термических предпочтений, но как все циклопы, более устойчивый к дефициту кислорода, переносил его содержание ниже 5 мг/л.

Таблица 7.6. Вертикальное распределение *Eudiarctomys* (тыс. экз./м³) в течение суток 8-9 августа 1977 г. в оз. Сиверском

Горизонт, м	Время, час.											
	9.00		12.00		15.00		18.00		21.00		24.00	
	1*	2*	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0	0	0	6.2	25.0	10.0	32.0	13.75	35.0	18.75	33.75	15.0	22.5
2	7.5	15.0	15.0	25.0	6.25	21.25	12.5	28.75	-	16.25	16.25	16.25
4	7.5	15.0	11.0	10.0	21.25	11.25	33.75	16.25	18.7	15.0	10.0	13.75
6	0.6	0.4	0	3.75	2.3	2.5	0	0	8.7	6.25	1.25	1.25
9	0	0.1	0	0	0.2	0.1	0	0.1	0	0	0.2	0
12	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Горизонт, м	0	9	0	9	0	9	0	9	0	9	0	9
Температура, °С	24.0	13.6	25.0	13.2	25.2	13.2	24.7	13.8	24.7	13.4	24.6	13.2

Обозначения: 1* — взрослые особи, 2* — копейдиги.

Размер взрослых самок *E. gracilis* в августе 1977 г. колебался от 1.15 до 1.5 мм; составляя в среднем 1.35 мм ($n = 17$); размер копеподитов II–III-го возрастов составлял 0.6–0.85 мм; встречались копеподиты IV-го возраста размером 0.85–0.9 мм ($n = 25$).

20–22 июля 1987 г. ситуация на озере резко отличалась от наблюдаемой в 1977 г. Температура у поверхности была всего 14.6–14.8 °С. Термоклин практически не был выражен; глубже 10 м и до дна (22 м) температура постепенно снижалась от 11 до 7.8 °С. Содержание O_2 у поверхности — 12.5 мг/л; с 5 до 14 м величины O_2 колебались от 5.8 до 3.5 мг/л. (табл. 5.19). Обнаружены оба вида, наиболее многочисленным был *E. gracilis*, средняя численность которого для всей толщи воды составляла 6.4 тыс. экз./м³. В период исследований в 1987 г. произведены горизонтальные сборы в точках с глубиной 7, 10, 15 и 21 м (котловина озера).

На станции с глубиной 7 м в горизонте 1–3 м преобладали копеподиты — 16.75 тыс. экз./м³; зрелых самок было — 8.4 тыс. экз./м³, самцы не обнаружены. Ближе ко дну (4–6 м) копеподиты практически отсутствовали (1.2 тыс. экз./м³); более было взрослых особей: самцов (0.5 тыс. экз./м³) и самок (3.7 тыс. экз./м³). На станции с глубиной 10 м картина распределения была сходной: копеподиты были сосредоточены в поверхностном слое, взрослые особи — ближе ко дну; их было несколько больше, чем на глубине 7 м. Самцов было 1.3 тыс. экз./м³, зрелых самок — 6.6 тыс. экз./м³, самок с яйцами — 1.65 тыс. экз./м³.

Распределение *E. gracilis* (тыс. экз./м³) на свале котловины и в самой котловине значительно отличалось от расселения в прибрежной зоне. На станции с глубиной 15 м было взято пять горизонтов:

Горизонт, м	1+2+3	4+5+6	7+8+9	10+11+12	13+14
Температура, °С	14.6-14.4	14.4	14.4-14.2	13.0-10.6	9.6-8.4
Кислород, O_2 мг/л	12.0	5.7	5.2-4.0	3.8-3.1	3.5-2.7
Копеподиты	2.5	4.1	0	0	0
Самцы	3.3	0.8	3.3	0.85	0
Самки	28.0	8.2	14.95	10.73	1.6
Самки с яйцевыми мешками	0.5	0	1.65	0	0

В период наблюдений в популяции *E. gracilis* преобладали зрелые особи, хотя самцов и самок со зрелыми яйцами было

значительно меньше: популяция только приступила к размножению. Следует отметить, что ниже 13 м при температуре 8–10 °С и содержании кислорода около 3 мг/л рачки практически отсутствовали.

В период наблюдений в 1987 г. встречен *E. graciloides*. Рачки отсутствовали в верхнем горизонте (1–3 м), а наибольшую численность имели на 12–13 и 16–17 м, где были отмечены зрелые самцы — 0.2 тыс. экз./м³ и зрелые самки без яиц — 6.25 тыс. экз./м³; отдельные самки — встречены вблизи дна (табл. 7.7).

Таблица 7.7. Распределение факторов среды и отдельных возрастных групп и популяций *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* (тыс. экз./м³) в котловине (гл. 22 м) оз. Сиверского 22 июля 1987 г.

Показатели	Горизонт, м								
	1+2+3	4+5	6+7	8+9	10+11	12+13	14+15	16+17	18+20
Температура, °С	14.8	14.6-14.4	14.4	14.2-13.4	11.4-11.0	10.6-9.6	8.6-8.2	8.2-8.0	8.0
Кислород, O ₂ , мг/л	12.4-12.0	6-5.7	-	-	3.8	-	2.7	-	1.8-1.3
Копеподиты	<u>6.6*</u> 0.3	<u>2.5</u> 0	<u>0</u> 0	<u>2.5</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0
♂	<u>4.95</u> 0	<u>15.0</u> 0.5	<u>3.5</u> 1.0	<u>2.5</u> 0	<u>0.2</u> 0	<u>0.2</u> 0.2	<u>0</u> 0.2	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0
♀	<u>16.5</u> 0	<u>45.0</u> 1.5	<u>8.5</u> 2.5	<u>11.25</u> 0	<u>7.5</u> 0	<u>2.5</u> 5.0	<u>0</u> 1.25	<u>0</u> 6.25	<u>0</u> 0.5
♀ с прикрепленными яйцами	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0.2</u> 0	<u>0.4</u> 0	<u>0</u> 0	<u>2.5</u> 0	<u>0</u> 0	<u>0</u> 0.2	<u>0</u> 0

Примечание. * — над чертой численность *E. gracilis*, под чертой — *E. graciloides*.

Распределение *E. gracilis* и *E. graciloides* в толще воды в самой котловине представлено в таблице 7.7. Наибольшую плотность *E. gracilis* имел в горизонте 4–5 м при температуре 14.5 °С и содержании кислорода около 6 мг/л. Популяция первого вида была представлена в основном взрослыми особями; самцов на всех горизонтах было меньше, чем самок; размножение только началось. Самки с яйцевыми мешками встречены единичными экземплярами. Плотность популяции второго вида

была почти на порядок ниже, чем первого, максимальная численность отмечена в более глубоких слоях, где *E. gracilis* уже не встречался. Так, на горизонте 16–17 м температура была около 8 °С, содержание O₂ ниже 2.7 мг/л. Недостаточность материала по *E. graciloides* (в связи с малой численностью вида) не позволяет определённо судить об особенностях его распределения. Однако на станциях с глубиной 10 м, 15 м и 20 м рачков было несколько больше в нижних слоях толщи воды, тогда как *E. gracilis* определённо и в различающихся ситуациях (1977 и 1987 гг.) оказался приуроченным к верхним слоям.

По этим материалам (котловина, гл. 22 м) была произведена попытка оценки интенсивности размножения (копуляции) *E. gracilis*, согласно структуре половой её части: количеству (в %) самцов, самок, самок с прикрепленными сперматофорами и с яйцевыми мешками на горизонтах, где численность диаптомусов максимальна:

Горизонт, м	1+2+3	4+5	6+7	8+9	10+11	12+13
Самцы	37.5	30.3	29.0	22.0	4.8	5.0
Самки	53.3	66.7	71.0	66.5	47.6	71.0
Самки со сперматофорами	3.0	0	0	0	0	0
Самки с яйцевым мешком	6.2	3	0	11.5	47.6	24.0

Из приведённых цифр очевидно, что самцы и молодые самки приурочены к верхним горизонтам, тогда как относительная доля самок с яйцевыми мешками возрастает в более глубоких слоях. Это подтверждает некоторые наблюдения за размножением *C. scutifer*, в популяции которого относительная доля самок с яйцевыми мешками возрастала с глубиной (Ривьер, 1982, 1987).

Был проделан аналогичный анализ структуры популяции (в %) *E. graciloides* (котловина, гл. 22 м):

Горизонт, м	1+2+3	4+5	6+7	12+13	14+15
Самцы	29.0	28.6	28.6	20.0	16.6
Самки	62.5	57.0	71.4	80.0	83.4
Самки со сперматофорами	12.5	0	0	0	0
Самки с яйцевым мешком	8.5	14.4	0	0	0

Оказалось, что популяции обоих видов были сходны по структуре: преобладали молодые зрелые самки; самцов было

приблизительно одинаково *E. gracilis* в среднем — 21.4%; *E. graciloides* — 22.5%. Замечены некоторые отличия — у последнего вида более ранняя стадия процесса размножения: больше самок с прикрепленными сперматофорами и меньше с яйцевыми мешками. Это, видимо, связано с глубинным распределением *E. graciloides*, где популяция обитает при более низких температурах — 10.6–8.2 °C, тогда как основная масса *E. gracilis* держится при температуре около 14 °C (табл. 7.7).

Аналогичные исследования обеих популяций *Eudiaptomus* были продолжены 20–22 июля 1991 г. Сборы производились на 4-х станциях с глубиной 5, 10, 18 и 22 м. Температура воды на ст. 1 — 19.5–19.4 °C, на ст. 2 такая температура сохранялась до 7 м, у дна было 11.7 °C; на ст. 3 эпилимнион занимал верхние 8 м, металимнион располагался в горизонте 8–9 м, в гиполимнионе было — 11.5–10 °C. Кислородный режим был благоприятен, замор наблюдался на ст. 2 у дна — 2.0 мг/л, на ст. 3 глубже 12 м было 3–0.6 мг/л. В котловине озера эпилимнион (20.1–19.7 °C) занимал верхние 7 м, металимнион располагался в горизонте 8–9 м, а ниже в гиполимнионе температура колебалась от 12 до 8.4 °C, а кислород с 3.2 до 0.8 мг/л (табл. 5.22; 7.8). На всех станциях был обнаружен лишь *Eudiaptomus gracilis* как взрослые особи, так и младшие копеподиты ($l = 0.5–0.7$ мм). Рачки населяли эпи- и металимнион; глубже 12 м как на ст. 3, так и в котловине, численность их сокращалась на порядок и более.

В горизонтальном направлении от берега к котловине (от 5 м глубины до 10 м) количество рачков возрастало, особенно взрослых особей. Расчёт велся в среднем для всей толши воды, поэтому над глубинами 18 и 22 м средняя величина несколько ниже, т.к. глубже 10–12 м численность рачков снижается до 0.3–0.8 тыс. экз./м³ или они исчезают в котловине на глубине 10–17 м из-за дефицита кислорода. В прибрежной зоне (до 5 м) во всей толще воды преобладали молодые особи (тыс. экз./м³):

Глубина станции, м	<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	<i>E. gracilis</i>
5	1.82	0.23
10	5.45	6.0
18	3.0	3.51
22	2.8	2.73

Вся популяция *E. gracilis* хорошо разделялась на молодь и взрослых особей. Копеподиты были представлены разновеликой подростковой молодью от 0.4 до 1.0 мм, II–IV возраста ($n = 25$), причём молоди IV возраста было около 24%. По наличию разновозрастной молоди можно судить о длительности (до момента наблюдений) процесса размножения. Структура взрослой части популяции изучалась на каждом горизонте (табл. 7.8) всех станций.

Таблица 7.8. Структура половозрелой части популяции *Eudiaptomus gracilis* (в %) в оз. Сиверском 20 июля 1991 г.

Станция, горизонт, м	T °C	O ₂ , мг/л	♂	♀	♀ со сперматофорами	♀ с яйцевыми мешками
Ст. 1						
0+1+2 м	19.5	10.4	86.6	10.0	1.7	1.7
3+4+5	19.4	10.0	65	20	5	10
Ст. 2						
0+1	19.5	10.4	73.2	19.2	3.8	3.8
2+3	19.0	10.0	88.2	3.9	3.9	4.0
4+5	19.1	10.0	74.2	9.2	9.2	7.4
6+7	19.1	9.6	64.2	14.3	4.8	16.7
8+9	17.6	9.6+3.4	39.1	21.7	8.7	30.5
10	11.7	2.0	0	50	0	50
Ст. 3						
0+1	21.5	10	18.2	40.9	4.5	36.4
2+3	21.0	9.6	70.0	18.0	4.0	8.0
4+5	21.0	9.6	53.6	17.8	7.2	21.4
6+7	21.0	9.5	67.7	9.7	6.5	16.1
8+9	20.5-12.5	8.6	54.8	22.5	3.2	19.5
10+11	17.0-11.5	7.45	25.0	75.0	0	0
12+13	10.2	3.3	75.0	25.0	0	0
14+15	10.0	2.8-1.8	50.0	25.0	0	25.0
16+17	-	-	25.0	75.0	0	0
Ст. 4						
0+1	20.1	10.4	37.5	42.5	7.5	12.5
2+3	20.1	10.2	72.5	17.5	5.0	5.0
4+5	20.0	10.0	71.0	18.3	0	10.7
6+7	19.7	9.5	69.0	23.0	0	8.0
8+9	18.3-16.0	8.8-3.6	64.0	22.0	0	14.0
10+11	11.5	3.05	60.0	33.0	0	7.0
12+14	9.5	2.3	20.0	67.0	0	13.0
15+17	9.1	1.8	30.0	50.0	0	20.0
18+20	8.6	0.8	68.0	18.0	0	14.0

С большой определённостью можно констатировать, что в популяции, населяющей всю толщу воды озера, преобладают

самцы, по всей акватории во всех горизонтах (за исключением 6 случаев из 26). Численность самцов колеблется в поверхностном или придонном горизонте; в толще воды они составляют от 88 до 54% от взрослой части популяции. Остальная часть — самки представлены тремя группами: зрелыми особями, самками с прикрепленными сперматофорами и яйцевым мешком. Менее всего было самок с прикрепленными сперматофорами, что свидетельствует о том, что это кратковременное состояние, сперматофоры отваливаются быстрее, чем происходит вылупление науплиев из яйцевого мешка. Заметна некоторая тенденция: в районе котловины самок с прикрепленными сперматофорами нет глубже 8–9 м над глубиной 18 м и глубже 3 м над котловиной, тогда как на прибрежной станции и на склоне котловины (гл. 5, 10 м) количество самок со сперматофорами достигает 5–9%. Судя по наибольшей численности рачков в зоне с глубиной 10 м (6.0 тыс. экз./м³) и максимальному числу копулирующих особей, акватория склона русла наиболее удовлетворяет потребностям размножающейся популяции *E. gracilis*. Возрастающее в придонном слое число яйценосных самок, обычное для копепод, наблюдалось в акватории с глубиной 5–10 м. Глубже, на 16 и 20 м (станции 3, 4) такой тенденции не наблюдалось из-за замора в придонных слоях (табл. 7.8).

В оз. Плещеево популяция *Eudiaptomus graciloides* составляет основу рачкового зоопланктона, присутствует в озере круглогодично. Гидрохимическая характеристика озера и её изменения представлены в разделе 5.4. Следует вспомнить, что из всех изученных озёр, Плещеево обладает максимальной прозрачностью, резко сокращающейся в летний период: от 9 м зимой до 5 м — летом, благодаря обильному бактерио-, фито- и зоопланктону, развивающемуся в период открытой воды.

Водорослевый планктон в оз. Плещеево зимой значительно богаче, чем, например, в те же сроки в Рыбинском водохранилище. Так, в марте в оз. Плещеево фитопланктон с преобладанием *Asterionella* в толще воды (гл. 23 м) составляет от 40 до 10 мг/м³, тогда как в эти же сроки в Рыбинском водохранилище всего 5 мг/м³ (Генкал, Баллонов, 1983; Пырина, 1985). Цветность, как известно, в озере наименьшая из всех изученных водоёмов и колеблется в профундали от 6 до 27 °C; минимальные

значения — зимой, максимальные — весной и осенью, в результате притока поверхностных вод (Экосистема оз. Плещеево, 1989). Это способствует проникновению света.

Eudiaptomus graciloides в оз. Плещеево испытывает значительные количественные колебания по годам и в течение года. Летом средние величин *E. graciloides* (май–октябрь) для толщи воды в центральной части составляли (по: В.Н. Столбунова, 2006):

Годы	1980	1983	1984	1985	1989	1990	1991	1996
N, тыс. экз./м ³	14.0	22.2	42.2	18.7	10.2	11.0	12.8	4.0
B, г/м ³	0.51	1.17	1.73	0.59	0.60	0.52	0.44	0.26

Естественно, что приведённые цифры не полностью отражают происходящие продукционные процессы в водоёме, а связаны со сроками сбора. Однако, максимум функционирующего фитопланктона (хлорофилла «а» — по: Пырина, 1995; Минеева, 2003), а также наибольшие биомассы «пастбищного» зоопланктона наблюдались в оз. Плещеево в 1983–1985 гг. Максимальные величины зоопланктона в эти же годы наблюдались и в Рыбинском водохранилище, находящемся в одной климатической зоне с оз. Плещеево (Ривьер, 2007а).

Многолетними наблюдениями за вертикальным распределением *E. graciloides* в толще воды не выявлены какие-либо существенные различия по сезонам. В период летней стагнации *E. graciloides* и его копеподиты населяют толщу воды от поверхности до дна, не реагируют на термоклин и оксиклин. Но всё же выше гипolimниона, в слое 2–12 м при содержании O₂ до 6 мг/л численность рачков в несколько раз выше (Столбунова, 2006).

Более подробно вертикальное и горизонтальное распределение *E. graciloides* изучено в период зимней стагнации в 1980, 1982 и 1990 гг. *E. graciloides* был доминирующей формой в январе–марте как в котловине озера, так и на склонах, но наибольшие скопления образовывал на свале котловины на глубинах 8, 6, 4 м. В марте 1980 г. рачки образовали скопление до 39 тыс. экз./м³ на глубине 5 м. В марте 1982 г. в придонном слое на склоне (гл. 12 м) их численность достигала 20 тыс. экз./м³, а в январе 1990 г. 22.0–37.6 тыс. экз./м³ на 6–4 м. Средние зимние биомассы зоопланктона и биомасса *E. graciloides* составляли:

1980 г. — 0.86 и 0.76 г/м³, в 1982 г. — 0.54 и 0.48; в 1990 г. — 0.56 и 0.54 г/м³. Таким образом, зимой биомасса зоопланктона оз. Плещеево относительно велика, а основную долю (88–96%) образует *E. graciloides*.

В течение подлёдного периода (март 1980 г.) популяция *E. graciloides* состояла практически из одних взрослых особей, но размножение шло не интенсивно; самок с яйцами не обнаружено, с прикрепленными сперматофорами их меньшинство, всего 10%; самцов — 44%, самок — 30% и 16% копепоидитов IV-го возраста. Размер взрослых самок от 1.4 до 1.07, в среднем 1.11 мм; самцов от 1.25 до 1.0, в среднем — 1.05; копепоидитов — в среднем 0.915 мм. В 1982 г. (в конце марта) популяция оказалась более зрелой, копепоидиты не были обнаружены; самцы преобладали — 54.5%, самок было — 45.5%; самок с яйцевым мешком или сперматофорами не обнаружено. Размер самых крупных самок достигал 1.4 мм; самцов — 1.24 мм. Максимальная биомасса отмечена в горизонте 10–11 м в районе котловины и составляла 0.91 г/м³ из общей биомассы — 1.05 г/м³.

В январе 1990 г. на разрезе от побережья (гл. 5 м) до открытой части (гл. 10, 15 м) структура популяции *E. graciloides* не была прослежена. Наибольшие скопления рачков отмечены на периферии — 37.6 тыс. экз./м³ и биомасса 1.69 г/м³ из общей 1.71 г/м³. На горизонте 7–8 м (гл. 15 м) отмечено скопление 21.8 тыс. экз./м³ с биомассой 1.42 г/м³; общая биомасса — 1.43 г/м³. На станции с глубиной 20 м *Eudiaptomus* населял слой от 5 м и до дна, где его количество достигало 9.6 тыс. экз./м³ и биомассы 0.62 г/м³, составляя в общем основную часть (91%) всей биомассы зоопланктона.

Популяция *Eudiaptomus* в оз. Плещеево в период летней стагнации при обычном прогреве поверхностных слоёв до 20–22 °С (июль 1984 г., по: Столбунова, 2006) располагалась в эпилимнионе и в верхних слоях металимниона. Ниже численность резко падала. Копепоидиты были распределены аналогично взрослым особям; в своём поведении они не проявляли особенностей.

При рассмотрении структуры всего сообщества оз. Плещеево в начале августа 2008 г. были произведены ловы большой сетью (d = 48 см, газ № 76) для получения массового

материала на горизонтах 5–0 м — прибрежная зона; 10–0 м — склон котловины и 15–0 м — котловина (без придонной зоны с дефицитом O_2). *Eudiaptomus* был расселён на всей акватории озера, преобладали взрослые особи. По представленности диаптомусы были на первом месте, не только среди копепод, но и среди всех зоопланктонных форм, что наиболее объективно прослеживается на такого рода сборах: облова всей толщи воды (табл. 7.9). Более всего *E. graciloides* было на акватории склона, менее — в районе самой котловины. Это подтверждают предыдущие наблюдения. Молоди было в 3 раза меньше, чем взрослых особей; это — взрослые копеподиты, которые должны созреть до замерзания водоёма.

Сезонная динамика *E. graciloides* включает два цикла размножения, которые достаточно стабильны по срокам: первый цикл конец мая – июнь, в течение которого размножаются перезимовавшие особи. Второй цикл размножения приходится на август – первую половину сентября. По численности рачков и их биомассе второй цикл размножения уступает первому (Столбунова, 2006). Молодь второго периода интенсивно растёт до замерзания водоёма и продолжает медленно развиваться подо льдом и ранней весной.

Таким образом, в оз. Плещеево *E. graciloides* образует основную количественную долю в зоопланктоне круглый год. Зимой он образует практически всю биомассу сообщества, летом — доминирует среди ракообразных. Круглогодичное наличие этого кормового объекта обеспечивает питание пелагических рыб, в том числе холодолюбивой ряпушки и молоди всех рыб.

Зоопланктон оз. Выдогощ начал изучаться в 1973 г. (сборы 29 июня и 13 октября). Поверхность воды в июне была прогрета до 21–22 °С; слой скачка располагался на 5–6 м, Глубже температура составляла 7 °С, кислород отсутствовал, в пробах были обнаружены личинки — хаборус, выносящие минимальные значения O_2 , и зоопланктеры — отмершие особи. Живой зоопланктон располагался в верхних 4–5 м, его биомасса достигала 3.6–3.4 г/м³. По численности и биомассе доминировали Cladocera (2.9 и 2.8 г/м³), *Eudiaptomus gracilis* присутствовал в виде взрослых особей и копеподитов в горизонте 0–4 м, численность составляла всего 0.3–0.4 тыс. экз./м³.

Таблица 7.9. Состав зоопланктонного сообщества (в %) на разных акваториях оз. Плещеево в августе 2008 г.

Показатели	№ станции		
	1	2	3
Глубина станции, м	7	12	17
Облавливаемый горизонт, м	5-0	10-0	15-0
Rotifera			
<i>Kellicottia longispina</i>	15.0	10.0	13.14
<i>Polyarthra vulgaris</i>	7.8	1.64	2.0
<i>Keratella cochlearis</i>	0.46	1.46	0.76
<i>K. quadrata</i>	1.84	-	0.4
<i>Filinia major</i>	-	-	0.76
<i>Pompholyx suclata</i>	-	0.55	-
Общее количество, %	25.1	13.65	17.06
Copepoda			
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	11.6	13.5	8.7
<i>Eudiaptomus</i> Copepodit	3.2	2.72	5.7
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	11.6	11.33	13.0
<i>Thermocyclops crassus</i>	-	-	0.1
Cyclopoida Copepodit	10.14	13.3	24.3
Nauplius	10.21	10.0	18.6
Общее количество, %	46.75	60.85	70.1
Cladocera			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	12.9	6.4	2.0
<i>Daphnia cucullata</i>	6.9	8.3	6.5
<i>D. galeata</i>	6.0	2.4	1.14
<i>D. longispina</i>	-	0.73	-
<i>Daphnia</i> молодь	-	1.64	-
<i>Eubosmina coregoni</i>	0.92	5.3	2.3
<i>Leptodora kindtii</i>	0.05	0.18	0.5
<i>Bythotrephes brevimanus</i>	1.38	0.55	0.4
Общее количество (%)	28.15	25.5	12.84

В октябре этого же года при гомотермии 6.4–6.2 °С и наличии кислорода у дна количество диаптомусов составляло от 1 до 3.5 тыс. экз./м³. Зоопланктон был беден, состоял из веслоногих, наибольшая биомасса — 0.62 гм³.

В 1975 г. (18–19 июня) были произведены вертикальные наблюдения за распределением зоопланктеров в толще воды. Температура поверхности составляла 17.9 °С, у дна (17.5 м) бы-

ло 8.4 °С. Диапомусы, как и весь зоопланктон, были сосредоточены в верхних 6 м; в области термоклина наблюдалось скопление *Daphnia cucullata* (до 90 тыс. экз./м³). Численность *E. gracilis* была более чем на 2 порядка ниже, чем дафний:

Горизонт, м	Температура, °С	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	<i>E. graciloides</i> , Copepodit	<i>Eudiaptomus</i> , Copepodit
0	17.9	1.0	0.8	2.0
2	17.9	0.8	1.5	5.0
4	17.0	3.5	0.5	0.5
6	15.0	1.2	0	0
8	9.7	0	0	0
10	8.6	0.2	0	0

Глубже 8 м диапомусы не встречены; можно отметить лишь некоторую приуроченность науплиев к верхним 2 м толщи воды, а взрослых особей — к более нижним слоям (4–6 м).

В 1990 г. (6–7 июля) были предприняты более широкие исследования среды озера для выяснения состояния его зоопланктона и отдельных холодолюбивых видов. Получены данные по прозрачности (170 см), цветности, температуре, содержанию кислорода, взвеси. Параметры среды и количество диапомусов представлено в таблице 5.44 и 7.10.

Таблица 7.10. Параметры среды и распределение *Eudiaptomus* в оз. Выдогощ летом 6–7 июля 1990 г.

Глубина, м	Параметры среды				Численность, тыс. экз./м ³			Биомасса, г/м ³	
	Т °С	O ₂ , мг/л	Цветность, град.	Взвесь, мг/л	<i>Eudiaptomus</i> , Copep.	<i>E.gracilis</i>	<i>E.graciloides</i>	Общая биомасса	<i>Eudiaptomus</i>
1	24.2	8.1	-	3.6	14.0	0	0.4	6.75	0.26
2	24.2	7.8	35	-	0.8	0	3.0	8.08	0.2
3	24.2	7.4	-	-	2.6	0.2	3.6	3.07	0.22
4	24.0	1.4	-	-	3.2	0	1.2	13.25	0.18
5	23.8	0.9	-	-	0.4	0	0	0.76	0.07
6	19.9	0.4	-	-	0	0	0	1.9	0
7	14.6	0.25	35	3.5	0	0	0	0.07	0
8	12.7	0.2	45	6.0	0	0	0	0.05	0
9	10.6	0.2	-	-	0	0	0	0.08	0
10	9.1	0.2	50	7.0	0.2	0	0	0.026	0.003

Встречены оба вида, но численность их была невелика. В начале июля 1990 г. ситуация на оз. Выдогощ была типична для этого эвтрофного водоёма. Его природное эвтрофирование спровоцировано зарегулированием стока р. Волги, поднятием уровня и зарастанием мелководий вокруг него (Иваньковское водохранилище ..., 1978; Ривьер, 1988, 2000). Распределение температуры типично для стратифицированного водоёма. Термоклин расположен на 6–7 м, где перепад температуры на 1 м составляет 5.3 °C. Оксиклин зафиксирован на 3–4 м в зоне термоклина, где на каждом метре падение содержания O₂ составляет около 6 мг/л. Отмечено значительное повышение взвеси у дна, и увеличение цветности, что связано с разложением макрофитов, образующих илы озера (Иваньковское водохранилище ..., 1978). В июле 1990 г. зоопланктон был сосредоточен выше 4–5 м при уже минимальном для животных содержании O₂ — 1 мг/л. Количество *Eudiaptomus* было ничтожно мало, преобладал *E. graciloides*; его биомасса на 3–4 порядка ниже общей. Роль диаптомид в этом озере так мала из-за неблагоприятных условий обитания — заморной зоны глубже 5 м. Однако процесс размножения всё же происходил; молодь была сосредоточена у поверхности, размер копепоидитов — 0.6–1.0 мм. Это — появившаяся молодь весенне-летнего периода размножения. Расположение термо- и оксиклина и биомассы всего зоопланктона приведены в таблице 7.10.

В эти же летние сроки было продолжено изучение озера на следующий 1991 г. Были исследованы параметры среды и собран зоопланктон на каждом метре по вертикали.

Температура поверхности была 23.8 °C; эпилимнион занимал верхние 4 м толщи воды, перепад на 4–6 м составлял 5 °C; ниже 6 м и до дна температура составляла 11–8.0 °C. Оксиклин располагался выше термоклина, так же как в 1990 г. На глубине 2–3 м содержание кислорода падало с 8.3 до 4.2 мг/л; ниже 5 м и до дна (16 м) содержание O₂ составляло 1.5–1.0 мг/л. Весь зоопланктон располагался в верхних 4 м, где биомасса составляла 8.4–5.4–3.55 г/м³; ниже зоопланктон практически отсутствовал. *Eudiaptomus gracilis* был встречен единичными экземплярами на горизонте 3 м — 1.0 тыс. экз./м³ и на глубине 4 м — 0.2 тыс. экз./м³.

Таким образом, летом популяция диаптомусов в оз. Выдогш находится в крайне угнетённом состоянии из-за отсутствия ниши: чрезвычайно узком обитаемом горизонте, состоящем только из части эпилимниона. Деструкционные процессы летом в озере чрезвычайно интенсивны. Не только холодолюбивые формы, но и виды с широким температурным диапазоном и более устойчивые к содержанию O_2 не развиваются из-за обширной заморной зоны, занимающей всю толщу воды, исключая верхние 3 м.

Период осеннего перемешивания (4–5 октября 1992 г.) единственный очень короткий, но наиболее благоприятный отрезок времени для развития холодолюбивого комплекса. Температура от поверхности до дна почти стабильна 10.4–9.2 °С; содержание кислорода у поверхности было 9.7 мг/л, глубже 12 м — 2.1 мг/л. Веслоногие значительно преобладали по биомассе над ветвистоусыми. Во всей толще воды встречены оба вида *Eudiaptomus*. Половозрелых особей было больше, но размножение ещё не началось; самки с прикреплёнными сперматофорами и яйцевыми мешками не обнаружены. Оба вида располагались в разных горизонтах, но какой-либо закономерности не просматривается в связи с относительной однородностью среды в период осеннего ветрового перемешивания. Произведён подробный подсчёт отдельных видов и групп (тыс. экз./м³) на каждом метре глубины озера:

Глубина, м	<i>Eudiaptomus Copepodit</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>E. graciloides</i>
0	10.0	3.8	9.0
1	6.3	3.7	8.7
2	7.5	3.8	10.0
3	17.5	1.3	10.1
4	8.8	3.0	5.0
5	15.0	2.1	6.2
6	2.5	3.8	5.1
7	1.3	8.8	5.1
8	17.0	5.0	8.0
9	8.0	2.2	4.0
10	2.0	2.5	2.8
Среднее для толщи воды	8.2	4.0	6.7

Таким образом, в оз. Выдогош роль *Eudiaptomus* в осеннем зоопланктоне в общей сложности — 1.15 г/м^3 — невелика. Среднённая общая биомасса зоопланктона для всей толщи воды составляла 2.57 г/м^3 . Осенью, когда снижаются температуры воды, происходит обогащение её кислородом, складываются наиболее благоприятные условия для развития популяций диаптомусов. Присутствие их в глубоком, ранее чистом олиготрофном озере, после строительства плотины угнетено, особенно в летний период в результате сильного эвтрофирования. Но популяции продолжают существовать в озере, перенеся своё активное функционирование и основной период размножения на более благоприятный осенний и зимний периоды.

Изучение состояния популяций *Eudiaptomus* подо льдом производилось в 1983 г. (13–14 марта); в 1985 (24–25 февраля) и в 1993 г. (10 февраля). Зима 1982–83 гг. была экстремальной и отличалась на водоёмах Верхней Волги длительным периодом ледообразования (около 1 мес.), поздним замерзанием (в первой декаде декабря), тонким ледяным покровом, слабым прогревом водной толщи (в связи с предледоставным выхолаживанием) и относительно благоприятным кислородным режимом (Ривьер, 1986, 1987).

В марте 1983 г. толщина льда была на оз. Выдогош минимальной — 25 см, прозрачность всего 100 см (что характерно зимой для высокоэвтрофных вод с большой численностью бактериопланктона). Температура от поверхности до дна (10 м) возрастала от 1 до 2.3°C ; содержание кислорода у поверхности было минимальным («эффект перевернутого дна») в связи с активными процессами окисления метана у нижней кромки льда. В толще воды от 2 до 10 м содержание O_2 колебалось от 5.5 до 6.4 мг/л. Зоопланктон был представлен в основном коловратками — криофилами — 10 видов. Отдельные особи *Eudiaptomus gracilis* встречены с 6 м до 10 м; численность взрослых особей в среднем 0.15 тыс. экз./м³, копепоидов всего 0.025 тыс. экз./м³, на мелководной станции (гл. 4 м) диаптомусы не встречены.

В зиму 1985 г. с обычным периодом ледообразования — 8 дней, замерзанием во второй декаде ноября и толщиной льда в марте — 70 см прогрев на озере был значительно интенсивнее: уже на 2 м было 2.3°C , а ниже 3 м и до дна температура повы-

шалась от 3 до 3.5 °C. Содержание же кислорода было ничтожным во всей толще воды; подо льдом — 0.25, 2–4 м — от 0.7 до 0.8 мг/л и у дна — 0.3 мг/л. Отмечался тот же эффект «перевернутого дна», (под всей поверхностью льда наблюдались огромные пузыри метана). Зоопланктон был представлен одними коловратками, численностью не более 4.5 тыс. экз./м³ в горизонте 5+6+7 м. Ракообразные в пробах отсутствовали. В период исследований на озере наблюдалась критическая ситуация, связанная с резким дефицитом кислорода в результате микробиологических процессов.

В 1993 г. исследования производились раньше, чем в предыдущие годы, в первой декаде февраля. Прогрев воды был наиболее высокий, от 3.8 на глубине 1 м и до 4.4 °C — на 5–6 м; кислорода было больше, чем в период исследований в 1985 г. Содержание его колебалось от 3.6 до 2 мг/л в слое 0–4 м. На глубине 7 м располагался оксиклин и ниже до дна кислород отсутствовал. Зоопланктон был представлен в основном коловратками — 8 видов, среди которых был наиболее многочислен *Conochiloides natans* (до 16 тыс. экз./м³), связанный в своём развитии с процессами бактериального окисления метана и развития водорослей, способных к гетеротрофному росту. Скопления *C. natans* обычно распределяются в оксиклине (Ривьер, 1986; 1987; 2000a). Диапомусы были представлены обоими видами. Численность *E. gracilis* не превышала 0.6 тыс. экз./м³; *E. graciloides* — 9.5 тыс. экз./м³; преобладал второй вид (табл. 5.39; рис. 15). Наблюдалось размножение *Eudiaptomus*, встречались самцы и самки с яйцевым мешком. Структура популяции *E. graciloides* в обитаемом горизонте выглядела так: самцов было 53%, самок половозрелых без яйцевого мешка — 38.8% и самок с яйцевым мешком — 8.2%. Наибольшая численность диапомусов наблюдалась в горизонте 5 м, ниже кислород практически отсутствовал. Наиболее многочислен был *Eudiaptomus graciloides*:

Вид	Общая		♂	N, ♀	♀ с яйцевыми мешками	Биомасса всего зоопланктона, г/м ³
	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³				
<i>E. graciloides</i>	9.5	0.62	5.8	2.9	0.8	1.25
<i>E. gracilis</i>	0.6	0.04	0.4	0.2	0	0
<i>Eudiaptomus</i>	0.84	0.03	0	0	0	0
Copepodit						

Таким образом, как в среднем для толщи воды, так и в наиболее населённом диаптомусами горизонте (на 5 м), преобладали самцы. Они составляли более половины популяции *E. graciloides*, численность которого была на порядок выше, чем *E. gracilis*. Биомасса рачков составляла более половины биомассы всего зоопланктона. Присутствие самок с яйцевыми мешками — показатель размножения популяции, происходящего при таких стеснённых условиях обитания в узком горизонте, при содержании кислорода, не более 3.5 мг/л. Интенсивное размножение *Eudiaptomus* подтверждается огромным для зимы количеством науплиев, сосредоточенных в верхних 6 м толщи воды, где их численность колебалась от 24–12 тыс. экз./м³ в горизонте 0–2 м; затем снижалось с 7 до 3 тыс. экз./м³ в горизонтах 3–6 м, составляя в среднем для толщи воды 5.2 тыс. экз./м³. В результате специфических условий среды оз. Выдогощ, *E. graciloides* ведёт себя как холодолюбивый и даже «криофильный» вид. Условия размножения, интенсивного функционирования популяции приходится на период, когда озеро покрыто льдом и снегом, а температура в слое расселения *E. graciloides* равна всего 4 °С.

Как известно *E. gracilis* и *E. graciloides* относятся к эвритермным видам, размножающимся при температуре от 5 до 25 °С (Боруцкий и др., 1991). В литературе указываются некоторые отличия в экологии и биологии видов. Так, считается, что *E. graciloides* предпочитает более минерализованные водоёмы. Это убедительно подтверждается присутствием в оз. Плещеево (300 мг/л) только *E. graciloides*. В оз. Сиверском (минерализация 220 мг/л) встречаются оба вида, меняясь по численности от года к году. В отношении к содержанию кислорода сведений в литературе нет. По нашим данным диаптомусы более требовательны к кислородному режиму, чем циклопы.

В литературе имеется много сведений по числу и времени периодов массового размножения *Eudiaptomus*. Как правило, они не связаны с температурой, а более с развитием фитопланктона. Наличие пищи определяет число и сроки периодов размножения. В оз. Плещеево существует два пика размножения, а зимой рачки пребывают во взрослом состоянии, но не размножаются. Сходный годовой цикл наблюдался в оз. Кривом (Северная Карелия), но только первый период размножения отме-

чен в апреле подо льдом, второй — в июле, и эта генерация зимует в виде взрослых особей (Иванова, 1975). Описанный цикл размножения в водоёмах Средней полосы: в июне и декабreyанваре (Щербаков, 1967; Маловицкая, 1961) вызывает некоторое сомнение. Скорее всего, зимний период размножения — третий пик, но происходит он редко и не во всех водоёмах (Ривьер, 1986), и только при наличии кислорода в верхних слоях водоёма в подлédный период.

Наблюдение за популяциями двух видов *Eudiaptomus* в Карельских озёрах: мелководном (гл. 2 м) Долгом и глубоководном стратифицированном (гл. 16 м) Узорном произведены И.Н. Андронниковой (1964). По разовым съёмкам в апреле (подо льдом) и в июле в мелководном озере преобладал *E. graciloides* зимой и летом. *E. gracilis* встречен в мелком лишь единожды подо льдом, но многочисленен в оз. Узорном — глубоко. Естественно, что в глубоком стратифицированном водоёме имеется больше экологических ниш для обитания видов с несхожими требованиями к среде. Экологические предпочтения видов гораздо разнообразнее, чем те факторы среды, которые доступны для нашего изучения (температура, прозрачность, цветность, рН, O_2 , фито-бактериопланктон). По многочисленным, имеющимся в литературе и нашим сведениям, можно высказать мнение, что эти виды не являются викарирующими (Андроникова, 1964). Встречаясь в одном водоёме совместно, они бывают разграничены во времени и пространстве по причинам, не лежащим на поверхности. Можно только с полной очевидностью считать, что оба вида малочисленны в мелководных и эвтрофированных водоёмах по двум причинам: в глубоководных их численность выше, т.к. они имеют нишу и зимние генерации. *E. graciloides* несколько менее оксифилен, переносит более низкие концентрации O_2 , возникающие даже летом в мелководных озёрах с большой долей прибрежных зарослей. В стратифицированных озёрах он спускается в более глубокие слои гипolimниона и летом, и зимой, где снижается содержание O_2 . Несомненно, что пространственное разграничение этих видов имеет и этологический аспект. Близкие по морфологии, экологии и биологии виды всё же должны сосредотачиваться, скапливаться

одновидовыми группировками, что необходимо для успеха копуляции и всего размножения.

Отряд Cyclopiformes

Сем. Cyclopidae Claus, 1863

Подсем. Cyclopinae Kiefer, 1927

Род Cyclops O.F.Müller, 1776

По мнению В.И. Монченко (2003) род *Cyclops* сформировался в Палеарктике, где он насчитывает около 15 видов и 27 подвидов и форм. Автор считает, что такое обилие форм свидетельствует о продолжающемся процессе формообразования в этом роде, который происходил уже после отделения Северной Америки от Евразии. Здесь, в Палеарктике род достиг разнообразия и широкого распространения в период олигоценового оледенения. Род сформировался как холодноводностенотермный, и теперь наибольшее число видов и форм, а также высокие плотности циклопов наблюдаются в северных широтах. В южных областях виды встречаются как эндемики в высокогорных озёрах (например, в оз. Севан — *Cyclops abyssorum sevani*). В оз. Телецком (гл. до 325 м) *C. abyssorum* размножается на границе эпи-металимниона, где температура не превышает 13 °С (Зуйкова, 1998). В оз. Хубсугул взрослые особи держатся в глубоких слоях (Pomazkova, Sheveleva, 2006).

В обследованных нами водоёмах встречено 4 вида холодолюбивых циклопов: *Cyclops abyssorum* Sars, 1863; *C. scutifer scutifer* Sars, 1863; *C. kolensis* Lilljeborg, 1901; *C. vicinus* Uljanin, 1875.

Самый распространённый из них — *C. kolensis* встречен во всех водоёмах, хотя численный объём популяций различается на несколько порядков. В большинстве водоёмов обнаружен *C. vicinus*, но везде он немногочислен. Остальные два вида — реликтовые в Верхневолжском бассейне. *C. scutifer* обнаружен только в оз. Сиверском, а *C. abyssorum* — только в оз. Бородаевском (рис. 29).

Озеро Бородаевское, наиболее сохранившее статус олигомезосапробного водоёма, тем не менее интенсивно подвергается в последние годы всякому загрязнению от туризма и рекреации, что проявляется в виде дефицита O₂ вблизи дна в период летней стагнации.

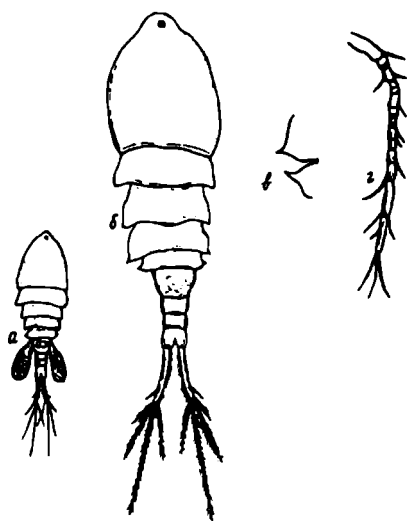


Рис. 29. *Cyclops abyssorum* Sars, 1863 из оз. Бородаевского (2009 г., февраль). А — самка с вновь образовавшимися яйцевыми мешками, б — самка, в — края IV-го и V-го грудных сегментов, г — антеннула самки.

ли 1.1–1.9 г/м³ на глубине 9–10 м. Здесь же встречен *C. abyssorum* и его молодь (тыс. экз./м³):

Показатели	Горизонт, м			
	9	10	11	12
Т °С	3.6	4.6	5.0	5.6
O ₂ , мг/л	1.1	0.8	0	0
<i>Cyclops abyssorum</i> , Copepodit	0.2	0.6	0	0
<i>C. abyssorum</i> , самцы	0	0.45	0	0
Самки	0.2	2.0	0.6	0.84
Самки с яйцами	0	0.45	0.4	0
<i>C. abyssorum</i> , биомасса, г/м ³	0.03	0.62	0.21	0.17
Общая биомасса зоопланктона, г/м ³	1.1	1.9	0.46	0.24

Впервые *C. abyssorum* в оз. Бородаевском обнаружен в начале марта 1993 г. Зима этого года была обычной для региона; толщина льда — 57 см, снега — 28 см, прозрачность составляла 300 см. В котловине, подо льдом температура составляла 0.2 °С, у дна — 5.8 °С. Сбор материала производился на каждом метре глубины в районе котловины (13.5 м). Подробно факторы среды и зоопланктон рассмотрены в таблицах 5.4 и 5.5. Зоопланктон был богат и обилен; максимальные биомассы достигали

Очевидно из полученных данных, что *C. abyssorum* представлен размножающейся популяцией. Она немногочисленна; наибольшая численность — 3.5 тыс. экз./м³ оказалась в горизонте 10 м при содержании кислорода около 1 мг/л. Структура популяции в этом слое имела вид (в %):

Соперодит IV стадии	Самки	Самки с яйцами	Самцы
17.6	58.8	11.8	11.8

Всего в марте 1993 г. было выловлено 26 особей *C. abyssorum*. В этом же слое зарегистрирован самый богатый зоопланктон, в котором присутствуют дафнии: *Daphnia cristata* и *D. galeata*, создающие основу биомассы. В горизонте 9–10 м шёл активный процесс метаноокисления, и общая численность бактерий была максимальна, особенно для зимнего периода — 4.2 млн. кл./мл (Дзюбан и др., 1998). Можно только предположить, что активное состояние популяции *C. abyssorum* — период размножения — требует наличия пищевых объектов, которых в слоях выше очень немного: от поверхности до 9 м биомассы составляли всего 0.03–0.4 г/м³. Несмотря на невысокую численность *C. abyssorum*, в результате больших размеров циклопов, биомасса их составляла на 10–12 м — 50–30% от общей. Морфологические особенности рачков, собранных в 1993 г., не были прослежены, получены только размеры взрослых самок с яйцевыми мешками: 2.2–2.25 мм.

Устойчивая популяция *C. abyssorum* обитает в оз. Ладожском. Как и *Limnocalanus*, вид имеет низкий температурный оптимум 8–10 °С и размножается в придонных слоях с апреля по декабрь. Однако биомассы рачка (средние за сезон вегетации вида) около 0.2–0.35 г/м³ (Казанцева, Смирнова, 1996). Средняя биомасса для всей толщи воды по нашим данным в марте 1993 г. составляла 0.023 г/м³, была на порядок ниже. Наблюдения за вертикальным распределением *C. abyssorum* в оз. Хубсугул, велись до глубины 100 м. Науплии и взрослые особи распределены в разные сезоны неодинаково. Летом науплии *C. abyssorum* концентрируются на глубине 25–100 м (2–5 тыс. экз./м³). Осенью и зимой подо льдом скапливались (до 38 тыс. экз./м³) в верхних слоях. Старшие копеподиты зимой держались в слое (0–5 м) (до 5 тыс. экз./м³). Взрослые особи предпочитали слой

глубже 25 м, достигая численности 2 тыс. экз./м³ (Pomazkova, Sheveleva, 2000). К сожалению, в работе не приведены данные по температуре и кислородному режиму.

Повторно в зимний период популяция *C. abyssorum* в оз. Бородаевском была обследована в середине февраля 2009 г. Изучалось вертикальное распределение циклопов, их реакции на факторы среды, структура популяции, некоторые морфологические особенности. Сбор производился не только планктобатором через 2 м по вертикали, но были проведены ловы большими сетями на разных горизонтах: 5–0, 10–0 и 15–0 м и в разных точках котловины. В результате удалось собрать несколько десятков особей, что позволило выяснить некоторые особенности популяции *C. abyssorum* в этом озере. Осень и начало зимы 2008–2009 гг. характеризовались долгой неустойчивой погодой с неоднократным становлением и разрушением льда. Период ледообразования длился 33 дня, что необычайно долго для региона Верхней Волги. Толщина льда в феврале (конце зимы) была всего 28–33 см, прозрачность была максимальной за весь период наблюдений с 1983 — 500 см; температура же самой низкой, от 1.1 °С у поверхности до 1.5 °С — у дна (13.5 м), что явилось результатом позднего, длительного периода ледостава и сильного выхолаживания воды и грунтов. Зоопланктон был представлен обычными для зимы видами, но был чрезвычайно беден количественно. В количественных пробах, собранных батометром, *C. abyssorum* был встречен на глубине 8 м (0.2 тыс. экз./м³) и 13 м (0.4 тыс. экз./м³). *C. abyssorum* не обнаружен в пробах, взятых большой сетью (d = 38 см) в горизонте 5–0 м в разных точках профундали. Рачки встречены при более глубоком лове, в толще воды 10–0 м, но более всего их обнаружено в глубинных слоях при облове всей толщи воды от дна (12–14 м) до поверхности.

Популяция циклопов размножалась, имела в своём составе взрослых самцов, яйценосных самок, неполовозрелых самок с 9 сегментами и колеподитов с 8–9 сегментами (табл. 7.11).

Размер самок с яйцами — 2.4–2.75 мм; самок зрелых без яйцевых мешков от 2.2 до 2.55 мм. Последняя линька самки сопровождается небольшим приростом тела, но значительными

изменениями фуркальных ветвей: они становятся тоньше, длиннее и у концов несколько расходятся в стороны (рис. 29).

Таблица 7.11. Возрастной, половой и размерный состав популяции *Cyclops abyssorum* в оз. Бородаевском в феврале 2009 г.

№ особи	Стадия развития, кол-во сегментов	Пол	Зрелость	$l_{\text{тла}}$, мм	$l_{\text{ф.в.}}$, мм	$d_{\text{ф.в.}}$, мм
1	V, 9	♀	С яйцевыми мешками	2.75	-	-
2	V, 9	♀	—	2.7	0.3	0.035
3	V, 9	♀	—	2.6	-	-
4	V, 9	♀	Без яиц	2.55	0.35	0.05
5	V, 9	♀	С яйцами	2.4	-	-
6	V, 9	♀	Без яиц	2.4	-	-
7	V, 9	♀	—	2.5	-	-
8	V, 9	♀	—	2.2	-	-
9	IV, 8	♀	—	1.9	-	-
10	IV, 8	♀	—	1.825	-	-
11	V, 10	♂	-	1.8	0.17	0.05
12	V, 10	♂	-	1.85	-	-

У молодой самки (9 сегментов; l — 2.0–2.1 мм) фуркальные ветви короткие, толстые и расположены параллельно; их длина 200–250 мкм; отношение $l/d = 2.8$ –3.2. У взрослой самки без яиц ($l = 2.15$ –2.35 мм), отношение $l/d = 6$ –7; у самок с яйцевыми мешками, имеющих тонкие изогнутые фурки длиной 300–350 мкм, это соотношение возрастает до 8.5–8.7 раза. Размер самцов колебался от 1.8 до 1.87 мм, они имеют короткие и толстые фуркальные ветки ($l/d = 3.4$). Самки очень плодовиты, в двух яйцевых мешках до 84–90 яиц, последние очень мелкие — 70–100 мкм. Наличие тонких, расходящихся фуркальных ветвей, а также соотношение их ширины к длине до 8.6 раз для этого вида отмечено В.И. Монченко (1974), В.Р.Алексеевым (2010). Однако размеры *C. abyssorum* до 1.65–2.36 и 1.5–2.5 мм, меньше, чем зарегистрированы для этого вида зимой в оз. Бородаевском — до 2.75 мм. Это, видимо, связано с тем, что измерялись особи из летних популяций, когда размеры рачков меньше. На

рисунках *C. abyssorum* из указанных определителей изображены яйцевые мешки с крупными малочисленными яйцами, что не характерно для исследованной нами популяции ни зимой, ни летом.

Структура популяции зимой 2009 г. была своеобразной: в ней преобладали самки, самцов из всех пойманных рачков оказалось всего 2 экз. Судя по зрелости рачков (доминированию) взрослых особей, наличию самок с яйцами, популяция находилась на стадии активного размножения; соотношение отдельных групп (в %) было следующим:

Copepodit, IV	Самки без яиц	Самки с яйцевыми мешками	Самцы
25	55	15	5

Основную часть популяции (70%) составляли зрелые самки, почти 30% из них имели яйцевые мешки. Особенность состояния популяции вида — единичные особи самцов. По многолетним наблюдениям над популяциями *Cyclops kolensis* в Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1987; Rivier, 1996) такое состояние бывает в конце периода размножения, когда доминируют размножающиеся самки. Самцы первыми появляются в популяции, приступающей к размножению, но и первыми отмирают. Аналогичное строение популяции наблюдалось и у *C. scutifer* в оз. Сиверском в конце периода размножения (Ривьер, 1982).

Таким образом, при особенно низких температурах толщи воды зимой 2009 г. размеры *C. abyssorum* оказались значительно больше на всех стадиях развития. Размеры самок с яйцевыми мешками колебались от 2.40 до 2.75 мм, т.е. самки были крупнее, чем в летних популяциях. Крупнее оказались и копеподиты IV-й стадии с 8 сегментами. Несколько больше колебалось число яиц - 56–90, в среднем около 80 яиц.

В конце июля 2005 г. в период летней стагнации в котловине (гл. 18 м) произведены сборы батометром ($v = 5$ л) через 2 м глубины и большой сетью ($d = 38$ см). Прозрачность воды была 240 см, температура поверхности 23.6°C. Эпилимнион был очень тонким, всего 2 м, глубже 4 м температура падала на 5.8°C, глубже 6 м — на 3.4°C на 1 м; отмечалось два слоя температурного скачка. Глубже 10 м располагался гипolimнион с температурой 12–8.7°C и дефицитом кислорода до 2.7–1.5 мг/л.

Зоопланктон в озере благодаря наличию экологических ниш был разнообразен и богат количественно. В нём отмечены летние наиболее теплолюбивые виды: *Diaphanosoma*, *Daphnia cucullata*, *Thermocyclops oithonoides*, эвритермные — *Eudiaptomus* и холодолюбивые — *Cyclops abyssorum* и *Limnocalanus macrurus*.

Популяция *C. abyssorum* состояла из незрелых самок (с 8 сегментами) — 40%, зрелых самок без яйцевых мешков — 30%, самок с яйцевыми мешками — 20% и самцов — 10%:

№ особи	Стадия развития, кол-во сегментов	Пол	Зрелость	$l_{\text{тела}}$, мм	$l_{\text{ф. в.}}$, мм
1	V, 9	♀	С яйцевыми мешками	2.25	0.30
2	V, 9	♀	—	2.45	0.28
3	V, 9	♀	без яиц	2.30	0.30
4	V, 9	♀	—	1.95	0.30
5	V, 9	♀	—	2.10	0.26
6	IV, 8, Соперодит	♀	—	1.850	0.20
7	IV, 8 —	♀	—	1.6	0.20
8	IV, 8 —	♀	—	1.70	0.21
9	V, 10	♂	зрелый	1.625	0.20
10	IV, 8	♀	без яиц	1.75	0.21

Длина фуркальных ветвей у самок с яйцевыми мешками изменялась от 280 до 300 мкм (была несколько меньше, чем зимой), у зрелых самок без яиц длина фуркальных ветвей — 280–300 мкм; у незрелых самок (8 сегментов) фуркальные ветви ещё короче — 200–210 мкм. Промер фуркальных щетинок показал, что длина внутренней фуркальной щетинки равна длине фурки; средней, самой большой, составляет 200% длины фурки (рис. 29).

Количество яиц в двух яйцевых мешках несколько меньше, чем зимой — 54–63 яйца, их диаметр — 150 мкм; длина яйцевого мешка около 0.7 мм. Таким образом, летние самки имели меньшие размеры, чем зимой: максимальная длина зимней самки с яйцевыми мешками — 2.75 мм, тогда как летом наиболее крупная самка с яйцами имела длину тела — 2.45 мм; количество яиц летом оказалось также меньше, чем зимой. Яйцевые мешки имеют овальную форму, но округлый нижний край (не заострённый, как у *C. insignis*). Если сравнить плодовитость *C. abyssorum* (54–70 яиц) и летних форм: *Mesocyclops leuckarti*,

Thermocyclops oithonoides, то у первого вида в тех же пробах у самок было максимум 9 яиц (в среднем 8 яиц), а у второго вида наибольшее число — 8 яиц. Естественно, что самки этих видов мельче — 0.975 мм и 0.75 мм (максимальные размеры).

В конце июля 2007 г. была произведена обширная съёмка котловины озера с целью сбора материала по холодолюбивым видам. Ловы производились батометром по горизонтам и большими сетями с ячейей из газа № 38 и 76. Прозрачность воды была обычной для периода стагнации — 220 см; температура поверхности 19.8 °С. Наблюдался только один термоклин на глубине 6–7 м с перепадом на 6 °С. Кислородный режим был относительно благоприятен, как и в 2005 г.; полного замора в придонных слоях не было (2.1–1.9 мг/л). Холодный гипolimнион занимал также половину толщи воды с 8 до 14 м. Температура в гипolimнионе изменялась с 12.2 до 9.9 °С. Таким образом, условия для существования холодолюбивого комплекса были благоприятными: встречен *Limnocalanus* и *C. abyssorum*.

Циклопы обнаружены в придонных слоях на 5 станциях, только в пределах котловины, где численность не превышала 1.7 тыс. экз./м³. Обширный материал был получен с помощью большой сетки при подъёмах от дна до поверхности.

Летом 2007 г. количество пойманных особей *C. abyssorum* оказалось несравненно бóльшим. В придонном горизонте при взятии пробы батометром (v = 5 л) были пойманы копепоидиты III–IV-й (7–8 сегментов) в количестве 1.2 тыс. экз./м³. Размер особей, их пол, стадии развития несколько различались от результатов, полученных в 2005 г.:

№ особи	Стадия развития, кол-во сегментов	Пол	Зрелость	l_t , мм	$l_{ф.в.}$, мм	$d_{ф.в.}$, мм
1	V, 9	♀	С яйцевыми мешками	2.010	0.3	0.0375
2	V, 9	♀	—	2.075	0.25	0.050
3	V, 9	♀	Без яиц	1.925	0.25	0.048
4	V, 9	♀	—	2.050	0.25	0.050
5	V, 9	♀	—	1.850	0.15	-
6	V, 9	♀	—	1.750	0.20	-
7	V, 9	♀	—	1.875	0.15	-
8	IV, 8	♀	—	1.500	0.125	-
9	IV, 8	♀	—	1.550	0.15	-
10	III, 7	♀	—	1.10	0.125	-

Самки с яйцами оказались значительно мельче, чем в 2005 г. Число яиц в 2-х мешках было сходным — 58–68 яиц. Небольшие размеры самок нельзя связать с прогревом водоёма, он был большим в 2005 г., и популяция была более зрелой. В 2007 г. материал позволил рассмотреть структуру популяции (%). Она состояла на 63% из самок без яйцевых мешков:

Сореподит III, (7 сегментов)	Сореподит IV, (8 сегментов)	♀	♀ с яйцами
3.7	25.6	63.3	7.4

Ни одного самца среди особей не оказалось.

По данным В.И. Монченко (1974) самки имеют длину тела от 1.646 до 2.322 мм, самцы — 1.319–1.639; по Дюссару (1969) размер взрослой самки 1.600–2.100 мм, по В.Р. Алексееву (2010) — 2.5 мм. Более крупные размеры *C. abyssorum* в зимних популяциях по сравнению с летними (обитающими при более высоких температурах — 10–12 °C) — естественное явление, известное для многих пресноводных планктонных ракообразных, у которых при низких температурах созревание происходит позже при более крупных размерах тела. Таким образом, средний размер зрелых самок летних популяций *C. abyssorum* в оз. Бородаевском составляет 1.90 мм; колеблется от 2.45 мм до 1.75 мм; зимних средний размер — 2.51 мм с колебаниями от 2.75 до 2.2 мм (по материалам 2005, 2007, 2009 гг.).

По форме тела, соотношению отдельных частей (соотношению длины и диаметра фуркальных ветвей, соотношению длины фуркальных щетинок, соотношению длины отдельных члеников антенул (рис. 29). *Cyclops* из оз. Бородаевского более всего сходен с подвидом *C. abyssorum abyssorum* Sars. Однако различные размеры особей летней и зимней популяций различаются почти на 25%. Но самое существенное отличие — это количество яиц — в среднем у летней популяции — 64 яйца, у зимней — 85 яиц. Размер яиц изменяется по мере роста зародышей в них от 17 до 125 мк. По данным, приводимым В.И. Монченко (1974) яйцевые мешки содержат по 8–26 яиц.

Сложность определения крупных циклопов группы «*strenuus*», противоречивость указанных в сводках признаков, все же позволяет отнести крупного *Cyclops* из оз. Бородаевского

к *C. abyssorum*. Следует отметить также, что вид не обладает стадией диапаузы, т.к. встречен в активном состоянии в период летней стагнации — максимальный прогрев водоёма. Активно размножался *C. abyssorum* при минимальных температурах, наблюдаемых зимой 2009 г. Это указывает на наличие у вида строго дициклического жизненного периода, как в озёрах Средней Европы (Рылов, 1948).

Особенности популяции *C. abyssorum* в оз. Бородаевском рассмотрены с возможным вниманием, т.к. каких-либо сведений об этом виде нет.

Популяция в июле 2007 г. оказалась более молодой, чем в этот же срок в 2005 г. Копеподитов (7–8 сегментов) было — 27.4%; самцов — 7%, неполовозрелых самок (9 сегментов) — 51.6%; самок с яйцами — 7%; зрелых самок без яиц — 7%. Размер самок с яйцевыми мешками составлял 2.01–2.075 мм; самцов — 1.645–1.72 мм. У половозрелых самок без яиц длина тела колебалась от 1.925 до 2.05 мм. Размер неполовозрелых самок с 9 сегментами колебался от 1.5 до 1.87 мм; самок с 8 сегментами от 1.3 до 1.55 мм; с 7 сегментами — 1 мм (встречен 1 экз.). Таким образом, незрелая часть популяции составляла её основу — 79%. Зрелые самки встречались единично, составляя всего 14%. Разный возраст копеподитов — свидетельство растянутости летнего периода размножения. Плодовитость самок — около 60 яиц; диаметр яйца оказался несколько больше, чем зимой — 100–90 мкм. Прослежено (и на летнем материале) удлинение и истончение фуркальных ветвей при достижении самками половозрелости. У особей, несущих яйцевые мешки, отношение длины фуркальной ветви к её диаметру около 7–8; тогда как у молодых самок без яйцевых мешков это отношение колеблется около 5.

Таким образом, обследование популяции *C. abyssorum* в оз. Бородаевском в подлёдный период (февраль, март) и в период летней стагнации (конец июля) позволили проследить некоторые отличия особей и, естественно, разное строение популяций. Судя по нашим данным, *C. abyssorum* имеет два максимума размножения в течение года: подлёдный в нижней толще воды и летний в самых придонных слоях. Популяция в озере малочисленна, около 3–1.2 тыс. экз./м³, и эти показатели взяты только в слоях обита-

ния. Зимой популяция несколько более многочисленна, хотя наши основные наблюдения были произведены в аномально тёплую зиму. В периоды исследований зимой и летом популяции выглядели очень сходно: в них преобладали старшие копепоиды. Половозрелая часть популяции составляла зимой 2009 г. — 20%, летом 2005 г. — 30% и летом 2007 г. — 21%.

Небольшое количество самцов и самок, особенно несущих яйцевые мешки, — свидетельство только начавшегося процесса размножения. Несколько не свойственный другим видам холодолюбивых циклопов (например, *C. kolensis*, *C. scutifer*) признак — малое количество самцов.

По многочисленным многолетним наблюдениям за размножением *C. kolensis* появление зрелых самцов всегда опережает созревание самок и их количество достигает 60–70%. Такое сложное строение популяции *C. abyssorum*: от копепоидов с 7–8 сегментами до зрелых самцов и самок, а также значительное преобладание незрелых самок в популяции свидетельствует об очень растянутом периоде размножения, возможно, медленном росте. Следует также отметить, что размер яйценосных самок значительно колеблется по сезонам. Зимой при температуре 1.5–5.5 °C самки имеют длину до 2.75 мм и количество яиц до 90. Летом при температуре в слое обитания 9–10 °C длина тела яйценосных самок не превышала 2.45 мм в 2005 г. и 2.075 мм в 2007 г., а количество яиц не достигало 70 штук. По данным исследований многих отечественных и зарубежных авторов, обзор которых приведён В.И. Монченко (1974), *C. abyssorum* обладает двумя циклами размножения, но в неглубоких озёрах второй цикл выражен слабо и популяция немногочисленна. *C. abyssorum* относится к холодноводно-стенотермным видам, переходит осенью в активное состояние при 2 °C и впадает в диапаузу при 11–12 °C (Монченко, 1962). Видимо, в оз. Бородаевском, где придонные температуры летом 8.7 °C (июль 2005 г.) и 9.5 °C (июль 2007 г.), а зимние (март 1983, 1993, 2009 гг.) 1.5–5.5 °C, *C. abyssorum* может сохранять активное состояние круглогодично, опускаясь летом в холодный гипolimнион. Периоды размножения и роста молоди растянуты на очень большой срок, более 2–3 месяцев, о чем свидетельствует присутствие в популяции разновозрастных рачков. О периоде роста молоди *C. abys-*

sogit имеются некоторые данные, но довольно противоречивые. Так, при 5 °C развитие длится 135 дней (Levis et al., 1971) или при 4 °C — около 50 дней (Smyly, 1973). Исследования подобного рода в стратифицированных озёрах в последнее время нам неизвестны.

Литературные источники, где рассматривается расселение *Cyclops scutifer*, многочисленны. В Европейской части России распространение резко ограничено зоной тундры и тайги (до 60° с.ш.) (Рылов, 1948). Отдельные находки в Волгоградском водохранилище, нижнем Дону (Монченко, 1974), по нашему мнению, связаны с вынесением отдельных особей по водным системам или не корректным определением.

Сиверское озеро, расположенное почти на 60° с.ш., — южная граница распространения вида в бассейне Волги. Возможно, вид и выносится в Шекснинское водохранилище, но, видимо, быстро отмирает, его находки не известны. При работе шлюзов и прохождении судов, при штормах *C. scutifer* должен попадать в соседние озера Северо-Двинской системы: Покровское (гл. 3.5 м) и Зауломское (гл. 8 м), но не приживается там из-за их мелководности и отсутствия устойчивого гипolimниона. Видовая принадлежность этого наиболее многочисленного циклопа оз. Сиверского была определена в 1977 г. (Ривьер, 1982). По рисункам, приведенных в определителях, идентифицировать подвид циклопа оказалось невозможным (Рылов, 1948; Монченко, 1974); отличался он и от *C. scutifer* — обитателя Дальнего, Азачьего и других озёр Камчатки. Циклоп характеризуется наличием на коксе Р₄ грудных ножек толстых волосистых выростов (а не обычных прямых щетинок, как камчатский подвид) (рис. 30–32). Самцы *C. scutifer* имеют две средние длинные щетинки, сильно загибающиеся на концах к брюшной стороне (Ривьер, 1982).

В оз. Сиверском *C. scutifer* никогда не встречался в зимних сборах в толще воды. Работа батометром у дна обычно взмучивает иллок, и в придонных сборах попадались копепоидиты IV-й стадии *Mesocyclops* и *Thermocyclops* общей численностью до 13 тыс. экз./м³, а также *C. scutifer* — III-й копепоидитной стадии в количестве до 2.1 тыс. экз./м³.

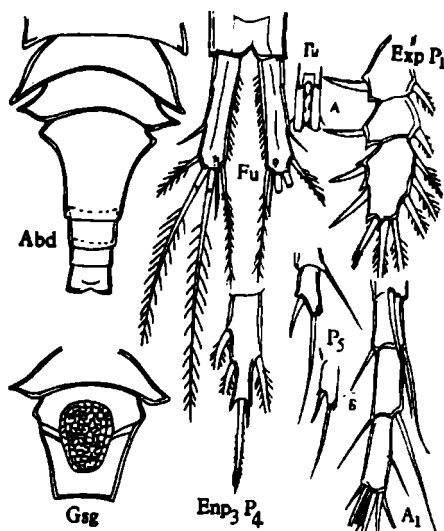


Рис. 30. *Cyclops scutifer* (по: Рылов, 1948). А — фурка, Б — пятая пара грудных ног у *C. scutifer* из оз. Сиверского.

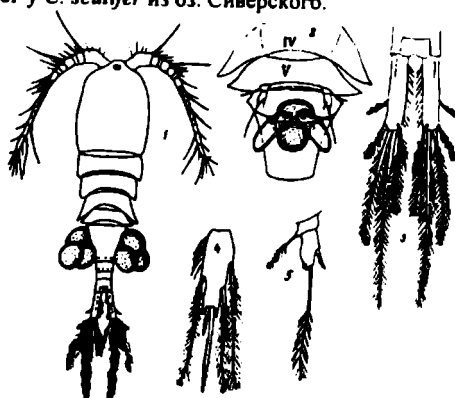


Рис. 31. *Cyclops scutifer scutifer* (по: Монченко, 1974). 1 — общий вид, 2 — IV-V-й грудные сегменты и семяприёмник со сперматофорами, 3 — фурка, 4 — дистальный членик экдоподита P_4 , 5 — пятая пара грудных ног (P_5).

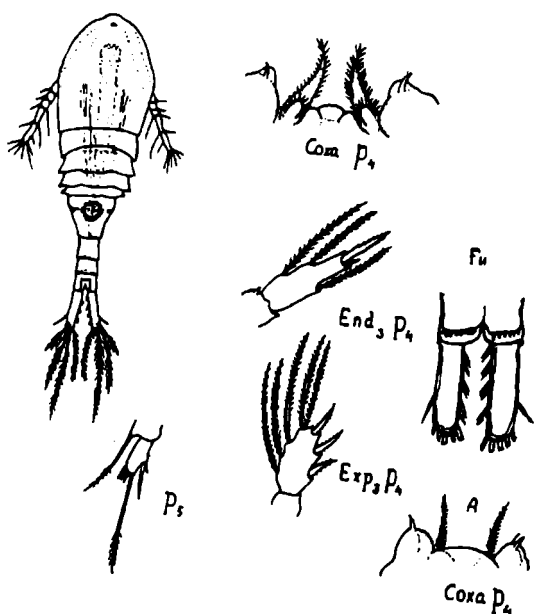


Рис. 32. *Cyclops scutifer scutifer* из оз. Сиверского. А — коксоподит P_4 *C. scutifer* из оз. Дальнего (Камчатка).

В период весеннего перемешивания (май 1985 г.) при температуре 6 9–6.2 °С копепоиды *C. scutifer* III-й стадии поднимались к поверхности, заполняя всю толщу воды. Плотность копепоидов увеличивается от дна к более верхним слоям (табл. 7.12). Всплывание копепоидов холодолюбивого *C. scutifer* происходит энергичнее и быстрее, чем летних *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, однако развитие *C. scutifer* затягивается. У *Mesocyclops* и *Thermocyclops* уже появились самцы, тогда как у *C. scutifer*, копепоиды всё ещё находятся на стадии III, на которой они и проходили диапаузу в течение зимы. Только единичные экземпляры перешли на стадию IV, размер молоди *C. scutifer* в это время был всего — 0.56–0.68 мм.

Таблица 7.12. Вертикальное распределение циклопов (тыс. экз./м³) в оз. Сиверском в мае 1985 г. в период весенней гомотермии

Глубина, м	<i>C. scutifer</i>	<i>C. kolensis</i>			<i>C. vicinus</i>	<i>M. leuckarti</i>			<i>Th. oithonoides</i>			
	Сопер. III стадии	♂	♀	Nauplius	Сопер. IV-V стадии	Сопер. IV-V стадии	♂	♀	Сопер. IV-V стадии	♂	♀	
1+2	25.0	0.1	0.1	5.0	0	0	35.0	40.0	0.5	0.1	7.5	
3+4	12.5	0	0.1	1.0	0.1	0	12.5	27.5	0.5	0	0	
5+6	22.5	0	2.5	3.8	0.3	40.0	17.5	0	5.0	0	0	
7+8	15.0	0.2	0.4	0	0.3	52.5	7.5	0	0	0.1	0	
9+10	12.5	0	0	0.1	0	22.5	30.0	0	2.5	0	0	
11+12	15.0	0	0	0.5	0.1	47.5	20.0	0	0	0.1	0	
13+14	7.5	0.20	0.4	7.5	0	35.0	22.5	0	7.5	0	0	
15+16	7.5	0.3	0.9	1.3	0.1	42.5	30.0	0	2.5	0	0	
17+18	4.6	0.2	1.2	0	0	30.0	8.4	0	0	1.6	0.6	
19+20	2.5	0	0.8	0	0	30.0	5.0	0	0	0	0	

Начало размножения *C. scutifer* зарегистрировано 1 июля 1982 г. Этот год отличался похолоданием в начале лета и сильными ветрами. Температура поверхности воды была необычайно низкой — 14 °С, а глубже 5 м и до дна показатели постепенно снижались от 12.5 до 11 °С. Разность придонной и поверхностной температур была мала, всего 3 °С. Популяция *C. scutifer* имела первые признаки начала периода размножения: копепоидов IV–V стадии было — 37%, зрелых самцов — 40.7%, самок — 19.5%, самок с яйцевыми мешками — 2.8%. Копеподиты представляли собой самцов с 9 сегментами, их — 92.6%; созревающих самок с 8 сегментами было 7.4%. Среди зрелых самок, особей без яиц, без сперматофоров и с пустыми яичниками было 37%, с прикрепленными сперматофорами — 31.5%, с наполненными яичниками — 31.5%.

Дальнейшие наблюдения за размножением *C. scutifer* производились 21 июля 1987 г и 20–21 июля 1991 г. Одинаковые даты наблюдений застали озеро в различном состоянии.

Зима 1986–87 гг. была особенно суровой, весна холодной и затяжной. Температуры воды на водоемах региона летом 1987 г. были на 5–6 °С ниже обычных для конца июля. Исследования велись на 4 станциях разреза (табл. 7.13). Как результат низких температур и задержки гидробиологических процессов прозрачность воды — 340 см — была необычайно высокой, не наблюдаемой ранее в этом озере летом.

Таблица 7.13. Распределение температуры (t °C), кислорода (O₂, мг/л), общей численности, количества самцов и самок (тыс. экз./м³) *Cyclops scutiger* на разрезе приборжье - котловина в оз. Сиверском в июле 1987 г.

Н ¹⁾	Станция 1				Станция 2				Станция 3				Станция 4			
	T °C	N ²⁾	♂	♀	H	T °C	N	♂	♀	H	T °C	N	♂	♀	H	T °C
0	14.7				0	14.4				0	14.6				0	14.8
1	14.6				1	"				1	"				2	"
2	14.2	0			2	"	0			2	"	0.53			3	"
3	"				3	"				3	"				4	"
4	14.0				4	14.6				4	14.6				5	14.4
5	"	1.4	1.2	0	5	"	0.2	0	0	5	"				6	"
6	13.4	0			6	14.2				6	"				7	"
7					7	13.4				7	14.2				8	"
					8	"	7.2	4.6	1.3	8	"	5.0	3.3	1.3	9	13.4
					9	12.0				9	12.3				10	11.4
					10	12.0				10	11.4				11	11.0
										11	11.0	19.8	13.2	2.6	12	10.6
										12	10.0				13	9.6
										13	9.2	30.1	16.7	4.6	14	8.6
										14	8.4				15	8.2
										15	8.0				16	"
															17	8.0
															18	"
															19	"
															20	"
															21	"
															22	7.8
																0.5
																1.1
																1.8
																13.25
																5.0
																2.0
																1.6
																0.8
																0
																0.2
																0
																1.3
																2.1
																4.2
																3.3
																10.0
																2.5
																6.0
																13.0
																2.7
																11.25
																2.5
																3.55
																5.2
																13.25
																5.0
																2.0
																18.0
																5.0
																7.0
																6.0

Примечание. ¹⁾ Н — глубина, м; ²⁾ N — общая численность; ³⁾ численность самок с яйцевыми мешками; пустые клетки — отсутствие вида.

Температура поверхности была 14–15 °С, скачок располагался в слое 9–10 м, перепад на 1 м был всего — 2 °С, слои были не четко выражены. Ниже 15 м температура воды снижалась до 8 °С, что не типично для озера в летнее время (табл. 7.13). На станциях с глубиной 7 и 10 м в поверхностном слое *C. scutifer* отсутствовал, на 8 м обнаружено небольшое скопление циклопов, встречены и самки с яйцами. На станциях 3 и 4 с глубиной 15 и 22 м *C. scutifer* присутствовал в поверхностном слое; скопления же в гипolimнионе были сходны по плотности, но различались по структуре популяций. Так, на глубине 11 м (ст. 3) самцов было 66.6%, самок — 33.4%, из них больше самок с яйцевыми мешками — 20.2%. Над котловиной озера (ст. 4) с глубиной возрастало количество самок с яйцами. Так, на глубине 16–17 м самцов — 38%, самок без яиц — 15%, с яйцами — 47%; на глубине 18–19 м это соотношение таково: 27.8; 38.9; 33.3. Наибольшая численность циклопов регистрировалась на склоне котловины при температуре 9–11 °С и содержании кислорода около 3 мг/л (табл. 7.13).

В те же числа летом 1991 г. (20–21 июля) ситуация на озере была иной. Эпилимнион был прогрет до 20–21 °С. Слой скачка располагался на 8–10 м, перепад был очень велик — 6.3–8.5 °С. Численность *C. scutifer* была в 5 раз ниже, чем в холодном 1987 г. В эпилимнионе над глубиной 18 м (ст. 1) циклопы практически отсутствовали и только над самой котловиной (гл. 21 м) в поверхностных слоях обнаруживались отдельные особи (табл. 7.14).

Наибольшее количество рачков обнаружено в горизонте 12–14 м при температуре около 10 °С и содержании кислорода около 3–2 мг/л; вблизи самого дна при количестве O_2 менее 1 мг/л циклопы исчезали из проб. Состояние популяции *C. kolensis* было иным, чем в 1987 г. Самцы в значительной степени уже отмерли, среди самок преобладали особи с яйцевыми мешками. Над глубиной 18 м в слое 12 м популяция состояла из самцов — 40%, самок без яиц — 26%, яйценосных — 34%. То же соотношение над глубиной 21 м в горизонте 13–14 м выглядело иначе: 5; 30.6; 64.4. Количество самцов на всех горизонтах ст. 2 значительно в 10 раз меньше, чем на ст. 1, а количество самок, особенно яйценосных, наоборот, в 4 раза выше. Это связа-

но с некоторой разницей состояния среды и популяций в самой котловине и на ее склоне. Отмирание самцов — малое их относительное количество и преобладание в популяции самок, особенно с яйцевыми мешками — признак окончания периода размножения у холодолюбивых циклопов (Ривьер, 1986). Неблагоприятный момент, ускоряющий окончание активного размножения, замор в придонном слое был наиболее выражен в самой котловине. Отсутствие *C. scutifer* на ст. 1 до глубины 8–9 м связано с большим, на 2 °C прогревом эпилимниона и более резким переходом — падением температуры в металимнионе (8 °C на 1 м) (табл. 7.14).

Таблица 7.14. Распределение температуры (t °C), кислорода (O₂), мг/л), общей численности (N), количества самцов и самок (тыс. экз./м³) *Cyclops scutifer* в котловине оз. Сиверского в июле 1991 г. (обозначения как в табл. 7.13)

Станция 1						Станция 2					
N	T °C	O ₂	N	♂	♀	N	T °C	O ₂	N	♂	♀
0	21.5	10.0	0			0	20.0	10.4	0		
1	21.5	9.6				1	—	10.4			
2	21.0	—	0			2	—	10.0	0.3	0	0
3	—	—				3	—	—			
4	—	—	0			4	—	—	0.4	0	0.1
5	—	—				5	19.9	—			
6	—	—	0			6	19.8	9.0	0.4	0.4	0
7	—	9.5				7	19.7	9.4			
8	20.5	9.5	0.5	0.3	0.2	8	18.3	8.8	1.4	0.4	0.3
9	12.5	8.6				9	16.0	3.6			
10	12.0	3.8	2.5	1.3	0.6	10	12.0	3.2	2.5	0.5	0.6
11	11.5	3.7				11	11.0	2.9			
12	10.7	3.6	5.0	2.0	1.3	12	10.6	2.8			
13	10.2	3.0				13	9.9	2.2	5.87	0.27	1.8
14	11.0	2.8	4.9	2.9	1.1	14	9.4	1.8			
15	9.7	1.8				15	9.2	1.8			
16	9.7	1.0	3.0	0.5	2.0	16	8.9	1.8	1.73	0	0.4
17	9.0	0.6				17	8.9	1.8			
18	9.2	0.6	0	0	0	18	8.8	0.8	0	0	0
—						19	8.8	0.8			
—						20	8.4	0.8	0	0	0
—						21	8.2	0.4			

Почти в одни сроки 5–6 августа 1976 г и 8–9 августа 1977 г были произведены круглосуточные наблюдения за вертикальным распределением и структурой популяции *C. scutifer*. В 1976 г. сборы производились через 4 часа на горизонтах 0–3–6–10–14–18 и 25 м. Толща воды имела четкую термическую стратификацию: поверхность была прогрета до 20.7 °С, перепад — 3.5 °С на 1 м наблюдался в слое 5–6 м, глубже (на 14 м), температура снижалась до 12.3 °С и у дна было 11 °С. Популяция *C. scutifer* была немногочисленна. Колебания в горизонте 6–10 м составили от 4.2 до 17.5 тыс. экз./м³. Основная масса циклопов держалась на глубине 6–10 м, но расселялась глубже; только небольшая часть особей поднималась к поверхности:

Время, час	Горизонт, м						
	0	3	6	10	14	18	25
20.00	0	0	52	42	21	17	3
24.00	9	6	104	100	23	0	2
8.00	4	2	156	59	63	8	18
15.00	8	12	175	0	57	22	5

В популяции присутствовали копеподиты IV–V-й стадии, около 9% (табл. 7.15). Большую часть рачков — 34.5% составляли молодые самки без яиц и без прикрепленных сперматофоров; самок со сперматофорами было около 4.5%. Сперматофоры относительно быстро отваливаются, эта стадия кратковременна; однако присутствие таких особей в популяции свидетельствует об активной копуляции рачков. Самок с яйцевыми мешками много — 21% и самцов — 31%. Более 40% рачков популяции не размножались, что характерно для начала периода размножения. Судя по преобладанию различных рачков в отдельных горизонтах (в среднем за сутки), можно отметить, что от поверхности до 3 м чаще встречались копеподиты и самцы. Основная часть самок держалась в горизонте 6 м, на 10 м их было уже в 2 раза меньше; отдельные особи встречены глубже 14 м (табл. 7.15). Ночью в 24 часа в горизонте 6 м из 104 экз./10 л количество самок с яйцевыми мешками было максимальным — 62 экз./10 л или 59.7% от общей численности, тогда как в светлое время — 20.00, 8.00 и 15.00 их количество здесь составляло соответственно: 8 (15.4), 3.1 (19.8) и 23 экз./10 л (13.2%), хотя общая чис-

ленность рачков в 8 и 15 час была выше, чем в 24.00. Это свидетельствует о постоянном движении рачков внутри обитаемого горизонта.

Таблица 7.15. Среднее за сутки количество (экз./10 л) отдельных групп *Cyclops scutifer* на разных горизонтах 4–5 августа 1976 г.

Группы популяции	Горизонт, м						
	0	3	6	10	14	18	25
Copepodit	3	2	6	2	2	1	2
♂	3	2	32	26	9	4	3
♀ без яиц и без прикреплённых сперматофоров	1	2	48	24	16	5	3
♀ с прикреплёнными сперматофорами	0	0	4	2	1	2	0
♀ с яйцевыми мешками	0	1	31	14	13	4	1

Суточные наблюдения, проведенные 8–9 августа 1977 г., застали водоем в период летней стагнации, штиля и жаркой погоды. Днем температура воздуха в тени достигала 26 °С. Эпилимнион до 4 м был прогрет необычайно, до 20–25 °С, такой температуры не наблюдалось за весь период исследований. В металимнионе на 6 м температура снижалась до 15.4 °С, глубже — до 13.6–12.4 °С. Содержание кислорода в котловине падало уже в эпилимнионе; в горизонте 6 м его величина была 5.2 мг/л, ниже 9 м — 1.2 мг/л, глубже были лишь следы O₂. Вся популяция *C. scutifer* (до 86.2 тыс. экз./м³) была плотно сконцентрирована в горизонте 6 м, небольшие подвижки вверх на 2 м отмечены в сумеречные и ночные часы (с 21.00 до 6.00) (табл. 7.16).

Узкий горизонт обитания *C. scutifer* связан с высоким перегревом эпилимниона сверху более, чем с поднимающимся со дна котловины замором.

Для детального изучения размножения циклопов была рассмотрена структура популяции в скоплении в течение суток с 15.00 8 августа до 12.00 – 9 августа (табл. 7.17). Количество самцов колебалось в разное время суток от 2 до 20 экз./10 л, составляла в среднем за сутки 10.7%; самок без яиц с пустыми яичниками — от 11 до 42 экз./10 л — 24.8%, самок с наполнен-

Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги

ными яичниками — от 9 до 30 экз./10 л или в среднем 25.5%, самок с яйцевыми мешками от 12 до 46 или 39% в среднем за сутки от взрослой части популяции.

Таблица 7.16. Распределение *Cyclops scutifer* (экз./10 л) в оз. Сиверском по горизонтам в разное время суток 8–9 августа 1977 г.

Время, час	Горизонт, м						
	0	2	4	6	9	12	20
9.00	0	0	10	152	5	2	1
12.00	0	2	5	175	2	0	0
15.00	0	3	0	350	3	0	0
18.00	0	0	2	375	0	0	0
21.00	0	0	25	412	2	0	0
24.00	0	0	175	250	14	0	0
3.00	0	0	16	300	5	0	0
6.00	0	0	25	100	1	0	0
9.00	1	0	1	62	1	0	0
12.00	1	0	2	862	9	0	0

Таким образом, в популяции преобладали самки — 89.3%, самцов же было всего 10.7%. Самок с прикрепленными сперматофорами во всем материале обнаружено всего 2 экз., что свидетельствует о спаде размножения; значительная часть самцов уже исчезла из популяции. Среди самок преобладали особи с яйцевыми мешками, в которых происходит развитие науплиев (эмбриогенез). Самок с наполненными яичниками, когда происходит формирование яиц (овогенез), в течение каждого срока оказалось меньше, чем самок с яйцевыми мешками. Очевидно, эмбриогенез несколько более продолжителен, чем овогенез. Это показатель достаточного количества пищи для циклопа. Более детальное исследование самок с пустыми яичниками, скопившихся на горизонте 6 м в 3.00 9 августа, показало, что среди них было 38.5% особей с хорошо заметными скорлупками яиц и остатками стенок яйцевых мешков, прикрепленных к абдомену (только, что произошло вылупление науплиев). Вероятно, и циклопам так же, как некоторым ветвистоусым, присуще отрождение молоди в темное время суток и, видимо, в более глубоких слоях водной толщи.

Таблица 7.17. Количество (экз./10 л) самцов и самок *Cyclops scutifer* и их соотношение (в %) в популяции в разное время суток 8–9 августа 1977 г. на горизонте 6 м в оз. Сиверском

Группы популя- ции	Время, час							
	15.00	18.00	21.00	24.00	3.00	6.00	9.00	12.00
♂	$\frac{20}{2}$	$\frac{6}{5}$	$\frac{2}{6}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{19}{15.9}$	$\frac{2}{4.0}$	$\frac{10}{11.4}$	$\frac{3}{5.6}$
♀ без яиц, с пустыми яични- ками	$\frac{23}{25.3}$	$\frac{42}{41}$	$\frac{11}{32.4}$	$\frac{12}{24}$	$\frac{39}{32.8}$	$\frac{19}{23.2}$	$\frac{17}{19.3}$	$\frac{11}{20.7}$
♀ с наполнен- ными яичниками	$\frac{26}{28.5}$	$\frac{9}{8.5}$	$\frac{9}{26.3}$	$\frac{10}{20}$	$\frac{25}{21.1}$	$\frac{30}{36.6}$	$\frac{25}{28.3}$	$\frac{14}{26.4}$
♀ с яйцевыми мешками	$\frac{22}{44.2}$	$\frac{46}{45.5}$	$\frac{12}{35.3}$	$\frac{24}{48}$	$\frac{36}{30.2}$	$\frac{31}{37.2}$	$\frac{36}{41.0}$	$\frac{25}{47.3}$
Общее число обследованных особей	91	103	34	50	119	82	88	53

Примечание. Над чертой — численность (тыс. экз./м³); под чертой — доля (%).

Дважды в течение суток (24.00 и 3.00) была рассмотрена структура популяции на 4 и 6 м, где в темное время отмечался небольшой подъем рачков вверх (табл. 7.16). Оказалось, что самки с яйцевыми мешками в полночь оставались на горизонте 6 м, на 4 м их единицы (среди 100 исследованных особей):

Горизонт, м	♀ с пустыми яичниками	♀ с наполненными яичниками	♀ с яйцевыми мешками	♂
4 м	32	48	6	14
6 м	24	20	48	8

В 3.00 самок с яйцевыми мешками на 6 м было — 33; в горизонте 4 м таких самок встречено всего 3 экз.

Самки *C. scutifer* в оз. Сиверском имели максимальный размер 1.55 мм, средний — 1.37 мм, самцы — средний — 1.12 мм. В период наблюдений (8–9 августа 1977 г.) максимальная плодовитость составляла 36 яиц, средняя — 24.

В последние годы зоопланктон в оз. Сиверском изучался в 2005 г. 28–29 июля, через 12 лет после последних зимних исследований 1993 г. и через 14 лет после летних исследований в

1991 г. Прозрачность в озере в июле 2005 г. была 150 см, температура у поверхности котловины (гл. 20 м) — 24.0 °С. Были произведены вертикальные сборы на станциях с глубиной 20 и 5 м.

В котловине взяты пробы по всей вертикали через 2 м планктобатором ($v = 5$ л), а также получены обширные сборы сетью ($d = 38$ см, газ № 76) от дна до поверхности. Подробно изучен видовой состав всего зоопланктона. Показатели среды, численность, распределение, структура популяции *C. scutifer* в котловине на отдельных горизонтах (тыс. экз./м³) представлена ниже:

Факторы среды; структура популяции	Глубина, м								
	0	2	4	6	8*	10	12	14	16
t °С	24.0	23.6	18.0	17.8	14.4	11.4	12.0	10.2	9.8
O ₂ , мг/л	10.0	10.2	9.8	5.7	2.5	1.75	2.3	0.7	0
<i>C. scutifer</i> , Corepodit	0	0	0	0	-	0.6	0	0	0
Самцы	0.2	0	7.0	15.0	-	0.2	0.2	0.4	0
Самки без яйцевых мешков	0	0	2.4	12.4	-	0	0.2	0.4	0
Самцы с яйцевыми мешками	0	0	0.4	15.0	-	0.2	0	0	0.2
<i>C. scutifer</i> вся популяция	0.2	0	9.8	42.4	-	1.0	0.4	0.8	0.2

Примечание. * — проба, взятая на глубине 8 м, погибла.

В конце июля 2005 г. основные экологические факторы были типичны для озера в период летней стагнации, сходны с теми, что наблюдалось в 1977 г. Верхний слой — 2 м в эти годы был прогрет до 24 °С, но в 2005 г. на глубине 6 м температура была выше. Кислородный режим был ещё более напряжённым, на 10 м — менее 2 мг/л. Скопление циклопов (общая численность 42.4 тыс. экз./м³) регистрировалась в том же 6-ти метровом слое, что обычно наблюдалось во все годы исследований в период летней стагнации. Однако, общая численность *C. scutifer* была в 2 раза ниже, чем в экстремальном 1977 г. Структура популяции (по численности рачков) выглядела так: на 4 м самцов было больше, чем самок; самки с яйцевыми мешками встречались единичными экземплярами. На наиболее обитаемом горизонте — 6 м среди самок преобладали особи с яйцевыми мешками; самок в общей сложности было 64.6%, самцов — 35.4%; самок с яйцевыми мешками — 35.4%. Преобладание самок с яйцевыми мешками свидетельствует об активном размножении. По сравнению с началом августа 1977 г. в популяции было больше

самцов (35.4% — в 2005 г. и 10.7% — в 1977 г.) Обращает внимание определённая устойчивость процесса размножения *C. scutifer* в оз. Сиверском. Вероятно, это свидетельствует о приспособленности вида к условиям озера, возможности не только выживать, но и размножаться при крайних температурных условиях и заморе во всём гипolimнионе. На станции вблизи каменистого берега без зарослей в поверхностном слое *C. scutifer* не обнаружен, на глубине 4 м его численность была 0.6 тыс. экз./м³; встречены самки без яиц и с яйцевыми мешками.

Соотношение видов ракообразных в пробах, взятых большой сетью, представлено в таблице 7.18.

Таблица 7.18. Соотношение веслоногих и ветвистоусых (%) в котловине оз. Сиверского 28 июля 2005 г.

Виды	%
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	23.4
<i>Th. crassus</i>	1.6
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	4.04
<i>Eudiaptomus (gracilis+graciloides)</i>	10.3
<i>Eu. Copepodit</i>	1.3
<i>Cyclops scutifer</i>	22.0
<i>C. vicinus</i>	0.1
<i>Cyclops Copepodit</i>	0.5
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	6.32
<i>Daphnia cucullata</i>	12.23
<i>D. galeata</i>	3.15
<i>D. cristata</i>	5.6
<i>Daphnia</i> (молодь)	4.01
<i>Eubosmina coregoni</i>	1.25
<i>Leptodora kindtii</i>	0.3
<i>Chydorus sphaericus</i>	2.9

Видовой состав был разнообразен — 13 видов веслоногих и ветвистоусых; доминировали летние теплолюбивые циклопы: *Thermocyclops oithonoides*, *Th. crassus* и *Mesocyclops*. Они составляли 26% всех ракообразных. Холодолобивый *C. scutifer* насчитывал почти столько же — 22.0%; роль его в сообществе остаётся высокой, несмотря на узкую нишу, составляющую приблизительно 2–4 м. *C. scutifer* заселяет лишь металимнион.

Доля копепод в озере — 63.1%; даже в период летней стагнации она остается выше, чем ветвистоусых. Значительный вклад в это соотношение вносят холодолюбивые *C. scutifer*, *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Это свидетельствует о сохранении оз. Сиверским статуса олиго-мезотрофного водоёма, но находящегося на грани потери последних признаков олиготрофного.

Экологии и жизненным циклам *C. scutifer* посвящена обширная литература (Рылов, 1948; Düssart, 1969; Монченко, 1974). Однако по бассейну Верхней Волги есть только упоминание о нахождении здесь *C. scutifer* (Волга и её жизнь, 1978). Можно предположить, что Сиверское озеро (~ 60° с.ш.) — южная граница распространения вида. Зимняя диапауза в этом озере — есть, видимо, приспособление холодолюбивого циклопа пережить замор в придонных слоях, сохраняющийся в озере всё лето, а затем возникающий у дна и в зимний период.

Жизненные циклы *C. scutifer* и их зависимость от особенностей водоема изучались в озерах Норвегии (Elgmork et al., 1978) и Кольского полуострова (Коробцова, 1975; Иванова, 1975).

Из пяти разнотипных озёр Норвегии (расположенных около 58° с. ш.) только в одном наблюдалась диапауза *C. scutifer*. Копеподиты на IV стадии с сентября по март пребывали в пелогене. Ледостав на этом озере короткий, с конца января до начала апреля. В других озерах стадия покоя не наблюдалась. Рачки постоянно в течение круглого года населяли всю толщу воды. Половозрелые особи появлялись в мае, размножение длилось с мая по сентябрь, в это время в планктоне присутствовали науплии. В мелководных озерах (гл. 13–10 м), лучше прогреваемых, науплиальные и копепоидитные стадии относительно краткосрочны (1–2 мес.), несколько продолжительнее IV-я копепоидитная стадия (до 2–4 мес.). В глубоководном (62 м) менее прогреваемом озере, отдельные стадии развития продолжительнее — более полугода. Особенно длительно, почти год, рачки пребывали на IV копепоидитной стадии, что как бы предопределяет появление диапаузы. Авторы (Elgmork et al., 1978) связывали появление диапаузы и выпадение рачков в пелоген с сильным влиянием рыб на популяцию циклопов, где они основной вид зоопланктона. Данные по температуре в работе не приведены.

Озера Зеленецкое (гл. 25 м) и Акулькино (гл. 3 м) расположены на Кольском полуострове около 69° с.ш. Максимальный прогрев воды наблюдается в августе, до 15 °С, в начале сентября температура снижается до 12 °С. В оз. Акулькино — более мелководном в августе поверхность прогревается до 16.8 °С. Половозрелые особи присутствуют в планктоне в течение июля–августа. Затем появляется большое количество науплиев и копеподитов всех стадий. Эта молодь к концу августа подрастает, и в популяции доминируют копеподиты IV-й стадии (Коробцова, 1975). Однако наблюдения за циклопами производились лишь в летний период (с начала июля по начало сентября), и их жизненный цикл и существование диапаузы неизвестны.

В озерах Кривом (гл. 12 м) и Круглом (гл. 3.5–4 м), расположенных в Северной Карелии, значительная по плотности популяция *C. scutifer* (численность 23.7–17.6 тыс. экз./м³) обитает только в первом, глубоководном. В нем *C. scutifer* — основной компонент зоопланктона (Иванова, 1975). Озеро в летнее время прогревается обычно до 12 °С, лишь в начале июля температура поверхности воды (0–2 м) иногда достигала 15–17 °С. Размножение протекало при наибольшем прогреве с конца июля до середины сентября, когда регистрировалась масса науплиев. В конце сентября температура снижалась до 5–3 °С, рост науплиев приостанавливался, и рачки зимовали на этой стадии. Зимой наблюдений не производилось. На следующую весну с первой половины июня происходил быстрый рост и развитие рачков, и в июле популяция приступала к размножению. Таким образом, диапаузы у *C. scutifer* в оз. Кривом нет (Иванова, 1975).

Своеобразный жизненный цикл *C. scutifer* приводится в работе (Elgmork, Sigmund, 1998) по материалам 1973–74 гг., собранным в оз. Свинсён вблизи г. Осло (Норвегия). Озеро имеет не перемешиваемый глубже 30 м монимолимнион с температурой круглогодично — 4–4.9 °С. Верхние слои до 10 мгреваются от 20 до 10 °С. Яйценосные самки присутствуют в популяции с конца августа по вторую декаду декабря. Самцы появляются на месяц раньше зрелых самок, но в общем их количество соизмеримо с общей численностью всех самок. Науплии присутствуют в августе, но в массовом количестве появляются в сентябре, и огромная их численность регистрируется в планктоне до апреля.

Они исчезают (переходят в копеподитные стадии) только в мае-июле следующего года. В июле наступает стадия диапаузы у копеподитов III–IV-го возраста. В районе склона котловины на глубине 10–12 м диапауза длится по октябрь, а у пятой стадии — с мая по ноябрь — она ещё более продолжительна. Над самой котловиной (гл. 25–30 м), где расположен минималимнион, копеподиты IV–V-й стадии вообще исчезают в июне-июле и появляются только в августе. Было исследовано распределение илов и покоящихся копеподитов на разной глубине. К сожалению, нет конкретных данных по содержанию кислорода, отмечена только зона оксиклина, ниже которой регистрируется зона истощения O_2 . Максимальная численность покоящихся копеподитов (до 30 тыс. экз./м²) регистрируется на глубине 15 м, на границе дефицита кислорода. Глубже (25–33 м) численность диапазирующих *C. scutifer* уменьшается до 5–10 тыс. экз./м². Уменьшение покоящихся стадий в котловине не находит удовлетворительного объяснения. Либо плотность воды, максимальная при 4–4,9 °С, замедляет оседание рачков, и они волновыми и компенсационными движениями воды удерживаются в толще и оседают на склонах. Либо численность копеподитов в глубинном горизонте мала из-за их отмирания в зоне минималимниона при стабильно неблагоприятной здесь среде. В этой зоне не происходит ни весеннего, ни осеннего перемешивания: отмечен постоянный дефицит кислорода и повышенная минерализация, что не способствует выживанию копеподитов *C. scutifer*.

Наблюдения по биологии и жизненным циклам *C. scutifer* производились в 1980–81 гг. в олиготрофном норвежском озере (Warvagen, Nilssen, 2010). Максимальная численность копеподитов V-го возраста всего 5 тыс. экз./м³, затем численность резко снижается, и взрослых особей (самцов и самок) в июне-июле оказывается всего 0,6 тыс. экз./м³. Прогрев озера ниже, чем Сиверского при такой же глубине (25 м). Только в июле-августе верхний 3 м слой прогревается до 21 °С. Скопление размножающихся особей располагается в верхнем слое от 3 до 10 м при температуре 20–14 °С. К сожалению, кислородный режим озера не наблюдался, известно только, что развивается дефицит O_2 ближе ко дну в период летней стагнации. Самцы появляются в популяции раньше самок, но и раньше отмирают, что прослежи-

но и на оз. Сиверском. Однако диапаузы у *C. scutifer* на дне в норвежском озере не происходит. Копеподиты IV-й стадии в положении «активной» диапаузы заселяют зимой всю толщу воды. Поскольку нет данных по кислородному режиму, авторы связывают низкую численность и отсутствие летом циклопов ниже 15–20 м с уровнем рН. Этот показатель в озере не выше 5.8 зимой под нижней кромкой льда. Летом же в период размножения *C. scutifer* в придонных слоях среда оказывается закисленной — $\text{pH} = 5.3\text{--}4.9$. В оз. Сиверском самые низкие величины реакции среды отмечены весной — 8.03–7.55 (поверхность и дно котловины — 26 м), летом рН увеличивается до 8.45, а в октябре реакция снижается до 7.20. Таким образом, рН в оз. Сиверском характеризует среду как нейтральную с небольшим отклонением реакции к слабощелочной, тогда как в рассматриваемом выше норвежском озере рН около 5–6 явно характеризует среду как закисленную. Кроме того, воды озера имеют высокую цветность у дна в весенне-осенний период. Известно, что цветность оз. Сиверского уникально мала среди всех изученных водоёмов, всего 27–30°. Разница в численности популяций в озёрах очень значительна — от 100 тыс. экз./м³ в оз. Сиверском до 5 тыс. экз./м³ в норвежском озере. Можно предположить, что, несмотря на сходство морфометрии, термической структуры озёр и общего состава веслоногих — олиготрофно-ацидофильная среда в норвежском озере не благоприятна для *C. scutifer*, а также *C. abyssorum*, который встречается в озере единичными экземплярами, и сведения о нём не приводятся вообще.

Популяции *C. scutifer* распространены почти во всех глубоководных озёрах Камчатки (Куренков, 2005). Однако азиатский *C. scutifer* отличается от европейского строением копеподита пары IV грудных ног (Ривьер, 1982) (рис. 32). В определителях (Монченко, 1974; Düssart, 1969) коксоподит пары IV не изображен. В последнем издании «Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России» (2010) рисунки *C. scutifer* мелкие и нечёткие; на части копеподита изображена опушённая щетинка, а не вырост, какой имеет *C. scutifer* из оз. Сиверского Северо-Западной части Европейской России.

Камчатский *C. scutifer* распространён в озёрах средних глубин (30–40 м), но и в озёрах с максимальной глубиной (о. Курильское, до 400 м). Вид не просто встречен в 11 исследованных озёрах, но и доминирует над остальными (Куренков, 2005). Подробно экология и биология *C. scutifer* рассмотрена автором в оз. Начикинском (гл. 36 м) (рис. 33). Максимальный прогрев в этом озере поверхностного 5-метрового слоя регистрируется в конце августа – начале сентября, до 15 °С. Половозрелые особи появляются с середины июня и встречаются до конца августа. Динамика численности в течение 3-х лет была сходной (рис. 34).

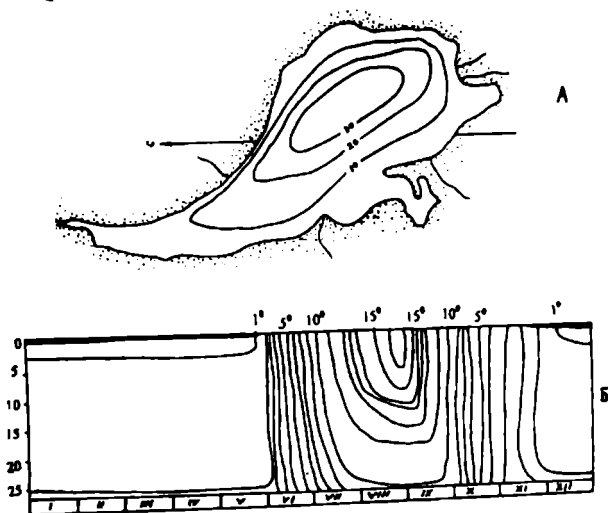


Рис. 33. Озеро Начикинское (Камчатка); морфометрия котловины (А) и сезонные изменения вертикального распределения температуры (Б) (по: Куренков, 2005).

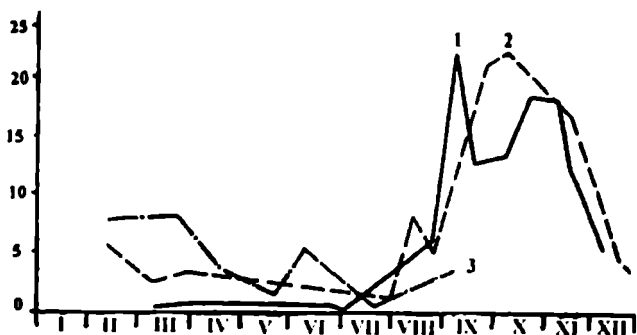


Рис. 34. Динамика численности *Cyclops scutifer* в оз. Начикинском. 1 — 1954 г., 2 — 1955, 3 — 1956 (по: Куренков, 2005). По оси ординат — численность, экз./м³.

Структура популяции и динамика численности, прослеженная в течение двух лет в оз. Азабачьем, оказалась устойчивой (рис. 35).

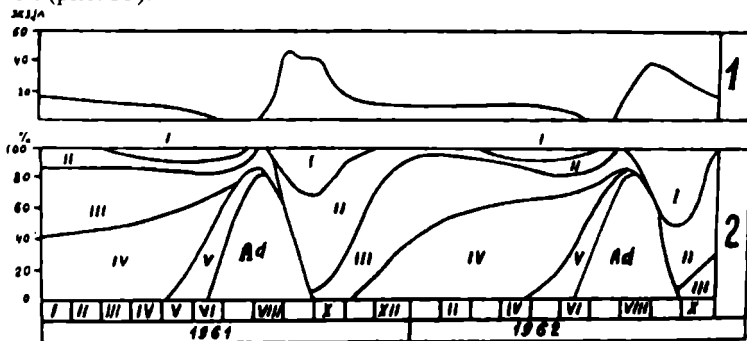


Рис. 35. Схема внутригодовых изменений численности *Cyclops scutifer* в озере Азабачьем. 1 — науплии, 2 — копеподитные стадии (в % от численности всех копеподитов), Ad — зрелые особи.

Дольше всего в толще воды держится молодь на IV-й копеподитной стадии — с октября-ноября по апрель, когда термические условия в озере особенно суровы: 5–2 °С. Интересно, что переход на V-ю копеподитную стадию происходит не под влиянием повышения температуры. Она весь период с марта по

июнь не поднимается выше 3 °С, а, видимо, в связи с возросшей освещённостью и развитием подо льдом фитопланктона, что создаёт возможности для роста и развития криофильного в условиях Камчатки *C. scutifer* (рис. 35).

Двадцатилетние наблюдения на оз. Дальнем (гл. 50 м; Камчатка) показали, что средняя продолжительность периода ледостава — 179 дней, максимальная — 195 дней. Однако температура подо льдом, средняя для толщи воды — 2.9 °С, придонные температуры не опускаются ниже 4 °С. Благодаря большой прозрачности воды и доминированию диатомей фитопланктон развивается круглогодично. Так, в январе–апреле численность диатомей *Aulacoseira subarctica* и *Asterionella formosa* достигают 657 кол./л, хотя эти величины на порядок меньше, чем летом (Вещлер, 2009а). Температура у поверхности не поднимается выше 16 °С, а взрослые особи *C. scutifer* тем не менее, приурочены в период летней стагнации к глубинным слоям. Цикл размножения *C. scutifer* в глубоких озёрах Камчатки чрезвычайно сложен. Циклопы, как правило, имеют три периода размножения или поочерёдно размножаются три когорты, помёта (поколения?) циклопов (рис. 36).

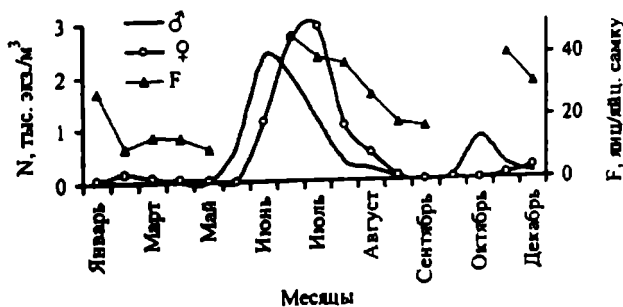


Рис. 36. Сезонные изменения численности (N) половозрелых особей (♂, ♀) и плодовитости самок (F) в популяции *Cyclops scutifer* в оз. Дальнем (по: Вещлер, 2009).

Из-за больших глубин обитающие в разных слоях рачки не одновременно поднимаются в более тёплые слои и приступают

к размножению. Описано три когорты, размножающиеся в разное время. Особи первой когорты развиваются в летне-осенний период при наибольшем прогреве, созревают быстрее и, соответственно, имеют меньшие размеры. Размножение второй когорты наблюдается в начале зимы; третьей — в апреле-мае. Особи третьей когорты, растущие при низких температурах, имеют максимальные размеры. Так, взрослые особи I–III когорты *C. scutifer*, размножающиеся летом, зимой и весной имеют разные размеры (длина тела, мм; по: Вещлер, 2009б):

	Когорты		
	I	II	III
♂	1.174±0.024	1.272±0.013	1.274±0.007
♀	1.438±0.012	1.492±0.004	1.557±0.025

Таким образом, в период зимнего роста и размножения для холодолюбивых циклопов характерны более крупные размеры (особенно самок). Эта закономерность прослежена нами у *Cyclops abyssorum* на оз. Бородаевском.

Cyclops kolensis — мало изменчивый широко распространённый вид, заселяющий пруды, озёра от Кольского полуострова до водоёмов дельты Волги и все Волжские водохранилища (Рылов, 1948; Николаев, 1972; Монченко, 1974; Дзюбан, Ривьер, 1976; Шурганова, 1984, 1989). Он всё лето в состоянии диапаузы покоится в пелогене, а размножается зимой и ранней весной, особенно интенсивно в период распада льда при температуре 4–7 °C.

Особенности биологии, отношение к факторам среды, размножение *C. kolensis* были наиболее подробно изучены в Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1987), а также наблюдались в озёрах: Сиверское, Плещеево, Неро, Выдогощ, Селигер и др. *C. kolensis* — самый распространённый вид холодолюбивых циклопов. Его выживаемость в разного типа водоёмах определяется способностью копепоидитов IV-й стадии впадать в диапаузу при возрастании температуры выше 12–14 °C и пребывать в наилке в течение всего безлётного периода. После становления льда основная масса копепоидитов всплывает из наилки в придонный слой. Ускорение их роста и созревания начинается под льдом в марте-апреле. В озерах Неро и Выдогощ заморы зимой

вызывают скопления циклопов в поверхностных слоях у нижней кромки льда. После вскрытия водоёма *C. kolensis* имеет короткий (не более 40 дней) период интенсивного размножения и роста молоди до IV копепоидитной стадии. В июне молодь опускается на дно, взрослые отмирают и цикл замыкается (Ривьер, 1986; Rivier, 1996). Взрослые отмирают раньше, чем происходит оседание нового поколения на дно.

В Рыбинском водохранилище в придонных скоплениях на русле р. Мологи (гл. 16 м) колебания численности *C. kolensis* по годам значительны. Количество рачков в марте 1978 г. было 7.00 тыс. экз./м³, 1979 — 8.05, 1980 — 174.0, 1981 — 9.4, 1982 — 13.0, 1983 — 6.6 и 1985 г. — 30.0 тыс. экз./м³. После вскрытия водоёма, перемешивания воды скопления разрушаются, колебания численности становятся незначительными — 5–10 тыс. экз./м³ (Ривьер, 1986, 1987) (рис. 37).

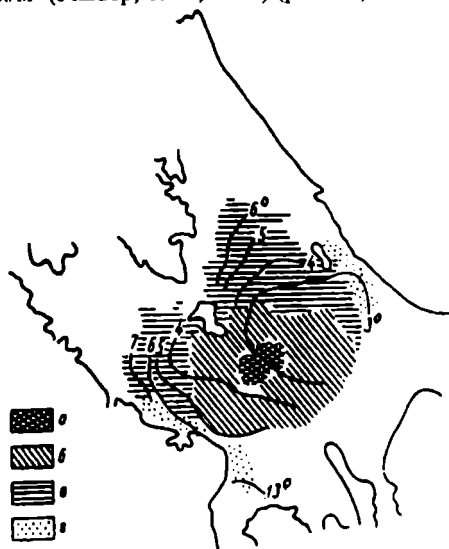


Рис. 37. Плотность *Cyclops kolensis* и температура воды в Главном плёсе Рыбинского водохранилища 16–18 мая 1979 г. Численность циклопов (тыс. экз./м³): а — более 10, б — 10–5, в — 5–1, г — 1.

В первых числах мая 2004 г. при температуре 6.9–10.8 °С, в самый начальный период размножения, когда 60% самок ещё не имели прикрепленных сперматозоидов, обнаружены единичные

особи с первыми яйцевыми мешками. Число яиц в обоих составляло 15–18, что, вероятно, близко к минимальной величине плодовитости для *C. kolensis*. Во второй декаде мая 2004 г. при температуре 5.4–7.8 °С, когда количество самок с яйцевыми мешками составляло 32% от численности популяции, число яиц уже возросло от 22 до 40, составляя в среднем 33 яйца; средний размер самок при этом был — 1.18 мм. В дальнейшем плодовитость возрастает до 81 яйца; в среднем — 48 яиц (Ривьер, 1986).

В оз. Сиверском летом копепоидиты IV стадии *C. kolensis* в диапаузе лежат в наилке и никогда не встречаются (как и в других водоёмах) в толще воды даже при особенно низких (8 °С) температурах в гипolimнионе. Весной, в мае (1985 г.) в период гомотермии при 6 °С все копепоидиты были зрелыми. Половозрелые особи расселены во всей толще воды. Некоторое увеличение численности отмечено в слое 5–6 м и в придонных слоях. В марте 1983 г. на станциях с глубиной 9 и 4.5 м были обнаружены копепоидиты IV–V *C. kolensis*, их численность до 4 м глубины составляла 0.4–0.5 тыс. экз./м³, на глубине 5–8 м — 1.4–5.8; взрослые особи не встречены. В самой котловине скопления обнаружены в слое 12–16 м (табл. 7.19).

Таблица 7.19. Вертикальное распределение *Cyclops kolensis* (тыс. экз./м³) в котловине оз. Сиверского в марте 1983 г.

Горизонт, м	Соперодит	♂	♀	♀ с яйцевыми мешками
1+2	4.0	0	0	0
3+4	1.5	0.1	0	0
5+6	1.6	0	0	0
7+8	3.5	0	0	0
9+10	9.6	0	0.2	0
11+12	12.1	0.1	0	0
13+14	18.8	0.1	0.2	0
15+16	10.3	0.4	0	0.4
17+18	4.1	0.1	0.6	0.8

В оз. Сиверском зимой недостаток кислорода регистрируется только у самого дна. В марте 1993 г. распределение отдельных групп популяции по горизонтам над котловиной представлено в таблице 7.20. Основная часть популяции (копепоидиты ≈

Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги

200 тыс. экз./м³) располагалась в слое 16–18 м, особенно самцы и самки с яйцами. Пробы были взяты на каждом метре толщи воды. Самцы немногочисленны, обнаружены только над дном. В слое 17 м было наибольшее количество самок, среди которых почти 50% имели яйцевые мешки; половозрелая часть популяции составляла около 55 тыс. экз./м³. Копеподиты сосредоточены на 18 м, у дна их около 200 тыс. экз./м³. Эти огромные величины несравненно выше тех, которые зарегистрированы зимой 1983 г. и в период весеннего перемешивания в 1985 г. Суммарная численность половозрелой части популяции в мае 1985 г. составляла около 7.0 тыс. экз./м³.

Таблица 7.20. Вертикальное распределение *Cyclops kolensis* (тыс. экз./м³) в котловине оз. Сиверского в марте 1993 г.

Горизонт, м	Copepodit	♂	♀	♀ с яйцевыми мешками
0	0.4	0	1.0	0
1	1.05	0	0.2	0
2	2.3	0	0.6	0
3	2.5	0	2.5	0
4	0.2	0	0.4	0
5	0.2	0	0.2	0
6	0.4	0	0	0
7	0.4	0	0.2	0
8	0.2	0	0	0
9	0.2	0	0	0
10	0.2	0	0.2	0
11	0.8	0	0.4	0
12	0.2	0	0	0
13	0.6	0	0.2	0
14	3.4	0	1.0	0
15	6.3	0	2.1	0
16	10.1	4.7	13.2	11.6
17	113.7	4.1	27.3	23.3
18	198.0	1.8	13.8	7.4

Размер половозрелых самок *C. kolensis* в мае 1985 г. при температуре 6.4–6.1 °С в оз. Сиверском — 1.05–1.2 мм. Количество яиц колебалось от 21 до 39 и не было связано с размером самки:

	Длина тела, мм							Сред- ние
	1.05	1.125	1.125	1.115	1.15	1.175	1.2	1.134
Количество яиц в меш- ках (шт.)	21	39	33	22	27	35	39	31

Таким образом, в оз. Сиверском 25 мая 1985 г. при температуре 6.4–6.1 °С, средний размер яйценосных самок — 1.134 мм, их плодовитость в среднем 31 яйцо, были сходны с тем, что наблюдалось в центре Рыбинского водохранилища при сходном прогреве воды в мае 2004 г.

Cyclops kolensis — обычный зимний вид, встреченный во всех исследованных водоёмах. В 1983 г. в оз. Бородаевском скопление рачков располагалось в слое 16–19 м, их численность — 11.4 экз./м³, биомасса значительна — 0.39 г/м³; структура популяции: Соперодит IV-й стадии — 85.1%, зрелых самок — 7.9%, самцов — 7.0%. До глубины 15 м *C. kolensis* практически не встречался (на 5 м в 10 л обнаружена — 1 самка и 7 копеподитов). На станции с гл. 5 м кольского циклопа вообще не было. В марте 1993 г. копеподиты *C. kolensis* встречались в поверхностном слое воды на станции с глубиной 18.5 м. На станции с глубиной 13.5 м отдельные особи (единичные экз.) обнаружены в горизонтах с 2 до 7 м, и только с горизонта 8 м их численность увеличивалась до 1.6 тыс. экз./м³. Она возрастала на 9–12 м до 2.4 тыс. экз./м³. Циклопы образовывали скопление у самого дна — 41.0 тыс. экз./м³, причём преобладали копеподиты IV стадии — 83%. На глубине 13 м (гл. 13.5 м) был взмучен батометром наилок и копеподиты *C. kolensis* оказались в пробе совместно с копеподитами *Thermocyclops oithonoides* (12.6 тыс. экз./м³). Последние зимой пребывают в диапаузе как теплолюбивые летние формы. Наибольшее число особей *C. kolensis* в толще воды и скопление их копеподитов IV стадии свидетельствует о нахождении их в наилке в состоянии диапаузы в связи с дефицитом кислорода ниже 8 м.

В феврале 2009 г. в оз. Бородаевском популяция *C. kolensis* была малочислена; на 12 м циклопов было всего 2.2 тыс. экз./м³. Популяция состояла в основном из копеподитов (50%) размером 0.55–1.05 мм разного возраста; самок без яиц ($l = 1.1–1.25$ мм) —

около 20% и самцов — 30%. Во всем материале обнаружено лишь 3 самки с яйцевыми мешками и с прикрепленными сперматофорами. Размножение рачков имело место, но происходило слабо. Однако, несмотря на очень разные условия среды в рассматриваемые сроки наблюдений, популяция *C. kolensis* представляла собой в основе незрелых особей IV стадии (83–50%).

Наименее плотная популяция *C. kolensis* наблюдалась в оз. Неро. Ко времени вскрытия водоёма все рачки сосредоточены у нижней кромки льда из-за полного замора. Они быстро скапливаются у многочисленных лунок, но не размножаются. В отличие от особей из Рыбинского водохранилища и оз. Сиверского, весной подо льдом у *C. kolensis* в оз. Неро отсутствуют жировые скопления в теле. Тем не менее, популяция после вскрытия озера активно размножается среди тающего льда и расселяется по всей центральной части. В начале апреля 1987 г. в оз. Неро, на разрезе город–село Угодичи было проделано несколько больших лунок ($d \approx 1$ м), которые были оставлены на сутки. Затем были взяты батометром ($v = 5$ л) пробы в поверхностном слое. Глубина озера на разрезе — 2–2.2 м, толщина льда 84 см; температура в толще воды — 0.2–0.3 °C; содержание кислорода у нижней кромки льда — 1.35 мг/л. Через сутки в лунках под тонким образовавшимся льдом оказалась чистая культура, масса особей *C. kolensis* от 91.25 до 335.0 тыс. экз./м³. Популяция *C. kolensis* (при численности 91.2 тыс. экз./м³) имела следующее строение:

Размеры, мм	0.95	1.0	1.05	1.1	1.15	1.2	1.25	1.3	1.35	1.4	1.45
Размерная группа (%)	2	3	14	20	20	22	11	3	0	3	2
Возрастные группы	Копеподиты IV-V стадии и самцы							Зрелые самки			

Зрелых самцов в скоплении обнаружено всего 1.8%. Присутствуют очень крупные самки, но ни у одной особи не обнаружено ни прикрепленных сперматозоидов, ни яйцевых мешков. Популяция готова к размножению, но, видимо, из-за напряженного кислородного режима не имеет жировых запасов в теле и не проявляет активности. Рачки скопились в освещенном месте у открытой поверхности воды, где содержание кислорода около 17 мг/л.

В оз. Плещеево жизненный цикл *C. kolensis* не имеет особенностей и типичен для этого вида. Однако, здесь *C. kolensis* относительно малочислен, среднее количество по озеру — 2 тыс. экз./м³, но в 1989 г. в период размножения в мае численность вида достигала 135 тыс. экз./м³, а биомасса 2.54 г/м³ (Столбунова, 2006). Пребывание *C. kolensis* у поверхности и образование плотных скоплений размножающихся особей кратковременно. Уже в середине июня копеподиты IV-й стадии циклопов исчезают из толщи воды, оседают на дно в состоянии диапаузы.

Жизненный цикл *C. kolensis* в изученных озёрах своеобразен и устойчив. Этот вид по термическим предпочтениям можно отнести к криофильным, но температурный диапазон кольского циклопа несколько шире, чем *C. abyssorum* — от 2–3 до 12–14 °С. Циклоп большую часть жизни проводит в активном состоянии: с момента замерзания водоёма до конца мая – начала июня. После становления льда, затухания всех гидродинамических процессов, в начале подлёдного прогрева копеподиты IV-го возраста *C. kolensis* всплывают над илом и начинают вести активный образ жизни. Около 13% численности популяции созревает и приступает к размножению. Подробно жизненный цикл *C. kolensis* изучен в Рыбинском водохранилище (Ривьер, 1980, 1987, 1996). Наблюдения за этим видом в других водоёмах не выявили значительных отличий. В оз. Сиверском, где популяция *C. kolensis* многочисленна, также около 11.6% популяции, сосредоточенной зимой в придонном слое (гл. 17–18 м), представляет собой зрелых яйценосных самок. При развивающемся дефиците кислорода у дна плотное скопление *C. kolensis* постепенно поднимается в верхние слои, а после вскрытия водоёма среди тающего льда идёт наиболее активное размножение при температуре 0–6 °С. Такие процессы наблюдались в оз. Белом в период вскрытия, а также неоднократно в Рыбинском водохранилище. При прогревании водоёма старшее поколение отмирает, а молодь дорастает до IV-й стадии и после повышения температуры до 12–14 °С опускается в диапаузу на дно, где проводит всё лето, периодически попадая в толщу при ветровом перемешивании и постепенно переотлагаясь (как самые лёгкие частицы) в наиболее глубоких участках дна (Ривьер, 1987).

В озёрах Камчатки *C. kolensis* уходит в зиму в виде копеподитов III возраста, которые находятся в состоянии диапаузы. Развитие приостанавливается до вскрытия озера. Они растут, достигая половозрелости в течение мая – июня, а размножаются в июле, тогда, когда в изучаемых нами озёрах в это время вид исчезает из толщи воды. Период размножения занимает 10–15 дней в июле, науплии растут быстро до конца июля, а копеподиты существуют остальную часть годового жизненного цикла. По данным И.И. Куренкова (2005) в оз. Халактырском — относительно мелководном (максимальная глубина 32 м), весенняя гомотермия при 4 °С наблюдается в первой декаде июня, а в середине июля температура у поверхности достигает 12–13 °С, тех же величин, при которых происходит репродукционный процесс у *C. kolensis* в Рыбинском водохранилище (рис. 38, 39).

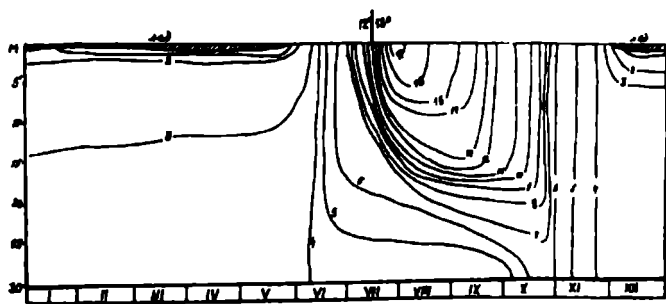


Рис. 38. Сезонные изменения вертикального распределения температуры в оз. Халактырском (по: Куренков, 2005).

В оз. Байкал *C. kolensis* был детально изучен Г.Ф. Мазеповой (1978; 2001). Произведено подробное морфологическое обследование вида, которое показало, что это типичный, мало изменчивый в самых различных водоёмах — *C. kolensis*. Обладая малой морфологической изменчивостью, вид пластичен по поведенческим проявлениям. Циклоп встречается как в открытом Байкале над максимальными глубинами, так и в мелководных заливах — ссорах, где, как и положено кольскому циклопу, переходит в состояние диапаузы. В результате гидростроительства, через Ангару *C. kolensis* заселил Иркутское и Братское водохранилища. Такое же быстрое заселение

прослежено в Волжском каскаде (Волга и её жизнь, 1978; Куйбышевское водохранилище, 1983).

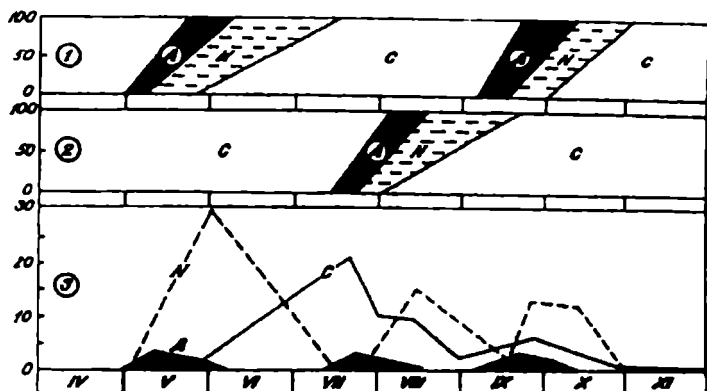


Рис. 39. Схема экологических циклов копепод в оз. Халактырском (Камчатка) (по: Куренков, 2005). 1 — *Mesocyclops leuckarti* (в % от всей популяции), 2 — *Cyclops kolensis* (в % от всей популяции), 3 — общая численность циклопов (экз./л): А — взрослые особи, N — науплиусы, С — копеподиты.

Изменениям подвержены размеры особей *C. kolensis* в зависимости от района исследований (прибрежье, центральная часть водоёма); основные морфологические признаки устойчивы (рис. 40).

В открытом Байкале *C. kolensis* размножается в течение круглого года. В начале размножения самцы преобладают над самками, затем соотношение полов выравнивается. Над глубинами рачки обитают в верхнем 0–50 см слое воды, а на 150–250 м — держится только 5–7%. Обычно наибольшая численность *C. kolensis* концентрируется в верхних 10 м, но он совершает небольшие вертикальные миграции. При максимальных температурах летом и осенью (14–16 °C) рачки опускаются глубже. Численность их в оз. Байкал значительно меньше, чем в рассматриваемых озёрах Верхней Волги. Если в оз. Байкал взрослых особей и копеподитов максимум 42000 тыс. экз./м² в слое 0–250 м (т.е. 17 экз./м³), то в оз. Сиверском и Рыбинском

водохранилище в скоплениях численность достигает 200–250 тыс. экз./м³.

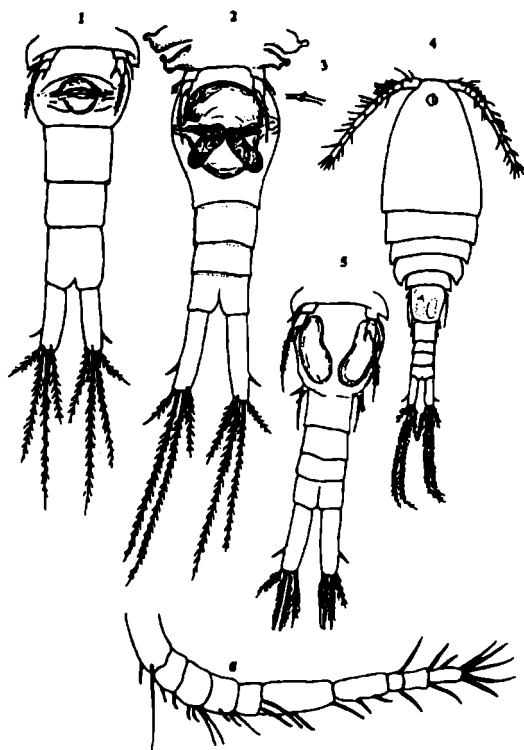


Рис. 40. *Cyclops kolensis* из Рыбинского водохранилища. 1 — abdomen зрелой самки с семяприёмником; 2 — abdomen самки с прикреплёнными сперматофорами, видны булавообразные отростки IV-й и V-й грудных сегментов; 3 — устройство отверстия семяприёмника; 4 — взрослый самец, видны длинные загнутые средние фуркальные щетинки; 5 — abdomen самца со зрелыми сперматофорами; 6 — антеннула самца.

Весной в Рыбинском водохранилище в период размножения в Главном плёсе численность около 10 тыс. экз./м³. Длина взрослой самки в оз. Байкал сильно колеблется от 0.864 до 1.04 мм; самца — 0.843 до 0.934 мм. Имея материал из Рыбинского водохранилища (Мазепова, 1978), автор приводит размеры *C. kolensis*; длина тела самки оказалась — 1.192–1.340 мм. По нашим измерениям длина взрослой самки — 1.125–1.55 мм. Минимальное число яиц в 2-х яйцевых мешках у рыбинского циклопа — 15, максимальное — 81; среднее — 48 яиц (по изме-

рениям нескольких сот экземпляров в 1978–1985 гг.). Максимальная плодовитость байкальского циклопа — 48, а средняя 29.2. Таким образом, *C. kolensis*, широко распространённый в оз. Байкал, имеет меньшие размеры, меньшую численность и менее плодовит. Это, по-видимому, связано с общей характеристикой озера как олиготрофного по сравнению с мезотрофным, богатым мирным зоопланктоном Рыбинским водохранилищем (Ривьер, 1987). Однако, обитая в глубинной части оз. Байкал, *C. kolensis* имеет 2–3 генерации, тогда как в озёрах Средней полосы, — только одну; вторая — зимняя генерация очень малочисленна и составляет только 11–13% от численности основной, размножение которой происходит ранней весной (Мазепова, 1978, 2001; Ривьер, 1987).

Крупный циклоп — самый малочисленный среди *Cyclops* в изученных водоёмах, *C. vicinus* не только озёрная форма, но и обитатель небольших стоячих водоёмов и прудов.

Обзор литературы показал, что *C. vicinus* имеет летнюю паузу в развитии в период максимальных температур воды, но не выраженную в северных (Шведских) озёрах. В небольшом мелководном пруду (гл. 1.5 м), на побережье Рыбинского водохранилища *C. vicinus* имеет в июле непродолжительную паузу в развитии и скапливается у дна в середине пруда. В Рыбинском и Ивановском водохранилищах он концентрируется в придонных слоях (гл. 12–16 м) русла Волги в июне-июле (Добрынина, 1976).

В оз. Сиверском *C. vicinus* встречался в толще воды в виде копеподитов в мае; зимой и в конце лета — в виде копеподитов и взрослых особей, но отсутствовал в июле. Зрелые особи обнаружены как летом в августе, так и зимой — в марте. Наибольшая плотность взрослых особей — всего около 3 тыс. экз./м³ наблюдалась в 1993 г. в придонном слое на глубине 16 м (табл. 7.21). Летом вид — активный мигрант; наибольшую плотность — всего 4.8 тыс. экз./м³ — образовывал ночью в верхнем метровом слое (табл. 7.22). Средняя же численность в толще воды днём настолько незначительна (не более 300 экз./м³), что встреча полов должна быть затруднена. Её обеспечивают наблюдаемые поведенческие механизмы. Летом в начале августа 1976 г. были прослежены активные перемещения взрослых осо-

бей в течение суток и скопление их у поверхности ночью (табл. 7.22).

Таблица 7.21. Распределение численности (тыс. экз./м³) разных групп *C. vicinus* по горизонтам в марте 1993 г. в оз. Сиверском

Показатели	Глубина, м								
	1-10	11	12	13	14	15	16	17	18
Соперодит	0	0	0	0	0.6	0	0	0	0
Самки без яиц	0	0.2	0	0	0.4	0	0.8	0.2	0
Самки с яйцами	0	0	0	0.2	0	0	0.7	0.2	0.2
Самцы	0	0	0	0.2	0	0.4	1.2	0.2	0.2
Общая численность	0	0.2	0	0.4	1.0	0.4	2.7	0.6	0.4

Из приведенной таблицы видно, что численность *C. vicinus* в столбе воды всего 200–1040 экз./м³, но в 24.00 часа они поднялись к поверхности, и их численность возросла до 4800 экз./м³. Можно представить, что при плотности 5 экз. в 1 л имеется вероятность встречи этих крупных рачков разных полов, а при численности 1–2 экз. в 10 л такая встреча затруднена. Судя по структуре популяции (табл. 7.22), самцов было около 10%, все малочисленные копепоиды были самками, но основу популяции составляли зрелые самки, среди которых около 25% — яйценосных.

В оз. Сиверском, судя по летним сборам, наибольшая длина зрелой самки — 1.67 мм; средний размер — 1.5 мм; самец имеет длину — 1.4–1.22 мм; копепоиды IV стадии, самки — 1.4–1.25 мм. Особи значительно крупнее, чем в небольших водоёмах. Это связано с тем, что рачки проводят большую часть жизни глубже 6 м при температуре 14–12 °С и только ночью поднимаются в верхний горизонт. По данным Т.И. Добрыниной (1976) размер самок *C. vicinus* в пруду — 1.3 мм, самцов — 0.9 мм; копепоидов IV стадии — 1.18 мм. Плодовитость с апреля до сентября в пруду менялась от 30 до 80 яиц; в августе средняя плодовитость была около 33 яиц. Плодовитость в оз. Сиверском в период летних наблюдений была низкой — 12–34 яйца, а в среднем — 26; количество яиц у зимних самок не известно.

Таблица 7.22. Размещение *Cyclops vicinus* (экз./10 л) в толще воды в разное время суток 4–5 августа 1976 г. в оз. Сиверском

Время, час.	Глубина, м					Средняя численность, экз./м ³
	0	3	6	10	14	
20.00						
Copepodit				1		200
Самки ♀				6		
Самки с яйцами ♀ _я						
Самцы ♂	1	1		1		
24.00						
Copepodit						1040
♀	36		2			
♀ _я	8					
♂	4		2			
4.00						
Copepodit		4				350
♀	1	5				
♀ _я						
♂		4				
8.00						
Copepodit				3	2	240
♀				3	3	
♀ _я					1	
♂						
12.00						
Copepodit	1			1		204
♀	2	2		3		
♀ _я		3		1		
♂					4	

C. vicinus, как вид в меньшей степени stenotherмный, встречается во все сезоны изучения циклопов, кроме июля. Зимой 1983 г. численность вида была ниже, чем в зиму 1993 г., когда *C. vicinus* активно размножался. В марте 1993 г. *C. vicinus* встречался в придонных слоях на глубине 14–17 м. Здесь особи оказались половозрелыми, и около половины самок имели яйцевые мешки. В противоположность *C. kolensis*, у которого основу популяции составляли копеподиты IV–V-й стадии (табл. 7.20), у *C. vicinus* популяция была представлена в основном взрослыми

рачками. Размеры рачков этой зимней популяции: Соперодит IV-V-й стадий — неполовозрелые самки — 1.32–1.43 мм; самцы — 1.4–1.42 мм; зрелые самки — 1.5–1.56 мм. Размеры летних и зимних особей оказались сходными.

Подробные исследования вертикального распределения зоопланктона в оз. Выдогощ в июле 1990 г. выявили присутствие *C. vicinus* в количестве 10.2–2.0 тыс. экз./м³ в слое — 1–6 м при температуре 24.2–19.9 °С и содержании кислорода 8–1 мг/л (табл. 7.23).

Таблица 7.23. Распределение *Cyclops vicinus* (тыс. экз./м³), структура популяции (%) и факторы среды в оз. Выдогощ 9 июля 1990 г.

Показатели	Глубина, м									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Температура, °С	24.2	24.2	24.2	24.0	23.8	19.9	14.6	12.7	10.6	9.1
O ₂ , мг/л	8.1	7.8	7.4	1.4	0.9	0.4	0.25	0.2	0.2	0.1
<i>C. vicinus</i> , тыс. экз./м ³	4.0	10.2	9.2	4.0	2.0	8.0	0.2	0.2	0.4	0.8
Структура популяции:										
<i>C. vicinus</i> ♂, "-"	85.7	70.8	79.6	76.6	72.0	91.2	100	50	0	0
<i>C. vicinus</i> ♀, "-"	14.3	25.0	14.2	23.4	12.0	5.9	0	50	0	0
<i>C. vicinus</i> ♀ _н , "-"	0	4.2	6.2	0	16.0	2.9	0	0	0	0

Популяция в период исследований начала размножаться. Среднее количество незрелых самцов было 52.2%; зрелых — 25.6; самок без яиц — 18.5 и самок с яйцевыми мешками — 3.7%.

Экологическая ситуация на озере в период исследований была критической: термоклин располагался на глубине 6–7 м (перепад с 19.9 до 14.6), а окислин был практически у поверхности. Только верхние 3 м имели содержание O₂ — 8.1–7.4 мг/л, а с 4 м до 7 м содержание кислорода падало от 1.4 до 0.25 мг/л, и на 10 м определялись только следы его (0.1 мг/л). Тем не менее, самки с яйцевыми мешками скопились на глубине 5–6 м при содержании O₂ менее 1 мг/л. Таким образом, для *C. vicinus* оказываются обитаемыми горизонты со следами кислорода в среде. Можно только предположить (судя по наблюдениям за вертикальными миграциями этого вида), что циклопы посещают

слои с малым содержанием кислорода, но не обитают там постоянно.

По имеющимся в литературе сведениям *C. vicinus* при особенно высоких температурах впадает в диапаузу. Отношение *C. vicinus* к низкому содержанию кислорода совместно с перегревом поверхностных слоёв нам не известно. Рассматривая распределение *Eudiaptomus* в обсуждаемой ситуации в озере, видно (табл. 7.10), что взрослые особи не опускаются глубже 4 м, и сосредоточены в пределах верхних 3 м эпилимниона. Можно с определённой уверенностью отметить, что устойчивость *C. vicinus* к низкому содержанию кислорода значительно выше, чем у других изучаемых циклопов и тем более у диаптомид.

В начале июля 1991 г. исследования были повторены. Температура была ниже, содержание O_2 — выше. Популяция *C. vicinus* была самой многочисленной среди веслоногих. Так, средняя для толщи воды численность *C. vicinus* составляла 6.7 тыс. экз./м³; *Eudiaptomus* — 0.1 тыс. экз./м³, летних циклопов — 6.2 тыс. экз./м³. В толще воды *C. vicinus* распределялся почти также, как в 1990 г. (табл. 7.24).

Таблица 7.24. Распределение *Cyclops vicinus* (тыс. экз./м³), структура популяции (%) и факторы среды в оз. Выдогош 7 июля 1991 г.

Показатели	Горизонт, м										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Т °С	23.8	23.2	22.2	21.2	19.6	16.3	12.8	10.8	10.1	9.6	9.4
O_2 мг/л	11.2	9.6	8.3	4.2	2.6	1.5	1.4	1.5	1.5	1.5	1.2
N <i>C. vicinus</i>	4.0	32.0	20.0	7.0	12.6	3.0	0.2	0	0	0	0
Структура популяции (%):											
♂, Сореподит	25.0	22.3	5.2	16.6	14.9	0	-	-	-	-	-
♂ зрелые	58.4	17.0	21.6	16.6	25.6	44.4	-	-	-	-	-
♀, Сореподит	8.3	11.85	14.5	5.5	14.8	11.2	-	-	-	-	-
♀ без яйцевых мешков	0	37.0	32.2	44.4	12.8	11.1	-	-	-	-	-
♀ с яйцевыми мешками	8.3	11.85	26.5	16.6	31.9	33.3	-	-	-	-	-

Примечание. Глубже 6 м — пробы не взяты из-за отсутствия живого зоопланктона.

Максимальная численность рачков была в горизонте 1–4 м, но встречались единичные циклопы до 6 м. Структура популя-

ции рассмотрена в горизонтах 1–5 м. В популяции так же, как в июле 1990 г., доминировали самцы, большая часть их созрела. Самок с яйцевыми мешками значительно больше, чем в предыдущем году, и количество их возрастает с глубиной. Возможно, это «оседание» их связано с увеличением веса рачка, и является результатом медленного погружения, а не направленных миграций в нижние слои с дефицитом кислорода.

Таким образом, в оз. Выдогощ среди представителей р. *Cyclops* плотную популяцию образует *C. vicinus*, который летом достигает 10–30 тыс. экз./м³; зимой и осенью численность циклопа значительно ниже. Слабое размножение *C. vicinus* было отмечено в октябре 1992 г.; зимой же популяция очень разрежена и взрослые особи встречаются единичными экземплярами.

Размножение *C. vicinus* в начале лета при высоких температурах и значительном дефиците кислорода свидетельствует об исключительной среди р. *Cyclops* эврибионтности этого вида и о пластичности его жизненного цикла, способности популяций приспосабливаться к условиям конкретного водоёма.

Имеются детальные сведения о размножении *C. vicinus* в оз. Веленцен (Венгрия) (Gulyas, 1980). К сожалению, никаких морфологических параметров озера не приводится, т.к. рачки изучались в закрытых ёмкостях, помещённых в озеро. Пробы из ёмкостей брались каждые 2–5 дней. Яйценосные самки *C. vicinus* появились в начале марта при температуре 8.7 °С. Эта ранняя весенняя генерация имела в первом помёте всего 2 яйца, а в середине марта плодовитость составляла 43–73 яйца на одну особь. В конце апреля плодовитость снижалась до 46–53 яиц. Затем на IV-й копепоидитной стадии при повышении температуры до 20–21 °С *C. vicinus* исчез из толщи воды на три месяца — с конца мая до сентября. Во второй пик развития плодовитость и численность рачков было в 2 раза выше, чем в первый (30.2–46.0 тыс. экз./м³ против 12.5–26.0 — в апреле), и количество яиц было выше; колебалось от 12 до 100 на одну самку. Размер самок за период исследований изменялся от 1.20 до 1.85 мм, составляя в среднем 1.45 мм.

Таким образом, во всех изученных водоёмах жизненный цикл *C. vicinus* имеет значительные отличия. В мелководных он исчезает при наибольшем прогреве летом, на IV-й стадии впада-

ет в диапаузу, что прослежено в эксперименте в природе (Gulyas, 1980).

Размеры рачков в разных водоёмах и в разные периоды года отличаются — 1.56–1.57 — зимой и летом в глубоком оз. Сиверском, т.к. они обитают преимущественно при низких температурах. В мелководных озёрах и прудах размеры меньше — 1.3, 1.45 мм. Численность рачков выше в мелководных водоёмах, чем в стратифицированных, где обитает ещё 2–3 вида крупных циклопов. В глубоких водоёмах с нарушенным режимом *C. vicinus* может достигать большей плотности в присутствии только 1 вида крупных холодноводных циклопов. Возможно, существование *C. vicinus* связано с конкуренцией со значительно более многочисленными популяциями *C. scutifer* и *C. kolensis*, проследить которую на наших материалах не представляется убедительным. Можно только отметить, что *C. vicinus* обладает большей плодовитостью (при относительно невысокой численности), может совершать вертикальные миграции и выживать при высоких значениях температуры и низком содержании кислорода по сравнению с другими тремя видами крупных холодолюбивых циклопов.

Таким образом, четыре вида холодолюбивых циклопов, обитающих в изученных водоёмах, различаются по численности, срокам пребывания в толще воды и в пелогене, реакциям на основные факторы среды, жизненным циклам.

Наибольшими особенностями экологии и биологии обладает обитающий в олигомезосапробном оз. Бородаевском *Cyclops abyssorum*. Озеро наименее загрязнено, зимний дефицит кислорода выражен не ежегодно. *C. abyssorum* функционирует и летом, и зимой в придонных слоях при колебании температуры всего от 2 до 9 °C. Циклоп — самый крупный среди всех остальных видов, достигает длины 2.75 мм и обладает высокой плодовитостью. Исследования в периоды летней и зимней стагнаций заставляли популяцию почти в одинаковом состоянии: большая её часть — копепоидиты III–IV-й стадий, меньшая — половозрелые особи. Исследования специально велись в периоды зимней стагнации, т.к. именно в эти сроки отмечаются диапаузы у двух других видов, жизненные циклы которых устойчивы.

У *C. scutifer*, многочисленная популяция которого много лет наблюдалась в оз. Сиверском, отмечена зимняя диапауза в виде копеподитов III-го возраста, зимующих на иловых отложениях. Циклопы никогда не встречались даже в придонном слое воды. Несмотря на относительную холодолюбивость, *C. scutifer* позже летних форм и *C. kolensis* появляется весной в толще воды, не достигая поверхностных слоёв. В мае, когда летние циклопы *Mesocyclops* и *Thermocyclops* уже имеют зрелых особей в популяции, *C. scutifer* ещё не созревает. Летом в разные годы и в разные периоды исследований вся популяция оказывалась на разной глубине в зависимости от величины температуры и содержания кислорода. Так, 5 августа, в полдень (1976 г.) *C. scutifer* скопился (до 10 тыс. экз./м³) на 10–14 м при температуре 12–13 °С. Наблюдения в течение суток показали, что наибольшая плотность (до 24 тыс. экз./м³) регистрировалась в горизонте 6 м при 15 °С. В августе 1977 г. при температуре поверхности воды до 24–26 °С *C. scutifer* обитал на 6 м (17.5 тыс. экз./м³) при температуре 17.6 °С и содержании O₂ — 5.2 мг/л, причём численность в этом горизонте в течение суток менялась от 97 до 10 тыс. экз./м³; рачки совершали перемещения в ночное время в слой 4 м, где температура была 20 °С. В конце июля 1987 г. *C. scutifer* держался на 15 м у дна при температуре 8.4 °С и содержании кислорода 3.5 мг/л, а также в слое 10–14 м (численность 30–50 тыс. экз./м³) при температуре 9.2–8.4 °С и содержании кислорода около 4 мг/л. На станции с глубиной 23 м *C. scutifer* держался с 10 до 18 м при температуре 11.4–8.0 °С и содержании кислорода 3.8–1.8 мг/л. В конце июля 1991 г. на станции глубиной 10 м немногочисленные циклопы (3.6 тыс. экз./м³) скопились у дна при температуре 14.6 °С и содержании O₂ — 3.4 мг/л. На станции с глубиной 18 м — расселялись с 12 и до 16 м, имея численность 5.5–4.9 тыс. экз./м³ при температуре 10.6–10.0 °С. В самой котловине (гл. 20 м) на 12–14 м при 10.6–9.4 °С и содержании кислорода 2.8–1.8 мг/л отмечалась самая высокая численность — 5.9 тыс. экз./м³. В июле 2005 г. прогрев поверхности был значителен 23.6 °С; термоклин располагался на глубине 6 м. Здесь же и образовалось скопление *C. scutifer* — 37.4 тыс. экз./м³ при температуре 16.2–14.4 °С и содержании кислорода 4.2–3.0 мг/л.

Таким образом, численность *C. scutifer* летом (июль–август) в период размножения колеблется значительно. Максимальная численность наблюдалась в наиболее жаркие за период исследований годы (1977 и 2005), когда температура эпилимниона достигала наибольших величин 24–26 °С, а расположение термоклина и оксиклина почти совпадало (6–8 м). Основная масса циклопов была сосредоточена в металимнионе (97 тыс. экз./м³ в 1977 г. и 37.4 тыс. — в 2005 г.) на глубине около 6 м при температуре — 14–17 °С и содержании кислорода около 5–3 мг/л. Видимо, в такие экстремальные годы *C. scutifer* проявляет свои крайние возможности выживания при неблагоприятных факторах среды в период активного размножения. Судя по распределению рачков во время остальных исследований, циклопы не встречались в слоях с более высокими температурами, но и не скапливались на глубине, где содержание кислорода было менее 2 мг/л.

C. scutifer активно размножается в июле–августе при дружном созревании взрослых особей, особенно при сильном прогреве водоёма. Молодь растёт относительно медленно и к замерзанию водоёма достигает лишь III-й копепоидитной стадии, в которой и зимует в пелогене в диапаузе. В мае молодь появляется в этой же III-й стадии и растёт медленнее, чем у других представителей Cyclopoida оз. Сиверского.

C. kolensis можно отнести к криофильным видам. Его активный период начинается с момента ледостава, когда копепоидиты активизируются и всплывают над дном. Они медленно растут и перемещаются вверх вслед за развитием дефицита кислорода у дна, при образовании металимниона и размножении подлёдного зоопланктона. Часть популяции (11–13%) быстро созревает и в середине зимы активно размножается. После вскрытия водоёма придонные скопления разрушаются движениями талых вод и волновым воздействием. *C. kolensis* оказывается в пелагиали, в поверхностном слое, плотность популяции сокращается. Среди тающего льда при 4–6 °С вся популяция созревает и активно размножается. При повышении температуры воды 12–14 °С выросшая до IV копепоидитной стадии молодь оседает в пелоген. Старое поколения исчезает раньше молоди — отмирает, выедается рыбами, как единственный в ранневесенний

период крупный кормовой объект. Этот вид наиболее распространён во всех типах водоёмов, т.к. имеет диапаузу летом, избегая неблагоприятных условий существования.

C. vicinus наиболее устойчивый и широко распространённый рачок среди крупных представителей р. *Cyclops*. Он имеет невысокую численность (на 2–3 порядка ниже, чем *C. scutifer* и *C. kolensis*), встречается во всех водоёмах. При особенно высоких летних температурах в мелководных — впадает в диапаузу, в стратифицированных — населяет всю толщу, кроме зоны с полным отсутствием кислорода. Совершает миграции ночью в поверхностный слой.

В олиго-мезосапробных стратифицированных водоёмах (озёрах Бородаевском и Сиверском) встречается по 3 вида холоднлюбивых циклопов. Наличие нескольких экологических ниш, богатый рачковый планктон позволяют крупным циклопам сосуществовать. Однако, такая возможность складывается только благодаря несовпадению жизненных циклов и каких-то тонких экологических и этологических реакций, которые позволяют популяциям того или иного вида реализовать свои потенциальные возможности. В этом отношении озёра и фауна крупных циклопов, обитающих в них, имеют различия. В оз. Бородаевском все три вида р. *Cyclops*: *C. kolensis*, *C. vicinus* и *C. abyssorum* немногочисленны. В оз. Сиверском — более обширном и глубоком — две популяции многочисленны — *C. kolensis* (до 200 тыс. экз./м³), *C. scutifer* (до 80 тыс. экз./м³), *C. vicinus* (до 5 тыс. экз./м³) — малочислен. В оз. Плещеево, имеющем несравненно большие размеры акватории и объём котловины, многочислен только *C. kolensis* (до 100 тыс. экз./м³), *C. vicinus* — относительно редок. В оз. Выдогош при крайней степени эвтрофирования обнаружены два вида — *C. kolensis* и *C. vicinus*, последний более многочислен (до 30 тыс. экз./м³), чем кольский циклоп. *C. vicinus* из всех рассматриваемых видов имеет самый пластичный жизненный цикл, и при отсутствии конкурентов из крупных циклопов, именно в оз. Выдогош образует в весенне-летний и осенний периоды наиболее многочисленные популяции. *C. vicinus* более приспособлен к повышенным температурам (выше 20 °С) и низкому содержанию кислорода (ниже 2 мг/л).

Состояние диапаузы — это устойчивость организма к различным неблагоприятным факторам среды. Диапауза характеризуется разным обменом веществ, от его угнетения до анабиоза, когда функция обмена снижается до нуля. Во временных мелких водоёмах несомненное значение для начала и конца диапаузы имеет фотопериод, степень освещённости, которые всё же большую роль играет в формировании жизненных циклов наземных насекомых (Алексеев, 1981а, 1986). Рассматривая прохождение диапаузы у отдельных видов р. *Cyclops*, следует учитывать и другие важные факторы, в частности температуру (Алексеев, 1986).

Сроки прохождения диапаузы у одного и того же вида зависят от местоположения и морфометрии водоёма. В глубоких стратифицированных озёрах большую роль в оседании копепоидов на дно играет температура и кислородный режим.

Вероятнее всего, на образование стадии покоя (диапаузы) у циклопов влияет суммарное действие факторов данного местобитания. Так, всплытие копепоидов IV-й стадии *C. kolensis* над дном, происходящее через 10–20 дней после образования льда, связано с прекращением волнового перемешивания, началом прогрева самого придонного слоя, а значит увеличения плотности воды, а также с действием плотностных течений по склонам дна (Ривьер, 1987).

В оз. Сиверском диапауза *C. scutifer* происходит на III-й копепоидитной стадии. По нашим многолетним наблюдениям в этом озере в результате его антропогенного эвтрофирования и напряжённого кислородного режима летом, размножение *C. scutifer* происходит в период летней стагнации уже не в гипolimнионе, а в металимнионе. В результате неблагоприятных условий размножающаяся популяция скапливается в слое толщиной всего 2–4 м. Возможно, неблагоприятная экологическая ситуация вынуждает молодёжь выпадать из планктона уже на III-й копепоидитной стадии. Судя по имеющейся литературе, у этого вида возникновение диапаузы может происходить на разных стадиях развития от науплиальной до IV-й копепоидитной. Из пяти разнотипных озёр Норвегии (расположенных около 68° с.ш.), только в одном (гл. 62 м) наблюдалась диапауза *C. scutifer* на IV-й копепоидитной стадии (Elgmork et al., 1978). В оз. Кривом

(гл. 12 м) размножение происходило при максимальном прогреве до 17 °С. Рост науплиев приостанавливался в конце сентября при температуре 3 °С и рачки зимовали на этой стадии (Иванова, 1975).

7.3. Надотряд Cladocera Milne-Edwards, 1840

Отряд Anomopoda Sars, 1865

Семейство Daphniidae Straus, 1820

Семейство Bosminidae Boerd, 1865

Как известно, Cladocera произошли в мелководных прогреваемых пресных водоёмах. Пелагические роды *Daphnia* и *Bosmina* А.А. Бенинг (1941) относит к бореальным обитателям северо-запада Европейской части России. Род *Daphnia* не многочисленный по числу видов, относительно устойчивый морфологически, в настоящее время обитает во всех зоогеографических областях. Все виды ведут исключительно пелагический образ жизни, но образуют много близких между собой локальных и сезонных вариаций (Бенинг, 1941). Основным типом размножения у р. *Daphnia* служит партеногенез. Известно, что гамогенез у тропических видов нерегулярен, преобладает партеногенез (Freu, 1982). У представителей р. *Daphnia* — обитателей озёр Северо-Запада: *D. cristata* и *D. longiremis* самцы встречаются чрезвычайно редко (Коровчинский, 2004). В случае соотношения периодов партеногенеза и гамогенеза в водоёмах Средней полосы преобладает первый, особенно в крупных водоёмах, тогда как во временных может происходить неоднократное чередование этих типов размножения в зависимости от перегрева, охлаждения, высыхания, осадков (Ривьер, 1973).

Среда зимнего водоёма несравненно более стабильна по сравнению с летней: температура меняется медленно и в небольших интервалах, нет движения воды: волнового перемешивания, волновых и компенсационных течений, взмучивание и т.д. За весь период исследований на водоёмах Верхней Волги зимой нами не встречено ни одной особи самца у представителей р. *Daphnia*. Популяции размножались исключительно партеногенетически. Плодовитость подо льдом невелика, а овогенез и эмбриогенез, несомненно, значительно продолжительнее, чем летом. О зависимости этих процессов от температуры имеется большое

множество работ. Овогенез и эмбриогенез зависят от количества пищи, температуры, скорости фильтрации у ветвистоусых отдельных групп в различной степени. Количество пищи влияет на рост и развитие лишь в пределах оптимальных температур для каждого вида (Сушения, 1975). У *Daphnia* повышение температуры менее влияет на эмбриогенез, чем у *Stenopoda* (Бойкова, 2002). Рост и развитие *D. cristata* заметно замедляется при повышении температуры выше 18 °C (Мануйлова, 1964).

Мы не имеем собственных данных по продолжительности овогенеза и эмбриогенеза у зимних дафний; последние прослежены у коловраток в природных экспериментах (Ривьер, 1987, 2005). Был получен результат (для холодолюбивой *Synchaeta oblonga*), что при температуре 0.2–1.5 °C и неизменных условиях питания эмбриогенез значительно короче, чем овогенез. Овогенез больше зависит от условий питания — количества пищи, чем эмбриогенез. При накоплении достаточного запаса питательных веществ в яйце эмбриогенез зависит только от температуры.

Для *Cladocera* обычны наибольшая плодовитость и максимальные размеры партеногенетических самок, вышедших из зимних яиц и эфиппиев (Зозуля, 1979; Flössner, 1972; Negrea, 1983; Rivier, 1998; Dumont, Negrea, 2002). Это связано с невысокими температурами весной, более медленным ростом самок и благоприятными условиями питания. Зимние особи р. *Daphnia* отличаются самыми крупными самками, но они имеют низкую плодовитость, что, вероятно, обусловлено малым количеством пищи — бактерио- и фитопланктона в зимнем водоёме.

Именно количество пищи более чем температурный фактор, влияет на интенсивность размножения дафний. И.И. Николаев (1977) объясняет расхождения в годовом цикле массового развития коловраток и ракообразных не температурным, а пищевым фактором. В каждом из этих таксонов есть холодноводные и теплолюбивые виды. Когда популяции коловраток и кладоцер обеспечены пищей, даже «типичные летние» виды, как *Daphnia*, могут интенсивно размножаться в зимних условиях — подо льдом. Такое явление наблюдалось в Ивано-Арахлейских озёрах в районе Читы (Горлачёв, 1972). Развитие дафний зимой наблюдается во многих глубоких водоёмах при пищевой обеспеченности.

Зимние исследования ветвистоусых в оз. Бородаевском производились в марте 1983 и 1993 гг. В конце марта 1983 г. на станции с глубиной 5.5 м ветвистоусые вообще не встречены; на ст. с глубиной 20 м в горизонте 11–15 м обнаружены *Bosmina longirostris* и *Daphnia cristata* — 0.9 и 0.3 тыс. экз./м³; в горизонте 16–19 м встречены 3 вида: *B. longirostris* — 2.5 тыс. экз./м³, *D. cristata* — 2.9 тыс. экз./м³ и *D. galeata* — 0.5 тыс. экз./м³. Общая численность ветвистоусых в придонном горизонте составляла 5.9 тыс. экз./м³ и биомасса — 0.31 г/м³, что составляло 0.1 часть от общей значительной биомассы для зимнего времени (3.1 г/м³), основу которой образовывали взрослые особи *Eudiaptomus gracilis* и его копеподиты (2.31 г/м³).

В начале марта 1993 г. пробы брались на каждом метре в районе котловины. Ветвистоусые начали встречаться с глубины 3 м. Обнаружены *D. longiremis*, *D. galeata* и *D. cristata*:

Виды, группы	Горизонт, м										
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>D. longiremis</i>	0	0	0	0	0	0	0.4	0	0	0	0
<i>D. cristata</i>	0	1.26	0.84	0	2.1	1.05	6.3	2.95	1.05	1.05	1.05
<i>D. galeata</i>	0	0	0	0	0	0	0.2	0.8	0	0.2	0.8
<i>B. longirostris</i>	2.74	2.5	2.3	1.26	0.8	2.3	2.1	0.8	0.8	0.6	9.5
<i>Cladocera</i> , тыс. экз./м ³	2.74	3.76	3.14	1.26	2.9	3.35	9.05	4.55	1.85	1.85	12.35
<i>Cladocera</i> , г/м ³	0.016	0.016	0.05	0.002	0.01	0.03	0.26	0.2	0.06	0.07	0.17
Общая В, г/м ³	0.054	0.065	0.064	0.04	0.037	0.375	1.1	1.9	0.46	0.24	1.6

Средняя численность *Cladocera* рассчитана для всей толщи воды — 1.24 тыс. экз./м³. Ветвистоусые встречены с 3 м глубины и до 13 м; их средняя биомасса 0.0127 г/м³, тогда как средняя биомасса всего зоопланктона составляет 0.14 г/м³. Таким образом, зимой 1993 г. и биомасса ветвистоусых составляла менее 10% от биомассы всего зоопланктона. Все встреченные дафнии имели зародышей в выводковых сумках. В горизонте 9 м, где численность ветвистоусых максимальна (для толщи воды) — 9.05 тыс. экз./м³, обнаружено 50% молодых дафний размером 0.4–0.6 мм, большинство из них было определено как *D. cristata*.

В феврале 2009 г. в этом озере пробы брались двумя способами: батометром ($v = 5$ л) от дна (16 м) до поверхности через 2 м, а также большими сетями в горизонтах 5–0, 10–0, 15(16)–0 для более точного выявления видового состава и соотношения

видов. В районе котловины пробы от дна брались 5 раз. Встречено 3 вида ветвистоусых: *D. longiremis*, *D. cristata* и *Bosmina longirostris*. Если первый вид имеет требования к пониженной температуре (ниже 15 °C) и встречается летом только в гипolimнионе, то *D. cristata* переносит и значительные повышения температуры (до 20–22 °C), но предпочитает летом металимнион и гипolimнион. *B. longirostris* — исключительно эвритермный и эврибионтный вид. Как вид литоральный, она образует огромную численность в прибрежье, но выносятся при волнении в пелагиаль и, не имея приспособлений для парения в толще воды, оседает в глубокие слои, где продолжает функционировать при падении O₂ до 3–5 мг/л. Зимой же все три вида держатся исключительно в придонных слоях, где наибольший прогрев и повышенная численность бактериопланктона. В феврале 2009 г. придонные температуры не достигали 2 °C. Содержание кислорода у поверхности было 11.8 мг/л, у дна около 5–4 мг/л. Численность (тыс. экз./м³) в толще воды составляла:

Виды	Горизонт, м						
	2	4	6	8	10	12	14
<i>D. longiremis</i>	2	0	0	0	0	0.4	0
<i>D. cristata</i>	0	0.2	2.0	2.0	3.4	1.4	0.4
<i>B. longirostris</i>	0	0	1.2	1.8	0.8	0.6	0.4
Общая численность	0	0.2	3.2	3.8	4.2	2.4	0.8

D. longiremis для анализа удалось собрать только большой сетью, где она имела самую малую долю среди ветвистоусых (в %):

Виды, группы	Горизонт облова, м				
	5-0	10-0	14-0	15-0	16-0
<i>D. longiremis</i>	0	1.15	1.68	0	0
<i>D. cristata</i>	2.7	10.3	25.2	32.5	38.0
<i>B. longirostris</i>	7.4	5.75	11.76	25.5	7.0
Cladocera	10.1	17.2	38.7	58.0	45.0
Copepoda	13.5	25.3	50.4	40.1	54.0
Rotifera	76.4	57.5	10.9	1.9	1.0

Из приведённых данных видно, что зимой доминирует *D. cristata*; её максимальная численность в горизонте 6–12 м (до 3.4 тыс. экз./м³). Наибольшая доля этого вида и среди всех ветвистоусых во всей толще воды (0–16 м) и логично в самом при-

донном 5-ти метровом горизонте, где она составляет около 25–38% от всех встреченных ветвистоусых. *D. longiremis* встречена всего в количестве около 10 экз. Рачки отличались от летних особей округой головой, но с характерным для вида вытянутым рострумом, где эстетаски помещены на значительном расстоянии от его кончика. Размеры рачков зимой — 1.1–0.95 мм; размер головы 0.22–0.2 мм; длина мукро — 0.5–0.35 мм. Пятая щетинка ветви антенны составляет по длине $\frac{1}{2}$ длины четвёртой, она слабо опушена (рис. 41).



Рис. 41. *Daphnia longiremis* Sars, 1862. 1 — особи из оз. Бородаевское (июль 2005, 2007 гг.); 2 — особи из оз. Бородаевское (февраль 2009 г.); 3 — зимняя особь из Шекснинского водохранилища; 5 — зимняя особь из Рыбинского водохранилища. Антенны II всех особей; постабдомен особи из Шекснинского водохранилища.

Большинство особей зимой 2009 г. были лишены эмбрионов, только у одной самки имелись 2 зародыша. *D. cristata* не размножалась, что наблюдалось впервые у этого вида, обычно размножающегося зимой. Голова *D. cristata* в зимнее время тоже имеет округлую форму. Этот вид хорошо отличается от

D. longiremis наличием 4 щетинок на обеих ветвях антенн и характерным рострумом, где эстетаски близко расположены к его концу (рис. 42).

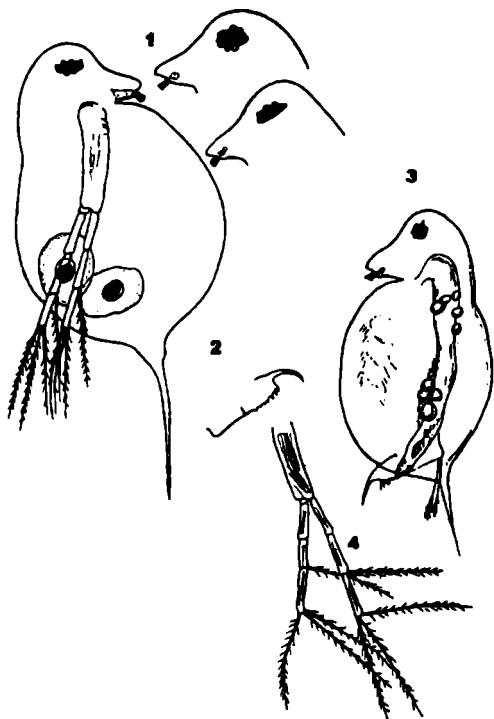


Рис. 42. *Daphnia cristata* Sars, 1862 из зимних водоёмов. 1 — половозрелая самка и формы головы особей из зимней популяции оз. Северского; 2 — постабдомен половозрелой самки (Рыбинское водохранилище); 3 — взрослая самка и её антенна II из оз. Бородаевского (февраль 2009 г.).

В феврале 2009 г. состояние дафний было необычным. *D. cristata* встречалась уже с глубины 4 м в небольшом количестве: от 0/2 до 3,4 тыс. экз./м³ до глубины 10 м. В пробах, взятых большими сетями, были обнаружены отдельные особи *D. longiremis* (в ловах 10–0 и 15–0 м). *D. galeata* в сообществе отсутствовала. Было поймано 194 экз. *D. cristata*. Молодь дафний не обнаружена, рачки не размножались. На месте яичников, находящихся в едва различимом состоянии, наблюдались различного размера округлые жировые скопления диаметром от 0,02 мкм до 0,3–0,5 мкм. Они располагались вдоль кишечника с

дорсальной стороны (рис. 42). Размер *D. cristata* колебался от 0.65 до 0.9 мм. Размер и число липидных частиц у отдельных рачков значительно различались:

<i>I</i> , дафнии, мм	0.9	0.75	0.76	0.75	0.8	0.85	0.86	0.75	0.75	0.86	0.8
Количество липидных частиц (л.ч.)	17	2	7	9	5	12	2	15	10	1	9
Размер л.ч., мкм	0.075-0.05	0.05	0.03	0.03-0.05	0.05-0.06	0.3-0.5	0.05	0.02-0.015	0.03-0.05	0.5	0.05-0.1

Наличие жировых скоплений в теле ракообразных хорошо известно. Они желтовато-оранжевого цвета в виде капель заметны у копепоидов *C. kolensis*, находящихся в состоянии диапаузы, особенно в первую половину зимы. При росте и созревании особей скопления исчезают, видимо, расходуются на рост, развитие, созревание яиц. У зрелых самцов и самок с яйцевыми мешками скопления не наблюдаются (Ривьер, 1987).

Подробную и количественную оценку запаса липидов у копепоид в состоянии диапаузы оценивала А.Ф. Пастернак (2009). Ею применялся в частности геометрический способ оценки жировых запасов. Показано, что они имеются у копепоид только в стадии диапаузы. Жировое перерождение яичников у половозрелых *Daphnia*, видимо, имеет совсем другую природу, чем накопления липидов в теле копепоид. Такое явление наблюдалось нами впервые за многие годы исследований.

Исследование летнего зоопланктона оз. Бородаевского производилось 28 июля 2005 г. и 30 июля 2007 г. В 2005 г. температура поверхности 0–4 м составляла 23.6–22.4 °С; содержание кислорода в этом же горизонте было 10.2–9.8 мг/л. Термоклин с падением температуры на 6.2 °С и оксиклин со снижением содержания O₂ на 5.6 мг/л располагались в одном горизонте — около 5 м глубины. Ниже 10 м до 16 м температура оставалась стабильной — 11.0–9.8 °С; кислород изменялся с 2.5 до 0.7 мг/л. Прозрачность воды была высокой — 240 см. Среди ветвистоусых встречены *Daphnia cristata*, *D. longiremis*, *D. galeata* и обычные летние формы — *D. cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Leptodora*. Пробы собирались планктобатором (v = 5 л) через 1 м глубины (табл. 7.25).

Таблица 7.25. Факторы среды и вертикальное распределение (тыс. экз./м³) холодолюбивых ветвистоусых в оз. Бородаевское в июле 2005 г.

Факторы среды, виды	Глубина, м							
	0	2	4	6	8	10	12	14
Температура, °C	23.6	23.4	22.4	16.2	14.4	11.0	17.0	10.0
O ₂ , мг/л	10.2	10.1	9.8	4.2	3.0	2.5	1.9	0.7
<i>D. cristata</i>	10.0	20.0	35.0	2.8	7.4	2.4	-	0.8
<i>D. galeata</i>	0	0	0.4	1.6	1.6	1.8	-	0.2
<i>D. longiremis</i>	0	0	0	0	0.2	0	-	0
Cladocera (общая численность)	46.4	132.0	76.0	17.2	15.8	16.8	-	24.0

D. cristata имела высокую численность и на горизонте 4 м составляла половину всех ветвистоусых. *D. longiremis* встречена единичными экземплярами; только в сетной пробе поймано несколько десятков особей этого вида. *D. galeata* встречалась на глубине 6–10 м; её численность была на порядок ниже количества всех ветвистоусых. *D. galeata* была представлена крупными паретногенетическими самками с очень низкой (иногда заостренной головой). Размеры особей колебались от 1.35 до 1.07 мм, причём с эмбрионами рачки имели длину тела не менее 1.1 мм. Плодовитость самок — 1–4 яйца. Индекс головы (l_r/l_t , %) колебался от 26 до 32%, составляя в среднем 28% (рис. 43).

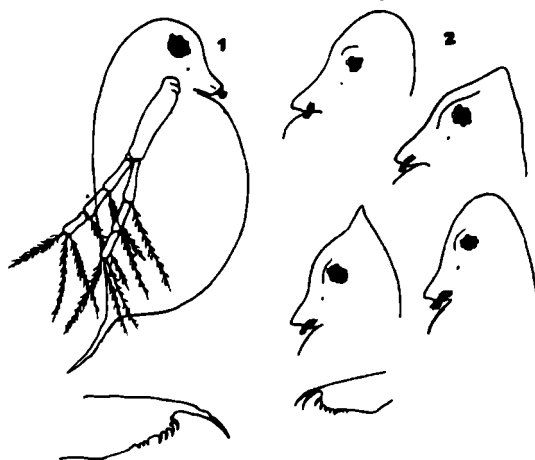


Рис. 43. *Daphnia galeata* Sars, 1864 из оз. Сиверское. 1 — взрослая самка, её постабдомен (февраль 1993 г.); 2 — формы головы половозрелых самок и постабдомен (июль 2007 г.).

Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги

D. longiremis была мельче, имела значительно более тонкую раковину и закруглённую вершину головы. Рострумы у этих видов значительно различаются, и для взрослых особей — это хороший определительный признак. У *D. longiremis* — рострум длинный, с нижней стороны криво очерченный, эстетаски далеко отстоят от его конца. Размеры партеногенетических самок *D. longiremis* колеблется от 1.3 до 1.11 мм, составляя в среднем 1.114 мм. Плодовитость *D. longiremis* очень низкая — 1–2 эмбриона. *Bosmina longirostris* отсутствовала.

В конце июля 2007 г. прозрачность воды была обычной для лета — 220 см, температура поверхности почти на 4 °С ниже, чем в те же сроки в 2005 г. Кислородный режим был несколько лучше, даже на 12–14 м — содержание кислорода было около 2 мг/л. В котловине встречены: *D. cristata*, *D. galeata*, *D. longiremis*, *B. longirostris*. Пробы батометром были взяты по вертикали в центре котловины, а затем в котловине только у дна (табл. 7.26).

Таблица 7.26. Факторы среды и распределение холодолюбивых ветвистоусых (тыс. экз./м³) в глубинной части оз. Бородаевского в июле 2007 г.

Показатели	№ станции									
	1						2	3	4	5
Глубина, м	3	6	8	10	12	14.5	14.8	15.0	15.0	14.5
t, °C	19.3	18.3	12.2	10.2	9.5	9.5	8.8	8.9	-	8.9
O ₂ , мг/л	12.0	6.4	2.1	1.9	-	1.8	-	-	-	-
<i>D. cristata</i>	13.2	14.0	2.6	4.0	3.0	7.2	3.2	13.2	5.4	53.0
<i>D. galeata</i>	1.1	0.4	0.2	0.6	4.4	1.9	22.0	3.0	20.2	2.2
<i>D. longiremis</i>	0	0.4	0.2	0	1.0	1.2	0	1.2	0.6	6.6
<i>B. longirostris</i>	0	0	0	1.2	0.6	39.0	4.6	66.0	6.0	1460.0

Пробы на станциях 2–5 были взяты батометром, но только в самом придонном слое. Из приведённых материалов (табл. 7.26) выявились очевидные факты, которые ранее предполагались, но не были прослежены. *D. galeata* предпочитает глубинные слои, где достигает значительной численности до 20–22.0 тыс. экз./м³. Рачки очень крупные (до 1.6 мм), и в сумме образуют значительную биомассу до 5.06 г/м³. *D. cristata* немногочисленна и расселена по всей толще воды. В центре котловины этого вида всё же больше в верхних 6 м при температуре 18–19 °С или у дна (ст. 5). *D. galeata* образовывала скопления при

минимальных придонных температурах — около 9 °С. В придонном слое на ст. 5, расположенной вблизи заросшего залива, обнаружено огромное (1.5 млн. экз./м³) скопление *Bosmina longirostris*. Рачки не имели признаков разложения, у них были наполненные кишечника и присутствовали эмбрионы в выводковых сумках. Совместно с ними в пробе обнаружены *Ceriodaphnia* sp. — прибрежный вид. Среди этих рачков были заметны разлагающиеся особи. Присутствие *B. longirostris* во всех придонных горизонтах всех 5-ти станций свидетельствует о предшествующей сборам материала ветреной погоде. Огромное скопление прибрежных видов в котловине оз. Бородаевского связано с его морфометрией. Свал и максимальные глубины начинаются в 150–200 м от отвесного монастырского берега.

Обширный собранный материал позволил проследить некоторые морфологические и биологические особенности *D. galeata* и *D. cristata* оз. Бородаевского. Популяция *D. galeata* была представлена крупными особями, большинство из которых несли зародыши. *D. galeata* в отличие от других 3 видов рода имеет крепкую, с относительно толстым хитином желтоватую раковину. Длина половозрелых самок ($n = 200$ особей) колебалась от 1.15 до 1.6 мм; средний размер составлял — 1.41 мм; количество яиц и эмбрионов изменялось от 1 до 6, составляя в среднем около 3. Число эмбрионов не было связано с размером самки. Можно отметить только, что самые мелкие самки 1.10–1.25 мм имели 1–4 эмбриона, самые крупные — 1.45–1.6 мм — 2–6 эмбрионов. Плодовитость невелика для таких крупных особей. Однако это характерно для других видов дафний в период летней стагнации. В придонном скоплении с наибольшей плотностью *D. galeata* — 22 тыс. экз./м³ — (табл. 7.26, ст. 2) присутствовали молодые особи размером 0.45–1.05 мм, их около 37%. Размер половозрелой самки *D. longiremis* от 1.0 до 1.25 мм. Плодовитость подсчитать невозможно, т.к. у этого вида тонкие слабые створки раковины деформируются, и зародыши выпадают при фиксации формалином.

В оз. Сиверском в начале августа 1976 г. среди видов ветвистоусых с пониженными требованиями к прогреву *D. cristata* встречалась в слоях 0–13 м в количестве 0.3–2.5 тыс. экз./м³, образуя скопление в слое 14 м, и почти исчезала ниже из-за дефи-

цита кислорода. Температура поверхности была 20.2 °С, на 14 м — 12.3 °С. Средняя для толщи воды численность *D. cristata* была 2.13 тыс. экз./м³. В этот период доминировала среди ветвистоусых летняя *D. cucullata*. Её средняя численность — 39.3 тыс. экз./м³; биомасса 0.59 г/м³. Общая биомасса зоопланктона была 1.3 г/м³. Таким образом, доля летнего вида *D. cucullata* составляла почти половину общей биомассы.

В начале августа 1977 г. при значительно более высоком прогреве верхних слоёв, до 24–25 °С и дефиците О₂, начиная с 9 м до дна (1.2–0.2 мг/л), численность *D. cristata* была ещё ниже: 0.2–0.8 тыс. экз./м³. Только в слое 4 м максимальная численность наблюдалась дважды за сутки: 1.5–5.0 тыс. экз./м³. В слое 6 м, где скопление образовал *C. scutifer*, количество дафний резко сокращалось. Так, в 9–9.30 час утра на горизонте 4 м численность *C. scutifer* составляла 38.5 тыс. экз./м³, а дафний: *D. cucullata*, *D. cristata* и *D. galeata* — 22.8 тыс. экз./м³, но уже в слое 6 м, где образовал размножающееся скопление *C. scutifer* — 82.45 тыс. экз./м³, дафний было всего — 3.95 тыс. экз./м³. При изучении вертикальных миграций дафний было прослежено некоторое перемещение плотности *D. cristata* в слой 14 м во вторую половину дня. Распределяясь в нижних слоях эпилимниона, *D. cristata* совершала небольшие миграции в верхние слои.

В 1985 г. исследования были произведены в период весенней гомотермии при 6.4–6.0 °С от поверхности до дна. Единичными экземплярами обнаружены *D. galeata*, *D. cristata* и *D. cucullata*. Доминировали веслоногие. Общая биомасса была значительна во всей толще воды от 1.7 г/м³ у поверхности до 1.46–1.3 г/м³ — в средних слоях (5–8 м) и до 1.1–0.7 г/м³ на 17–20 м; доля ветвистоусых была всего от 0.01 до 0.018 г/м³.

Следующие летние исследования проводились 21, 20 VII 1987 и 1991 гг. Эти годы значительно различались по температурному и газовому режимам (табл. 5.21, 5.22). Июль 1987 г. — был относительно холодным (14.8 °С у поверхности), тогда как в эти же сроки в 1991 г. температура у поверхности была 20–21 °С.

В холодном с сильными ветрами 1987 г. доминировала *D. cristata*. Обычные летние виды: *Diaphanosoma*, *D. cucullata* и *Eubosmina coregoni* были в меньшинстве:

Виды	Численность, тыс. экз./м ³ (во всей толще воды)			Соотношение среди Clado- sega
	max	min	Ср.	%
<i>Daphnia cristata</i>	30.0	3.7	19.1	49.3
<i>D. longiremis</i>	6.2	1.25	3.7	9.5
<i>D. galeata</i>	10.0	1.25	2.4	6.2
<i>D. cucullata</i>	13.75	1.25	4.4	11.3
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	2.65	0.25	0.5	1.3

D. cristata населяла почти всю толщу воды от поверхности до 20 м, лишь в горизонте 14–15 м численность снижалась до 3.7 тыс. экз./м³. Уровень воды в озере был необычайно высок, в котловине глубина была 23 м, и придонное содержание кислорода снизилось до 0.5 мг/л. Пробы брались до 20 м, где также отмечался дефицит O₂ — 1.1–1.8 мг/л. Тем не менее, при температуре 10–8.0 °С холодолюбивые дафнии имели максимальную численность в слоях 10–17 м, до 30 тыс. экз./м³, причём молоди среди *D. cristata*, *D. longiremis* и *D. galeata* было до 10–15 тыс. экз./м³, что характеризует популяции холодолюбивых дафний как активно размножающиеся. В лето 1987 г., отличающееся ветреной погодой, *Bosmina longirostris* встречалась в слоях ниже 13 м в небольших количествах от 0.3 до 8.7 тыс. экз./м³, тогда как в придонных слоях было обнаружено огромное скопление — 168.7 тыс. экз./м³ из рачков, большинство которых были отмершими особями с разложившимся кишечником, растекшимся глазом и мутным содержимым раковины. Это особи, вынесенные из мелководий ветровым воздействием — массы рачков, оседающие и отмирающие в районе котловины.

Большое количество в пробах *D. cristata* и *D. longiremis* позволило произвести некоторые морфологические наблюдения. На разной глубине были подсчитаны рачки, с проявлением цикломорфных изменений головной части и с округлой головой (количество особей, в %):

Горизонт, м	Температура, °С	Виды	Со шлемом	С округлой головой	Количество обследованных особей
1+2-3	14.8°	<i>D. cristata</i>	97	3	39
		<i>D. longiremis</i>	91	9	11
10+11	11.4-11°	<i>D. cristata</i>	86	14	35
		<i>D. longiremis</i>	67	33	15
18+20	8.0-7.9°	<i>D. cristata</i>	83	17	30
		<i>D. longiremis</i>	60	40	20

На небольшом, приведённом материале (всего 140 обследованных особей), всё же можно заметить, что при температуре около 14–15 °С не все особи исследованных видов имели изменения, связанные с цикломорфозом. У *D. longiremis*, приуроченной всё же к более глубоким слоям, цикломорфоз при 11–8 °С проявился только у 67–60% особей популяции.

В конце июля 2005 г. ситуация на оз. Сиверском была почти критической, сходной с тем, что наблюдалось в первую декаду августа 1977 г. Поверхностный слой прогрелся до 24 °С, термоклин на глубине 6–8 м совпадал с оксиклином; ниже 10 м содержание кислорода колебалось в пределах 1.5–2.7 мг/л. Среди исследованных видов обнаружены *D. cristata*, *D. longiremis* и *D. galeata*. *D. cristata* имела численность, сходную с теплолюбивой *D. cucullata* и была сосредоточена вблизи поверхности, имея до 50 тыс. экз./м³, тогда как *D. cucullata* была наиболее многочислена (45 тыс. экз./м³) на глубине 4 м. Крупная *D. galeata* обитала на глубине 4–6 м (до 6 тыс. экз./м³). На 10 м при температуре 13.8 °С и содержании О₂ ниже 2 мг/л ветвистоусых было всего 1.8 тыс. экз./м³. На мелководной станции (гл. 5 м) *D. cristata* сосредоточилась в метровом придонном слое (20 тыс. экз./м³) при температуре 18.4 °С. Было произведено несколько подъёмов большой сетью в котловине от дна до поверхности для более полного и достоверного установления присутствия видов и их роли в зоопланктонном сообществе, в рачковой его части, а также определена доля теплолюбивых и холодолюбивых видов ракообразных (табл.7.27). Роль веслоногих колебалась в отдельных подъёмах от 65 до 74%, составляя в среднем 66%; ветвистоусых — от 29 до 36%, в среднем — 34%. Доминирующие среди ветвистоусых *D. cucullata* изменяла свою долю от 34 до 54%, составляя в среднем 45%; *D. cristata* от 16 до 21%, в среднем 17.5%.

Таким образом, даже в период летней стагнации в настоящее время холодолюбивый комплекс присутствует в оз. Сиверском и составляет около 38% от общего числа всех ракообразных. Холодолюбивые ветвистоусые среди летних видов Clado-sega составляют около 26%. Следует отметить, что в озере сохраняется в общем доминирование веслоногих, а среди них *Cyclops scutifer*.

Таблица 7.27. Соотношение (в %) видов ветвистоусых во всей толще воды котловины оз. Сиверского (июль 2005 г.)

Виды	%
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	16.1
<i>Daphnia cucullata</i>	44.9
<i>D. cristata</i>	17.5
<i>D. galeata</i>	7.8
<i>D. longiremis</i>	0.8
<i>Eubosmina coregoni gibbera</i>	2.8
<i>Chydorus sphaericus</i>	5.3
<i>Leptodora</i>	4.8

Daphnia galeata долгое время не была выявлена как вид. Её нет у Лильеборга (1900), не упоминается она и в определителе Е.Ф. Мануйловой (1964). В более позднем определителе (Flössner, 1972) даны рисунки *D. galeata*, но не изображён детально роострум, форма которого наиболее доступна для определения этого вида (рис. 43). Прекрасные многочисленные рисунки головы *D. galeata* сделаны Стефаном Негря (Negrea, 1983), где чётко видна форма роострума, а также изображены и описаны изменения формы головы, наличие небольшого шлема именно у ювенальных самок и изменение формы головы в связи с созреванием и возрастом (рис. 44). Эти же изменения прослежены нами на оз. Бородаевском и Сиверском (рис. 43).

В июле 2005 г. в оз. Сиверском в основном скоплении *D. galeata* (6 тыс. экз./м³), расположенном на глубине 6 м при температуре 17.8 °С и содержании кислорода около 6 мг/л, были подробно обследованы 28 особей размером от 0.65 до 1.55 мм. Популяция состояла только из партеногенетических самок. Неполовозрелая молодь размером 0.625–0.825 мм имела индекс головы ($I_{\text{гол.}}$, мм / $I_{\text{т.}}$, мм) от 0.36 до 0.43, в среднем 0.41. У всех особей голова была треугольная, у некоторых — заострённая на вершине. Минимальный размер половозрелой самки — 1.025–1.05 мм; максимальный размер — 1.55 мм. Индекс головы у половозрелых особей колебался от 0.2 до 0.36 мм, в среднем — 0.33 мм; во всех случаях голова округлая, но высота головы несколько различна (рис. 43). В одном случае встречено 2 особи с 2–3 эмбрионами, с заострённой головой; индекс головы у них

был 0.3–0.6 (l₇ — 1.1, 1.3 мм). Параллельно с определением особенностей раковины у *D. galeata*, из тех же проб были измерены параметры тела у *D. cucullata*, вида, обладающего несомненным проявлением цикломорфоза.

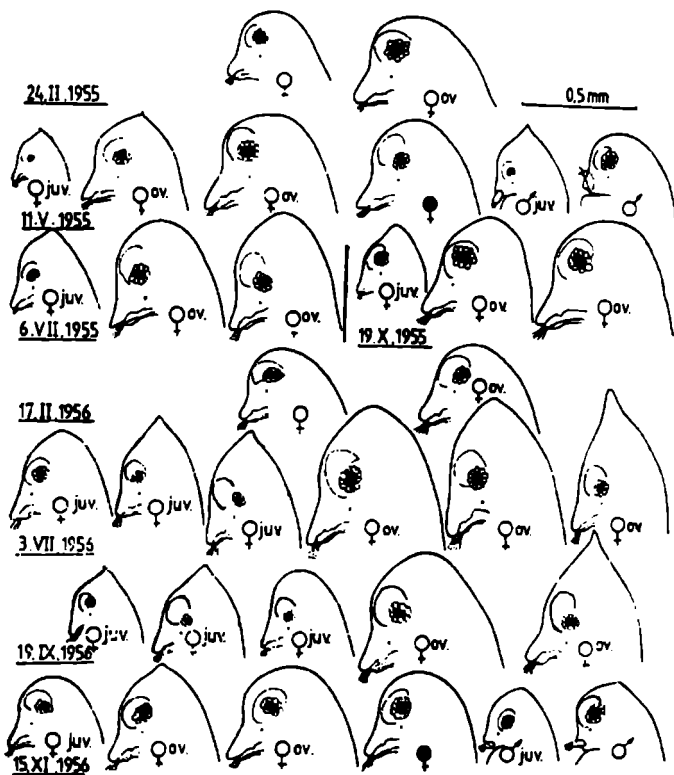


Рис. 44. *Daphnia galeata galeata* (по: Nergrea, 1983). Форма головы у взрослых самок, самцов и неполовозрелой молодежи из водоемов Румынии.

Были промерены размеры тела и высота головы у 20 партеногенетических самок с длиной тела от 0.4 до 0.6 мм — неполо-

возрелая молодь и у взрослых самок l_7 — 1.05–1.35 мм. Индекс головы у молодых самок колебался от 0.42 до 0.5 мм, в среднем составляя — 0.445 мм; у половозрелых этот индекс изменялся от 0.46 до 0.58 мм, в среднем 0.51 мм. Таким образом, можно отметить, что при цикломорфозе у взрослых особей *D. cucullata* от линьки к линьке (при отрождении молоди) проявление цикломорфоза заключается в удлинении шлемовидной головы. У *D. galeata* прослеживается иная зависимость: голова по мере роста укорачивается, закругляется, что является выражением возрастной изменчивости.

В июле 2005 г. была рассмотрена структура популяции *D. galeata* ($n = 50$). В популяции среди взрослых самок около 36% имеют пустые выводковые сумки. Количество яиц невелико — 1–4, в среднем всего 2 яйца. Прослеживается слабая тенденция увеличения количества эмбрионов в связи с размером самки. У половозрелых особей с эмбрионами голова в большинстве округлая и индекс головы составляет в среднем 0.33. У неполовозрелых особей индекс головы больше: он составляет в среднем 0.4, причём голова не закруглена, но, как правило, имеет небольшой шлемовидный вырост.

В период этих исследований было также собрано значительное количество особей *D. longiremis*; размер половозрелых самок 0.75–1.2 мм. Плодовитость их не подсчитана, т.к. при фиксации створки раздвигаются, гиподерма отделяется, и все зародыши выпадают, как у этого вида в других водоёмах.

В оз. Селигер зимой дафнии не были обнаружены.

В оз. Плещеево они присутствуют каждую зиму и в заметных количествах. В озере отмечены в 1980–1990-х гг. в зимний период *D. cristata*, *D. longispina*. За весь 13-ти летний период исследований с 1979 по 1996 гг. обнаружено 4 вида дафний: летняя *D. cucullata* и три менее термофильных — *D. cristata*, *D. longispina* и *D. galeata* — обитатели летнего гипolimниона (Столбунова, 2006).

За период детальных исследований зимних сообществ в 1980, 1982 и 1990 гг. были обнаружены *D. cristata* и *D. longispina*. Возможно, в зимнем водоёме *D. longispina* и *D. galeata* не были правильно определены и не различены в сообществе (Ривьер, 1987, 2000а).

В начале 1970-х гг. под названием *D. longispina* понималось несколько видов, в том числе *D. galeata* и *D. longiremis* (Николаев, 1972в). Действительно, *D. longispina* и *D. galeata* хорошо различаются только по форме головы у молоди второго вида, у которой имеется шлемообразный вырост. Он иногда встречается и у молодых половозрелых особей. У *D. longispina* голова округлая как у молоди, так и у взрослых особей.

11–12 марта 1980 г. в оз. Плещеево *D. longispina* встречалась от поверхности до дна в середине котловины (гл. 23 м) в количестве 0.2–0.4 тыс. экз./м³, но глубже 14 м наблюдалось уплотнение от 1.4 тыс. экз./м³ до 5.4 тыс. экз./м³ на 18 м при температуре 2.1 °С и содержании кислорода около 2.3 мг/л. Размер дафний изменялся от 0.8 до 1.25 мм, средний размер особей 0.98 мм. Яйца и эмбрионы обнаружены у рачков размером всего 0.8 мм. Число яиц и эмбрионов изменялось от 4 до 1; средняя плодовитость менее 1 яйца на самку. В горизонте 18 м обнаружено небольшое скопление *D. cristata* (5 тыс. экз./м³). Размер особей колебался от 0.7 до 1.0 мм, средний 0.856 мм. *D. cristata* размножалась интенсивнее, среднее число эмбрионов — 1.7 на одну самку. На станции с глубиной 15 и 10 м дафнии встречены единичными экземплярами и роль их в сообществе мало заметна. Если в котловине оба вида в среднем для толщи воды составляли 1.4 тыс. экз./м³ и имели биомассу 0.13 г/м³, то на склоне котловины их численность была 0.225 тыс. экз./м³ и биомасса ничтожна. Роль Cladocera в зимнем сообществе оз. Плещеево в марте 1980 г. была незначительна; доминировали веслоногие. Общая численность и биомасса Copepoda 15.4 тыс. экз./м³ и 0.68 г/м³, Cladocera было на порядок ниже по численности и в 5 раз меньше по биомассе. В конце марта 1982 г. пробы были взяты только на склоне котловины (гл. 15 м), обнаружены единичные особи *D. longispina*.

В 1990 г. исследование производилось 20 января. Был произведён разрез — станции размещались над глубиной 4, 9 и 15 м (склон котловины). На первой станции ветвистоусые отсутствовали. На второй встречены единичные особи у самого дна. Зоопланктон был беден — исследования производились в начале зимы, а не в начале весны как обычно. Доминировал *Eudiaptomus graciloides*, сосредоточенный вблизи дна, его биомасса со-

ставляла 1.7–1.4 г/м³. На станции с глубиной 15 м *D. longispina* (0.2 тыс. экз./м³) встречалась уже с глубины 3–6 м, где температура была 1.3–1.5 °С, а содержание O₂ около 5.6 мг/л. На горизонтах 7+8 и 9+10 м число рачков увеличилось до 0.8 тыс. экз./м³, но ко дну уменьшилось до 0.3–0.1 тыс. экз./м³. Средняя численность дафний для толщи воды была всего 0.4 тыс. экз./м³, тогда как доминирующего *E. graciloides* — 4.8 тыс. экз./м³. Таким образом, в зимнем зоопланктоне оз. Плещеево как в начале подлёдного периода, так и в период зимней стагнации, преобладает *E. graciloides*. Ветвистоусые малочисленны, развиваются медленно, и роль их в зимнем сообществе оз. Плещеево по сравнению с оз. Сиверским мала. В гиполимнионе летнего оз. Плещеево роль дафний с пониженным требованием к температуре выше, чем зимой. По данным В.Н. Столбуновой (2006) *D. longispina* присутствует в планктоне круглый год. В глубоководной зоне может достигать 80 тыс. экз./м³. Обычно же летом численность *D. longispina* невелика и располагается она вблизи металимниона, реже в гиполимнионе, образуя скопление на 18 м при температуре всего около 9–10 °С (июнь 1984 г.). *D. galeata* идентифицирована в оз. Плещеево только в 1980 г. (Столбунова, 2006). Взрослые особи *D. longispina* и *D. galeata* различаются с трудом. Необходимо рассматривать всю популяцию в целом и особенно морфологические отличия молоди, наличие шлемовидной формы головы.

Ветвистоусые в оз. Выдогощ изучались в период осенней гомотермии в октябре 1973 и 1992 гг., летней стагнации в июне–июле 1973, 1975, 1990 и 1991 гг., в период зимней стагнации в феврале–марте 1983, 1985 и 1993 гг. Озеро Выдогощ глубокий (до 18 м) стратифицированный, имеющий холодный гиполимнион, водоём. Однако озеро сильно эвтрофировано. Обилие органического вещества в илах создаёт условия для активных микробиологических процессов с поглощением кислорода (Дзюбан и др., 1998). Большая часть толщи воды и зимой, и летом подвержена замору, и планктон населяет только верхний 4–6-метровый слой. Зоопланктон летом в озере разнообразен и количественно очень богат только в эпилимнионе. Наиболее разнообразен он в период осеннего перемешивания, когда обитаемой становится вся толща воды. Среди ветвистоусых в пела-

гиали доминируют *Daphnia cucullata*, *D. cristata* и *Eubosmina coregoni*. В первых числах октября 1992 г. при температуре 10.4–9.2 °C в котловине озера в толще воды зарегистрировано 35 видов; средняя численность была 183.4 тыс. экз./м³ и биомасса 2.57 г/м³. Это связано с хорошими пищевыми условиями для зоопланктона и оптимальным кислородным режимом. Начало октября — осенний, второй пик развития зоопланктона, который в эвтрофных озёрах хорошо выражен. Среди ветвистоусых с пониженными требованиями к температуре доминировала *D. cristata*, средняя численность — 14.3 тыс. экз./м³; встречена *D. longispina* — 0.15 тыс. экз./м³. Численность *D. cristata* была высокой во всей толще воды, тогда как количество *D. cucullata* уменьшалось с глубиной. Скопления *D. cucullata* у дна (до 46 тыс. экз./м³) — отмершие особи. *D. longispina* была малочисленной (тыс. экз./м³):

Виды	Горизонт, м											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>D. cristata</i>	1.3	3.7	11.3	15.0	12.5	22.5	15.0	36.3	16.0	11.0	13.0	13.8
<i>D. longispina</i>	0	0.3	0	0.1	0	0	0	1.3	0	0	0.1	0
<i>Daphnia</i> (молодь)	6.3	7.5	5.0	7.0	1.3	0	5.0	1.3	0	4.0	0	0
<i>D. cucullata</i>	6.3	30.0	12.5	12.5	10.0	7.5	10.0	20.0	3.0	6.0	46.0	25.0

В более поздние сроки сбора в середине октября (1973 г.) при гомотермии 6.4–6.0 °C зоопланктон был уже в стадии осенней депрессии, биомасса в толще воды не превышала 0.62 г/м³, а у дна регистрировалось скопление отмерших особей крупных *Daphnia* и *Bosmina*. *D. cristata* обнаружена лишь у поверхности в количестве 0.1 тыс. экз./м³.

В конце июня (1973 г.) зоопланктон населял лишь слой до 4 м, ниже регистрировались следы кислорода (до 0.2 мг/л) (Иваньковское водохранилище ..., 1978). В эпилимнионе, занимающем 4 м толщи воды (глубина озера 16 м), зоопланктон имел биомассу 3.6–3.4 г/м³, из которой ветвистоусые составляли около 3.0 г/м³. Среди Cladocera доминировала активно размножающаяся *D. cucullata* — 45 тыс. экз./м³; *D. cristata* у поверхности (t = 21.8 °C) было 0.9 тыс. экз./м³, тогда как на глубине 4 м — 17.5 тыс. экз./м³. В горизонте с 6 м при 17 °C и до дна био-

масса снижалась от 0.23 до 0.1 г/м³, а у дна до 0.01 г/м³ из-за отсутствия кислорода.

В середине июня (1975 г.) при температуре воды 17.9 °С у поверхности и 8.4 °С — у дна. *D. cristata* располагалась на глубине 6 м, при температуре 15 °С — 14.0 тыс. экз./м³, а уже на 8 м численность снижалась до 0.6 тыс. экз./м³. Были произведены круглосуточные наблюдения (Иваньковское водохранилище ..., 1978). В планктоне доминировали теплолюбивые виды: *D. succulata* и *Bubosmina coregoni*. Никаких вертикальных перемещений у этих видов не регистрировалось, обе популяции были сосредоточены выше термоклина в эпилимнионе, лишь в 1.00 и 4.00 часов отмечено некоторое увеличение численности у поверхности. *D. cristata* в течение суток перемещалась только в пределах глубины 4–6 м.

В начале июля (1990 г.) при начавшейся жаркой погоде и прогреве поверхностного слоя до 24.2 °С, а у дна было всего 7 °С, термоклин располагался на 6–7 м, а оксиклин — в зоне эпилимниона, на 4–5 м, где содержание кислорода падало до 1.4–0.9 мг/л. Измерялась также цветность и электропроводность. Цветность с 10 м возрастала до 50° (у поверхности всего — 35°). Электропроводность возрастала постепенно от 217 мкС/м до 219. Замечено, что эпилимнион по электропроводности был однороден, тогда как в термоклине показатели несколько возрастали. Глубже 8 м показатели увеличивались постепенно (табл. 5.44). В литературе нет сведений о влиянии электропроводности (≈минерализации) на распределение каких-то групп зоопланктона. В рассматриваемой ситуации лимитирующим фактором является содержание кислорода. Численность *D. cristata* была высокой в эпилимнионе — от 100 до 200 тыс. экз./м³ до 4 м, на 5 м она снижалась до 40 тыс. экз./м³, а на 7 м уже до 2.2 тыс. экз./м³; с 7 до 13 м попадались лишь единичные отмершие особи. Фактически с 8 м и до дна — озеро представляло собой безжизненную холодную ($t = 12.7-7.0$ °С) гиполимниальную водную массу.

В начале июля (1991 г.) условия среды были сходными. Прогрев поверхностного слоя (0–4 м) — эпилимниона, достигал 23.8–19.6 °С, термоклин был также на 4–6 м, где перепад составлял 6.8 °С. Глубже 7 м шёл холодный гиполимнион с темпе-

ратурой ещё более низкой, чем в июле 1990 г. — 10.8–8 °С. Оптимальное содержание кислорода было только в верхних 3 м эпилимниона, глубже 5 м его было всего 1.5–0.9 мг/л до дна. *D. cristata* скопилась на 3 м (55.0 тыс. экз./м³), а уже на 5 м её было всего 0.4 тыс. экз./м³. В пробах на 6 м присутствовал хаборус, а общая биомасса зоопланктона составляла 0.06 г/м³, тогда как на 1–2 м биомассы составляли 19.5–8.4 г/м³ и были на 50% образованы крупным летним представителем Ctenopoda — *Limnospida frontosa*.

Таким образом, летний период в оз. Выдогош малоблагоприятен для развития зоопланктона, а тем более для ветвистоусых с пониженными требованиями к температуре и, по сравнению с веслоногими, менее оксифильной группой.

Зимой в подлёдный период (24–25 II 1983 г.) условия для холодолюбивых были более благоприятны. Среди ветвистоусых встречены *D. cristata* и *B. longirostris*. В озере отмечены интенсивные процессы образования и скопление метана подо льдом. Здесь же, видимо, шло и окисление CH₄, т.к. у нижней кромки льда кислорода было меньше, чем в более глубоких слоях. Распределение факторов среды и ветвистоусых представлено ниже:

Горизонт	0+1	2+3+4	5+6+7	8+9+10
Температура, °С	0-1	1.5-1.9	1.9-2.0	2.0-2.3
O ₂ , мг/л	2.4	4.48	6.4	4.8-4.3
<i>D. cristata</i> , тыс. экз./м ³	0.1	0.2	0.6	3.7
<i>B. longirostris</i> , тыс. экз./м ³	0	0	0.2	3.2

В придонном горизонте отмечено небольшое количество молоди у *D. cristata* — 0.9 тыс. экз./м³ — молодые самки и 2.8 тыс. экз./м³ — половозрелые. *B. longirostris* размножалась более энергично, 50% популяции составляли неполовозрелые рачки. Размеры взрослых *D. cristata* (не имеющих шлёма) — 0.62–0.75 мм; *B. longirostris* — 0.43–0.5 мм. Зимние особи *B. longirostris* имеют укороченные мукро и рострум.

В феврале 1993 г. в оз. Выдогош также шли активные процессы образования и окисления метана. Кислородный режим был очень напряжённым, глубже 6 м кислород практически отсутствовал. Его показатели даже в верхних 3 м не превышали 3.6 мг/л. Такие условия среды в толще воды озера обладали па-

радоксальным воздействиям на живые организмы. С одной стороны, необычно высокий прогрев толщи зимой, высокие численности бактериопланктона (до 5.0 млн. кл./мл) — создают условия для размножения зоопланктеров. С другой стороны, дефицит кислорода не позволяет организмам нормально функционировать. Именно дефицит кислорода ограничивает вертикальное распределение, которое лимитировано верхними 7 м, где отмечаются ещё следы O_2 — менее 1 мг/л. Распределение температуры, кислорода, концентрации метана в оз. Выдогощ 10 февраля 1993 г. показывают, как численность ракообразных зависит от показателей среды:

Глубина, м	0-1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Т °С	0	3.8	4.0	4.2	4.2	4.4	4.2	4.0	4.2	4.2
O_2 , мг/л	3.6	3.5	3.2	2.6	1.9	0.7	0.4	0.2	0	0
CH_4 , мг/л	1160-270	80	45	190	25	130	2900	650	780	
<i>D. cristata</i> , тыс. экз./м ³	0.35	0.2	2.5	0.8	14.16	2.3	0.8	0.4	0.2	0.1
<i>B. longirostris</i> , тыс. экз./м ³	0	0	0.63	0	0.8	0.2	0.2	0	0.2	0

Глубже 8 м регистрировались отдельные особи дафний. Следует отметить, что *D. cristata* размножались в горизонте 3–6 м; здесь отмечены молодые особи размером 0.4–0.43 мм в количестве 38% на глубине 5 м, и 32% — на горизонте 6 м. Размер взрослых особей 0.6–0.95 мм; молоди — 0.4–0.45 мм.

Таким образом, даже среди теплолюбивой, летней группы Cladocera выделяются виды с пониженными, но разными требованиями к температуре и сезону. Подо льдом в зимнем водоёме размножаются *Daphnia longiremis*, *D. galeata*, *D. cristata* и *Bosmina longirostris*. Самки с яйцами и зародышами, а также неполовозрелая молодь этих видов встречены при зимних температурах 1–5 °С; в летнем мета-гиполимнионе — при температуре 7–15 °С. Только при температурах зимой до 1.5 °С и летом в придонных слоях до 10–7 °С встречена самая адаптированная к низким температурам *D. longiremis*. Численность этого вида никогда не превышала 7.0 тыс. экз./м³. Рачки имеют тонкую, нежную раковину и даже при фиксации с сахарозой эмбрионы оказываются потерянными. *D. galeata* тоже не встречена нами в

эпилимнионе. Зимой при наличии кислорода она обитает в придонных слоях, размножается. Летом населяет холодный гипolimнион, достигает численности до 22 тыс. экз./м³, имеет небольшую плодовитость, но крупные размеры. Это самый крупный вид из озёрных дафний. *D. cristata* имеет наибольший температурный диапазон, размножается при 23 и 1.5 °С, но всё же летом при отсутствии заморных явлений, опускается из перегретого эпилимниона в гипolimнион. Это самый многочисленный вид среди встречающихся зимой дафний, достигает зимой — 30, летом — 200 тыс. экз./м³.

Bosmina longirostris как эвритопный, эвритермный, заселяющий прибрежье вид, выносится волновым перемешиванием в глубокие участки водоёма и, не обладая способностями парить в толще воды, оседает в придонные слои, где продолжает функционировать.

Заключение

Холодолюбивые зоопланктонные комплексы не однородны по составу и экологии в разного типа водоёмах бассейна Верхней Волги. К криофильным видам относятся коловратки р. *Not-holca*, крупные *Synchaeta*: *S. verrucosa* и *S. lakowitziana*; *Keratella*: *K. cochlearis macracantha*, *K. hiemalis* и *Conochiloides natans*; среди ракообразных — только *Cyclops kolensis*. Эти виды функционируют зимой во всех изученных покрытых льдом водоёмах от эпитермических до глубоководных метагипотермических. Они короткое время продолжают встречаться при таянии льда. Срок их активной фазы несколько (на 1–3 недели) продолжительнее стояния льда. В период открытой воды они не функционируют, а пребывают на дне в виде покоящихся яиц и копеподитов в состоянии диапаузы. Криофильный комплекс функционирует от 0–5 °С зимой и 6–8 °С — ранней весной. Поскольку период существования криофильного комплекса равен продолжительности ледостава, то в изучаемых нами водоёмах — это в среднем около полугодия. Так, на оз. Селигер ледостав продолжается 156 сут., максимально — 190 сут.; на оз. Неро — в среднем 179 сут., максимально — 201 сут., оз. Белом — 169 и 199 дней; на оз. Кубенском — 150–180 дней соответственно; на оз. Плещеево — 176 дней, Рыбинском водохранилище 155–190 сут. Таким образом, период функционирования криофильного комплекса в среднем продолжительнее, чем теплолюбивого.

Вторую группу холодолюбивых стенобионтов составляют круглогодичные обитатели гипolimниона глубоких озёр. Это *Limnocalanus macrurus*, *Cyclops abyssorum*, *Daphnia*: *D. longiremis* и *D. galeata*. Эти виды и зимой, и летом встречаются и функционируют только в придонных слоях при температуре 1.5–11 °С. В период открытой воды они не поднимаются за пределы гипolimниона.

К третьей группе холодолюбивых зоопланктеров относятся зимние генерации коловраток и ракообразных, населяющих всю толщу воды в подлédный период, но размножающихся при по-

ниженных температурах летом в мета-гиполимнионе при благоприятном содержании кислорода. К этим видам относятся коловратки: *Synchaeta oblonga*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia maior*, *Asplanchna priodonta* и др.; среди ракообразных: *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops vicinus*, *Daphnia cristata*. Эти виды имеют очень широкий температурный диапазон: от 2–5 до 15–20 °С.

Совершенно особую нишу занимает массовый, встречаемый только в оз. Сиверском, крупный холодолюбивый *Cyclops scutifer*. Циклоп проводит зимний период в виде диапазирующих на дне копеподитов III-й стадии, весной распределяется в мета-гиполимнионе, затем опускается в гиполимнион. Размножение происходит в верхних слоях гиполимниона при температуре 12–17 °С и иногда низком содержании кислорода, до 2 мг/л.

В каждом из изученных водоёмов складывается своеобразный комплекс холодолюбивых видов в связи с его морфометрией и степенью эвтрофирования.

Среда всякого водоёма Средней полосы после становления льда претерпевает значительные изменения как в направлении улучшения качества воды, так и в некоторых отношениях ухудшения её показателей. Под ледяным покровом прекращается волновое перемешивание, оседает взвесь, многократно (до 2–4 раз) возрастает прозрачность, Резко снижается теплоотдача в атмосферу. Водоём начинает прогреваться от донных отложений, формируется обратная температурная стратификация. Начинают функционировать бактерии в придонном слое. Затем метаноокисляющие и гетеротрофные микроорганизмы продвигаются вверх в толщу воды. С другой стороны, ледяной покров полностью перекрывает доступ кислорода в водную толщу, значительно уменьшает поступление солнечной радиации. Снижение проникновения света определяется толщиной льда, а затем появлением и утолщением на нём снежного покрова. Толщина льда и снега зависит от погоды и значительно колеблется по годам.

Прогрев водоёма определяется длительностью периода ледообразования. При быстром и раннем замерзании водоёма толща воды и грунты сохраняют больший теплозапас, и в подледный период температура воды выше. При длительном пе-

риоде ледообразования, неоднократном разрушении и становлении льда, позднем ледоставе теплозапас водоёма и грунтов истощается, подлёдный прогрев ниже. Теплозапас в подлёдный период зависит и от типа грунтов, их теплоёмкости, толщины иловых отложений. Сильно минерализованные илы с малым содержанием органических веществ имеют низкий запас тепла и обладают малой отдачей его в воду. Илы значительной толщины с большим содержанием крупных органических остатков («макрофитные» и «торфянистые» илы) имеют наибольшую теплоёмкость и обладают высокой теплоотдачей. Подлёдный прогрев в значительной степени влияет на развитие бактериальных процессов, содержание кислорода и уровень размножения зоопланктеров.

Кислородный режим зависит от функционирования микрофлоры в донных отложениях и придонных горизонтах воды. В мелководных озерах эпитермического типа, имеющих высокую степень эвтрофирования, микробиологические процессы с поглощением кислорода быстро приводят к полному его дефициту во всей толще (оз. Неро, Весецкий плёс оз. Селигер). В глубоководных озёрах, где преобладают процессы образования и окисления метана, образуется придонный оксиклин. Здесь размножаются во множестве метаноокисляющие, гетеротрофные и другие группы микроорганизмов, а также водоросли, способные к гетеротрофному росту, служащие пищей зоопланктерам. Во второй половине зимы образуется специфический металимниальный биоценоз, в котором, благодаря обилию пищи, размножаются простейшие, коловратки (особенно крупный вид *Conochiloides natans*), диаптомусы, дафнии, растут созревают и приступают к размножению особи *Cyclops kolensis*. По мере истощения кислорода скопление метаноокисляющих бактерий и весь металимниальный биоценоз медленно перемещается в верхние слои.

В мелководных эпитермических эвтрофирующихся водоёмах криофильный комплекс угнетается во вторую половину подлёдного периода в связи с истощением запасов кислорода. Зоопланктон активно функционирует сразу после становления льда, а затем короткий период во время его таяния. К таким водоёмам среди изученных относятся озёра Неро, Кубенское, Ве-

сецкий плёс оз. Селигер. Летние заморы, присущие этим водоёмам, не влияют на криофильный комплекс, который находится в это время в покоящихся защищённых стадиях.

В мета-эпитермических озёрах с небольшой степенью эвтрофирования холодолюбивый комплекс функционирует весь подлёдный период. При развитии дефицита кислорода у дна он приподнимается в верхние слои. В таких водоёмах присутствуют виды первого — криофильного комплекса: коловратки р. *Notholca*, *C. kolensis*, крупные синхеты, а также многочисленные диаптомусы, редко *Daphnia cristata* и *D. longiremis*. К таким озёрам относятся озёра Белое, Зауломское, Вселуг, Пено.

В глубоких, стратифицированных озёрах, обладающих летом мощным, холодным гипolimнионом, занимающим большую часть объёма котловины, холодолюбивый зоопланктон представлен всеми тремя группами. Зимой зоопланктон населяет всю толщу воды и включает криофильный комплекс. Летом криофильные виды переходят в покоящееся состояние, а холодноводные и холодолюбивые генерации покидают эпилимнион и по мере прогрева воды перемещаются в холодный гипolimнион. Зона обитания холодноводных и холодолюбивых видов и генераций в летний период ограничивается снизу развитием бактериальных процессов с поглощением кислорода, а сверху перегревом эпилимниона в жаркие засушливые периоды лета. Изучаемые глубокие озёра располагаются по степени эвтрофирования в следующем порядке: олиго-мезотрофные — Бородаевское, Плещеево, Городской плёс оз. Селигер, мезотрофное — Сиверское и гиперэвтрофное оз. Выдогощ. Состояние криофильного, холодноводного и холодолюбивого комплексов зоопланктона в этих водоёмах ухудшается по мере антропогенного эвтрофирования, загрязнения. В гиперэвтрофном оз. Выдогощ зимой и летом отдельные холодолюбивые виды встречаются только в эпилимнионе. Но в период осеннего перемешивания и гомотермии весь зоопланктон и, в частности, холодолюбивые виды и генерации развиваются в наибольшей мере.

В начале весны, при таянии снега на льду и насыщении его талой водой проницаемость ледяного покрова для солнечного света возрастает. Появляется прилёдный биоценоз, состоящий из фитопланктона, сопутствующих ему бактерий, простейших и

коловраток. Прилёдные скопления с высокой численностью коловраток наблюдались на Рыбинском водохранилище, Весецком плёсе оз. Селигер. Подобные прилёдные скопления постоянно развиваются в Забайкальских озёрах, где снежный покров тонок и функционирование водорослей продолжается весь подлёдный период (Бондаренко, 2009). Не ежегодно, но в некоторые зимы с малым снежным покровом всплытие водорослей ко льду, их функционирование даже в толще воды наблюдалось и на Рыбинском водохранилище.

Среди криофильных и холодолюбивых зоопланктеров не все виды образуют многочисленные популяции, имеют кормовую ценность и играют заметную роль в продукционных процессах. Некоторые виды исчезли в последние годы. Так, в Рыбинском водохранилище более не встречается *Notholca acuminata*, единично обнаружены *N. cornuta*, *N. squamula frigida*. Другой вид — *N. squamula tenuispina* достигает максимальной, наблюдаемой в водохранилище численности — 20 тыс. экз./м³. Среди р. *Keratella* во всех водоёмах немногочислен криофильный вид *K. hiemalis*; тогда как *K. cochlearis macracantha* достигает зимой в оз. Плещеево 26 тыс. экз./м³ и заселяет всю толщу воды пелагиали. Наибольшей численности и биомассы достигает криофильный вид *Conochiloides natans*. Так, в Рыбинском водохранилище в русле р. Мологи в 1979 г. численность этой крупной коловратки составляла 30 тыс. экз./м³, биомасса — 0.65 г/м³; в 1981 г. — 130 тыс. экз./м³ и 2.6 г/м³. В оз. Чудском крупная криофильная синхета *S. verrucosa* образует в январе–марте 31–48% биомассы всего зоопланктона (Haberman, 1998). Среди криофильных ракообразных *Cyclops kolensis* образует зимой придонные скопления, состоящие из активно растущих и размножающихся особей. Известны придонные скопления *C. kolensis* в Рыбинском водохранилище. Так, 10 апреля 1979 г. придонное скопление в русле р. Мологи составляло 160 тыс. экз./м³ и 4.8 г/м³, 23 марта 1980 г. там же было сосредоточено 1.98 млн. экз./м³ и биомассой 60 г/м³. В оз. Сиверском 4 марта 1993 г. в котловине на глубине 17 м было зарегистрировано скопление с плотностью 198.2 тыс. экз./м³ и биомассой 7.24 г/м³. Придонные зимние скопления *C. kolensis* не потребляются рыбами. Однако в первые недели после вскрытия водоёма в период интенсивного

размножения *C. kolensis*, до появления летних видов циклоп служит пищей снетку, ряпушке — рыбам с пониженными оптимальными температурами активного питания. Скопления диапазирующих копеподитов *C. kolensis* в летний период образуются в результате волнового взмучивания и переотложения иловых частиц. Копеподиты как наиболее лёгкие среди этих частиц оседают в глубоких участках последними, где скапливаются на поверхности дна до 440 тыс. экз./м³ и 14.1 г/м³ (Гусаков, 2007). В Можайском водохранилище в профундали плотность циклопов достигает 4–6 млн. экз./м³ (Сахарова, 1978). Постепенно в течение лета и, особенно, при осенних штормах циклопы переотлагаются в самые глубокие участки водоёма. Они активно поедаются планктоноядными рыбами, когда пребывают в толще воды, и выедаются ершом и молодьо бентосооядных рыб в донных скоплениях.

Деструкционная роль функционирующего зимнего сообщества не оценена количественно. Имеется серия наблюдений на одной точке Рыбинского водохранилища, когда была прослежена численность бактерий, массовых зимних колониальных жгутиконосцев, коловраток и циклопов. В конце подлёдного периода при активизации *C. kolensis* от мирного сообщества остаются одни бактерии (Ривьер, Жгарёв, 1989).

Жизненные циклы и роль холодолюбивых массовых кормовых видов — *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* в разных водоёмах не одинаковы. В оз. Плещеево *E. graciloides* заселяет подо льдом всю толщу воды, не только профундали, но и литорали. Он имеет численность в котловине до 20 тыс. экз./м³ и биомассу до 1.2 г/м³, 39 тыс. экз./м³ и 2.5 г/м³ — в литорали. Зимующие во взрослом состоянии рачки в оз. Плещеево и в Рыбинском водохранилище после вскрытия водоёмов дают весенний первый пик численности. В озере численность *E. graciloides* достигает в мае–июне 155 тыс. экз./м³ и биомассы около 10 г/м³ (Столбунова, 2006). *Eudiaptomus* активно потребляется в оз. Плещеево планктоноядным массовым видом — уклейей, а также молодьо плотвы, окуня (Экосистема оз. Плещеево, 1989).

Потепление климата не однозначно влияет на среду и зоопланктонные сообщества. Разные сроки становления ледяного

покрова, длительность периода ледообразования прослежены на Рыбинском водохранилище с 1978 по 1984 и с 2001 по 2009 гг.:

Год	Первые ледовые явления	Замерзание открытой части	Период ледообразования (сут.)
1979	19 XI	2 XII	14
1980	29 X	31 X	3
1981	2 XI	10 XI	9
1982	17 XI	29 XI	13
1983	7 XI	3 XII	27
1985	12 XI	20 XI	8
2001	15 XI	18 XI	3
2002	9 XI	23 XI	14
2003	29 X	3 XII	36
2004	18 XI	22 XI	4
2005	28 X	29 X	1
2006	4 XI	7 XI	3
2007	10 XI	13 XI	3
2008	10 XI	18 XII	38
2009	6 XI	9 XII	33

В первый период исследований была прослежена зависимость подлёдного прогрева водоема, характера кислородного режима и развитие зоопланктонного комплекса. Было показано, что при раннем и быстром замерзании водоёма толща воды и грунтов сохраняет запасы тепла, бактерио- и зоопланктон развиваются быстро и интенсивно. Одновременно в результате бактериальных процессов истощаются запасы кислорода, образуется придонная заморная зона. Планктонные сообщества поднимаются к поверхности, либо отмирают в мелководных озёрах.

При длительном периоде ледообразования происходит выхолаживание водной толщи, слабое развитие бактерий, сохраняется хороший кислородный режим, отмечаются низкие биомассы подлёдного зоопланктона. Такое состояние среды зимних сообществ наблюдалось в Рыбинском водохранилище и озёрах Верхней Волги зимой 1982 г. Однако зимние сообщества образовались и размножались, но количественные показатели были ниже, чем обычно. Ситуации на оз. Бородаевском и Рыбинском водохранилище в зимы 2008–2009 и 2009–2010 гг. значительно

отличались ещё более длительным периодом ледообразования, неоднократным разрушением ледового покрова и особенно поздним становлением льда. Температура от поверхности до дна составляла 1.2–1.5 °С, кислород изменялся от 12 до 5 мг/л; зоопланктон был беден количественно, коловратки и ветвистоусые не размножались. Оптимальные условия для развития зимних сообществ складывались на Верхней Волге при средней продолжительности периода ледообразования — около 8–14 суток.

Глобальные колебания климата, проявившиеся в последнее десятилетие в потеплении зимних периодов и жаркой летней погоде — неблагоприятные факторы, воздействующие угнетающе на холодноводный комплекс. Это прослеживается как в подлёдный период, так и летом.

Длительные жаркие периоды лета, когда температуры эпилимниона достигают 26–31 °С, ставят на грань выживания холодолюбивый комплекс. Высокие температуры поверхности распространяются на весь эпилимнион, заглубляется металимнион, резко ухудшается кислородный режим.

Потепление климата, проявляющееся в жарких летних периодах, сопровождающихся повышенной инсоляцией, чрезвычайно усиливают эвтрофирование и антропогенное загрязнение водоёмов. Экологическая ниша холодолюбивого зоопланктонного комплекса сужается, нарушаются жизненные циклы, снижается численность.

Экстремальные условия для холодолюбивого комплекса в периоды летней стагнации наблюдались и ранее. Так, на оз. Сиверском в августе 1977 г. при температуре поверхности воды 25°, образовалась заморная зона до горизонта 9 м (гл. 23 м), оксиклин перешёл в эпилимнион. Зона обитания *C. scutifer* располагалась в горизонте 6–7 м, сузилась до 2 м. В озере наблюдалась массовая гибель корюшки.

В связи с эвтрофированием оз. Плещеево уже в конце 1980-х гг. летом бескислородная зона поднималась до 14 м (гл. 24 м), эпилимнион заглублялся до 10–12 м. Экологическая ниша переяславской ряпушки сузилась из-за перегрева верхних слоёв и замора в гиполимнионе. Уже в прошлом столетии масса тела ряпушки уменьшилась на 36%. Сокращается доля доминирующего ранее в озере диаптомуса. В августе 2008 г. доля *Eudi-*

aptomus graciloides в зоопланктонном сообществе по всему озеру колебалась от 14.4 до 16.2%, а летних теплолюбивых циклопов от 21.7 до 37.3% (Ривьер, 1986; Экосистема оз. Плещеево, 1989; Ривьер и др., 2011).

В Рыбинском водохранилище из-за потепления климата, проявившегося в особенно жаркие летние периоды 2010–2011 гг., отмечено полное исчезновение северного вселенца — снетка, ряпушки; в августе 2011 г. при температуре поверхности воды 29–31 °C и анэксии в придонном слое количество ерша снизилось с 384 экз./га до 0.3 экз./га (Соломатин, Базаров, 2011; Ривьер и др., 2011).

Позднее замерзание оз. Неро и экстремально высокие температуры летом резко усилили процесс эвтрофирования, развития синезелёных и, в частности, *Oscillatoria*, особенно в зимний период. Биомассы только синезелёных к 2008 г. возросли в 2 раза, до 23 мг/л, что характеризует озеро как гиперэвтрофный водоём (Сиделев, 2010).

Изучаемые нами водоёмы находятся южнее 60° с.ш. И хотя подлёдный период длится около полугода, основные биомассы кормового зоопланктона создаются в период открытой воды теплолюбивыми видами, в основном ветвистоусыми. Чем севернее расположены озёра или выше над уровнем моря (высокогорные), тем доля холодолюбивого комплекса в них значительнее. Холодные горные озёра Камчатки имеют зоопланктон, состоящий исключительно из криофильных и холодолюбивых видов. Известно, что наиболее продуктивные зоны Мирового океана расположены в приполярных морях Арктики и Антарктики. Здесь развивается самый богатый зоопланктон из растительноядных жопепод, служащий пищей массовым скоплениям рыб и китообразных.

В настоящее время публикуется много фактов влияния колебаний климата, в частности потепления на другие водоёмы и различные группы водных животных.

Изменения среды и нарушения функционирования криофильных комплексов наблюдаются в крупнейших озёрах, где северные гидробионты играют заметную роль в экосистемах. Так, на оз. Байкал с 1979 по 2002 гг. температура воды возросла на 3 °C у поверхности. Эндемичный комплекс холодолюбивых

коловороток снижает численность, растёт роль ветвистоусых. Проявляются признаки эвтрофирования: значения хлорофилла «а» увеличились в 2.5 раза (Изместьева и др., 2006).

Большие материалы по влиянию глобального потепления приводятся по озёрам Южного Урала. Среднегодовая температура водной толщи выросла на 0.6–4.2 °C. Установление осенней гомотермии за последние 10 лет сдвинулось на 2 недели на более поздние сроки. Зоопланктон был поделён автором — ультрахолодноводных и ультратепловодных. Был рассчитан предложенный индекс тепловодности. В подлёдный период он составляет 0.8–1.0; в период летней стагнации 1.9–2.2. Было замечено увеличение доли ультратепловодных видов (Рогозин, 2011).

Антропогенное воздействие и потепление климата особенно заметно в северных озёрах. Так, в 1930-е гг. оз. Имандра характеризовалось как сигово-лососевый водоём. В результате влияния аномально жарких 1972–74 гг. в озере стал доминировать сиг, налим и окунь. С 1990 по 2008 гг. в связи с влиянием потепления и антропогенных факторов в озере доминирует ряпушка, сиг и налим (Терещенко и др., 2011).

Рассматривается влияние потепления климата на озера Северо-Запада (Белое, Кубенское). Отмечается угнетение холодолюбивых рыб арктического комплекса особенно в условиях антропогенного эвтрофирования, которое стимулируется потеплением климата (Болотова, 2011).

Если до начала нового потепления наблюдалось два разнонаправленных процесса: расселения северных массовых видов (снетка, ряпушки) вниз по волжскому бассейну, то в последние десятилетия значительной интенсивности достигло расселение южных видов (тюльки, бычков и др.) вверх по водохранилищу (Слынько и др., 2000; Яковлев, 2001).

В жаркое лето 2010 г. в озёрах Карельского перешейка биомасса фитопланктона была выше в 2 раза и более за счёт интенсивного развития синезелёных, достигавшего степени «цветения» (Афанасьева, Трифонова, 2011).

Положительные изменения теплозапаса озёр Беларуси отмечены в период открытой воды и отрицательные в осенне-зимний в последние два десятилетия (Кирвель, 2011). Повыше-

ние температуры воды в оз. Нарочь вызвало изменения в ледовом режиме: уменьшение толщины льда, увеличение безлёдного периода. В связи с летним повышением температуры воды, нарушается стратификация, углубляется термоклин (Грищенко, Власов, 2011).

В оз. Лукомльском в 2010 г. температура поверхности воды достигала летом 28 °С; из планктона выпала обычная здесь *D. cristata* (Митрахович, 2011).

В последние годы в связи с глобальным потеплением есть наблюдения по Сибирским, Беларусским и Камчатским озёрам, показывающие, что при повышенных температурах угнетается холодолюбивый комплекс — диаптомусы и циклопы, способные аккумулировать значительные запасы полиненасыщенных жирных кислот. Это вызывает ухудшение биохимического качества пищи рыб, что передается по трофической цепи к водным млекопитающим и человеку (Гладышев и др., 2011).

Некоторые авторы считают, что озёрные экосистемы исключительно удобные индикаторы изменения климата (Зилов, 2009). Повышение температуры приводит к более раннему вскрытию водоёма, более позднему становлению ледяного покрова, т.е. к удлинению вегетационного периода. Позднее наступление зимы, обильные осадки осенью вносят в водоём дополнительные химические элементы с водосбора. Устойчивая и продолжительная летняя стратификация изменяет соотношение групп фито- и бактериопланктона, нарушает функционирование зоопланктона, его распределение, соотношение групп *Cladocera*:*Copepoda*.

Приводимые данные по озёрам бассейна Верхней Волги показывают, что длительные летние жаркие периоды изменяют среду даже в глубоких олиго-мезотрофных озёрах: сближаются слои термо- и оксиклина, развиваются заморные процессы, охватывающие весь гипolimнион. Однако позднее замерзание водоёма и, таким образом, удлинение вегетационного периода, не менее отрицательно сказывается на основном — подлёдном периоде функционирования холодноводного комплекса. Длительная осенне-зимняя штормовая погода, неоднократное замерзание и вскрытие водоёма приводит к выхолаживанию водной толщи и грунтов, слабому функционированию фито- и бактери-

опланктона, гибели холодноводных генераций диаптомид и дафний, низкой численности криофильных видов. В отличие от глубоководных озёр (Ладожское, Онежское, Телеское, Камчатские озёра и др.), где придонные температуры всегда сохраняют значение около 4 °С, в изучаемых нами озёрах при позднем замерзании вся толща воды охлаждается до 1–2.0 °С, что нарушает функционирование холодолюбивых видов. Таким образом, «потепление климата» круглогодично отрицательно влияет на существование холодноводного комплекса.

Список литературы

- Авакян А.Б., Ривьер И.К. Уровенный режим как фактор становления и функционирования экосистемы водохранилищ // Водные ресурсы. 2000. Т. 27. № 4. С. 389–399.
- Авинский В.А. Зоопланктон мезотрофных озёр Северо-Запада как кормовая база сиговых и возможности его обогащения: Автореф. канд. дисс. Л., 1982. 24 с.
- Александрова Д.Н. Численность и биомасса бактериопланктона // Антропогенное влияние на крупные озёра Северо-Запада СССР. Ч. II. Л., 1981. С. 5–14.
- Алексеев В.Р. Рост, развитие и продукция массовых видов циклопов полойной системы дельты Волги: Автореф. канд. дисс. Л., 1981а. 24 с.
- Алексеев В.Р. Особенности развития веслоногих раков во временных водоёмах дельты Волги // Информ. бюлл. ИБВВ РАН. 1981б. № 47. С. 30–33.
- Алексеев В.Р. Сигнальная роль фотопериода в управлении сезонными циклами // V съезд ВГБО: Тез. докл. Тольятти. Ч. 1. Куйбышев, 1986. С. 130–132.
- Алексеев В.Р. Циклопиды (Cyclopiformes) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. М.-С-Пет. 2010. С. 329–377.
- Андроникова И.Н. О диапазоне колебаний биомассы зоопланктона в зимний и летний периоды в двух разнотипных озёрах Долгом (Питкяярви) и Узорном (Охалampi) // Озёра Карельского перешейка. М.-Л.: Наука, 1964. С. 78–89.
- Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала. Rotifera. Новосибирск: Наука, 1995. С. 251–357.
- Афанасьева А.Л., Трифонова И.С. Структура летнего фитопланктона озёр Карельского перешейка как показатель их состояния // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. С-Пб., 2011. 23 с.
- Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Зубешина А.А., Калинина О.Е. Подлёдный фитопланктон гипертрофного мелководного оз. Неро как индикатор его состояния // Биоиндикация в мониторинге пресноводных систем: Тез. докл. Междунар. конф. СПб., 2006. С. 13.
- Бакастов С.С. Теплофизические характеристики грунтов // Производство и круговорот органического вещества во внутренних водоёмах. М.-Л., 1966. С. 89–94.
- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси. 1941. 384 с.
- Берг Л.С. О происхождении северных элементов в фауне Каспия // Докл. Акад. Наук СССР. Т. XIV. № 3. 1928. С. 107–112.

- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. Гидрохимия // Гидрология и гидрохимия оз. Неро. Рыбинск, 2003. С. 50–146.
- Бикбулатов Э.С., Щеглов Д.В. Гидрохимический режим оз. Плещеево в 1988–1992 гг. // Тр. Всерос. научн. конф., посвящённой 300-летию юбилею отеч. флота. Вып. 3. Переславль-Залесский, 1992. С. 34–42.
- Бирштейн Я.А. Генезис пресноводной пещерной и глубоководной фауны. М.: Наука, 1985. 248 с.
- Бойкова О.С. О питании окуня в озере Глубоком // Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978. С. 43–54.
- Бойкова О.С. Экспериментальные исследования индивидуального роста и основных характеристик жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Branchiopoda, Sidae) озера Глубокого // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 8. М., 2002. С. 112–136.
- Болотова Н.Л. Биоиндикационные возможности динамики структуры рыбной части сообществ в контексте климатических изменений // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб., 2011. С. 41.
- Бондаренко Н.А. Фитопланктон горных озёр Восточной Сибири // Известия Самарского научного центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 176–190.
- Бондаренко Н.А. Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озёрах горных областей Восточной Сибири: Автореф. докт. дисс. Борок. 2009. 45 с.
- Бонк Т.В. Состав и обилие пелагического зоопланктона крупного олиготрофного озера Курильского в 2007–2008 гг. (Камчатка) // Тез. докл. X съезда ГО РАН. Владивосток, 2009. С. 48–49.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 500 с.
- Бурмистров И.Ф. Морфологическая и гидрохимическая характеристика оз. Селигер // Озеро Селигер и его рыбные ресурсы. Калинин, 1963. С. 15–36.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982. 221 с.
- Буторина Л.Г., Кутикова Л.А., Луферова Л.А. О коловратках рода *Notholca* Рыбинского водохранилища // Бюлл. Инст. биол. водохр. 1960. № 8–9. С. 17–18.
- Вежновец В.В. Биология реликтового рачка *Limnocalanus gimalaii var tascigius* и его продукционно-энергетическая характеристика: Автореф. канд. дисс. Минск, 1984. 24 с.

- Вежновец В.В. Особенности многолетней динамики вертикальной структуры зоопланктона в мезотрофных стратифицированных озёрах // Тез. докл. IX съезда ГО РАН. Тольятти, 2006. С. 74.
- Вербицкий В.Б. Биолого-продукционная характеристика и эколого-физиологические аспекты культивирования *Bosmina longirostris* O.F. Müller как стартового живого корма для личинок рыб: Автореф. канд. дисс. М., 1985. 24 с.
- Веселов А.Е., Демидов И.Н., Пример К.Р., Лумме Л.И. Формирование в приледниковых водоёмах восточной Фенноскандинавии путей расселения атлантического лосося // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов. Т. 1. М., 2011. С. 113–117.
- Вейлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера Дальнего (Камчатка). Петропавловский-Камчатский: Канд. дисс. 2009. 168 с.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воробьёв Г.А., Усанова Н.В. Отражение эволюции Вологодского поозерья в показателях озёрности и морфологии озёр // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера. I. Вологда, 2005. С. 92–94.
- Галковская Г.А. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоёмов: Автореф. канд. дисс. 1965. 26 с.
- Галковская Г.А. Особенности продуцирования естественных популяций планктонных коловраток // Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы её изучения. Свердловск, 1985. С. 48–57.
- Галковская Г.А. Сообщество коловраток пелагического зоопланктона стратифицированных озёр: структурные показатели и пути включения в трофические сети // Коловратки. IV Междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 37–39.
- Галковская Г.А., Митянина И.Ф., Голыщев В.А. Эколого-биологические основы массового культивирования коловраток. Минск: Наука и техника, 1988. 139 с.
- Генкал С.И., Балонов И.М. Центрические диатомовые водоросли озера Плещеево // Функционирование озёрных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 39–46.
- Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск, 2003. 190 с.
- Гладышев М.И., Семенченко В.П., Дубовская О.П., Фефилова Е.Б., Лепская Е.В., Кулачёва Г.С., Махутова О.Н., Бусева Ж.Ф., Сушин Н.Н., Батурина М.А., Разлуцкий В.И. Влияние температуры воды на содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в пресноводном зоопланктоне // Озёрные экосистемы: биологические

- процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Изд. БГУ, 2011. С. 100–101.
- Горлачев В.П. Сезонная структура и межгодовые изменения зоопланктона некоторых Иваново-Арахлейских озёр // Зап. Байкальского фил. ВГО. 1972. Вып. 80. С. 63–96.
- Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977. 289 с.
- Гриценкова Н.Д., Власов В.П. Изменение климата как фактор уязвимости озера Нарочь // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация качества воды. Минск, 2011. С. 15.
- Гусаков Б.Л., Агаркова С.П. Гидрохимический режим // Антропогенное влияние на крупные озёра Северо-Запада. Ч. 1. Л., 1981. С. 199–219.
- Гусаков В.А. Мейобентос Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. 155 с.
- Дзюбан А.Н. Микрофлора // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989а. С. 129–155.
- Дзюбан А.Н. Особенности продукционного и деструкционного процессов // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. С. 213–216.
- Дзюбан Н.А. Влияние реки Трубеж на микробиологические процессы в оз. Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль, 1992. С. 144–161.
- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы окисления метана в воде озера Плещеево (Ярославская область) // Биология внутр. вод. 2002. № 3. С. 29–33.
- Дзюбан А.Н., Георгиев А.Н., Крылов А.В., Кузнецова И.А. Бактериопланктон и зоопланктон озёр в подлёдный период // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 44–51.
- Дзюбан Н.А., Косолапов Д.Б. Микробиологическая характеристика оз. Плещеево // Труды Всерос. научн. конф., посвящённой 300-летию юбилею отечественного флота. Вып. 3. Переславль-Залесский, 1992. С. 58–68.
- Дзюбан Н.А., Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Волги // Биологические, продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 89–103.
- Добрынина Т.И. К биологии *Cyclops vicinus* Uljan (Copepoda, Cyclopoida) // Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 34(37). Ярославль, 1976. С. 16–22.
- Драпкина В.Г. Зональные изменения интенсивности микробиологических процессов в озёрах. Л.: Наука, 1981. 212 с.
- Думнич Н.В. Влияние органического загрязнения на структурирующую организацию зоопланктона оз. Кубенского // Фундаментальные и

- прикладные аспекты функционирования водных экосистем. Саратов, 2001. С. 54–57.
- Думнич Н.В. Распространение редких видов низших ракообразных в водоёмах Вологодской области // Проблемы особо охран. прир. терр. Европейского Севера. Сыктывкар, 2004. С. 42–43.
- Жехновская Л.Ф. Гидрохимическая характеристика оз. Кубенского и его притоков // Озеро Кубенское. Ч. 2. Л., 1977. С. 5–28.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетняя изменчивость гидрохимических характеристик вод Главного плёса Рыбинского водохранилища // Современные проблемы исследований водохранилищ. Пермь, 2005. С. 93–97.
- Зилов Е.А. Озёрные экосистемы, как индикаторы глобального изменения климата. Владивосток, 2009. 158 с.
- Зозуля С.С. Функциональная морфология и поведение *Bythotrephes longimanus*: Канд. дисс. М., 1989. 178 с.
- Зуйкова Е.И. Современное состояние зоопланктонного сообщества Телеского озера: Автореф. канд. дисс. Красноярск, 1998. 20 с.
- Иванова М.Б. Планктонные ракообразные // Биологическая продуктивность северных озёр. Ч. 1. Озёра Кривое и Круглое. Л.: Наука, 1975. С. 76–90.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л., 1985. 220 с.
- Иванова М.Б., Литвинчук Л.Ф. Роль факультативного хищника *Asplanchna priodonta* Gosse в планктоне озера // Матер. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 68–79.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.
- Изместьева Л.Ф., Хэмpton С., Мур М., Денис Б., Зилов Е.А. Тенденции изменений температурного режима озера Байкал и индекс Северо-Атлантических колебаний (NAO) // Тез. докл. X съезда ГО РАН. Тольятти, 2006. С. 188.
- Казанцева Т.И., Смирнова Т.С. Зоопланктон центрального района Ладожского озера. СПб., 1996. 57 с.
- Карпов С.А., Жгарёв Н.А. Биология колониального жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* (Choanoflagellida, Monosigidae) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 7. С. 1090–1094.
- Катунина Е.И. Вертикальное распределение и пространственное перекрытие в макрозоопланктоне // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М., 1983. С. 20–37.
- Кафиева Г.М. Мониторинг оз. Плещеево и его притоков // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне. Ярославль, 2011. С. 142–146.

- Кирвель П.И.* Изменение теплозапасов озёр Беларуси в условиях потепления климата // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация качества воды. Минск, 2011. С. 22.
- Кияшко В.И., Половкова С.Н.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб в оз. Плещеево // Функционирование озёрных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 112–124.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б.* Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 376 с.
- Корнева Л.Г.* О вертикальном распределении фитопланктона в Рыбинском водохранилище в подлёдный период // Бюлл. ИБВВ РАН. № 88. Л., 1990. С. 3–7.
- Корнева Л.Г.* Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 67(70). СПб., 1993. С. 50–112.
- Корнева Л.Г.* Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский научный центр РАН. 1999. С. 89–148.
- Корнева Л.Г., Соловьёва В.В.* Фитопланктон // Экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и прерогативы рыборазведения. Ярославль, 2000. С. 41–65.
- Коробцова Е.В.* Зоопланктон // Биологическая продуктивность северных озёр. Ч. 2. Озёра Зеленецкое и Акулькино. Л.: Наука, 1975. С. 77–97.
- Коровчинский Н.М.* Наблюдения за пелагическим рачковым зоопланктоном озера глубокого в 1991–1993 гг. // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. Т. 7. М., 1997. С. 9–23.
- Коровчинский Н.М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, экология, зоогеография). М.: Т-во научн. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Кузьмин Г.В., Балонов И.М.* О подлёдном цветении воды Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. Информ. бюлл. № 21. Л., 1974. С. 21–25.
- Кузнецов С.И.* Микрофлора озёр и её геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.
- Куйбышевское водохранилище.* Л.: Наука, 1983. 210 с.
- Куренков И.И.* Зоопланктон озёр Камчатки. Издат. «Камчат-НИРО», 2005. 178 с.
- Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. Т. 104. Л., 1970. 744 с.

- Кутикова Л.А. Специфика фауны тундровых водоёмов. Коловратки // Характеристика различных рыбохозяйственных водоёмов Европейской части РСФСР. Л., 1981. С. 82–103.
- Лазарев М.И., Помазкова Г.И., Иванов В.Г., Тёркина И.А., Павлова О.Н., Белых О.И., Бондаренко Н.А., Мельник Н.Г. Распределение коловраток в водной толще прибрежно-склоновой зоны оз. Байкал в подлёдный период // Коловратки. Матер. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 175–190.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М. Значение коловраток в сообществе зоопланктона гипертрофного оз. Неро (Ярославская область) // Коловратки. Матер. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 160–175.
- Лаптева Н., Монакова С.В. Микробиологическая характеристика озёр Ярославской области // Микробиология. 1976. Т. 45. Вып. 4. С. 717–721.
- Ласточкин Д.А. Плещеево озеро. Характеристика водоёма и его населения // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведческого музея. Вып. 2. Переславль-Залесский, 1927. С. 1–25.
- Липкер В.М. Зоопланктон северо-восточной части Среднего Каспия и его распределение в зависимости от гидрологических условий // Комплексные исследования Каспийского моря. М., 1972а. С. 25–37.
- Липкер В.М. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в восточной части Среднего Каспия // Комплексные исследования Каспийского моря. М., 1972б. С. 37–46.
- Ляшенко О.Л. Фитопланктон оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск, 1991. С. 10–32.
- Мазепова Г.Ф. Циклопы оз. Байкал. Новосибирск, 1978. 143 с.
- Мазепова Г.Ф. Циклопы (Cyclopoida) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2001. С. 452–466.
- Маловицкая Л.М. Биология диаптомид *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*: Автореф. канд. дисс. Ростов на Дону, 1962. 17 с.
- Мануйлова Е.Ф. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 3. М.-Л., 1958. С. 236–249.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.-Л. 1964. 326 с.
- Маркевич Г.И. Суточная динамика вертикального распределения массовых форм зоопланктона в оз. Сиверском // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 45(48). Л.: Наука, 1982. С. 100–123.

- Матвеев В.Ф.* Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–74 гг. // Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978. С. 9–29.
- Матвеева Л.К.* Сезонная динамика численности и вертикальное распределение планктонных коловраток // Биоценозы мезотрофного оз. Глубокого. М.: Наука, 1983. С. 37–61.
- Методика изучения биоценозов внутренних водоёмов. М., 1975. 240 с.
- Минеева Н.М.* Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: Автореф. докт. дисс. Н. Новгород, 2003. 42 с.
- Митрахович П.А.* Экосистема оз. Лукомльского в условиях антропогенных температур // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск, 2011. С. 32.
- Михайлова Н.Ф.* Сезонные показатели вегетации фитопланктона и его продукция в оз. Красном // Озёра Карельского перешейка. Л., 1971. С. 211–257.
- Мнацаканова Е.А.* Изменения в сообществе коловраток озера Глубокого за 100-летнюю историю его изучения // Коловратки. Матер. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 233–245.
- Монаков А.В.* Основные результаты исследований ИБВВ АН СССР по питанию водных беспозвоночных // Тр. Инстит. биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 25(28). Л., 1974. С. 3–36.
- Монаков А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 318 с.
- Монаков А.В., Носова И.А., Сорокин Ю.И.* О питании *Cyclops scutifer* // Информ. Бюлл. ИБВВ РАН. 1972. Вып. 13. С. 27–31.
- Монченко В.И.* Материалы к сезонной динамике веслоногих ракообразных в бассейне среднего Днепра // Тр. зональн. совещ. по типол. и биол. ... зоны СССР. Кишинёв, 1962. С. 163–167.
- Монченко В.И.* Фауна Украины. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы (Cyclopidae). Т. 27. Вып. 3. Киев: Наукова Думка, 1974. 450 с.
- Монченко В.И.* Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. Киев: Наукова Думка, 2003. 349 с.
- Мордухай-Болтовская Э.Д.* Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 2. М.-Л., 1955. С. 108–124.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: Наука, 1960. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Монаков А.В.* Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л., 1963. С. 78–90.

- Москвитин А.М. Молого-Шекснинское межледниковое озеро // Тр. Инст. геол. наук АН СССР. Т. 38. М., 1947. С. 5–18.
- Николаев И.И. О популяционно-экологическом соотношении зоопланктона крупных и мелководных озёр Северо-Запада Европейской части СССР // Биологические процессы в морских и континентальных водоёмах. Кишинёв, 1970. С. 280–281.
- Николаев И.И. Общая характеристика вертикального распределения зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972а. С. 241–249.
- Николаев И.И. Сравнительно лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972б. С. 283–301.
- Николаев И.И. Исторические и экологические условия формирования зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972в. С. 32–39.
- Николаев И.И. Элементы лимнологической специфики больших озёр умеренной зоны // Гидробиол. журн. 1975. Т. XI. Вып. 6. С. 5–10.
- Николаев И.И. Зоопланктон оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. 3. Л., 1977. С. 5–45.
- Николаев И.И. О некоторых типах озёрных экосистем по их трофической структуре (на примере больших озёр Северо-Запада СССР // Водные ресурсы. 1977. № 3. С. 83–96.
- Николаев И.И., Нгуен Тьонг. Миграции и вертикальное распределение планктонных коловраток и ракообразных // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. С. 241–249.
- Николаев И.И., Ривьер И.К. Вспышки численности *Conochilus* на Белом озере // Информ. бюлл. ИБВВ РАН. 1978. № 40. С. 15–17.
- Николаев И.И., Смирнова Т.С., Мажекайте С.И., Нгуэн-Тьонг. Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. 326 с.
- Озеро Кубенское. Ч. 1. Л.: Наука, 1977. 298 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России // Зоопланктон. Т. 1. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Остапеня А.П., Печень Г.А., Бабицкий В.А., Павлютин А.П. Интенсивность обмена *Diaptomus graciloides* (Lill.) при низкой температуре // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5. № 5. С. 121–124.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. Изучение питания зоопланктона оз. Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 22(25). 1971. С. 56–63.
- Пастернак А.Ф. Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов: Автореф. докт. дисс. М.Ю 2009. 50 с.

- Пырина И.Л. Условия светового режима и развитие фитопланктона в подлёдный период в крупных озёрах Северо-Запада // Проблемы исследования крупных озёр. Л., 1985. С. 111–114.
- Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоёмах: Автореф. докт. дисс. СПб., 1995. 47 с.
- Пырина И.Л., Ляшенко О.А. Состав и продуктивность фитопланктона оз. Плещеево на современном этапе // Тр. Всерос. научн. конф. посвящ. 300-летию отечественного флота. Вып. III. Переславль-Залесский, 1992. С. 48–54.
- Речкалов В.В. Оценка роли зоопланктона в потреблении кислорода подо льдом // Экология. 1992. № 2. С. 83–85.
- Речкалов В.В. Исследования составляющих расхода кислорода в мезогалинном озере Урефты в зимний период // Биота Урала. Екатеринбург, 1994. С. 42–43.
- Речкалов В.В. Состав и особенности функционирования зимних сообществ зоопланктона озёр различной минерализации: Автореф. канд. дисс. Тюмень, 2000. 24 с.
- Ривьер И.К. Экология и биология полифемид Каспийского моря: Канд. дисс. М., 1967. 160 с.
- Ривьер И.К. Особенности структуры популяций *Daphnia pulex* (De Geer) во временном водоёме в районе Рыбинского водохранилища // Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. 1973. № 20. С. 21–25.
- Ривьер И.К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС // Экология организмов водоёмов-охладителей. Т. 27(30). Л., 1975. С. 120–143.
- Ривьер И.К. Зоопланктон // Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978. С. 174–196.
- Ривьер И.К. Структура популяции *Cyclops kolensis* Lilljeborg и влияние на неё некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте // Морфология и биология пресноводных биоценозов. Рыбинск, 1980. С. 46–57.
- Ривьер И.К. Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища // Экологические исследования водоёмов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982а. С. 191–210.
- Ривьер И.К. Некоторые особенности периода летней стагнации на оз. Сиверском // Экология водных организмов Верхне-Волжских водохранилищ. Л., 1982б. С. 57–68.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона водоёмов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоёмов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982в. С. 90–103.

- Ривьер И.К.* Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево // *Функционирование озёрных экосистем.* Рыбинск, 1983. С. 62–70.
- Ривьер И.К.* Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986. 160 с.
- Ривьер И.К.* Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ: Докт. дисс. Борок, 1987. 372 с.
- Ривьер И.К.* Экология ветвистоусых ракообразных в зимних водоёмах // *Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных.* СПб., 1992. С. 65–82.
- Ривьер И.К.* Состав и функционирование зоопланктона в подлёдный период в озёрах Средней полосы России // *Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды.* Минск, 2000а. С. 380–388.
- Ривьер И.К.* Зоопланктон // *Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения.* Ярославль, 2000б. С. 168–194.
- Ривьер И.К.* Экология, жизненные циклы представителей р. *Cyclops* в оз. Сиверском // *Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера.* 2005а. Ч. II. С. 90–92.
- Ривьер И.К.* Состав и некоторые черты экологии зоопланктона зимой в глубоких стратифицированных озёрах // *Экология.* 2005б. № 2. С. 201–214.
- Ривьер И.К.* Репродукционные способности коловраток в зимний период // *Коловратки: таксономия, биология и экология.* Борок, 2005в. С. 270–280.
- Ривьер И.К.* Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового объекта рыб // *Экология водных беспозвоночных.* Н. Новгород, 2007а. С. 242–295.
- Ривьер И.К.* Пелагические Cladocera в оз. Сиверском // *Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология.* Н. Новгород, 2007б. С. 301–308.
- Ривьер И.К., Бакастов С.С., Саралов А.И.* Вертикальное распределение зоопланктона в р. Мологе зимой // *Гидробиол. журн.* 1981. Т. 17. Вып. 3. С. 20–25.
- Ривьер И.К., Георгиев А.Н., Крылов А.В.* Особенности зимнего зоопланктона оз. Плещеево // *Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево.* Ярославль, 1992. С. 67–87.

- Ривьер И.К., Жгарёв Н.А.* Экология зимних зоопланктонных сообществ водоёмов Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. С. 60–69.
- Ривьер И.К., Жгарёв Н.А.* Временная и пространственная динамика зимних зоопланктонных сообществ Рыбинского водохранилища // Биология, систематика и функциональная морфология водных организмов. Л.: Наука, 1989. С. 184–200.
- Ривьер И.К., Жгарёв Н.А., Крылов А.В.* Вспышка развития коловраток в первую половину зимы в оз. Неро // Бюлл. ИБВВ РАН. № 92. С. Пб., 1992. С. 39–43.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С.* Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Водные ресурсы. 2006. Том 33. № 5. С. 615–629.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С., Законнова А.В.* Реакция систем водных объектов Ярославской области на изменения природных и антропогенных факторов среды // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне. Ч. 1. Ярославль, 2011. С. 115–122.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н.* Зоопланктон оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск, 1991. С. 74–108.
- Рыбинское водохранилище. Л., 1972. 364 с.
- Рылов В.М.* Пресноводные Calanoida СССР. Л., 1930. 288 с.
- Рылов В.М.* Фауна СССР. Вып. 3. М.-Л., 1948. 364 с.
- Рогозин А.Г.* О влиянии глобального потепления климата на термический режим и зоопланктонные сообщества озёр Южного Урала // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация качества воды. Минск, 2011. С. 41.
- Романенко В.И.* Краткая микробиологическая характеристика р. Шексны и Северо-Двинского канала // Бюлл. Инст. биол. внутр. вод. № 5. М.-Л., 1959. С. 9–11.
- Романенко В.И.* Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продуцирование и круговорот вещества во внутренних водоёмах. М.-Л., 1966. С. 133–153.
- Романенко В.И.* Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой // Докл. АН СССР. 1979. Т. 249. № 6. С. 1505–1507.
- Романенко В.И.* Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах. Л.: Наука, 1985. 294 с.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И.* Экология микроорганизмов пресных водоёмов. Л.: Наука, 1974. 189 с.

- Россолимо Л.Л. Некоторые особенности температурного режима малых озёр // Тр. Моск. технич. инст. рыбн. промысл. и хоз. (Мос. Рыб. ВТУЗ). Вып. 10. М., 1959. С. 3–21.
- Россолимо Л.Л. Изменение лимнологических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 143 с.
- Рошупко В.Ф., Литвинов А.С. Термический режим Шекснинского водохранилища // Экологические исследования водоёмов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 26–44.
- Румянцев В.Б., Васильев В.В., Дружинин Г.В. Прозрачность // Антропогенное влияние на крупные озёра Северо-Запада. Ч. 1. Л., 1981. С. 96–108.
- Садчиков Л.П. Температурный режим и распределение кислорода // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, 1983. С. 181–203.
- Салахутдинов А.Н. Зоопланктон некоторых озёр Среднего Поволжья в зимний период // Эксперим. изучение искусственных и естественных экосистем. Казань. Ч. 1. 1985. С. 90–101.
- Салахутдинов А.Н. Биологический контроль зимнего состояния экосистем озёр // Комплексные методы контроля качества природной среды: Тез. докл. Междунар. симпозиума стран – членов СЭВ. М., 1986. С. 110.
- Салахутдинов А.Н. Подлёдное развитие копепоид в малых водоёмах // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование. Уфа, 1987. С. 133–134.
- Салахутдинов А.Н. Закономерности развития зоопланктона мезотрофных и эвтрофных озёр Среднего Поволжья в подлёдный и безлёдный периоды: Автореф. кандидат. дисс. М., 2003. 25 с.
- Сарилев А.И. Газохроматический метод определения интенсивности микробиологического окисления метана в водоёмах // Микробиология. 1979. Т. 48. Вып. 1. С. 125–129.
- Сахарова М.И. Донная фаза в жизненном цикле массовых видов пелагических циклопов Угличского водохранилища // Комплексные исследования водохранилищ. 1973. № 2. С. 122–129.
- Семенченко В.П., Вежновец В.В. Эколого-физиологическая характеристика ледниковых реликтовых ракообразных // Экология водных животных. Тез. IV съезда ВГБО. Ч. 4. Киев, 1981. С. 64–65.
- Сиделев С.И. Сукцессия фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро: Автореф. канд. дисс. Борок, 2010. 25 с.
- Скопинцев Б.А., Бакулина А.Г., Кузнецова Н.С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Череповецкого) водохранилищ, Белого и Сиверского озёр в многоводные 1965–1966 гг. //

- Абиотические факторы биологического круговорота в водоёмах. Л., 1971. С. 61–85.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Список видов ракообразных и рыб бассейна р. Волга // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 252–277.
- Смирнова Т.С., Ривьер И.К., Пихтова Т.С. Зоопланктон // Антропогенное влияние на крупные озёра Северо-Запада. Л.: Наука, 1981. С. 77–100.
- Современное состояние экосистемы озера Неро. Ч. 1. Рыбинск, 1991. 163 с.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль, 2002. 367 с.
- Соломатин Ю.И., Базаров М.И. Видовое разнообразие и численность рыбного населения Рыбинского водохранилища в 2009–2010 гг. // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов. М.: Аква РОС, 2011. С. 715–721.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево. М.: Наука, 2006. 150 с.
- Суценья Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 208 с.
- Терещенко В.Г., Решетников Ю.С., Лукин А.А. Многолетний мониторинг структурных перестроек рыбного населения озера Имандра // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. С-Пб., 2007. С. 170.
- Тихомиров А.И. Термика крупных озёр. Л., 1982. 232 с.
- Тихомиров А.И., Егоров А.Н. Термический режим и теплозапасы // Озеро Кубенское. Л., 1977. С. 257–285.
- Трифонов И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озёр Карельского перешейка. Л., 1979. 167 с.
- Трифонов И.С. Многолетние исследования (1964–1984 гг.) оз. Красного как опыт экологического мониторинга мезотрофного озера // Методические аспекты лимнологического мониторинга. Л.: Наука, 1988. С. 5–76.
- Филимонова З.И., Куликова Т.П. Сезонная динамика зоопланктона Большой губы Павенецкого залива // Комплексная экпед. по исслед. Онежского озера. Петрозаводск, 1969. С. 93–96.
- Фортунов М.А., Московский Б.Д. Озёра Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970. С. 7–101.
- Хаберман Ю.Х., Лаугасте Р.А., Локк С.Й., Ныгес П.Л., Томмерт. Планктон озера Выртсъярв в 1964–1982 гг. // Биологические и ры-

- бохозяйственные исследования водоёмов Прибалтики. Псков, 1983. С. 60–63.
- Циганов А.А., Жеренков А.Г. Плёсы и острова озера Селигер // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне. Ярославль, 2011. С. 142–146.
- Шевелёва Н.Г., Пенькова О.Г. Особенности развития коловраток пролива Малое море (оз. Байкал) // Коловратки. Матер. IV междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 320–330.
- Шурганова Г.В. Зоопланктон р. Волги на участке Городец – Чебоксары до образования нового водохранилищ // Биол. продуктивность и качество воды Волги и её водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 181–183.
- Шурганова Г.В. Структурная характеристика основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища при промежуточном режиме его заполнения // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. Горький: ГГУ, 1989. С. 4–11.
- Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. I. Рачковый планктон // Тр. Т. 7. М., 1956. С. 237–270.
- Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. II. Планктонные коловратки // Тр. ВГБО. Т. 8. М., 1957. С. 163–182.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 379 с.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Волга-2. Вторая конф. по изучению водоёмов басс. Волги. Борок, 1974. С. 24–28.
- Экологические исследования водоёмов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. М.: Наука, 1982. 360 с.
- Экосистемы озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 260 с.
- Яковлев С.А. О связи между бассейном Балтики и верховьями Волги в позднеледниковое время // Природа. 1928. № 1. С. 82.
- Яковлев В.Н. Заключение // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль, 2001. С. 327–328.
- Arndt H. Rotifers as predators on components of microbial web bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates // Hydrobiologia. V. 255/256. 1993. P. 231–246.
- Blank K., Haberman J., Haldna M. Effect of winter conditions on spring nutrient concentrations and plankton in a large shallow Lake Peipsi (Estonia / Russia) // Aquatic Ecology. 2009. 4. 43. P. 447–453.
- Dumont H.S. and Negrea S.V. Branchiopoda. Leiden, 2002. 398 p.
- Dussart B. Les Copepodes des eaux continentals. Paris, 1969. 290 p.
- Elgmork R., Nilsen J.P., Broch T., Ovrevik R. Life cycle strategies in neighbouring populations of copepod *Cyclops scutifer* Sars // Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart, 1978. Vol. 20. S. 2518–2523.

- Elgmark K. and R. Sigmund.* Diapause in the life cycle of *Cyclops scutifer* (Copepoda) in the meromictic lake and problem of termination by an internal clock // *Arch. Hydrobiol.* V. 52. 1998. P. 371–381.
- Flössner D.* Branchiopoda. Fischlaube, Branchiura, Tierwelt Deutschlands. 60. Jena, 1972. 501 p.
- Fortunatov M.A.* Paleogeography of the Volga catchment area // *The river Volga and its Life.* London, 1979. P. 30–36.
- Frey D.G.* Contrasting strategies of gamogenesis in northern and southern population of Cladocera // *Ecology.* 1982. Vol. 63. P. 223–241.
- Haberman J.* Zooplankton of Lake Vörtsjärv // *Limnology* 1998. 28(1). P. 49–65.
- Harring H.K., Myers F.J.* The Rotifer Fauna of Wisconsin. IV The Dicranophorinae // *Trans. Wisconsin Acad. Sci.* 23. 1928. P. 667–808.
- Herzing A.* The analysis of planctonic assemblages for long-term investigations // *Hydrobiologia.* 1987. V. 147. P. 163–180.
- Kutikova L.A.* On the evolutionary pathways of speciation in the genus *Notolca* // *Hydrobiologia.* 1980. 1. 73. P. 215–220.
- Lewis B.G., Luff S., Whitehouse S.W.* Laboratory culture of *Cyclops abyssorum* Sars (Copepoda, Cyclopoida) // *Crustaceana.* 1971. 21. № 2. P. 176–182.
- Likhoshvay Y.V., Kusmina A.V., Potyemkina I.G., Potyemkin V.L., Shimaraev M.N.* The Distribution of Diatoms Near in the lake Baikal // *J. Great lakes Res.* 1995. 22(1). P. 5–14.
- Lilljeborg W.* Cladocera Sueciae N.A. // *Red. Soc. Sci. Upsaliensis.* (3). XIX. 1900. 1–701.
- Negrea St.* Fauna Republicii socialiste Romania // *Crustacea.* V. IV. Fas. 12. Cladocera. Bucuresti, 1983. 399 p.
- Nilssen J.P., Warvagen S.B.* Superficial ecosystem similarities as autecological tripping: the “twin species” *Mesocyclops leuckarti* (Claus) and *Thermocyclops oithonoides* (Sars) // *Seasonal habitat utilization and life history traits* Sourn. *Limnol.* 59(2). 2000. P. 79–102.
- Pál Gulyas.* The effect of temperature on the most frequent Cladocera and Copepoda species in lake Velence // *Aquacultura (Szarvas).* 1980. Vol. 11. P. 55–70.
- Pejler B.* Regional-ecological studies of Swedish freshwater zooplankton // *Zool. Bidr. Upps.* 1965. Bd. 36(4). P. 407–515.
- Pomaskova G.J. and Sheveleva N.G.* Zooplankton of lake Hövsgöl // *The geology, Biodiversity and Ekology of lake Hövsgöl.* Leiden, 2006. P. 179–200.
- Pourriot R.* Recherches sur l'ecologie des Rotiferes. Vie et milieu. 21. 1965. P. 7–224.

- Rivier I.K. Ecology of Diapausing Copepodits of *Cyclops kolensis* Lill. in Upper Volga Reservoirs // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 320. P. 235–241.
- Rivier I.K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the world. Leiden, 1998. 213 s.
- Rivier I.K., Georgiev A.N. The composition and ecology of winter zooplankton in lakes Kubenskoye, Beloe, Zaulomskoe and Borodaevskoe (Vologda District) // *Biological Resources of the White sea and inland waters of the European North*. Petrosavodsk, 1995. P. 161–163.
- Smyly W.J.P. Bionomics of *Cyclops strenuus abyssorum* Sars (Copepoda: Cyclopoida) // *Oecologia*. 1973. 11. № 2. P. 163–186.
- Virro Taavi et. al. Diversity and structure of the winter rotifer assemblage in the shallow eutrophical northern temperate Vörtsjärv // *Aquatic Ecology*. 2009. T. 43. P. 755–764.
- Walz N. Rotifer life history strategies and evolution in freshwater plankton communities // *Evolutionary ecology of fresh water animals*. Basel, 1997. P. 119–149.
- Warvagen S.B., Nilssen S.P. Life histories and seasonal dynamics of common boreal pelagic copepods (Crustacea, Copepoda) inhabiting an oligotrophic Fennoscandian lake // *Limnol.* 2010. 69(2). P. 311–332.

Содержание

Введение	5
Глава 1. История изучения среды обитания и холодолюбивого зоопланктона водоёмов различного типа	11
1.1. Температурный режим	11
1.2. Прозрачность и цветность водоёмов	15
1.3. Кислородный режим	16
1.4. Фито- и бактериопланктон как кормовой ресурс холодноводного зоопланктона	20
1.5. Роль деструкционных процессов в зимнее время	29
1.6. Зоопланктон	31
Глава 2. Материалы и методика изучения холодолюбивого зоопланктонного комплекса	47
Глава 3. Криофильный зоопланктон эпитеермических озёр	52
3.1. Озёра олиго-мезотрофного типа	52
3.2. Озёра эвтрофного типа	58
Глава 4. Холодноводный зоопланктон метазпитеермических озёр	67
4.1. Озеро Белое	67
4.2. Озеро Кубенское	75
Глава 5. Холодолюбивый зоопланктон в озёрах метагипотермического класса	79
5.1. Озеро Селигер	80
5.2. Озеро Бородавское	83
5.3. Озеро Сиверское	106
5.4. Озеро Плещеево	148
5.5. Озеро Выдогощ	164
Глава 6. Кристофильный зоопланктон Рыбинского водохранилища	189
Глава 7. Некоторые особенности экологии и биологии массовых видов кристофильного и холодолюбивого зоопланктона	216
7.1. Коловратки — тип Rotifera	216
7.2. Класс Crustacea, надотряд Copepoda, отряд Calaniformes	244
7.3. Отряд Cyclopiformes, сем. Cyclopidae, род <i>Cyclops</i>	277
7.4. Надотряд Cladocera, сем. Daphniidae, Bosminidae	329
Заключение	352
Список литературы	364