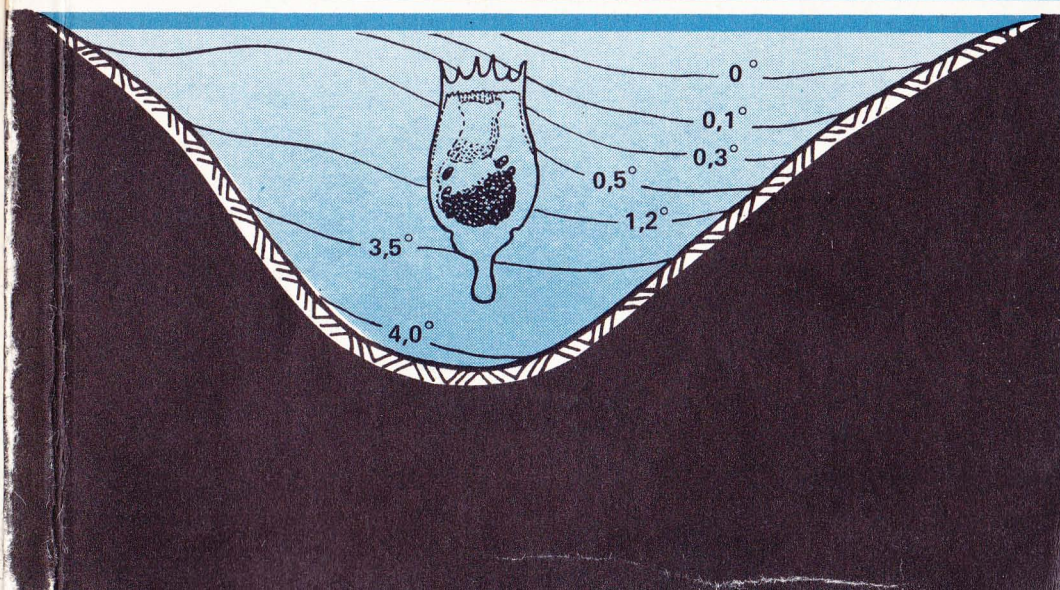


И. К. Ривьер

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ЗИМНИХ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

И. К. Ривьер

**СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ
ЗИМНИХ ЗООПЛАНКТОННЫХ
СООБЩЕСТВ**

Ответственный редактор
А. В. Монаков



Ленинград
Издательство „Наука”
Ленинградское отделение
1986

Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.

Монография посвящена зимнему зоопланктону водоемов различного типа, относящихся к бассейну Верхней Волги. Изучены состав, распределение, сезонная динамика, миграции и перемещения зоопланктона. Прослежены его межгодовые изменения в зависимости от различных факторов среды: температуры, ледового режима, прозрачности, газового режима, цветности и т.д. Отдельный раздел монографии посвящен подробному изложению биологии массовых видов зимнего зоопланктона и особенностям их продуцирования. В процессе работы наблюдали за формированием зимних биоценозов, в состав которых входят бактерии, водоросли, простейшие, коловратки, ракообразные. Даются прогностические оценки количественного уровня развития зимних сообществ.

Библиогр. 136 назв. Ил. 68. Табл. 22.

Рецензенты: Н.Н. СМЕРНОВ, В.Н. ЯКОВЛЕВ

Ирина Константиновна Р и в ь е р

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ЗИМНИХ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ

Утверждено к печати

Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства Л.И. С м е т а н к и н а

Художник Ю.П. А м б р о с о в

Технический редактор Е.В. П о л и е к т о в а

Корректоры Э.Г. Р а б и н о в и ч и К.С. Ф р и д л я н д

ИБ № 21390

Подписано к печати 23.05.86. М-18728. Формат 60х90 1/16. Бумага
офсетная № 2. Печать офсетная. Усл.печ.л. 10. Усл.кр.-от. 10.19.

Уч.изд.л. 10.86. Тираж 600. Тип.зак. № 918. Цена 1 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени

издательство „Наука“. Ленинградское отделение

199034, Ленинград, В-34, Моделовская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени

Первая типография издательства „Наука“

199034, Ленинград, В-34, 0 линия, 12

Р 2001050100-021 250.000 - П (C) Издательство „Наука“, 1986 г.
042(02)-80

Водоемы бассейна Верхней Волги находятся подо льдом почти полугодие. Однако режим их в зимний период изучен недостаточно. Более всего накоплено сведений по гидрологии и ихтиологии. Экология беспозвоночных остается малоисследованной. Существующие представления о зимнем зоопланктоне очень далеки от реальности.

Зимний зоопланктон – относительно богатое, своеобразное сообщество, существование которого определено особенностями абиотических условий подо льдом. Видовое и количественное обилие беспозвоночных зимой связано с благоприятными условиями существования именно в водной среде. Температура водоемов летом колеблется от 0 до 25 °С, зимой же – всего от 0 до 5 °С, тогда как на суше годовые колебания достигают 70 °С, а зимние – более 30 °С. Подледный период по смене абиотических условий резко ограничен от периода открытой воды образованием ледяного покрова. Подо льдом некоторые параметры водной среды более благоприятны для организмов, чем в период открытой воды. Это – отсутствие ветрового перемешивания, ветровых течений и взмучивания донных осадков, высокая прозрачность воды, стабильность среды обитания, снижение деструкционных процессов. Водоем по характеристикам качества воды как бы переходит в более высокий класс.

В имеющейся гидробиологической литературе рассеяны некоторые сведения по холодолюбивому зоопланктону, встречающемуся подо льдом.

В начале нашего века при изучении высокогорных альпийских озер была выделена группа видов, составляющих холодноводный комплекс. Гофер (Hofer, 1896) относил к ним *Filinia longiseta*, обитающую в Боденском озере. Исследовав большое число альпийских озер, Руттнер (Ruttner, 1929, 1937, 1962) установил, что 30% видов (в том числе виды родов *Synchaeta*, *Kellicottia*) дают максимум при температуре 0–6 °С, летом они встречаются в глубинных слоях, а зимой развиваются подо льдом. К группе холодноводных видов В.М. Рылов (1941) присоединил *Conochiloides natans* и виды рода *Notholca*, Хатчинсон (Hutchinson, 1967) дополнил список *Filinia terminalis*, *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*. К холодолюбивым, стенотермным видам многие авторы относят *Daphnia longiremis* (Woltereck, 1932; Ueno, 1939; Мануйлова, 1964).

Холодноводный зоопланктон наиболее хорошо изучен в высокогорных озерах Алып и Кавказа, где он составляет основу всего зоопланктона. Так, в оз. Севан из 10 видов, составляющих пелагический комплекс, 9 встречаются зимой (Мешкова, 1951).

Сходный холодолюбивый комплекс свойств свойствен субарктическим и и арктическим водоемам. В.Н. Грезе (1957) в оз. Таймыр кроме перечисленных видов обнаружил *Synchaeta oblonga*, *Cyclops kolensis*, *Limnocalanus macrurus*, а также большое разнообразие видов рода *Notholca*.

При эпизодических наблюдениях за зимним зоопланктоном подо льдом в озерах Карелии обнаружены *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*, *Daphnia cristata* и *Bosmina longirostris* (Болдина, 1969).

А.П. Шербаков (1967) как обычный зимний вид для оз. Глубокого приводит *Cyclops strenuus*. В некоторых водоемах выделены зимние генерации круглогодичных видов (Боруцкий, 1951; Маловицкая, 1962).

Имеются единичные наблюдения по вертикальному распределению зоопланктона зимой и его количественному развитию (Боруцкий, 1951; Монаков, 1958; Болдина, 1969; Косова, 1970). В Рыбинском водохранилище были обнаружены плотные придонные скопления дафний в местах активных микробиологических процессов (Мануйлова, 1958).

В крупных водоемах после разрушения льда зимний планктон сохраняется в центральных районах, где прогрев идет наиболее медленно. Так, в Рыбинском водохранилище в мае Центральный плес занят зимней водной массой с характерным зимним планктоном, в котором доминируют *Cyclops kolensis* и *Eu. gracilis* (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Мордухай-Болтовской, 1965).

В оз. Кубенском сразу после вскрытия водоема сохраняется большое разнообразие зимнего планктона: виды родов *Notholca*, *Filinia maior*, *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Cyclops kolensis*, среди фитопланктона доминируют криптозоны (Николаев, 1977).

Таким образом, в имеющейся к настоящему времени литературе по зимнему зоопланктону более всего сведений по его видовому составу. Некоторые авторы среди круглогодичных видов выделяют зимние генерации, которые образуются при переходе вида от моноциклического размножения к дициклическому. Имеются некоторые немногочисленные данные по распространению и динамике отдельных форм.

По гидрологическому режиму водоемов в зимний период (температура, содержание кислорода, плотность, минерализация и т.д.) имеется довольно много данных, большинство из которых получено гидрологами.

Однако состав и экология зимних зоопланктонных сообществ в водоемах различного типа, разнообразия и сложности условий существования организмов в зимний период, динамика и распределение видов остаются до настоящего времени не исследованными. Не имеется сведений по биологии отдельных видов, количественному уровню их развития, экологическим предпочтениям, но особенно роль зимнего зоопланктона в круглогодичном цикле водоемов.

Исследования зимнего зоопланктона были начаты в лаборатории под непосредственным руководством Ф.П. Мордухай-Болтовского. В дальнейшем большое внимание работе уделял Н.П. Николаев.

В ходе настоящих исследований зимних водоемов, проводимых Институтом биологии внутренних вод АН СССР, изучалось, какие группы и виды образуют зимний зоопланктон, какие факторы водной среды определяют интенсивность его развития, насколько зимнее зоопланктонное сообщество является самостоятельным, каковы особенности его функционирования в различных озерах и водохранилищах.

Подробное и комплексное исследование зимних водоемов различного лимнологического типа выполнялось при наличии техники (вездеходов, специально оборудованных зимнего лабораторного домика и экспедиционной машины), приборов и оборудования, изготовленных в мастерских ИБВВ АН СССР для работ в зимних условиях, и участии группы специалистов (гидрологов, гидрохимиков, микробиологов, альгологов, протистологов). Исследования производились на протяжении шести зимних сезонов на Рыбинском водохранилище и одного-трех сезонов на других водоемах.

На Рыбинском водохранилище в 1978-1983 гг. регулярные исследования вели на одной станции (русло Мологи, ст. Бор-Дорки). На протяжении одного подледного периода подобные исследования проводили и на трех других глубоководных стандартных станциях этого водоема (русло Шексны, русло Мологи вблизи устья, затопленное оз. Кибицкое). В течение всех лет исследований ежемесячно материалы собирали на семи стандартных станциях, где круглогодично ведутся сборы. В течение двух периодов проводились наблюдения на разрезе через русло Мологи у ст. Бор-Дорки. Одновременно со сбором зоопланктона измеряли толщину льда и снега, определяли температуру воды, ее прозрачность, цветность, кислородный режим, изучали численность бактерий, фитопланктона, простейших. Исследования вели по общепринятым современным методикам.

В период наибольшего расцвета зимних биоценозов (февраль-март) обследования многих озер и водохранилищ, входящих в бассейн Верхней Волги, были произведены по той же программе. Исследовались водохранилища: Верхневолжское, Ивановское, Угличское, и озера: Селигер, Белое, Сиверское, Зауломское, Бородаевское, а также Кубенское, расположенное в бассейне Сев. Двины. Обширные работы были проведены в течение 1980, 1982 и 1983 гг. на озерах Плещеево и Неро. Всего проведено 93 зимних экспедиций. Объем материала по зоопланктону составляет 890 проб, собранных автором.

Работы по гидрологии в 1978-1979 гг. производились под руководством специалиста по зимней термике С.С. Бакастова, по фитопланктону в 1979 г. - И.Л. Пыриной. В сборе материала постоянное участие принимал сотрудник института Н.А. Жгарев. Камеральная обработка всего материала по зоопланктону произведена самим автором. Большую помощь в сборе полевого материала оказали А.И. Дмитриев, в математическом обобщении данных и графическом оформлении - сотрудники ИБВВ АН СССР Н.К. Овчинникова и Н.М. Лободова, которых автор благодарит за выполненную работу.

КРАТКАЯ ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМОВ

Зоопланктон исследовали в водоемах, относящихся в основном к бассейну Верхней Волги.

Верхневолжское водохранилище находится в лесной зоне избыточного увлажнения. Площадь его составляет 179 км^2 , объем около 0.8 км^3 , общая длина 92.5 км. Средняя глубина в период паводка достигает 4.4 м, максимальная – 16 м. Зимой уровень воды значительно снижается. Верхневолжское водохранилище состоит из нескольких проточных озер: Стерж, Вселуг, Пено и Волго, уровень которых поднят плотиной, расположенной двумя километрами ниже оз. Волго. Весной при большом уровне они сливаются в единый водоем, при сработке уровня образуют цепочку озер, соединенных Волгой.

Верхневолжское водохранилище характеризуется низким содержанием в воде солей. Воды его – гидрокарбонатно-кальциевые (Волга и ее жизнь, 1978). Сумма ионов различных элементов у Верхневолжского бейшлота в сентябре–октябре составляет 23 мг/л, а у г. Калинина уже 276.9 мг/л.

Ниже оз. Волго, с левой стороны, в Волгу впадает р. Селижаровка, вытекающая из оз. Селигер, общая площадь которого 221.6 км^2 . Озеро представляет собой сильно расчлененную систему разнородных плесов. Наиболее глубокими являются Городской, Полновский и Березовский плесы, где отмечаются глубины 17–24 м, средняя 7–9 м. Мелководен по всей площади Весецкий плес (наибольшая глубина 3 м, средняя 2.5 м). Этот плес выделяется максимальной зарастаемостью, мощными маломинерализованными илами и заморами зимой. В период открытой воды температурной стратификации не наблюдается. Весецкий плес представляет собой типичный эпитермический водоем.

Вода оз. Селигер относится к классу маломинерализованных, гидрокарбонатных вод кальциевой группы. Сумма ионов химических элементов составляет около 100 мг/л (Бурмистров, 1963).

Средний период ледостава 156 дней, максимальный 190 дней.

Иваньковское водохранилище расположено в зоне хвойно-широколиственных лесов лесной зоны. Зеркало водохранилища 327 км^2 , объем 1.12 км^3 . Водоем характеризуется большими годовыми колебаниями уровня. Минимальные отметки наблюдаются в конце зимы, марте–апреле, до поступления паводковых вод. Наибольшие глубины (до 19 м) наблюдаются на русле Волги в приплотинном участ-

ке. Водохранилище разделяется на три плеса: Ивановский (приплотинный), Шошинский и Волжский. Средняя глубина Ивановского плеса 3.3 м, Волжского 4.9, Шошинского 1.7 м (Иваньковское водохранилище, 1978).

Скорость течения в период половодья максимальна по всему руслу Волги и может достигать 50 см/с. В период предполоводной сработки, в марте-начале апреля, в поверхностном горизонте она составляет 5-6 см/с. На участке Ивановского плеса, находящемся под влиянием теплых сбросных вод Конаковской ГРЭС, проточность возрастает, особенно зимой, когда расход подогретых вод превышает расход вод Волги (Курдин, 1961; Буторин, Курдина, 1975).

В результате значительной проточности на всем протяжении водохранилища, за исключением приплотинного участка, температурная стратификация неустойчива и в Волжском плесе разница между придонной и поверхностной температурами составляет менее 1 °C. Значительное расслоение водной толщи наблюдается в глубоких пойменных озерах (например, оз. Выдогощ), где в течение всего года хорошо выделяются слои температурного и кислородного градиентов. Для зимнего кислородного режима Ивановского водохранилища характерен резкий дефицит кислорода, особенно в период зимней сработки, когда вода с заросших мелководий поступает в русло.

Зона влияния теплых вод оказывает значительное воздействие на температурный и кислородный режимы водоема. Зимой при большом дефиците кислорода в исходной воде происходит увеличение его в сбросных водах благодаря наличию водопада и большой открытой льдины.

Сумма ионов у г. Калинина составляет уже 276.9 мг/л (Волга и ее жизнь, 1978).

Угличское водохранилище - типично долинный водоем со слабоизрыченной береговой линией. Водоем простирается из подзоны хвойно-широколиственных лесов в подзону южной тайги. Площадь водоема равна 243 км², объем 1.24 км³.

Минимальный уровень в Угличском водохранилище так же, как и Пимьковском, наблюдается в конце марта-начале апреля.

Кислородный режим Угличского водохранилища зимой несколько более благоприятен, чем Ивановского. Это связано с относительно меньшей площадью мелководий в Угличском водохранилище.

Сходен и солевой состав этих водоемов (Волга и ее жизнь, 1978).

Оз. Плещеево принадлежит к бассейну Угличского водохранилища. Его площадь 50.8 км², объем 0.56 км³. Озеро глубоководное, его средняя глубина достигает 11.2 м, максимальная 25 м. Стратификация наблюдается в течение всего летнего периода; эпилимнион, металимнион и гипolimнион хорошо выражены. Даже в наиболее теплые периоды лета глубже 15-20 м сохраняются температуры 5-10 °C (Фортунатов, Московский, 1970; Литвинов, Рошупко, 1983). По особенностям температурного режима оз. Плещеево относится к метатипотермическим водоемам.

В зимний период ниже 15 м отмечаются температуры 4,5–2 °С (Литвинов, Рошупко, 1983). Прозрачность зимой возрастает до 8,8 м, летом максимальные величины составляют 4,5–5 м.

В придонных слоях в летний период в оз. Плещеево наблюдаются заморы. Глубже 15 м вся водная толща не содержит растворенного кислорода. У дна отмечается присутствие сероводорода и метана (Добрынин, 1983). Воды оз. Плещеево характеризуются низкой цветностью (10–20°) и высокой минерализацией (238–252 мг/л) (Фортунатов, Московский, 1970), что свидетельствует о большой доле грунтового питания и о преобладании органического вещества автохтонного происхождения.

Период ледостава длится в среднем 176 сут, составляя половину года. Более длительный срок (20 сут) сохранения льда на оз. Плещеево, расположенном южнее Рыбинского водохранилища, связан с морфометрией водоема.

Рыбинское водохранилище расположено в подзоне южной тайги и представляет собой северную оконечность Волжского каскада. Его площадь 4550 км², объем 25,4 км³. В результате зимней сработки площадь уменьшается на 48, а объем на 67%. Наибольшая длина водоема 250 км, наибольшая ширина 70 км, максимальная глубина 28 м, средняя 5,6 м.

По морфометрическим особенностям ложа и распределению водных масс в водохранилище выделяются четыре основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный. Названия первых трех плесов соответствуют названиям образовавших их рек при перекрытии р. Волги у пос. Переборы. Главный плес представляет собой залитые луга Молого-Шекснинского междуречья. Воды рек Волги, Мологи и Шексны на протяжении соответствующих плесов сохраняют свои физико-химические характеристики. Водная масса Главного плеса весной долго сохраняет зимние характеристики. В период весеннего прогрева создаются зоны высоких горизонтальных и вертикальных температурных градиентов. В штилевые периоды на русловых станциях, расположенных в пределах Главного плеса, разность между температурой воды на поверхности и у дна достигает 10–15 °С. Стратификация нарушается ветровым перемешиванием вод и к началу лета обычно исчезает (Буторин, 1969; Рыбинское водохранилище, 1972; Волга и ее жизнь, 1978).

Скорость течения в водоеме возрастает по направлению к верховьям плесов.

Вследствие переформирования грунтов и образования вторичных отложений в настоящее время на русловых участках верховьев плесов преобладают пески, в местах перехода русловых участков в долинные – заиленные пески, в озерных частях и приплотинных участках распространены илистые отложения. Их мощность прямо пропорциональна глубине участка.

Кислородный режим водохранилища благоприятен в течение всего года. Минимальное содержание кислорода, наблюдающееся в марте, составляет в Главном плесе несколько миллиграммов на литр. Исключения представляют непроточные, богатые илами впадины в пре-

долах этого плеса – русла рек, старицы и озера, где к концу зимы в придонном слое кислород исчезает.

Плотность претерпевает значительные колебания по акватории водоема и сезонам года. Наиболее цветные воды характерны для Моложского плеса, наименее для Волжского. В маловодные годы плотность несколько ниже, чем в многоводные. Наибольшие величины наблюдаются в половодье многоводных лет. В Главном плесе плотность увеличивается зимой при падении уровня.

Период ледостава длится до 190 сут, в среднем 155 сут. Весеннее повышение температуры начинается еще подо льдом. Очищение водохранилища ото льда происходит в разных его частях неодновременно: речные плесы раньше освобождаются, Главный плес – позже. На огромных просторах водоема разрушение льда ускоряется большим притоком речных вод и ветровым воздействием.

Белое озеро (Вологодская обл.) принадлежит к числу крупных озер северо-запада европейской части Советского Союза.

В настоящее время площадь озера составляет 1284 км², объем 5,25 км³. Водоем мелководен с выравненным ложем, средняя глубина равна 4,1 м.

Сейчас Белое озеро представляет собой Белозерский плес Шекснинского водохранилища. Уровень озера благодаря строительству плотины у г. Череповца поднялся на 2 м. Однако изменения в режиме наблюдались лишь в первые годы после поднятия уровня, пока шла переработка вновь залитой прибрежной зоны. Проточность в зимний период минимальная, стоковые течения прослеживаются только в мостах впадения рек (Литвинов и др., 1981).

Основная площадь дна озера занята минерализованными илами, которые при прокаливании составляют всего 4,4% (Куручкина, 1981).

Зимний кислородный режим благодаря интенсивному ветровому перемешиванию перед ледоставом и низкому содержанию органического вещества в илах благоприятен.

Плотность уменьшается в направлении от устья Ковжи к центру озера. Наиболее цветные воды (40–30°) отмечаются в центральной и северо-восточной частях. Минимальные значения (менее 30°) обычно отмечаются зимой в маловодные годы. Воды озера мало-минерализованы, в среднем 120 мг/л, однако зимой в районе Шексны минерализация возрастает до 200 мг/л (Гусаков, Агаркова, 1981).

Прозрачность озера вследствие большой доли мелководности флуктуирует в грунгах крайне неустойчива. Но зимой благодаря осадочности илосей и отсутствию проточности она увеличивается в среднем в 2 раза по сравнению с максимальными величинами летом и достигает 4,5 м.

По классификации А.И. Тихомирова (1982), Белое озеро относится к метаэпитезмическому типу.

Озера Сиверское, Зауломское, Кубенское, Бородаевское, расположенные по трассе Северо-Двинской системы и вблизи нее, значительно различаются по основным лимнологическим показателям. Сиверское и Бородаевское – небольшие глубокие озера с хорошо

выраженной стратификацией в летний период и наличием гипolimниона с низкими температурами. Зауломское, а особенно Кубенское, мелководны, стратификация в них кратковременна, а в Кубенском вообще не выражена.

Сиверское озеро с площадью зеркала 8 км² имеет максимальную глубину 25 м и хорошо выраженный гипolimнион, который в период летней стагнации залегает на различной глубине, от 6 до 14 м. Температура воды гипolimниона составляет 8–12 °С, дефицит кислорода доходит до 2–0.12 мг/л. Это типичный метатермический водоем.

Летом в озере наблюдается относительно высокая прозрачность (более 2 м) и низкая цветность (менее 30°). Несмотря на эти показатели, более характерные для олиготрофных водоемов, биологическое потребление кислорода, количество фито- и зоопланктона характеризуют Сиверское озеро как мезотрофный водоем с преобладанием органического вещества автохтонного происхождения.

Зимой придонные слои обогащаются соединениями фосфора и азота за счет выделений из богатых органическим веществом донных отложений. Повышенная минерализация озера еще более возрастает зимой за счет грунтового питания (от 205 до 223 мг/л) (Былинкина и др., 1982; Ривьер, 1982а).

Зауломское озеро. Площадь его равна 5.5 км², максимальная глубина всего 10 м. Прозрачность летом составляет 130–170 см, цветность около 60°, минерализация очень низкая и мало изменяется в течение года (от 145 мг/л весной до 178 осенью). В период летней стагнации наблюдаются температурная стратификация и дефицит кислорода у дна.

Сз. Кубенское – мелководный, слабопроточный водоем, площадь зеркала которого 417 км², объем 1.3 км³, а средняя глубина в период открытой воды 2.9 м. Уровень водоема значительно колеблется в течение года как вследствие естественных причин, так и благодаря регулированию попусков через плотину „Знаменитую“ в истоках р. Сухоны. Наиболее низкий уровень наблюдается в течение февраля–марта, в конце ледоставного периода. В это время средние глубины в озере составляют 1.3–1.4 м (Татарина, 1977).

Вследствие мелководности и обширной акватории водоем подвержен большому ветровому перемешиванию. Расслоение водной толщи наблюдается лишь в начале лета при штилевой погоде и быстро разрушается под действием ветра, как и во всех эпитеермических водоемах метатермического класса.

Около 29% его площади покрыто макрофитами (Располов, 1974). Более половины отложений озера занято илами с содержанием органического вещества 8–10%. Падение уровня зимой, поступление воды из зарослей прибрежной зоны в центральные участки озера, где также располагаются наиболее богатые органической фракцией илы, создают в конце подледного периода напряженный кислородный режим. Содержание кислорода в марте снижается до 2.8–0.8 мг/л (Шерман, 1974).

Прозрачность воды обычно составляет около 1 м, лишь в период летней стагнации она достигает максимальной величины – 2 м. Изменение прозрачности тесно связано с колебаниями уровня воды. В зимнее время в связи с осаждением взвесей и резким падением уровня толща воды почти везде прозрачна до дна.

Цветность обычно высока (80–127°) вследствие значительного развития прибрежной водной растительности. Максимальные значения наблюдаются весной в период паводка, минимальные – зимой в маловодные годы (27°) (Жехновская, 1977).

Минерализация воды в связи с большими колебаниями уровня также изменяется в значительных пределах: зимой поднимается до 430 мг/л, в период паводка снижается до 82 мг/л (Шерман, 1977).

Подледный период длится 150–180 дней.

Ох. Пери – крупнейшее из озер Ярославской области, принадлежит бассейну Горьковского водохранилища. Его площадь составляет 54.4 км², объем всего 0.11 км³, средняя глубина около 1 м, максимальная менее 5 м. Водная толща этого мелководного и обширного эпитермического водоема однородна, так как даже средней силы ветер вызывает полное перемешивание.

Цветность в центре озера 20–30°, в результате большой зарастаемости макрофитами в прибрежье она увеличивается до 50–60°. Прозрачность в летние месяцы всего 30–50 см вследствие обильного развития бактерио-, зоо- и фитопланктона и взмучивания донных осадков. Зимой благодаря отстойному эффекту она увеличивается до 130 см.

Воды Ох. Пери отличаются от всех исследованных водоемов повышенной минерализацией. Весной сумма ионов составляет 170–230 мг/л, тогда как зимой она выше, чем в Кубенском, и достигает 530 мг/л.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

Гидрологическая специфика
водоемов в подледный период

Термический режим. Температура – один из важнейших факторов в жизни водных биоценозов. По температурному режиму озера умеренной зоны в зимнее время представляют собой полярные водоемы, а в летнюю часть года – тропические (Форель, 1912). Это относится и к водохранилищам умеренной зоны с естественным температурным режимом, исключая районы влияния подогретых вод.

Гидрологическая зима начинается на водоемах средней полосы с образованием сплошного ледяного покрова. На Рыбинском водохранилище ледостав может происходить при охлаждении только поверхностных слоев либо всей толщи воды до 0 °С (Колкутин, Тачалов, 1968; Буторин и др., 1982). При длительной штормовой погоде в период ледообразования происходят наибольшие потери тепла толщей воды и грунтами водоема. Образовавшиеся отдельные поля льда на прибрежных мелководных участках водохранилища разрушаются ветром, и процесс охлаждения продолжается. Период от начала ледовых явлений до образования полного ледяного покрова может растягиваться до месяца, что в значительной степени определяет температурные условия подо льдом. Воздействие ветрового перемешивания в этот период на теплозапас в зимнее время аналогично влиянию полного или частичного ледостава на зимнюю термичку крупных озер. При полном, рано наступающем ледоставе теплозапас водной массы имеет более высокое значение, а в водоеме наблюдается хорошо выраженная обратная термическая стратификация. При частичном ледоставе средняя температура водной толщи приблизительно в 2 раза ниже и обратная стратификация выражена слабо (Тихомиров, 1982).

После образования ледяного покрова повышается температура воды, прослеживается так называемый процесс подледного нагревания водоема. По существу же и подо льдом продолжается потеря тепла. Однако после образования ледяного и снежного покрова интенсивность ее резко снижается и наблюдается повышение температуры воды от придонных слоев к поверхности. По мнению А.И. Тихомирова (1982), в определение периода „зимнего нагревания мелководных озер” следует внести уточнение. В действительности как такового зимнего нагревания озер не существует. Общий запас тепла водной массы и донных отложений в зимний период постепенно снижается. Происходит передача тепла из донных отложений в водную толщу, а затем через лед в атмосферу.

Интенсивность процесса теплоотдачи иловыми отложениями в каждую толщу зависит от их состава и толщины, прогрева летом и теплозапаса перед образованием сплошного льда (Бакастов, 1966; Буторин и др., 1982).

Распределение температуры в зимнем водоеме определяется потоком тепла из грунта, проточностью участка, а также его глубиной. Наибольшие температуры воды наблюдаются в водоемах или их участках, лишенных проточности, имеющих мощные иловые отложения и небольшие глубины. Здесь влияние температуры на развитие зимних зоопланктонных сообществ сочетается с воздействием интенсивных микробиологических процессов, которые наблюдаются в зимних водоемах именно над непроточными участками с большими иловыми отложениями, богатыми органическим веществом.

В зависимости от различного сочетания проточности и глубины на изученных водоемах можно выделить 3–4 типа участков. Непроточные по тормике сходны с озерами различных классов.

Первый тип. К нему относятся верхние и средние участки Волжского, Шекснинского и Моложского плесов Рыбинского водохранилища с проточностью, близкой к речной (17–20 см/с), небольшими иловыми отложениями и значительной глубиной (13–18 м). Это наиболее холодные участки, с близкой к 0 °С температурой и почти однородным распределением ее по глубине. На русло Волги в районе с. Коприно придонные температуры не превышают 0,3 °С. Обычно же от поверхности до дна держится температура около 0,1 °С. Аналогичная картина наблюдается на русле Моложи в районе бывшего устья. В течение зимы температура практически не меняется. Такие же температурные условия складываются на русле Волги в пределах Угличского и Ивановского водохранилищ, а также на пойменных участках приплотинного плеса Угличского водохранилища, где проточность по всему профилю значительна.

Второй тип. Его составляют поливы Главного плеса Рыбинского водохранилища – участки с глубиной 5–10 м, лишенные проточности, с серыми и торфянистыми илами различной толщины. Здесь проследживается влияние теплоотдачи дном на температуру воды и образование обратной стратификации. В период максимального зимнего прогрева (февраль) величина придонной температуры зависит от глубины. На поливах с глубиной около 5 м придонные температуры составляют 0,6–0,7 °С, на более глубоких участках (7–8 м) – 0,9–1 °С, районы с глубиной 9–10 м характеризуются интенсивным прогревом значительной толщи воды. Холодный изотермический слой (0,1–0,2 °С) простирается от поверхности до глубины 2–3 м. Слой скачка располагается на глубине 3–5 м, период составляет 0,5 °С. Глубже температура поднимается до 1 °С, у дна она составляет 1,5 °С. Участки второго типа занимают большую часть Главного плеса (рис. 1). На мелководьях с глубиной около 5 м выхолаживание происходит очень быстро, в конце января–феврале теплозапас грунтов истощается. В марте изотерма 0,1 °С опускается в придонные слои, изотермический слой занимает большую часть толщи воды. В конце марта–первой половине апреля

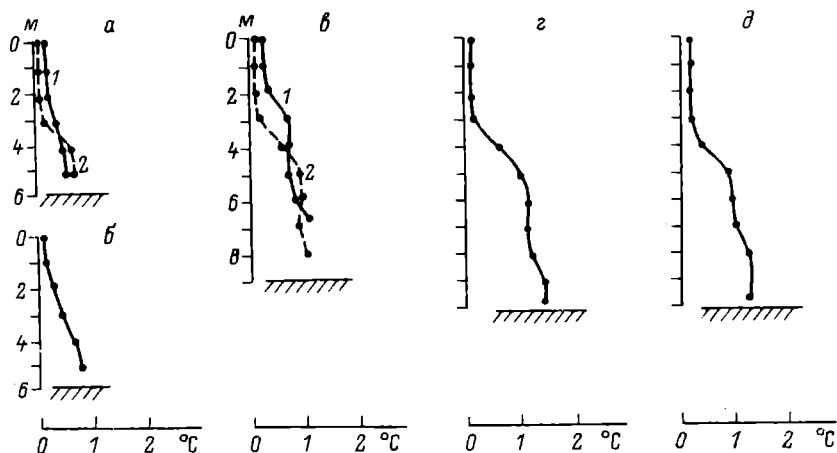


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры на непроточных участках Главного плеса Рыбинского водохранилища.

а - полив в районе затопленного с. Горькая Соль (1 - 13 II 1980, 2 - 18 II 1982); б - пос. Измайлово (24 II 1981); в - бывшее с. Наволок (1 - 20 II 1980, 2 - 24 II 1981); г - бывшее с. Средний Двор (24 II 1981); д - полив в районе оз. Кибицкого (11 II 1981).

средняя температура воды минимальна - 0.1°C . В конце апреля начинается подледный прогрев поверхностных слоев воды проникающей под лед солнечной радиацией (рис. 2). По классификации А.И. Тихомирова (1970, 1977), такие участки сходны с озерами эпитепмической группы метатермического класса, куда относятся озера Белое и Кубенское.

Теплозапас водной массы Кубенского озера бывает наибольшим в июле. Донные отложения, содержащие 8-10% органического вещества, обладают такими теплофизическими свойствами, что запаса тепла в них хватает на весь подледный период. По данным А.И. Тихомирова и А.Н. Егорова (1977), по озеру в марте 1973 г. средняя температура воды составляла 0.6°C , донных отложений (слой толщиной 3 м) - 3.9°C . Средняя температура озера по съемке 1975 г. равнялась 1.3°C , т.е. в 2 раза выше, чем в 1973 г. Соответственно выше были и придонные температуры: в 1973 г. они достигали 1.5°C , а в 1975 г. 2.3°C , причем прогрев подходил к нижней кромке льда.

Наши наблюдения проводились в марте 1983 г. на разрезе против Шелина мыса. В районе с глубиной 1-1.2 м прогрев достигал нижней кромки льда, на первом метре температура была равна 1.3°C , у дна 1.4°C . В центральных участках озера на глубине около 2 м прогрев у дна был выше, около 2°C , однако не достигал нижней кромки льда, а на глубине 1 м было всего 0.6°C .

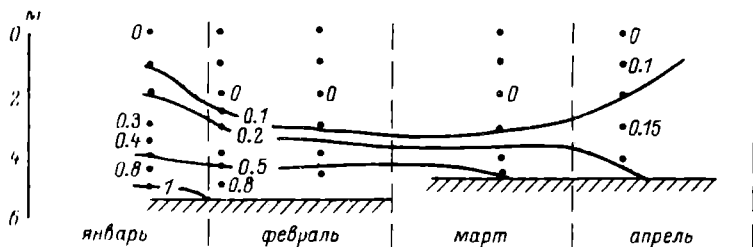


Рис. 2. Ход температуры в подледный период на поливе в районе затопленного с. Горькая Соль в 1982 г.

Цифры на графике – градусы Цельсия.

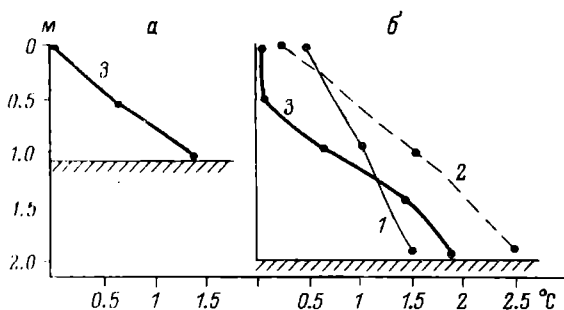


Рис. 3. Вертикальное распределение температуры в прибрежье (а) и на придонных участках (б) оз. Кубенского.

1 – 27 III 1973; 2 – 20 III 1975; 3 – 25 III 1983.

(рис. 3). Подо льдом образовался небольшой (около 0.5 м) изотермический слой. Средняя температура для марта 1983 г. составила 0.3 °C. Длительный период ледообразования осенью 1982 г. определил более низкие температуры верхнего (0.5 м) слоя воды.

Белое озеро отличается от Кубенского температурным режимом, хотя оно также относится к эпитермической группе метатермического класса (Тихомиров, 1970).

После зарегулирования стока воды озера в течение года полностью не изменяются (коэффициент водообмена около 0.8), зимой проточность практически отсутствует. Ледостав обычно начинается при охлаждении верхних слоев воды до 0 °C, средняя температура равна 0.3 °C. Однако при коротком периоде ледообразования озеро покрывается льдом даже при более высокой средней температуре – 0.7–0.8 °C. Такое явление наблюдалось в 1976 г. В зимний период 1977 г. в озере была хорошо выражена обратная стратификация и придонные температуры составили 3.7–4 °C (Рощупко, Литвинюк, 1982). Прогрев в центральных районах достигал нижней трети льда, придонные и средние температуры водной толщи уве-

личились с глубиной. В районе озера, примыкающем к г. Белозерску, в марте 1977 г. изотерма 0° над глубинами до 3 м опускалась, меньше чем на 1 м от поверхности. Воды с северной части озера (район пос. Липин Бор) оказались еще более теплыми. В марте 1981 г. в тех же участках эта изотерма располагалась глубже, особенно в направлении к центру озера. На центральных участках озера с глубиной более 5 м в 1977 г. также была более высокая температура (рис. 4). Большой теплозапас озера в 1977 г. хорошо проследывается и по средним температурам всей толщи воды на участках с различной глубиной.

Глубина, м	Температура воды, $^{\circ}\text{C}$	
	17-18 III 1977	18-19 III 1981
1-1,5	-	0
2-2,5	0,9	0,1
3-3,5	1,1	0,15
4-4,5	1,7	0,9
5-5,5	1,3	0,95

Более высокие температуры воды в озере зимой в 1977 г. объясняются на температуре воды р. Шексны, вытекающей из озера в районе с. Крохино (рис. 4, г).

Борнополюжские озера Пено и Вселуг характеризуются небольшими глубинами, почти полным отсутствием проточности в зимнее время и сходным между собой температурным режимом. В этих озерах в марте 1982 г. прогрев не достигал нижней кромки льда, на глубине 1 м было $0,4-0,5^{\circ}\text{C}$, а у дна (глубина 3-6 м) $1,7-1,9^{\circ}\text{C}$. Слой температурного скачка в оз. Вселуг у с. Горки (глубина 6 м) был расположен высоко, в 2 м от поверхности (рис. 5, а, б).

К типичным эпитезмическим водоемам следует отнести Весецкий плес оз. Солигер. Этот мелководный плес (летом 2-4 м) в период наших исследований (март 1982 г.) имел глубину 1,5-2 м. Грунт плеса представлены мощными иловыми отложениями с остатками вышедшей водной растительности и содержат 58-62% органического вещества. Слабая проточность прослеживается лишь в половодье. Плес характеризуется интенсивным зимним прогревом. Вскрыто положительные температуры достигали нижней кромки льда, на глубине 1 м они составляли уже $0,9-1^{\circ}\text{C}$, а в придонном слое $2,3-3^{\circ}\text{C}$ (рис. 5, в).

Рис. 4. Распределение температуры по глубине в Белом озере.

а - разрез Липин Бор-Белозерск (17-18 III 1977); б - разрез центр озера-Белозерск (18-19 III 1981); в - вертикальное распределение температуры в центре озера; г - то же в р. Шексне у с. Крохино. 1 - 1977 г., 2 - 1981 г.

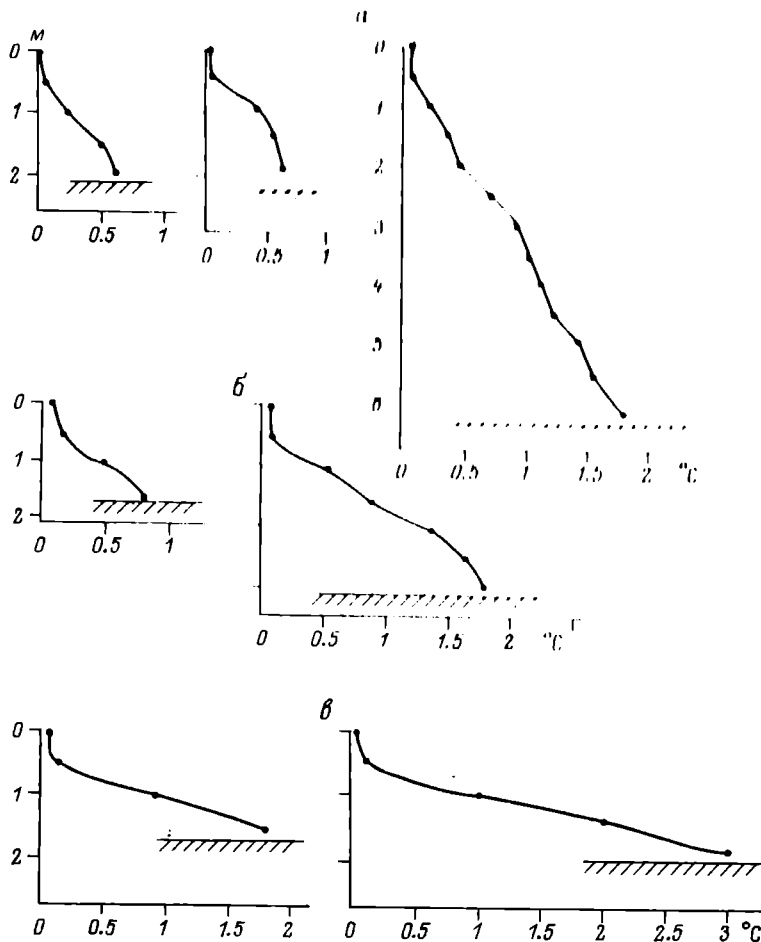


Рис. 5. Вертикальное распределение температуры в озерах Вселуг (а), Пено (б) и Селигер (в).

Т р е т ь и й т и п. Слабопроточные глубокие участки русел рек в пределах Главного плеса Рыбинского водохранилища, затопленные озера и старицы. Интенсивность прогрева водной толщи на этих участках зависит от водообмена и мощности иловых отложений. Примером слабопроточного участка может служить русло р. Шексны в районе бывшего с. Городок. Едва уловимой проточностью, изменчивой по направлению, характеризуются излучина р. Мологи у с. Бор-Дорки и оз. Кибицкое. Глубина русла Шексны в районе с. Городок в течение зимы 1980 г. изменялась от 15 м в январе до 13,5 м в начале апреля, толщина иловых отложений была более 80 см, скорость течения в зимний период около 3–6 см/с

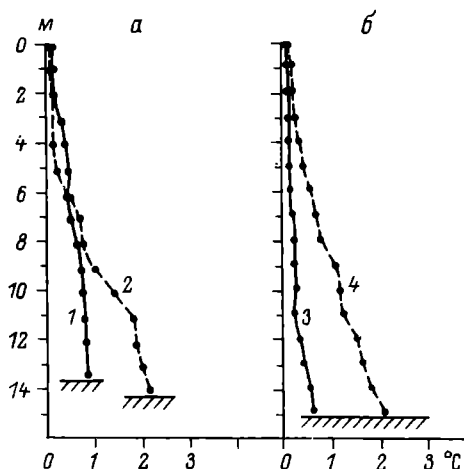


Рис. 6. Вертикальное распределение температуры на глубоких участках Главного плеса Рыбинского водохранилища весной.

а - 2-3 IV 1980 (1 - русло Шексны у бывшего с. Городок, 2 - русло Мологи у с. Бор-Дорки); б - 31 III-1 IV 1981 (3 - оз. Кибишское, 4 - русло Мологи у с. Бор-Дорки).

(Буторин, Литвинов, 1963). Максимальный прогрев наблюдался в конце февраля, изотерма 0.5° располагалась на глубине 3 м, средняя температура составляла 0.72°C . В конце марта-начале апреля произошло выхолаживание всей толщи воды, придонные температуры снизились до $0.9-0.8^{\circ}\text{C}$ (рис. 6).

Русло р. Мологи у с. Бор-Дорки имеет V-образную излучину, где течение менее 1 см/с . Иловые отложения очень мощные (более 150 см). Минимальная глубина участка отмечается обычно в конце марта-первой половине апреля, еще до начала поступления талых вод с правобережной поймы. Участок характеризуется хорошо выраженной устойчивой обратной стратификацией и высокими придонными температурами (рис. 7). Глубина русла в течение декабря-апреля 1978-1983 гг. колебалась от 17.5 до 13.5 м. Максимальный теплозапас толщи воды в 1978-1979 и 1981-1982 гг. отмечался в начале января-феврале, а в 1979-1980 гг. в феврале. Это хорошо прослеживается по ходу термоизоплет, по максимальным придонным температурам, а также по средним температурам толщи воды (табл. 1).

Снижение теплозапаса наблюдается обычно в конце марта, когда изотерма 0.1° опускается до глубины 4-6 м. В апреле ежегодно хорошо прослеживается подледный прогрев у нижней кромки льда, связанный как с повышением температуры подо льдом за счет солнечной радиации, так и с поступлением на русло талых вод с правобережного мелководья.

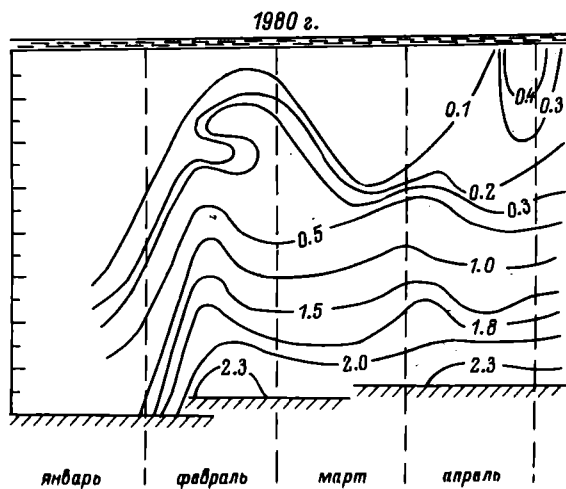
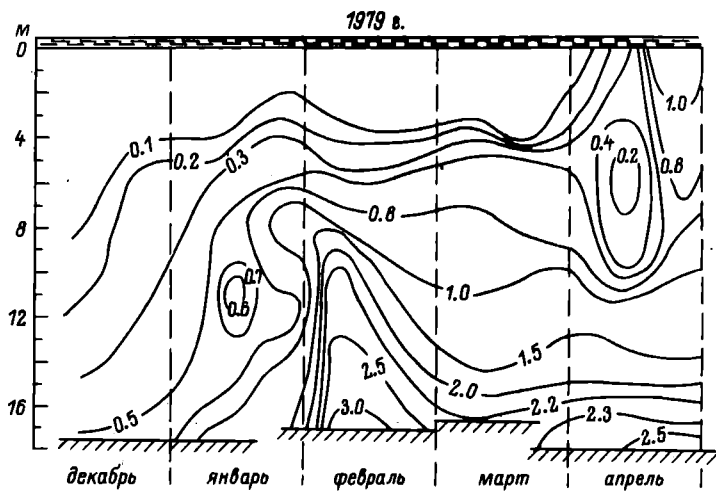


Рис. 7. Зимний ход температуры ($^{\circ}\text{C}$) в русле Мологи в разные годы.

Для 1983 г. температура дана через каждые 0,5 м. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

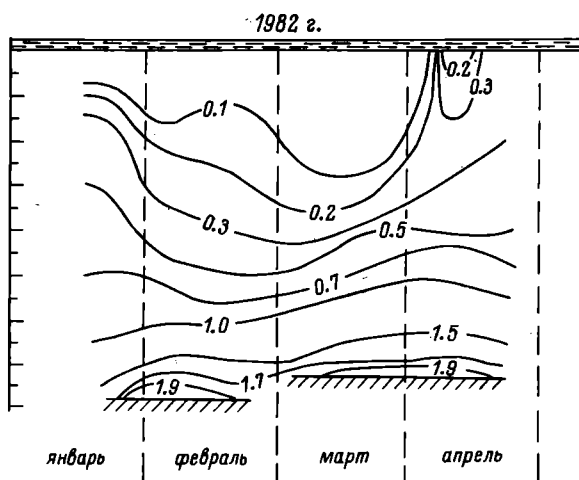
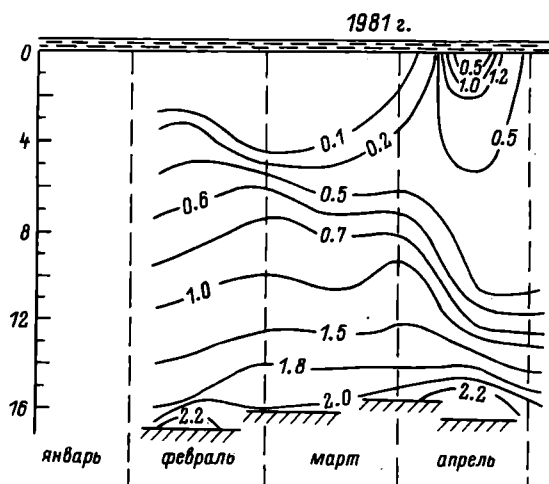


Рис. 7 (продолжение).

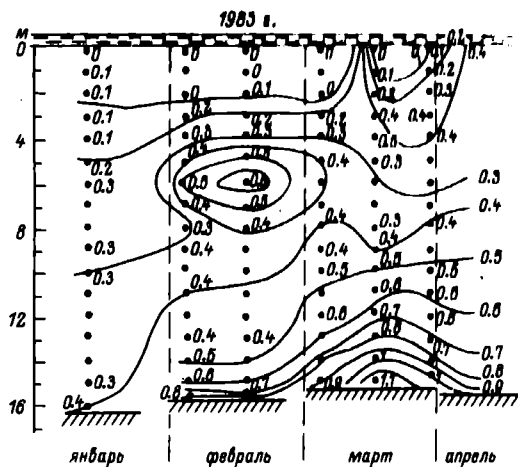


Рис. 7 (продолжение).

Т а б л и ц а 1

Средние температуры воды и продолжительность периода
ледообразования в 1979–1983 гг.

Год	Температура, °С				
	декабрь	январь	февраль	март	апрель
1978–1979	0,23	0,63	1,61	0,95	1,05
1980	—	0,18	0,94	0,8	0,84
1981	—	—	0,86	0,82	0,86
1982	—	0,61	0,53	0,46	0,72
1983	—	0,23	0,35	0,43	0,48

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Температура, °С		Начало ледовых явлений	Полный ледостав	Продолжи- тельность периода ледообразо- вания, сут
средняя за февраль– апрель	средняя за декабрь– апрель			
1,2	0,89	19 ноября	2 декабря	14
0,86	0,69	29 октября	31 октября	3
0,84	0,84	2 ноября	10 ноября	9
0,57	0,58	17 ноября	29 ноября	13
0,42	0,37	7 ноября	3 декабря	27

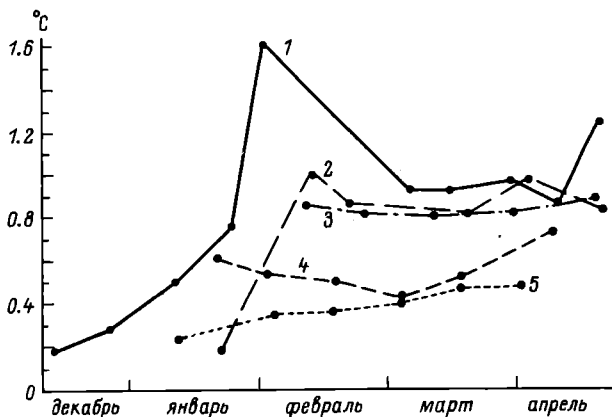


Рис. 8. Динамика средних температур на русле Мологи в подледный период.

1 — 1979 г.; 2 — 1980 г.; 3 — 1981 г.; 4 — 1982 г.; 5 — 1983 г.

Общий ход подледного прогрева в течение зимнего периода в отдельные годы различен. Он определяется в основном интенсивностью осеннего предледоставного выхолаживания толщи воды и грунтов, а также сроками образования сплошного ледяного покрова.

При относительно дружном ледоставе и теплой осени 1978 г. в подледный период наблюдался максимальный за весь период исследований прогрев водной толщи. В феврале изотерма 2° поднялась до глубины 8 м, а изотерма 1° с конца января до апреля не опускалась глубже 11 м. Придонные температуры достигали 3.2°C , средние — 1.61°C . Минимальный прогрев водной толщи наблюдался в 1982 г. и особенно в 1983 г. Придонные температуры в 1982 г. едва достигали 2° , средние 0.58°C , а в 1983 г. не превышали 1°C , а средние — всего 0.37°C . Интенсивность прогрева водной толщи в отдельные годы прослеживается по динамике средних температур (рис. 8). Наиболее высокие температуры наблюдались в подледный период 1979 г. Сходными по термическим условиям были 1980 и 1981 гг. Наиболее низко располагаются кривые в 1982 и 1983 гг. Крайними по температуре оказались 1979 и 1983 гг. Формирование термического режима в значительной степени определило интенсивность развития зимних биоценозов.

Для изучения динамики температур и гидробиологических процессов на большой площади водохранилища в 1982 г. наблюдения велись на разрезе в районе стационара Бор-Дорки, охватывающем полив (ст. 1), левобережную пойму (ст. 2, 3), само русло Мологи (ст. 4) и правобережную пойму (ст. 5, 6). После образования ле-

дяного покрова скорость прогрева водной толщи теплом от дна зависит от глубины участка. Наиболее быстро повышается температура на участках с меньшей глубиной (рис. 9). Эти же участки быстрее теряют тепло, отдавая его через лед и снег в окружающую среду. Теплозапас грунтов здесь значительно ниже, чем в самом русле, что связано с меньшей толщиной иловых отложений, большим выхолаживанием водной толщи и грунтов в период осеннего перемешивания. Процессы прогревания и охлаждения водной толщи прослеживаются по ходу изотерм и по изменению средних температур на различной глубине в течение зимы.

Повышение температуры в поверхностном слое в апреле более заметно на правобережной пойме, где небольшой слой воды быстрее прогревается солнечным теплом, проникающим через лед в воду и грунт.

Динамика средних температур на отдельных станциях показывает, что наибольший теплозапас в течение зимы имеет толща воды в самом русле. Несмотря на охлаждение верхних слоев, нижние горизонты сохраняют высокую температуру. Несколько в больших пределах колеблется температура на левобережном склоне (ст. 3, глубина 11 м), более всего снижается температура на мелководных станциях (рис. 10).

В районе оз. Кибицкого зимой существуют стоковые течения неустойчивого направления, которые возникают в результате воздействия речных потоков Мологи и Волги (Буторин, Литвинов, 1963). Котловина некогда глубокого озера (24 м) в настоящее время заполнена иловыми отложениями. Зимой максимальная глубина составляет всего 15 м. Температура воды в озере значительно ниже, чем в руслах рек в пределах Главного плеса. Максимальная температура зимой 1982 г. при одновременном наблюдении составляла в русле Мологи у дна 2,1 °С, средняя 0,83 °С, в оз. Кибицком 0,6 и 0,24 °С соответственно.

К четвертому типу относятся затопленные водохранилища совершенно непроточные котловины бывших озер, а также озера Плещеево, Сиверское и Бородаевское. Все эти водоемы в летний период характеризуются хорошо выраженной вертикальной стратификацией и мощным гипolimнионом. Это определяет вертикальную неоднородность в распределении гидробионтов (Волга и ее жизнь, 1978; Ивановское водохранилище, 1978; Ривьер, 1982а, 1983; Столбунова, 1983). Затопленное оз. Выдогоч в верховьях Ивановского водохранилища имеет небольшую глубину, 15–10 м в зависимости от уровня водохранилища. Однако в озере благодаря его морфометрии в течение всего периода открытой воды хорошо выражен гипolimнион, поэтому оно может быть отнесено к гипотермической группе метатермических озер.

Ход подледного прогревания оз. Плещеево рассматривается по материалам зимы 1978–1979 гг. (рис. 11). До глубины 5 м температура воды в течение декабря–марта изменялась мало. Изотерма 1° колебалась в диапазоне всего 3–6 м. В конце января наблю-

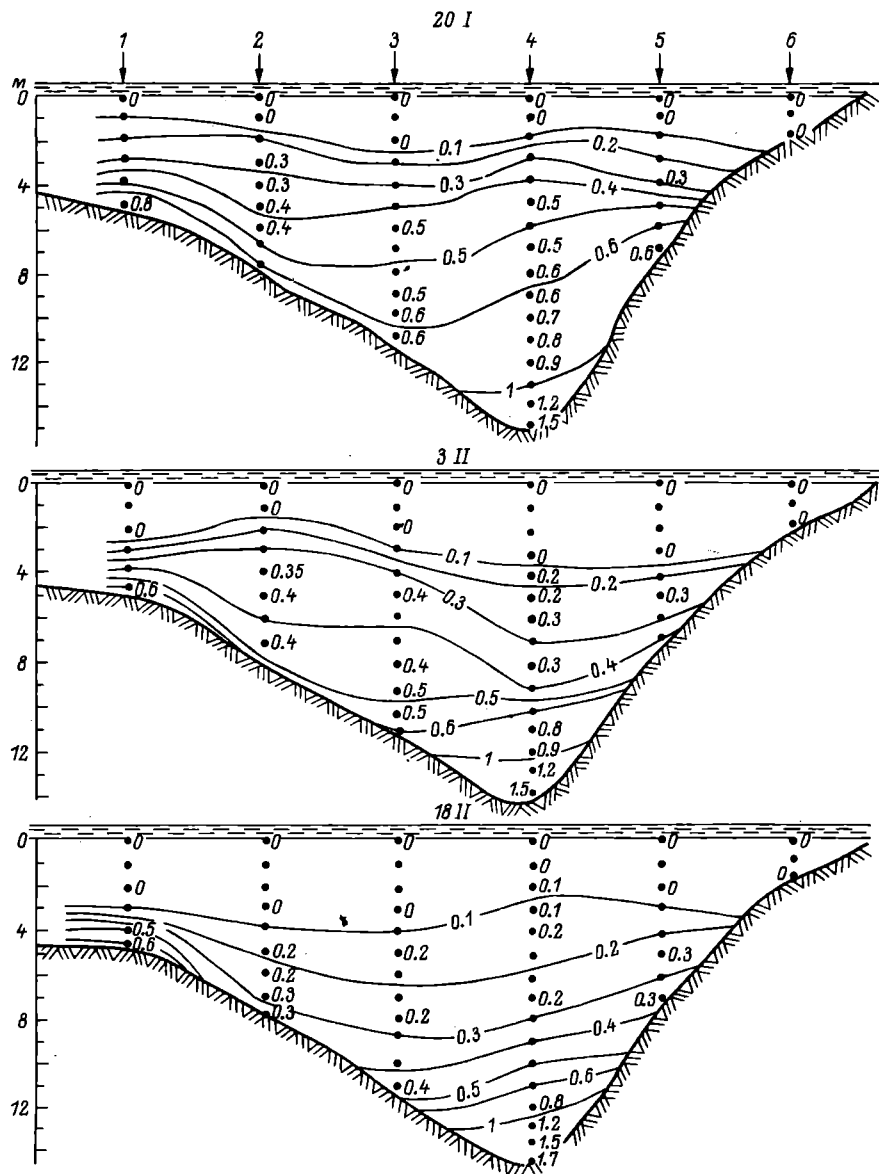


Рис. 9. Изменение температуры ($^{\circ}\text{C}$) на шести станциях разреза через русло Мологи в подледный период 1982 г.

По оси абсцисс — номера станций. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.

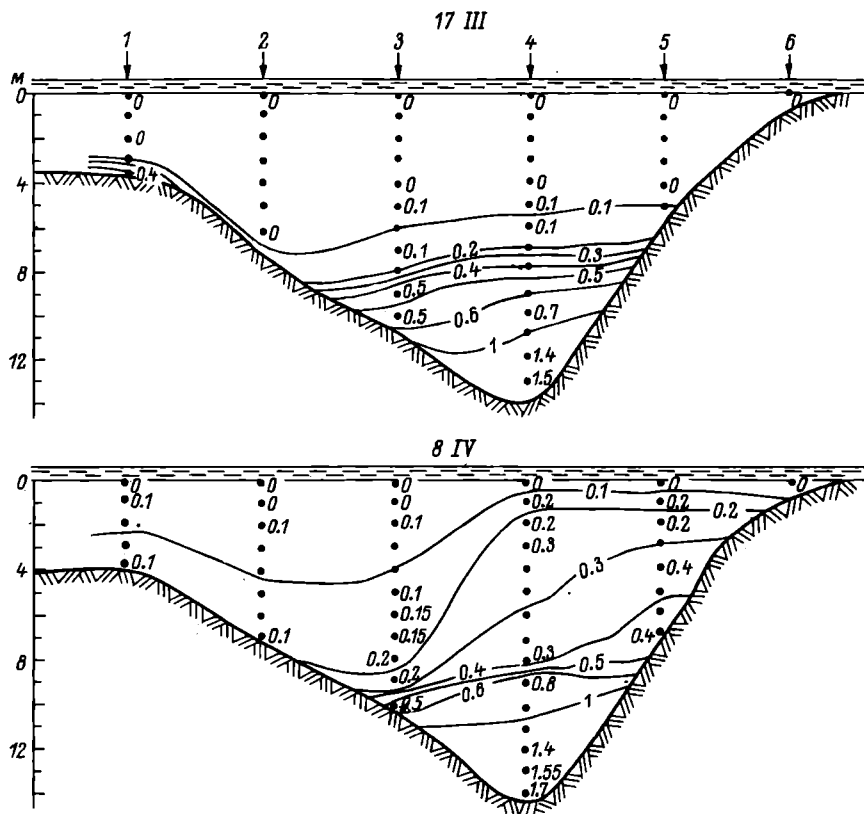


Рис. 9 (продолжение).

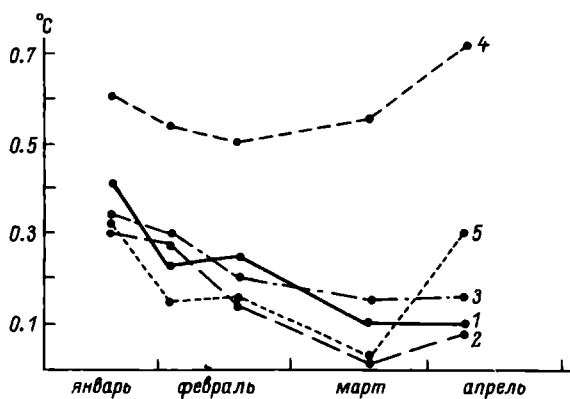


Рис. 10. Динамика средних температур воды на разрезе через русло Мологи в районе с. Бор-Дорки в подледный период 1982 г.

1-5 - номера станций.

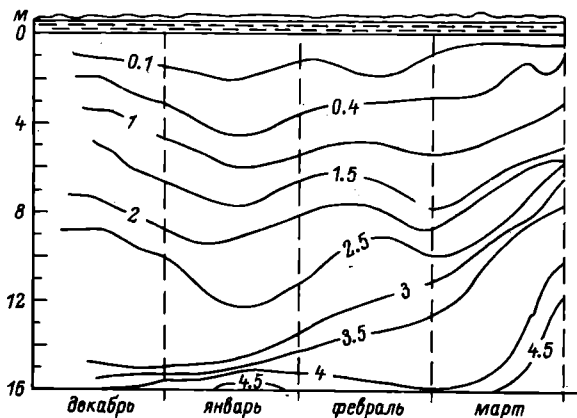


Рис. 11. Ход температуры воды в оз. Плещеево в подледный период 1978–1979 гг.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

далось снижение температуры до глубины 13 м. Интенсивный подледный прогрев прослеживался с начала декабря и продолжался до конца ледостава. Термоизоплеты 3 и 3.5° за этот период поднимались с придонного слоя до глубины 7–8 м. Температура у дна достигала в эту зиму 4–4.5 °C. Однако такие высокие температуры наблюдались лишь в марте 1978 и 1979 гг. В 1980 и 1982 гг. в этот же срок прогрев воды озера оказался меньше (рис. 12). В середине марта 1980 г. вода с температурой около 1 °C была на глубине 10 м, а в конце марта 1982 г. у самого дна. Сходное соотношение температурных условий этих лет наблюдалось и в Рыбинском водохранилище.

В марте 1980 г. были проведены вертикальные промеры температуры воды на большой площади оз. Плещеево, на разрезе центр озера–район устья р. Трубеж на различных станциях с глубинами 23, 20, 15, 10, 5, 2.5 и 1.8 м. Температура толща воды в период наблюдений изменялась от 0.1 до 3.2 °C. Максимальные значения отмечены над грунтом на самых глубоких станциях 23 и 20 м. Здесь слой температурного скачка располагался на глубине 15–17 м, где перепад составлял 0.55 °C. Изотерма 1° поднималась до глубины 11 м (рис. 13). Придонные температуры снижались в соответствии с глубиной станции: на 20 м у дна было 2.5 °C, на 15 – 2, на 10 – 1.4, на 5 – 0.9 и на 2.5 и 1.8 м – 0.15 °C. Однако толща воды на глубине от 15 до 5 м оказалась более прогретой, изотермы поднимались по мере снижения глубины участка, особенно над глубинами 10–5 м. Так, изотерма 1° с горизонта 11 м поднималась на 7 м, а затем и на 5 м. Над глубинами 5–10 м толща воды оказалась прогретой наиболее интенсивно. Это связано с максимальным прогревом воды и грунтов на этих участках, располагающихся в эпилимнионе летом и

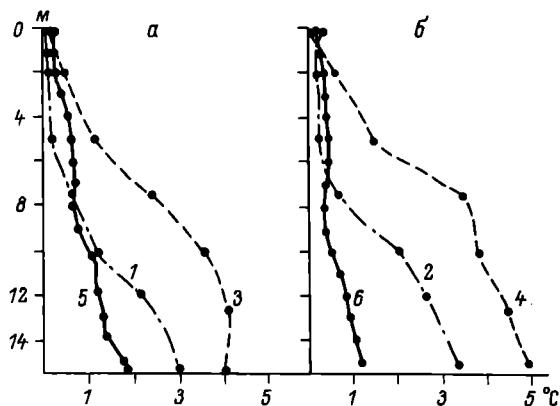


Рис. 12. Вертикальное распределение температуры в центральной части оз. Пleshеево в середине (а) и конце (б) марта.

1-2 - 1978 г.; 3-4 - 1979 г.; 5 - 1980 г.; 6 - 1982 г.

соответственно обладающих наибольшей отдачей тепла в зимнее время. Максимальные температуры воды и грунтов обычно отмечаются в период летней стагнации. В последней декаде июля 1979 г. наблюдалось неглубокое залегание металимниона, на горизонте 10-12 м. Эпилимнион был прогрет до 16-18 °С, температура же гипolimниона составляла всего 8-8.5 °С. Аналогичная картина наблюдалась и в конце июля 1980 г. Естественно, наибольшая теплоотдача должна происходить на участках на уровне эпилимниона, что и наблюдалось в действительности в зимнее время 1980 г.

В течение зимы толща воды над глубинами 5-10 м выхолаживается со стороны ледяного покрова интенсивнее, чем над глубинами 15-23 м, где масса воды значительно больше. Тем не менее в марте температура на уровне летнего залегания эпилимниона выше, чем на том же горизонте над глубокими участками. Такое явление наблюдается в подледный период и в других озерах. Изменение температуры в зимнее время на разных глубинах подробно прослежено в оз. Глубоком, по размерам, морфометрии и происхождению сходном с оз. Пleshеево (Борзов, 1922; Шербаков, 1967). На глубинах 25-15 м в течение зимы почти не происходит повышения температуры, тогда как на глубине 5-10 м (на уровне эпилимниона) наблюдаются прогрев и интенсивная циркуляция воды вследствие отдачи тепла грунтами (Россолимо, 1959; Шербаков, 1967).

Термическая съемка оз. Сиверского произведена в марте 1983 г. Вертикальное распределение температур на глубинах 19-20 м в озерах Сиверском и Пleshеево оказалось чрезвычайно сходным (рис. 14, 15). Над глубинами 10 м в оз. Сиверском толща

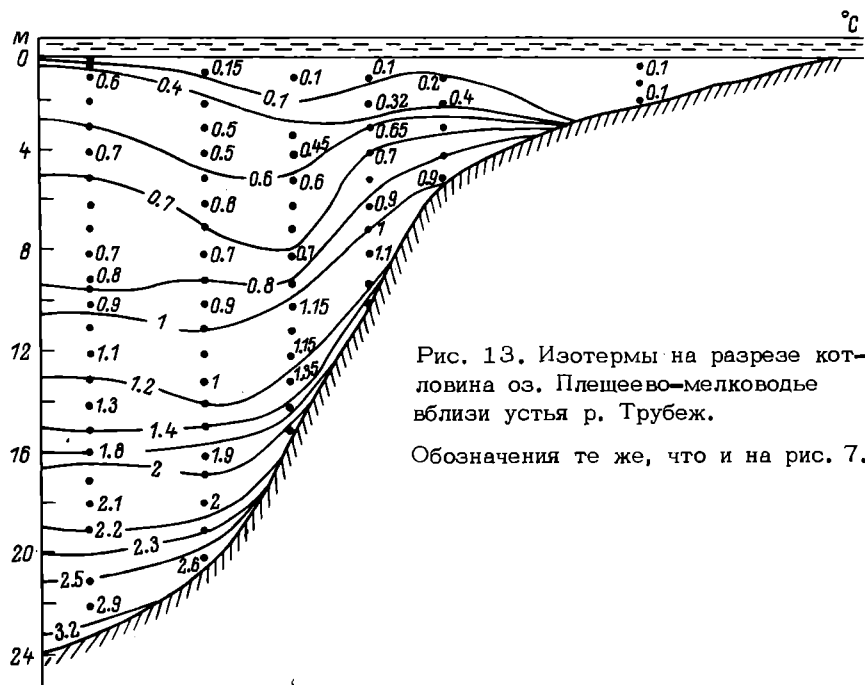


Рис. 13. Изотермы на разрезе котловина оз. Плещеево-мелководье вблизи устья р. Трубей.

Обозначения те же, что и на рис. 7.

воды также оказалась более прогретой, чем в оз. Плещеево, но подъем изотерм происходил более полого.

В этих озерах, а также в сходном с ними по морфометрии оз. Бородаевском в конце зимы средние температуры над участками, расположенными в области эпилимниона (5-10 м), оказались ниже, чем над большими глубинами (15 м и более) котловин (зона гипolimниона). Это связано с устойчивостью придонной температуры воды котловин в течение всей зимы.

Озеро	Глубина, м	Средняя температура, °C
Плещеево	25	1.6
	20	1
	15	0.66
	10	0.7
	5	0.5
Сиверское	20	1
	10	0.8
	5	0.6
Бородаевское	20	1.3
	5	0.63

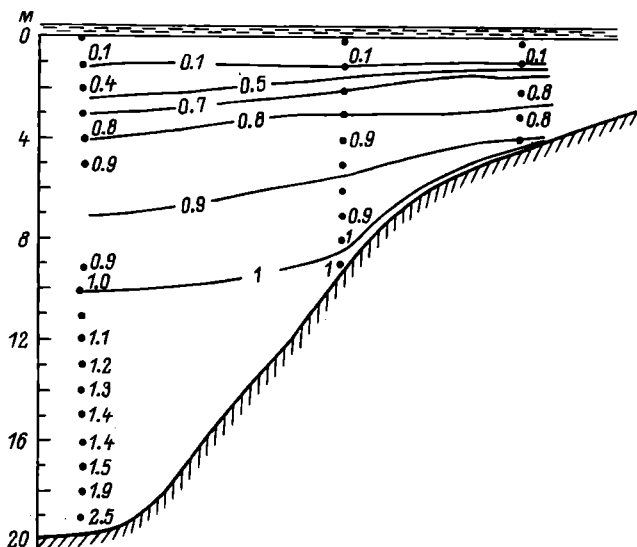


Рис. 14. Изотермы на разрезе котловина оз. Сиверского—мелководье у монастыря в марте 1983 г.

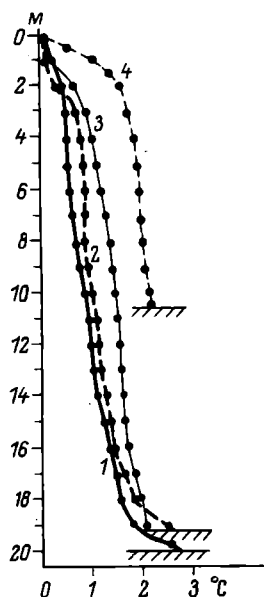
Обозначения те же, что и на рис. 7.

Оз. Выдогош от влияния волжского потока отгорожено цепью островов и заросшими мелководьями. Летом температура в пределах гипolimниона составляет $4.4\text{--}10\text{ }^{\circ}\text{C}$ и почти не изменяется до дна, в это же время температура эпилимниона составляет $18\text{--}20\text{ }^{\circ}\text{C}$. В период исследований в конце февраля 1983 г. при максимальной сработке уровня в котловине озера (глубина 11 м) наблюдался хорошо выраженный прогрев всей толщи воды. Слой температурного скачка располагался почти у нижней кромки льда, а уже с 2 м и до дна температура поднималась от 1.5 до $2.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 15). На склонах озера, на глубине 4 м температура достигала $1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$. В это же время температура воды у дна в русле Волги на таких же глубинах не превышала $0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$. Такой большой теплозапас водной массы определяется слабой осенней перемешиваемостью озера благодаря его защищенности от ветрового воздействия облесенными берегами, а также мощными иловыми отложениями (более 80 см), богатыми органическими остатками водной растительности, и отсутствием водообмена. Интенсивный прогрев котловины озера способствовал развитию богатого зимнего биоценоза.

Конец гидрологической зимы характеризуется минимальными значениями теплозапаса и снижением средней температуры водной толщи. Это состояние в обследованных водоемах сохранялось до конца марта, а в Рыбинском водохранилище до первой декады апреля.

Рис. 15. Вертикальное распределение температуры в глубоких стратифицированных озерах.

1 - Плещеево (10 III 1980); 2 - Сиверское и 3 - Бородаевское (22-24 III 1983); 4 - Выдогош (24 II 1983).



Начало гидрологической весны характеризуется повышением температуры в самом подледном слое, которое происходит за счет проникновения солнечного тепла под лед. К этому времени снежный покров на льду стаивает. Таким образом, зимний период по продолжительности не равен подледному. Окончание зимы в водоеме происходит задолго (до 30 сут) до разрушения льда.

В некоторых водоемах или их отдельных участках существующий в апреле солнечный прогрев проследить затруднительно, так как поступающие с притоками холодные талые воды резко снижают температуру на больших акваториях. Этот особый период, который можно назвать переходным (Буторин и др., 1982), хорошо изучен на оз. Кубенском А.И. Тихомировым (1977) и А.Н. Егоровым (1981). Ежегодно в конце марта в озеро со стоком р. Кубены начинается сильный приток талых вод с температурой около 0 °C, которые постепенно вытесняют зимнюю теплую воду придонного слоя. Замещая теплую воду, холодные талые воды вызывают резкое падение теплозапаса озера, снижение прозрачности, изменение гидрохимических показателей, увеличение содержания HCO_3 и уменьшение численности и биомассы зоопланктона.

Переходный период характеризуется поступлением холодных талых вод в русло и подледным солнечным прогревом. Эти явления прослежены в Рыбинском водохранилище на стационаре у с. Бор-Дорки в течение 1978–1983 гг. (см. рис. 7).

С середины апреля в верхних горизонтах обычно наблюдается повышение температуры от 0,3 до 1 °C, которое в некоторых случаях сопровождается изменением электропроводности, содержания кислорода и разрушением подледных скоплений гидробионтов. Повышение температуры в подледном слое без изменения остальных параметров вызывается солнечным прогревом верхних слоев непосредственно через лед, поскольку на нем к этому времени снежный покров стаивает. Повышение температуры при изменении других параметров происходит при поступлении талых вод с правобережных мелководий. Солнечный прогрев через лед обычно наблюдается раньше и способствует интенсивному размножению коловраток у самой нижней поверхности льда. Поступление под лед талых вод, имеющих свои гидрохимические характеристики, вызывает исчезновение био-

ценоза в поверхностном слое. Остальная водная толща дольше сохраняет зимние характеристики.

В 1978 г. было прослежено поступление холодных талых вод в русло. Отличительной чертой ледового периода 1977–1978 гг. явилось наличие на правой пойме под ледяным покровом шуги, образовавшейся во время замерзания водохранилища. Присутствие мелко колотого льда на пойме во всей толще воды обусловило нехарактерные для таких участков низкие температуры, близкие к 0 °С. Поступление этих холодных вод при подъеме уровня в русло и вызвало снижение температуры в нем. Произошли изменения в значительной части толщи воды. Существующий в период стагнации слой температурного скачка на глубине 10 м разрушился и переместился ко дну.

Весенний переходный период, характеризующийся сложными перестройками в экосистеме, остается почти неизученным в подавляющем большинстве водоемов. Известны лишь изменения отдельных параметров среды в некоторых озерах при поступлении талых вод (Тихомиров, Егоров, 1977).

Ледовый режим. Основные экологические особенности зимнего периода – низкие температуры и частичная изоляция водоема от окружающей среды в результате образования ледяного покрова.

Лед создает экран, прекращающий непосредственный контакт между атмосферой и водой. После становления льда коренным образом изменяются гидрологические условия водоема (исчезают волнение, перемешивание и ветровые течения, оседает взвесь и возрастает прозрачность) и изменяются его химические характеристики вследствие прекращения попадания осадков на поверхность воды и отсутствия ливневого смыва с водосборной площади.

С одной стороны, по мере роста ледяного и снежного покровов резко, до полного прекращения, снижается поступление света и солнечного тепла в воду. С другой стороны, ослабляется поток тепла из водоема в атмосферу.

Теплоотдача в атмосферу зависит от толщины льда и снега. Тонкий кристаллический прозрачный лед слабо защищает водоем от дальнейшего охлаждения. Только при наличии на льду снега тепловой поток из водоема значительно уменьшается. Однако на крупных водоемах в первую половину зимы толщина снежного покрова мала и водная масса продолжает охлаждаться (Тихомиров, 1982).

На Рыбинском водохранилище нарастание льда наиболее интенсивно происходит в начале зимы. В это время снег на льду отсутствует, поэтому определяющее влияние на увеличение толщины льда оказывает температура воздуха (Колкутин, 1968; Колкутин, Тачалов, 1973).

В первой половине зимы интенсивность нарастания льда прямо пропорциональна сумме отрицательных температур воздуха. Во второй половине, по мере накопления на льду снега и увеличения толщины самого льда, процесс нарастания льда значительно замедляется: в этот период связь с температурой воздуха почти не прослеживается. В первую половину зимы происходит нарастание

прозрачного льда нижнего намерзания, в середине февраля наблюдается минимум его приращения. С конца февраля до середины марта нарастание льда несколько усиливается за счет непрозрачного снежного льда верхнего намерзания. В конце марта толщина льда стабилизируется (Колкутин, Тачалов, 1973).

Интенсивность процесса нарастания льда в различных водоемах и участках неодинакова. Она зависит от теплозапаса участка, его глубины и водообмена. Наиболее быстро происходит утолщение льда на непроточных мелководьях. В районах с достаточно большой глубиной и значительным водообменом интенсивность нарастания льда меньше.

По данным В.И. Колкутина (1973), толщина льда в различных районах Рыбинского водохранилища неодинакова. На Волжском плесе благодаря интенсивной проточности лед на 10 см тоньше, чем в среднем по водохранилищу. В речном участке Моложского плеса толщина льда меньше средней величины на 25–30 см. В Главном плесе в начале зимы толщина льда соответствует среднему значению ее для всего водоема, а затем из-за отсутствия проточности и более тонкого снежного покрова начинает превышать ее. В районах впадения рек и зонах значительных стоковых течений (район устья рек Ухры, Согожи, слияния Волги и Мологи) толщина льда меньше, чем в центральных районах. Более толстый лед наблюдается в прибрежных районах по западному и восточному берегам водохранилища в пределах Главного плеса.

Максимальная толщина льда на Рыбинском водохранилище за период наших исследований изменялась от 120 (зима 1978–1979 гг.) до 30 см (зима 1982–1983 гг.). Наиболее толстый лед наблюдался в самую суровую зиму 1978–1979 гг. Интенсивность его нарастания была наибольшей в течение декабря за счет льда нижнего намерзания. В эту зиму отмечались максимальные за весь пятилетний период наблюдений температуры толщ воды. На русле Мологи толщина льда достигала 90 см. В течение декабря–первой декады февраля интенсивность его нарастания постепенно снижалась, а толщина снежного покрова увеличивалась. В первой половине февраля толщина снега достигала 28–30 см и нарастание льда приостанавливалось. Толщина его в течение 1,5 мес оставалась практически неизменной. Затем произошло нарастание льда верхнего намерзания за счет подтаивания снежного покрова в течение теплых весенних дней. Толщина снега резко уменьшилась. В апреле начался процесс разрушения ледяного покрова (рис. 16).

Зимой 1982–1983 гг. толщина льда на Рыбинском водохранилище не превышала 35 см, что было связано с необычно теплыми погодными условиями.

Обследование ледяного покрова в эту же зиму на Угличском и Ивановском водохранилищах показало, что толщина льда здесь была значительно меньше обычной и максимум составлял 25 см, тогда как среднемноголетние значения равнялись 44–47 см (Ивановское водохранилище, 1978). Толщина льда зависела от проточности участка. В верховьях Ивановского водохранилища (район

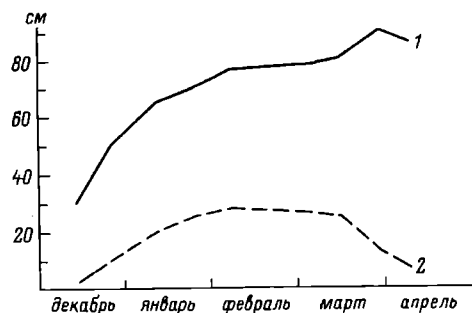


Рис. 16. Изменение толщины льда (1) и снега (2) в 1978-1979 гг. на русле Мологи у д. Бор-Дорки.

с. Городня) она составляла 18 см, а у г. Конаково, где скорость течения снижается, 20 см. В Угличском водохранилище над русловыми участками, в районе г. Калязина и верхнего бьефа всего 12-13 см. На пойме (глубина 7-3 м) толщина льда была больше — 17-29 см. Толстый лед (25 см) был на затопленном оз. Выдогосш, где всякая проточность отсутствует.

При обследовании озер Северо-Двинской системы в марте 1983 г. оказалось, что толщина льда на небольших озерах от погодных условий зависела меньше, чем на водохранилищах. В Кубенском озере (глубина 1.5-2.5 м) мощность льда в этот период была равна 50-47 см, а в обычную зиму, в марте 1973 г., 60-40 см. Однако в 1983 г. большая часть массы льда образовалась за счет непрозрачного льда верхнего намерзания. На глубоких озерах Сиверском и Бородаевском над самыми большими глубинами (19-20 м) толщина льда была сходной 47-48 см.

Толщина льда и снега, а также их состояние определяют условия освещенности в толще воды. Альbedo поверхности водоема, покрытой чистым плотным сухим снегом, до начала первых признаков его таяния составляет более 70%. По мере стаивания снега и образования окон воды на поверхности льда альbedo уменьшается до 15-5%.

Прозрачность ледяного покрова в течение зимы значительно изменяется. До выпадения снега в начале зимы величина проникающей через лед солнечной радиации велика. По мере нарастания снежного покрова она резко снижается. Прозрачность ледяного покрова в период его разрушения изменяется неоднозначно в зависимости от погоды. При похолодании и замерзании воды на льду прозрачность ледяного покрова увеличивается, при выпадении снега и образовании снежной каши резко уменьшается. Однако после стаивания снега на льду начинается проникновение света и тепла в водную толщу, что коренным образом изменяет абиотические и биотические условия в водоеме.

Прозрачность — один из показателей, значительно изменяющийся после замерзания водоема. Высокая прозрачность в зимнее время —



Рис. 17. Температура и прозрачность вод Главного плеса Рыбинского водохранилища 16–18 У 1979.

1 – прозрачность более 200 см; 2 – более 100 см; 3 – менее 100 см.

условие, необходимое для развития отдельных групп планктонных животных.

Увеличение прозрачности после становления льда наблюдается во всех водоемах. В наибольшей степени это проявляется в мелководных непроточных озерах эпитеермического типа или участках водохранилищ, подверженных в период открытой воды ветровому взмучиванию.

В зимний период в результате длительного оттаивания вода оз. Белого осветляется и по всем своим оптическим показателям

вполне сравнима с онежскими и ладожскими водами (Румянцев и др., 1981). Прозрачность по белому диску в марте 1981 г. в юго-восточной части озера составляла около 4 м. Это в 2-3 раза больше, чем летом. Аналогично изменяется прозрачность в верховолжских водохранилищах. В оз. Вселуг по измерениям в марте 1966 г. прозрачность достигала 3.7 м, тогда как летом она не превышала 2 м (Фортунов, 1971). По нашим данным, в марте 1982 г. прозрачность в оз. Вселуг над глубиной 6 м оказалась значительно ниже - 175 см, а в оз. Пено над глубиной 3 м - 150 см.

На русле Волги в пределах Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ прозрачность в зимнее время невелика - 140-120 см. Это связано с воздействием течения. Другой существенный фактор, снижающий прозрачность в зимнее время, - присутствие бактерий в подледном слое воды. На участках, где идет активное выделение метана и наблюдаются большие скопления бактерий (до 2.5-2.8 млн. кл./мл), прозрачность снижается до 90-80 см. Такая картина отмечается в затопленном оз. Выдогош, а также в Весецком плесе оз. Селигер и в оз. Неро.

В Рыбинском водохранилище наибольшая прозрачность зимой наблюдается в северо-восточной части Главного плеса, на правобережных поливах затопленного русла Шексны. В этом районе до середины мая высокая прозрачность (200-280 см) хорошо коррелирует с низкими (2-3 °C) температурами воды и сохранением зимнего планктонного сообщества. В это же время в остальных районах водохранилища температура достигает 7-10 °C, прозрачность уменьшается до 100-30 см, в планктоне появляются весенне-летние формы (рис. 17).

Наибольшей прозрачностью обладают глубокие озера метагипотермического класса с хорошо выраженным гипolimнионом в летнее время и чертами олиготрофии. Прозрачность зимних вод оз. Селигер 400 см, Сиверского озера 420 см, оз. Плещеево 880 см. Измерения произведены 26 марта 1982 г. в центральной части озера над глубиной 14.5 м. По данным Д.А. Ласточкина (1927), в этом озере прозрачность, измеренная 20 марта 1920 г., составляла 875 см.

Гидрохимические условия в подледный период и кислородный режим

Осенняя циркуляция, влияющая на температурный режим, способствует насыщению воды кислородом перед ледоставом. Начало подледного периода обычно характеризуется самым высоким в году абсолютным содержанием кислорода, так как при температуре около 0 °C растворимость его наибольшая.

В течение подледного периода количество кислорода снижается в зависимости от процессов, происходящих в воде, но главным об-

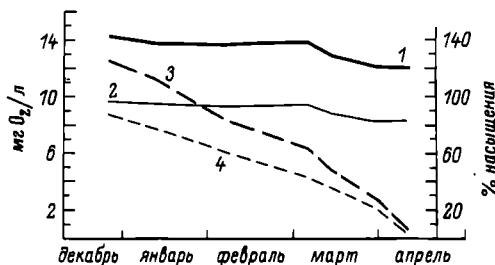


Рис. 18. Изменение количества кислорода в русле Мологи у с. Бор-Дорки в подледный период 1978–1979 гг.

1 — количество кислорода и 2 — процент насыщения у поверхности; 3–4 — те же показатели у дна.

разом в донных отложениях. Динамика кислорода зимой зависит от морфометрии водоема и состава грунтов. Различия в газовом режиме в отдельные годы определяются главным образом интенсивностью осенней циркуляции. В глубоких стратифицированных озерах даже осенняя циркуляция, продолжающаяся 20–30 сут, не приводит к полному насыщению воды кислородом. В оз. Глубоком, котловина которого имеет 30 м глубины, а площадь зеркала невелика, содержание кислорода перед ледоставом не превышает 10 мг/л и 85–90% насыщения (Шербаков, 1967). В оз. Красном, максимальная глубина которого 14,6 м, а акватория несравненно больше, чем оз. Глубокого, сразу после ледостава, в декабре, количество кислорода составляет 14–14,4 мг/л и 96% насыщения (Стравинская, 1971).

В Рыбинском водохранилище, средняя глубина которого около 6 м, осеннее перемешивание охватывает всю толщу воды. В начале зимнего периода, конце декабря–первой половине января, количество кислорода у дна на самых глубоких станциях велико. Так, на глубоководных участках (русло Мологи) по всей толще воды оно составляет 11,5–14,3 мг/л и 80–99,6% насыщения. В дальнейшем в придонных слоях кислород практически исчезает, тогда как у поверхности показатели снижаются всего на 2–3 мг/л (рис. 18).

В мелких водоемах осенью количество кислорода одинаково высоко по всей толще воды. Однако сразу после становления льда в зависимости от содержания в грунтах органического вещества и интенсивности бактериальных процессов оно изменяется.

Белое озеро благодаря своей мелководности (максимальная глубина 6 м) в период осеннего перемешивания хорошо аэрируется. Расход кислорода в течение зимы невелик, так как донные отложения водоема бедны органической фракцией (3–4% при прокаливании). Заморных явлений зимой не наблюдается. Имеющиеся литературные данные и наши материалы характеризуют здесь кислородный режим как благоприятный. В марте 1981 г. в центральных, самых

глубоких участках озера (глубина 4,5–5,5 м) количество кислорода у дна по сравнению с поверхностью обычно снижается почти в 2 раза, однако среднее содержание кислорода (мг/л) по всей толще воды озера остается достаточно высоким.

Год	Поверхностный слой	Средний слой	Дно	Среднее по озеру	Литературный источник
1973	14,5	–	11,1	12,8	Гусаков, Агаркова, 1981
1977	12,4	–	6,2	8,3	Тот же
1981	14,8	11,3	8,9	13,8	Наши данные

В обводном канале, значительно загрязняющемся летом в черте г. Белозерска, в марте 1981 г. на глубине 2,5 м кислорода было 10,9 мг/л, несколько ниже, чем на такой же глубине в открытом озере (13,2 мг/л).

В неглубоких евтрофных водоемах с грунтами, богатыми органическими веществами, кислород к концу периода зимней стагнации практически исчезает. В Весецком плесе оз. Селигер, имеющем широкий пояс растительности, остатки которой образуют основную часть донных отложений (около 60%), ежегодно отмечаются зимние заморы и гибель рыбы. Количество кислорода к концу зимы снижается до 1,65 мг/л и 11,4% насыщения (Бурмистров, 1963). По нашим данным, в марте 1982 г. здесь также наблюдался значительный дефицит кислорода: у поверхности было 2,4 мг/л, в придонном горизонте – 1,9 мг/л.

В Кубенском озере, по многим характеристикам сходном с оз. Белым, кислородный режим в зимний период иной. В марте содержание кислорода колебалось соответственно от 2 до 4 мг/л. Однако количество его зимой может падать до очень низких величин – 0,84 мг/л, что составляет всего 6% насыщения.

Дата	Поверхностный слой	Дно	Среднее по озеру	Литературный источник
18 III 1972	3,51	–		Жехновская, 1977
	4,54	–		Тот же
	3,48	–	3,84	"
27 III 1973	2,7	–		"
	0,84	–		"
	2,75	–	2,13	"
25 III 1983	4,16	3,52		Наши данные
	5,6	4,32	4,4	Тот же

Небольшое число данных по зимнему кислородному режиму оз. Кубенского не позволяет более полно охарактеризовать состояние всего водоема подо льдом. Однако имеющиеся материалы собраны в одни и те же сроки. Оба водоема относятся к мезотрофным, однако оз. Кубенское окружено широкой полосой макрофитов, имеет

значительно больше органического вещества в донных отложениях (8–12%), сильно отличается по цветности и окисляемости как водоем гумидной зоны. К концу зимы обычно низкое содержание кислорода в этом водоеме в зависимости от характера лета и особенностей периода ледообразования начинает колебаться. Более высокое содержание кислорода в марте 1983 г. связано с интенсивным предледоставным перемешиванием. Низкие показатели, зарегистрированные в марте 1973 г., обусловлены высокой продуктивностью водоема в засушливый 1972 г., когда наблюдались особенно интенсивное развитие фитопланктона и низкий уровень воды (Жехновская, 1977; Сенатская, 1977).

Неглубокие верхневолжские озера Пено и Вселуг также характеризуются значительным снижением содержания кислорода (до 4 мг/л) к концу зимы.

Кислородный режим водохранилищ зависит от характера грунтов, интенсивности осеннего перемешивания, а также от проточности и изменения уровня воды.

Иваньковское водохранилище с первых лет его существования характеризуется дефицитом кислорода и локальными заморами. Это связано с интенсивным развитием высшей водной растительности на огромных площадях мелководий. Максимальная сработка уровня производится в конце зимы, феврале–марте. Вследствие этого бедные кислородом воды с заросших мелководий скатываются в русло (Трифонов, 1960; Мейснер, 1971).

Для Волжского плеса Иваньковского водохранилища среднезимнее содержание кислорода составляет обычно около 3 мг/л, для Иваньковского – 5,2 мг/л (Иваньковское водохранилище, 1978).

Зима 1982–1983 гг. благодаря длительному периоду ледообразования и позднему ледоставу характеризовалась хорошим кислородным режимом. На русловых участках количество кислорода по вертикали практически не изменялось и составляло около 10 мг/л.

В приплотинном участке Угличского водохранилища в этот же период на русле во всей толще воды, а также в прибрежных участках количество кислорода было практически одинаковым, 9,3–9,8 мг/л, в районе г. Калязина ближе ко дну снижалось до 6,9 мг/л.

Озерный характер Рыбинского водохранилища мало сказывается на кислородном режиме в зимнее время. Дефицит кислорода в подледный период наблюдается локально и не каждую зиму (Волга и ее жизнь, 1978).

Наиболее благоприятен кислородный режим в речных участках плесов и руслах рек, где в зимнее время хорошо прослеживаются стоковые течения. Так, в русле Волги, в пределах Волжского плеса (скорость течения 12–20 см/с), содержание кислорода в конце марта–апреле составляло 7–8 мг/л от дна до поверхности.

В русле Шексны, в низовьях Шекснинского плеса, где проточность около 6–3 см/с, количество кислорода от поверхности до дна в марте–апреле составляет 4,7–3,5 мг/л. Распределение его в одни и те же сроки в пределах Главного плеса на руслах Шексны и Мологи значительно различается. В марте в русле Мологи, где

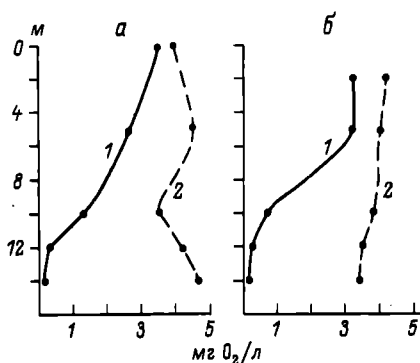


Рис. 19. Вертикальное распределение кислорода в русле Мологи (1) и Шексны (2) в пределах Главного плеса 20 марта (а) и 3 апреля (б) 1980 г.

течение не улавливается, в придонных слоях кислород исчезает, а к апрелю дефицит распространяется и на средние слои. В русле Шексны кислорода больше, концентрация его с глубиной почти не изменяется (рис. 19).

Дефицит кислорода возникает над илистыми грунтами в центральных участках водохранилища, на бывших руслах рек, впадинах озер. В иловых отложениях, богатых органическими кислотами, складываются благоприятные условия для деятельности метанобразующих бактерий. В зимний период количество кислот увеличивается, идет интенсивное выделение метана. Метан, попадая в аэробные условия, активно окисляется при участии соответствующих бактерий (Сорокин, 1960; Романенко, 1965; Саралов, 1979). Подо льдом скапливаются пузыри метана, на поверхности которых идет его окисление, образуется дефицит кислорода, размножается большое количество бактерий — возникает эффект „перевернутого дна“. Такая картина зарегистрирована В.И. Романенко (1966) в Югском заливе Рыбинского водохранилища и нами на затопленном оз. Выдогош в Ивановском водохранилище в феврале 1983 г. (см. рис. 33).

Развитие дефицита кислорода в русле Мологи в придонных слоях при деятельности метанооксиляющих бактерий было подробно прослежено на стационаре Бор-Дорки в течение зимних периодов 1978–1983 гг. В эти зимы размеры бескислородной зоны и количество кислорода в различных горизонтах было неодинаково. Наибольшее снижение содержания O_2 наблюдалось при коротком периоде осеннего предледоставного перемешивания и повышенных зимних температурах воды. Зимой 1979 г. до конца февраля в придонных слоях было не менее 8 мг O_2 /л. Падение содержания кислорода до 3–1 мг/л началось в конце марта. Значительно более напряженный кислородный режим наблюдался зимой 1981 и 1982 гг. В 1981 г. уже в конце февраля глубже 13 м кислород не обнаруживался. Интенсивность его потребления росла и к концу марта уже на глубине 10 м кислорода было всего 1 мг/л. В придонном слое толщиной 4–5 м в конце февраля существовала заморная зона со следами кислорода — 0,86–0,005 мг/л. Зимой 1982 г. картина распределения кислорода была очень сходной с таковой 1981 г. В конце февраля в придонном слое кислород практически исчез (около 1 мг/л), а в конце марта–апреле дефицит O_2 (до 4–3 мг/л) образовался во всей толще воды (рис. 20).

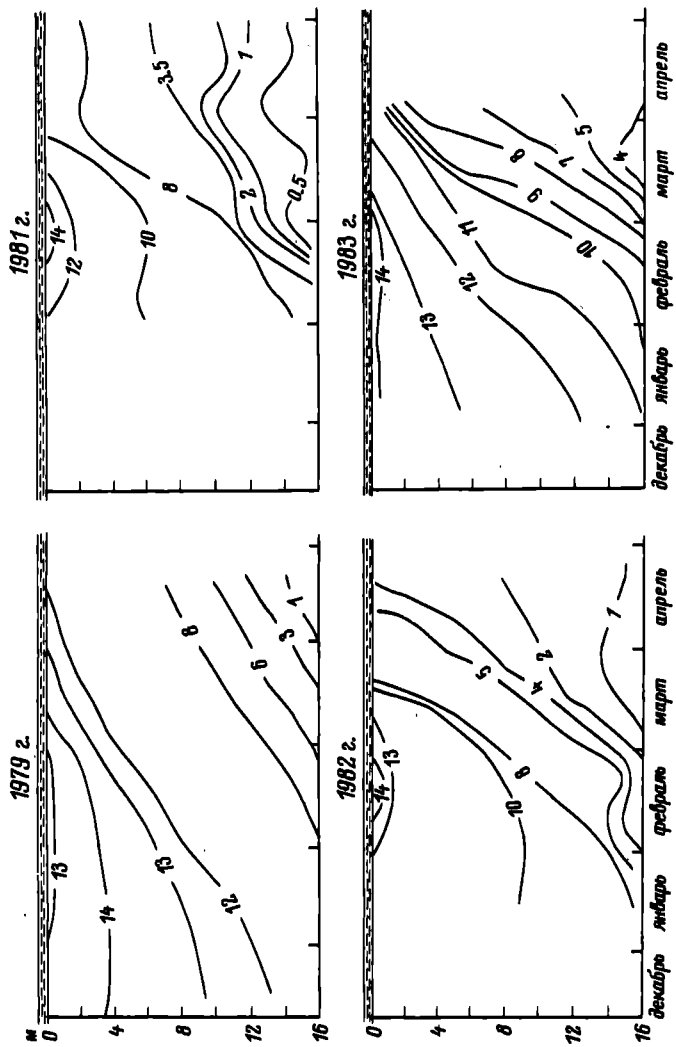


Рис. 20. Динамика кислорода в русле Моноги в различные годы.

Т а б л и ц а 2

Содержание кислорода в толще воды русла р. Мологи
в подледный период

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Среднее за		Период ледооб- разова- ния, сут
					март- апрель	январь- апрель	
1979	13.1	11	8.8	6.6	7.7	9.8	14
1980	—	6.3	1.6	1.4	1.5	—	3
1981	8.9	7.75	4.05	3.8	3.9	5.2	9
1982	9.7	9.9	6.2	2.85	4.5	7.15	13
1983	12.4	11.45	9.25	7.75	8.5	10.2	27

Значительное падение содержания кислорода в течение зимы связано с активностью микрофлоры и интенсивным размножением зоопланктона. Однако существенным фактором, определяющим содержание O_2 в зимний период, является изначальное его количество, с которым водоем уходит под лед. Оно зависит от интенсивности осеннего перемешивания.

Так, в январе 1979 и 1983 гг. количество кислорода от поверхности до дна составляло 13.1 и 12.4 мг/л, тогда как в начале зимы 1981 и 1982 гг. — всего 8.9 и 9.7 мг/л.

При сравнении всех лет по срокам ледостава и продолжительности периода ледообразования (табл. 1, 2) оказывается, что зимы 1980 и 1981 гг. характеризовались более ранним ледоставом, а главное, более коротким периодом осеннего перемешивания. Наиболее длительный период ледообразования наблюдался в 1983 г., когда не было дефицита кислорода даже в придонных слоях. Зимний период этого года отличался от других самым высоким содержанием кислорода, количество которого у дна не падало ниже 4.3 мг/л и в среднем в течение зимы изменялось от 12.4 до 7.8 мг/л.

Средние величины содержания O_2 за весь зимний период по всей толще воды в русле Мологи в течение этих лет колеблются значительно. Эти колебания в большей степени зависят от длительности периода ледообразования (табл. 2). Содержание кислорода находится в прямой зависимости от продолжительности этого периода, тогда как температура водной толщи в обратной (см. рис. 66). Обширные материалы пятилетних регулярных наблюдений в одной точке водохранилища позволяют количественно выразить эту зависимость. При осеннем перемешивании продолжительностью около месяца среднее количество кислорода в руслах рек в пределах Главного плеса составит около 10 мг/л; при двухнедельной продолжительности — около 8 мг/л. При более коротком периоде ледообразования следует ожидать замороз в глубоких заиленных участках и снижения среднезимнего содержания O_2 до 5–2 мг/л. Для мелководного Рыбинского водохранилища период ледообразования в значительной степени определяет его термический и кислородный режимы

в зимнее время, а в конечном результате – развитие бактерио- и зоопланктона.

Для выяснения динамики кислорода в течение зимы в 1982 г. на большой площади Рыбинского водохранилища в непроточном районе Главного плеса было проделано шесть съемок на семи станциях, охватывающих правобережную пойму р. Мологи, ее русло, левобережную пойму, левобережный полив и впадину оз. Кибицкого.

За первые полтора месяца ледостава изменения кислородного режима были незначительны. Ко второй декаде февраля в русле глубже 10 м содержание кислорода снизилось в 2 раза. К началу марта в придонных слоях русла кислород почти исчез. В котловине озера до глубины 10 м содержание кислорода было несколько больше, чем в русле, замор охватил лишь двухметровый придонный слой. К середине марта кислородные условия на разрезе значительно ухудшились, максимальные величины содержания кислорода составляли 8 мг/л. В русле Мологи и в озере показатели были сходными. Количество кислорода снизилось в 2 раза уже во всей толще воды. В первой декаде апреля вследствие слабого перемешивания, вызванного солнечным прогревом и поступлением под лед талых вод, содержание кислорода в русле по глубине несколько выравнилось, но в среднем еще более снизилось; максимальные величины составляли менее 5 мг/л (рис. 21).

Таким образом, на обследованных участках наиболее интенсивное падение содержания кислорода происходит в затопленном русле Мологи, где отмечаются более высокая температура воды и активные микробиологические процессы. В котловине оз. Кибицкого, имеющей такую же общую глубину, как и русло, дефицит O_2 не распространяется в средние слои. Это связано с небольшим объемом воды самой котловины озера, расположенной в обширном понижении дна (8–9 м), где обмен водами между котловиной и открытым плесом идет более активно, чем в русле Мологи.

Интенсивность потребления кислорода в течение подледного периода неодинакова. Наиболее активно падение его содержания происходит в русле Мологи в течение марта (рис. 22).

Изменение кислородного режима в придонном слое воды происходит в основном за счет бактериального окисления метана, но может быть связано с потреблением кислорода плотными скоплениями зоопланктона, располагающимися в металимниионе.

Интенсивность окисления метана и снижение содержания кислорода за счет микробиологических процессов были определены в марте 1978 г. на стационарной станции – русло Мологи против с. Бор-Дорки (Саралов, 1979). В конце февраля–начале марта в воде над илом содержание метана составляло 0,55 мл/л, свободного кислорода – 0,35 мг/л. Интенсивность окисления метана равнялась 51,1 мкл CH_4 /(л·сут), а к концу марта увеличилась до 86,2 мкл CH_4 /(л·сут). Потребление кислорода в микроаэробной зоне за счет микробиологического окисления достигало 50% за сутки от его исходного содержания (рис. 23). В середине марта бескислородная зона поднялась до 12,5 м, а к концу месяца еще на 1 м. В это

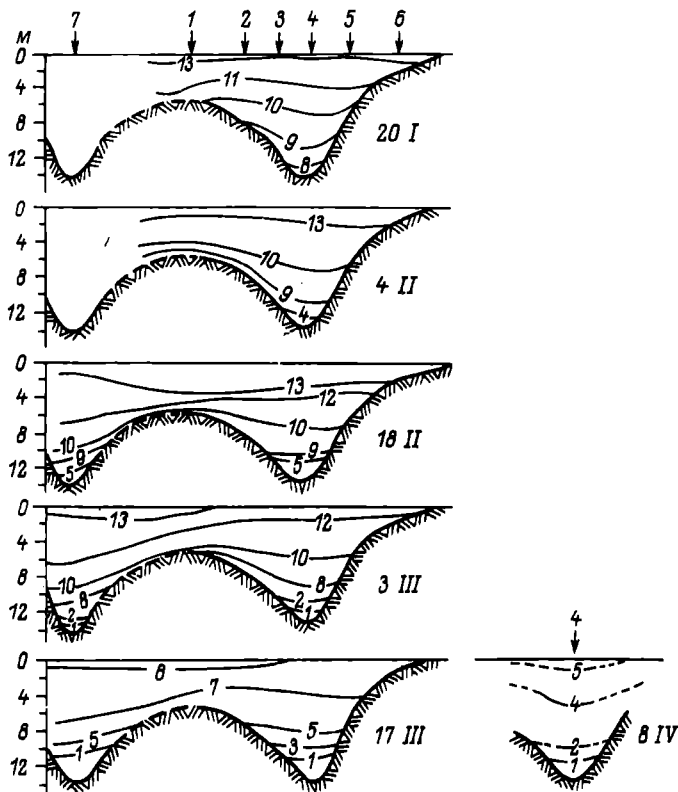


Рис. 21. Динамика кислорода на разрезе ст. Бор-Дорки-оз. Кибицкое в 1982 г.

1-6 - станции на р. Мологе с левой поймы на правую, ст. 7 - котловина оз. Кибицкого.

время на глубине 11 м кислорода было уже 2.3 мг/л, а в горизонте 10 м менее 4 мг/л (рис. 24).

В этот же период придонное скопление ракообразных численностью в среднем 6 тыс. экз./м³ состояло из копепоидов *Succinea kolensis* со средней массой одной особи около 0.05 мг. Температура придонного слоя воды составляла около 3 °С. Потребление кислорода на дыхание при таких температуре и плотности рачков, рассчитанное по таблицам (Сущеня, 1975) с поправкой на температуру, было менее 0.004 мл/(л·сут) (0.005 мг/л), что составляет всего 0.1% от исходного содержания. За 20 сут наблюдений все рачки потребили менее 0.2 мл/л (0.14 мг/л). Это не могло существенно влиять на кислородный режим в придонном горизонте.

Однако скопления зоопланктона в металимнионе обычно бывают значительно более плотными, чем наблюдались в 1978 г., -

Рис. 22. Падение содержания кислорода в толще воды в русле Мологи (ст. Бор-Дорки) в подледный период зимы 1982 г.

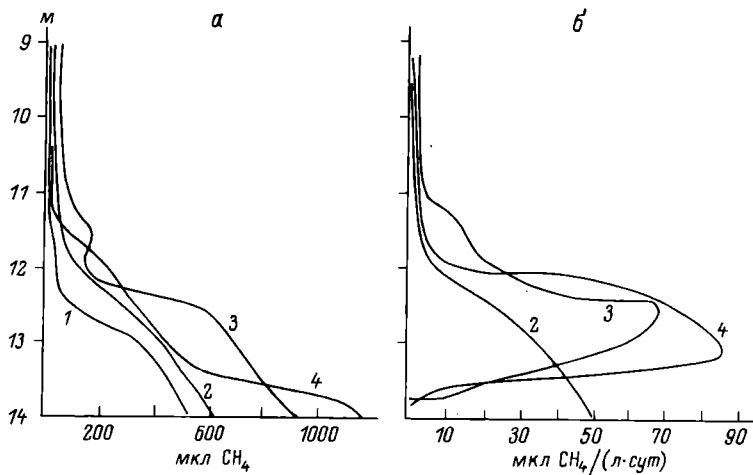
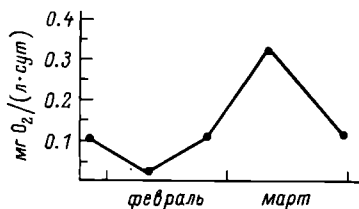


Рис. 23. Изменение содержания метана (а) и интенсивности его окисления (б) в феврале-марте 1978 г. в придонных слоях русла Мологи (ст. Бор-Дорки) (по: Саралов, 1979).

1 - 27 февраля; 2 - 7 марта; 3 - 15 марта; 4 - 21 марта.

от 330 тыс. до 2 млн. экз./м³. Так, в марте 1980 г. плотность в скоплении была около 2000 циклопов в литре. Их суточное потребление кислорода составило около 1.2 мл/л (1.7 мг/л), т.е. около 90% от его исходного содержания, что быстро изменяло кислородный режим в толще воды. Глубже 10 м образовалась заморная зона с содержанием кислорода менее 1 мг/л, а у дна всего 0.31-0.1 мг/л. Скопление циклопов поднялось из придонных горизонтов и в начале апреля обнаруживалось на глубине 9 м (рис. 24). В конце апреля на глубине ниже 10 м кислород практически исчез (0.22 мг/л).

В металимнионе складываются сложные взаимоотношения между организмами. С одной стороны, в микроаэрофильной зоне интенсивно размножаются метанокисляющие бактерии, их потребляют простейшие и коловратки, которыми питаются циклопы. Образуются плотные слои зоопланктона, где общая биомасса достигает 50-60 г/м³. В конце марта начинается интенсивное питание, рост и размножение циклопов. Происходит значительное потребление кислорода активно

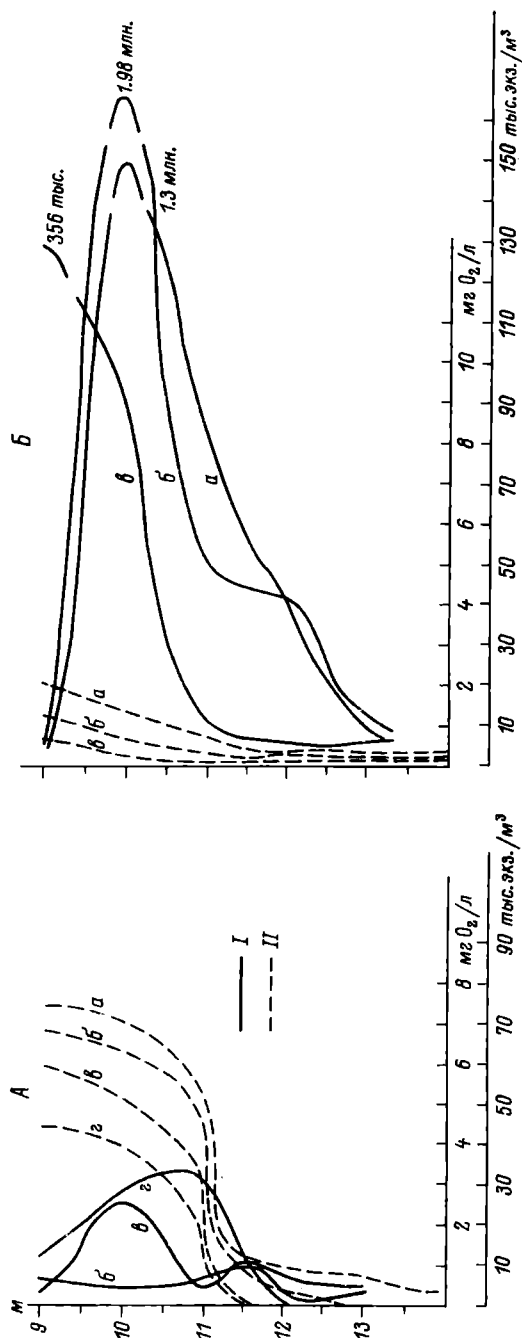


Рис. 24. Изменение содержания кислорода и распределение циклов в придонном слое в русле Мологи в марте 1978 г. (А) и марте-апреле 1980 г. (Б).
 I — численность циклопов; II — содержание кислорода. А: а-г — 7, 15, 21, 29 марта. Б: а-в — 19 и 29 марта, 11 апреля.

функционирующим зоопланктонным сообществом. Это в свою очередь способствует расширению микроаэрофильной зоны и усиливает деятельность метанооксилирующих бактерий. На участках водоема, где наблюдается образование метана и концентрируются скопления зоопланктона, убыль кислорода в конце периода зимней стагнации происходит особенно быстро. Это в значительной степени определяется наличием ракообразных.

Зимний кислородный режим глубоких стратифицированных озер своеобразен. Осеннее перемешивание охватывает всю массу воды, но в отличие от мелководных озер (как уже отмечалось) не приводит к полному насыщению глубинных слоев. Насыщенные поверхностные слои долго сохраняют кислород в течение зимы, тогда как в придонных водах, соприкасающихся с черными илами, его количество быстро снижается уже в самом начале зимы. В конце декабря-первой декаде января на оз. Глубоком кислород у дна исчезает полностью. Заморная зона быстро распространяется вверх, достигая максимального развития в конце марта-начале апреля (Шербаков, 1967).

Наблюдения за кислородным режимом озер Плещеево (глубина 24 м), Сиверского (24 м) и Бородаевского (21 м) производились в марте, в период наибольшего снижения содержания O_2 . Оз. Плещеево было обследовано в 1980 г., Сиверское и Бородаевское – в 1983 г. Зима 1980 г. характеризовалась низким содержанием кислорода вследствие короткого периода осеннего перемешивания, тогда как 1983 г., наоборот, очень высоким содержанием кислорода во всех водоемах бассейна Верхней Волги, поскольку период предледоставного перемешивания в 1983 г. длился около месяца.

Показатели содержания кислорода в эти годы в обследованных озерах значительно различались (табл. 3). В оз. Плещеево в 1980 г. в поверхностном слое (0–6 м) величины изменялись от 8 до 6 мг/л. Над котловиной в слое скачка количество кислорода снижалось с 6 до 2 мг/л. Полного отсутствия O_2 в придонных слоях в марте не отмечено. На участках с глубиной менее 3 м содержание O_2 снижалось, на глубинах 2.5 и 1.8 м было всего 4–4.5 мг/л. Близость заиленного дна и отсутствие проточности ухудшало газовый режим в водоеме.

В Сиверском озере в придонных слоях наблюдалось значительное снижение содержания кислорода – менее 2 мг/л. Однако настоящих заморных явлений зимой 1983 г. в котловине не было, хотя летние заморы, охватывающие большую часть этого озера, наблюдались неоднократно (Ривьер, 1982б). Низкое содержание кислорода в пяти-шестиметровом придонном слое, особенно в благоприятную зиму 1983 г., свидетельствует о плохом газовом режиме оз. Сиверского.

В небольшом по площади, но глубоком оз. Бородаевском в период исследований (1983 г.) содержание кислорода с глубиной изменялось мало и было не ниже 8 мг/л. Водоем отличается от других чистой водой, высокой прозрачностью и благоприятным газовым режимом, что определяет невысокую равномерно распределенную чис-

Т а б л и ц а 3

Содержание кислорода (мг/л) в глубоких озерах

Озеро, год ис- следования	Глуби- на стан- ции, м	Горизонт, м			
		1	2	5	6
Плещеево, 1980, март	24	-	-	-	6,2
	15	-	-	6,6	-
	10	-	-	5	-
	5	7,7	-	6,8	-
	2	5,4	-	-	-
Сиверское, 1983, март	19	11,5	-	8,5	-
	9	13,4	-	10,8	-
	5	14,2	-	12,3	-
Бородавское, 1983, март	21	12,8	-	10,7	-

ленность бактерий в толще воды, слабое развитие коловраток и расселение зоопланктона до самого дна.

Цветность — один из показателей, отражающих содержание водного гумуса. По сравнению с периодом открытой воды она обычно значительно уменьшается в зимнее время. Это происходит в результате изоляции водоема зимой от поступления с поверхностными водами окрашенного органического вещества с водосборной площади и преимущественного грунтового питания.

Верхневолжские озера, кроме Пено, в зимнее время имеют малоцветные воды — 22–24° (Фортунатов, 1971).

Цветность вод Волжского плеса Ивановского водохранилища в зимнее время по многолетним данным составляет 23–26° (Волга и ее жизнь, 1978). По наблюдениям в феврале 1983 г. у с. Городня в русле она составляла в среднем 30°, в оз. Выдогош увеличивалась от поверхности до дна от 25 до 40°. Большая окрашенность придонных вод озера связана с присутствием в донных отложениях растительных остатков и разложением макрофитов окружающих мелководий.

В Ивановском плесе цветность обычно несколько выше, чем в Волжском, за счет смешивания волжского потока с постоянно сильно окрашенными водами р. Шоши. По многолетним данным, окрашенность вод в феврале–марте составляет 31–32°. В феврале 1983 г. в районе г. Конаково она была высокой: в русле — 40–45°, в прибрежье — 30–35° (табл. 4).

Воды Угличского водохранилища зимой имеют наименьшую окрашенность, в феврале–марте, по многолетним данным, она составляет 46–53° (Фортунатов, 1971). По нашим данным (февраль 1983 г.), в верхнем бьефе Угличской ГЭС она составляла на русле 55°, на мелководье несколько меньше — 45°.

В водохранилищах при падении уровня воды в конце зимы про-

8	10	12	15	18	19	20	22
-	-	5.9	-	2.2	-	-	2.6
-	5.6	-	4.2	-	-	-	-
-	5.3	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-
-	8.8	-	7.2	3.3	1.9	-	-
-	8.9	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-
10.5	-	-	8	-	-	8.3	-

исходит поступление окрашенных, бескислородных вод из торфяников и заросших мелководий в центральные участки и в результате этого увеличение цветности. Такое явление наблюдалось в Ивановском водохранилище (Трифонов, 1960). Сходные процессы происходят при резком падении уровня в Рыбинском водохранилище (Фортунатов, 1971). В северной части Главного плеса показатели цветности выше всего зимой, в период минимального уровня, когда при опускании льда на сушу происходит выжимание из болот и торфянистых водоемов Центрального мыса сильно окрашенных вод. Этот процесс значительно изменяет качество среды водоема и влияет на гидробионтов.

Изменения цветности воды в течение сезона, включая зимний период, зависят от водности года. В многоводные годы за счет большого поступления аллохтонного органического вещества наблюдается высокая цветность (Скопинцев, 1950; Скопинцев и др., 1971).

В естественных озерах сезонные колебания цветности более значительны. Наименьшие величины наблюдаются в зимнее время. В зависимости от водности года зимние показатели цветности также изменяются.

В Кубенском озере в экстремальные маловодные 1972-1973 гг. при минимальном поверхностном стоке и безаводочной осени содержание органического вещества значительно снизилось в подледный период. Цветность в эти годы по озеру составляла от 27 до 68° (Жехновская, 1977). В марте 1983 г. показатели были выше (80°) за счет очень большого поверхностного стока, дождливой продолжительной осени и позднего ледостава.

Аналогичная картина наблюдалась в оз. Белом. Минимальные величины цветности были в этом озере зимой 1973 г. после засушливого 1972 г. (28°). Зимой 1977 г. после дождливого многоводного 1976 г. цветность была в 2-3 раза выше (до 77°) (Гусаков, Агаркова, 1981).

Т а б л и ц а 4

Цветность вод Иваньковского водохранилища в феврале

Год	Цветность, град.	Литературный источник
1953, многоводный	40	Фортунов, 1971
1962, многоводный	23	Тот же
1963, маловодный	20	"
1983, многоводный	30	Наши данные

Цветность вод оз. Сиверского осенью многоводного 1965 г. изменялась от 10 до 20°. Вода этого озера характеризовалась повышенной жесткостью и значительно более низкой цветностью по сравнению с Белым озером (Скопинцев и др., 1971). По нашим данным, в марте 1983 г. цветность вод оз. Сиверского была несколько выше – 15–25°, что связано с отмеченными выше особенностями этого года. Среди озер Северо-Двинской водной системы воды этого озера оказались наименее цветными. Самые низкие показатели наблюдались в центре озера над котловиной в поверхностном пятиметровом слое, которые возрастали как вглубь, ко дну, так и в направлении берега (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Цветность вод обследованных водоемов в феврале–марте 1983 г.

	№ стан- ции	Глубина, м							
		0	2	3	5	10	14	15	20
В о д о х р а н и л и щ е									
Угличское: нижний бьеф	1	55	-	-	55	-	-	-	-
	2	50	-	45	-	-	-	-	-
г. Калязин	1	40	-	-	-	-	45	-	-
Иваньковское: г. Конаково	1	45	-	-	-	-	40	-	-
	2	30	-	35	-	-	-	-	-
оз. Выдогощ	1	35	-	-	35	40	-	-	-
	2	25	-	35	-	-	-	-	-
с. Городня	1	30	-	-	30	-	-	-	-
О з е р о									
Сиверское	1	15	-	-	15	20	-	25	25
	2	-	-	-	25	-	-	-	-
	3	-	-	30	-	-	-	-	-
Кубенское	1	55	65	-	-	-	-	-	-
	2	80	80	-	-	-	-	-	-

Окрашенность вод оз. Зауломского изменялась от 20 до 40°, Бородаевского — от 35 до 25°.

Наименьшая цветность зимних вод определена в поверхностных пробах над котловиной оз. Плещеево — 10°.

В глубоких озерах Плещеево и Сиверское в течение зимы показатели цветности изменяются мало, что связано с небольшими колебаниями уровня и большой долей автохтонного органического вещества.

Биотические (трофические) условия в подледный период и бактериопланктон

Зимой при глубоком снежном покрове на льду, резком снижении проникающей радиации и низкой интенсивности фотосинтеза основным источником пищи для зоопланктона служат бактерии.

После становления ледяного покрова, по мере оседания взвеси и увеличения прозрачности количество микроорганизмов в толще воды резко снижается. В таких условиях большая численность бактерий может быть связана с чисто механическими причинами — воздействием течения, интенсивной сработкой уровня либо с поступлением загрязнений. На русловых участках Волги в пределах Ивановского и Угличского водохранилищ зимой при скорости течения 0,15–0,20 м/с численность бактерий составляет в среднем 1,3 млн. кл./мл. Более высокие показатели наблюдались у с. Городни и у г. Конакова. Здесь наряду с течением размножению бактерий способствует поступление сточных вод, воздействие которых наиболее отчетливо проявляется в зимнее время (Иваньковское водохранилище, 1978).

	Поверхностный слой	Средний слой	Дно
С. Городня	—	1,74	—
Г. Конаково	1,87	—	1,63
Г. Калязин	1,42	—	1,2
Верхний бьеф	1,02	1,1	0,97
Угличской ГЭС			

Численность бактерий в слабoproточных относительно чистых верхневолжских озерах Пено и Вселуг (март 1982 г.) равна 0,67 млн. кл./мл и мало изменяется по вертикали; на глубоких станциях она несколько возрастает у дна.

Значительной активностью в зимнее время характеризуются метанобразующие и метаноокисляющие бактерии. В наиболее глубоких местах водоемов, где накапливаются илы, богатые органическим веществом, количество анаэробных метанобразующих бактерий осенью

и в начале зимы больше, чем в теплое время года (Романенко, 1966). Это в значительной степени связано с развитием зимой придонной анаэробной зоны.

Образовавшийся в иловых отложениях метан окисляется метаноокисляющими бактериями, которые наиболее активно ведут себя в микроаэрофильных условиях. Максимальная скорость окисления метана наблюдается при содержании кислорода 0.1–1 мг/л (Горленко и др., 1977; Саралов, 1979). Метаноокисляющие бактерии относятся к экстремным формам (Кузнецов, 1939), поэтому могут достигать значительной численности в зимний период.

Выделяющийся в процессе анаэробного распада органического вещества метан частично окисляется в придонном слое воды, где численность метаноокисляющих бактерий в 5–10 раз выше, чем в остальной толще. Большая же часть газообразных продуктов, содержащих метан, проходит через толщу воды неокисленной и скапливается подо льдом в виде больших пузырей. Такие явления часто наблюдаются над русловыми участками многих волжских водохранилищ. Количество метаноокисляющих бактерий непосредственно подо льдом достигает значительных величин, в 5 раз больше, чем у дна (Романенко, 1966; Волга и ее жизнь, 1978).

По мере окисления метана в придонных слоях расширяются границы бескислородной зоны и ниша метаноокисляющих бактерий. Интенсивность размножения последних способствует созданию хороших условий питания для бактериофагов: простейших, колловраток и ветвистоусых. В местах скопления „мирных“ фильтраторов концентрируются циклопы. Образовавшиеся плотные скопления зоопланктона ($10\text{--}60\text{ г/м}^3$) способствуют размножению гетеротрофных бактерий. Количество последних в слоях, где концентрируются ракообразные, бывает велико, до 2,5–3,5 млн. кл./мл (Саралов, 1979).

Вертикальное распределение бактерий в районах интенсивного выделения метана может быть различным. В глубоководных водоемах, где образуются подледные пузыри, численность бактерий бывает повышенной у поверхности и у дна. Такая картина „перевернутого дна“ постоянно наблюдается в затопленном русле Мологи в пределах Главного плеса Рыбинского водохранилища, в районе пос. Переборы (Романенко, 1966), а также в затопленном оз. Выдогош на Ивановском водохранилище.

На мелководных зарастающих озерах, илы которых содержат массу отмирающего растительного материала, высокая численность бактерий отмечается во всей толще воды. В Весецком плесе оз. Селигер, где илы на 60% состоят из органического вещества (Бурмистров, 1963), количество бактерий зимой составляет 2,6–2,8 млн. кл./мл. На заросших мелководьях вблизи оз. Выдогош численность бактерий равна 1.4 млн. кл./мл.

Высокими показателями характеризуется зимний бактериопланктон сильно заиленного мелководного евтрофного оз. Неро – 2 млн. кл./мл. Несколько ниже величины в оз. Кубенском – 1.1–1.45 млн. кл./мл. В центральных районах озера, где „кладочерные“ илы содержат более 10% органического вещества, численность зоо-

планктона выше, чем в прибрежье, где распространены заиленные пески. Сходные данные получены для оз. Зауломского — 1,05–1,15 млн. кл./мл. Для описанных мелководных озер характерно равномерное вертикальное распределение бактерий либо повышение их численности у нижней кромки льда. Такие водоемы характеризуются интенсивным подледным прогревом, достигающим поверхности, и развитием дефицита кислорода к концу зимы.

Бактериопланктон Белого озера в зимнее время беден. В истоках р. Шексны в марте 1981 г. численность бактерий составляла 0,48 млн. кл./мл, в обводном канале — 0,26 млн. кл./мл. В центральных участках на максимальных глубинах (5,5 м) количество бактерий в толще воды было почти постоянно — от 0,35 до 0,38 млн. кл./мл, а в придонном слое составляло 0,62 млн. кл./мл. Сходные результаты были получены в этом озере ранее — 0,4–0,47 млн. кл./мл (Александрова, 1981). Слабое развитие бактериопланктона в воде Белого озера в подледный период (в 4–5 раз ниже, чем в период открытой воды) определяется низким содержанием органического вещества в грунтах (1–2%), холодным изотермическим слоем, занимающим значительную часть толщи воды, отсутствием каких-либо течений.

В глубоких стратифицированных озерах зимой в условиях длительной стабильности водной среды наблюдается наибольшая ее вертикальная неоднородность и слоистость в распределении организмов (см. рис. 41, 42). Основной причиной возникновения неоднородности является прогрев придонных слоев, возникновение металимниона, а также распределение кислорода и, видимо, минерализация воды. Повышение доли грунтового питания в зимнее время способствует повышению минерализации придонных горизонтов воды, а поступление снеговых вод под лед — снижению ее в поверхностных слоях. В металимнионе складываются сложные биоценозы, состоящие из бактерий, водорослей, простейших, коловраток и ракообразных. Плотные скопления организмов образуются также у нижней кромки льда.

В Сиверском озере в марте 1983 г. максимальное количество бактерий наблюдалось в слое 7–9 м — 1,45 млн. кл./мл, в остальной толще воды бактерий было меньше — 0,7–0,9 млн. кл./мл. Аналогичные величины были получены при исследованиях мелководий (0,74–0,85 млн. кл./мл). В оз. Бородаевском в толще воды бактерии были распределены более равномерно и численность их изменялась от 1,15 до 0,75 млн. кл./мл. В этих озерах зимой бактерий в 2–3 раза больше, чем в оз. Белом. Этим объясняется и значительно более богатый зимний зоопланктон в них.

Фитопланктон. Развитие водорослей подо льдом зависит от интенсивности проникновения солнечного света. Низкая температура воды при недостаточном освещении оказывается благоприятным фактором для фотосинтеза (Грезе, 1957). В водоемах со слабым развитием снежного покрова, представляющего собой основное препятствие для радиации, подледный весенний пик фитопланктона часто больше летнего. Такое явление наблюдается на оз. Байкал и многих забайкальских озерах, поскольку для этих мест обычны мало-

снежные зимы (Кожова, 1959). При отсутствии снежного покрова активная вегетация фитопланктона происходит во многих горных альпийских озерах (Pechlander, 1964). В арктических озерах Аляски, где в течение зимы нет оттепелей и толщина прозрачного льда достигает 2 м, самая высокая продукция фитопланктона наблюдается весной подо льдом после таяния снега (Hobbie, 1964).

В водоемах средней полосы, где снежный покров достигает большой толщины, развитие фитопланктона в разные зимы неодинаково и значительно изменяется в течение подледного периода. В Рыбинском водохранилище в малоснежные зимы отмечается интенсивное подледное „цветение“, вызванное развитием диатомовых (Гусева, Ильинский, 1959; Кузьмин, Балонов, 1974). Биомасса водорослей достигает $1.5-9.7 \text{ г/м}^3$ и превосходит весеннее и осеннее развитие диатомей.

При изучении фитопланктона основное внимание всегда уделяется летнему периоду. Обычно количество водорослей летом максимально, а зимой фитопланктон качественно и количественно беден. Большинство авторов считают, что при оценке среднегодового уровня развития водорослей зимними данными можно пренебречь.

Принципиально другого мнения придерживается Г.М. Лаврентьева (1981), подробно изучавшая зимний зоопланктон в 25 различных озерах северо-западной части европейской территории Советского Союза. Автор считает, что понятие „вегетационный период“, подразумеваемая под этим период открытой воды, для фитопланктона не имеет смысла, так как фитопланктон продуцирует круглогодично. В течение зимы происходит смена доминирующих видов, отмечаются пики развития отдельных форм.

Видовой состав в значительной степени зависит от характера водоема. В мелководных мезотрофных озерах в большинстве случаев доминируют диатомовые. В некоторых озерах большого развития (до 2 млн. кл./л) достигают синезеленые — *Oscillatoria agardii*, а также зеленые *Chlamydomonas* и мелкие криптомонады (*Cryptomonas erosa*). В олиготрофных водоемах с чертами дистрофии доминировали золотистые. В глубоких олиготрофных озерах преобладали перидинеи, но индекс разнообразия был особенно высок — в планктоне встречались *Oscillatoria*, *Chlamydomonas*, *Chlorella*.

Количественно богатый, но более однообразный фитопланктон был обнаружен в евтрофных озерах, где биомасса с января до марта возрастала в 38 раз. В них зарегистрировано настоящее „цветение“, вызванное *Synedra ulna*.

Уровень развития фитопланктона в изученных водоемах в основном зависит от толщины снежного и ледяного покровов. В марте, когда снег перераспределяется из центральной части водоема в прибрежье и происходит его подтаивание, наблюдается вспышка развития водорослей.

В некоторых малокормных олиготрофных водоемах пик развития фитопланктона подо льдом оказался максимальным в течение всего года, а подледное „цветение“ настолько сильным, что исчерпало все

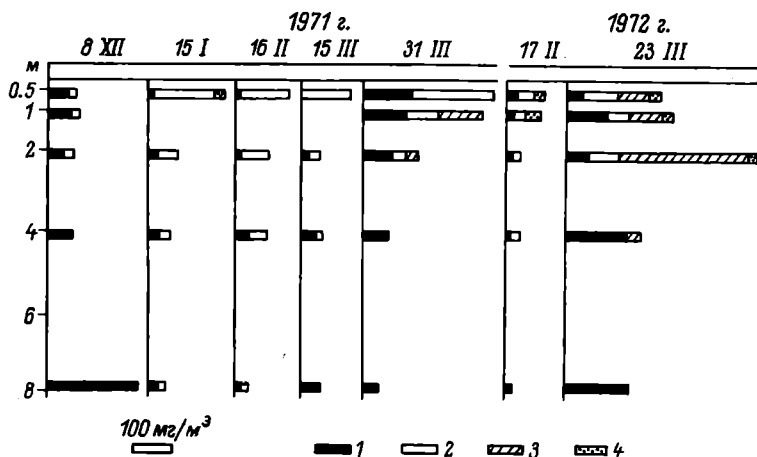


Рис. 25. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в оз. Красном.

1 - Bacillariophyta; 2 - Pyrrophyta; 3 - Euglenophyta; 4 - Chrysophyta (по: Трифонова, 1979).

ресурсы фосфора. В слое 0–0,5 м количество водорослей достигало $10 \text{ г}/\text{м}^3$, но с глубиной резко снижалось (Лаврентьева, 1981).

Интенсивное развитие водорослей с биомассой $0,36 \text{ г}/\text{м}^3$ зарегистрировано в Валдайском озере в конце ледостава (Авинская, Гуренович, 1981) за счет типично холодноводной формы пиррофитовых водорослей – *Peridinium aciculiferum*, наряду с которым встречалась *Melosira islandica*. Это зимнее „цветение“ связано с возросшей прозрачностью снежно-ледяного покрова в конце ледостава.

В оз. Красном (Карельский перешеек) остающиеся с осени *Melosira*, *Stephanodiscus*, *Anabena*, *Aphanizomenon* к февралю становятся редкими в толще воды. Ранней весной подо льдом фитопланктон активизируется, появляются новые формы, в том числе *Cryptomonas ovata* (Михайлова, 1971).

Наиболее подробно изучен круглогодичный цикл развития фитопланктона в озерах Карельского перешейка И.С. Трифоновой (1979).

Сразу после ледостава фитопланктон, находящийся в период осеннего волнового перемешивания в толще воды, опускается в придонные слои. Здесь в течение всего зимнего периода встречаются нити *Melosira*, колонии *Woronichinia*, клетки *Clasterium*, *Stephanodiscus*. В верхних слоях водной толщи продолжают размножаться криптомонады, золотистые и холодноводные перидиней. В зимний период наиболее выражена неоднородность вертикального распределения фитопланктона. Основная масса вегетирующих водорослей сосредоточена в узком подледном слое, в наиболее благоприятных световых условиях (рис. 25). В оз. Мичуринском в кон-

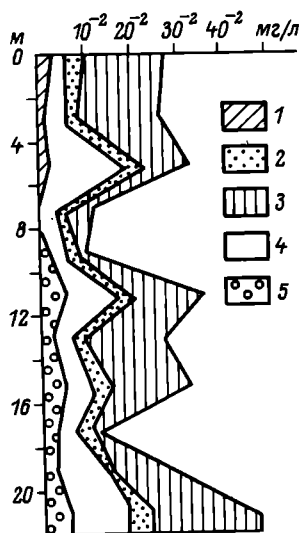


Рис. 26. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в оз. Плещеево в марте 1980 г.

1 - Cyanophyta (*Asterionella*);
2 - Chrysophyta; 3 - Bacillario-
phyta; 4 - Chlorophyta; 5 -
Euglenophyta.

це ледостава наблюдалось интенсивное развитие пиропитовых водорослей, в основном *Cryptomonas ovata*. В конце марта 1973 г. мелкие криптомонады составляли, по данным И.С. Трифионовой (1979), основу фитопланктона (1881 мг/м^2).

В глубоких стратифицированных озерах с высокой прозрачностью, низкой цветностью и чертами олиготрофии осенний фитопланктон после ледостава остается в толще воды более длительное время. Это связано с действием нескольких факторов. Вследствие прогрева придонных слоев прибрежных участков, расположенных в зоне эпилимниона, возникают плотностные течения в сторону котловины. Скопление более теплых вод в котловине вызывает восходящие токи и постепенный куполообразный подъем теплых вод над ней (Hutchinson, 1969). Эти восходящие токи поддерживают фитопланктон во взвешенном состоянии. Высокая прозрачность воды способствует проникновению света на большую глубину при той же толщине снежно-ледяного покрова по сравнению с мелководными мезотрофными водоемами, имеющими прозрачность в 2-4 раза более низкую. Сам факт больших глубин, высокой прозрачности и низкой цветности способствует более длительному пребыванию водорослей в фотической зоне.

В оз. Плещеево, прозрачность которого зимой около 9 м, а цветность 10^0 , водоросли (*Asterionella*, *Melosira*, *Stephanodiscus*, золотистые) в течение зимы присутствуют почти во всей толще воды (Генкал, Балонов, 1983). Относительно многочисленный фитопланктон обеспечивает существование в озере плотных зимних популяций зоопланктона (рис. 26).

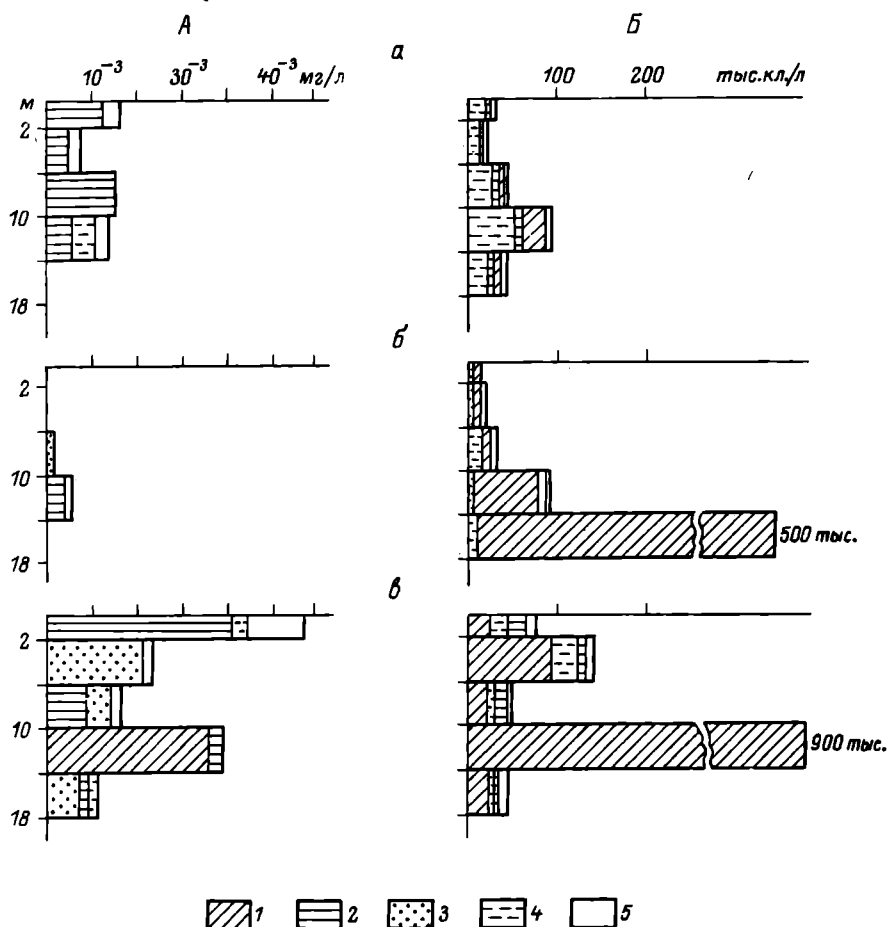


Рис. 27. Вертикальное распределение биомассы (А) и численности (Б) водорослей в Рыбинском водохранилище на ст. Бор-Дорки в 1979 г.

1 - *Oscillatoria*; 2 - *Melosira*; 3 - *Henodinium*; 4 - *Chlamydomonas*; 5 - прочие. а - 8 февраля; б - 6 марта; в - 27 марта.

В Рыбинском водохранилище (Пырина, 1984) зимний фитопланктон отличается от летнего большим относительным содержанием каротиноидов, что характерно для слабоветерирующего фитопланктона. В начале и в конце подледного периода отношение каротиноидов и хлорофилла иное, оно типично для вегетирующего фитопланктона. С конца февраля в горизонте 10–14 м начинается интенсивное размножение синезеленой водоросли *Oscillatoria*, численность которой в конце апреля достигает 900 тыс. кл./л (рис. 27). Перед

вскрытием водохранилища начинается вегетация фитопланктона, возрастает биомасса *Melosira italica*, однако по численности выделяются мелкие синезеленые *Gloeocapsa* и зеленые *Chlamydomonas* (до 150 тыс. кл./мл). Мелкие формы служат хорошей пищей для коловраток и ветвистоусых (Эрман, 1962; Pejler, 1965).

Развитие криптонад в конце зимы отмечается на всех водоемах средней полосы. *Cryptomonas ovata* в массе развивается подо льдом в феврале-марте в озерах Карельского перешейка. *C. ovata* встречается круглогодично, но первый максимум дает в феврале-марте. Численность этих видов зимой достигает 60 тыс. кл./мл. По-видимому, интенсивное развитие водорослей даже в декабре и январе связано со способностью их к гетеротрофному росту — потреблению растворенного органического вещества и детрита (Трифорова, 1979).

Массовое развитие *Oscillatoria* в металимнионе, куда свет не проникает, несомненно связано с поглощением этими водорослями биогенов и органического вещества в плотных скоплениях бактерио- и зоопланктона. Распространение золотистых в зимнем планктоне связано с их способностью поглощать бактерии, причем скорости роста некоторых золотистых рода *Ochromonas* на свету и в темноте почти одинаковы. Это свидетельствует о большой эффективности гетеротрофного бактериального питания (Балонов, Ягодка, 1977).

В слое скачка глубоких участков Рыбинского водохранилища складывается очень сложный биоценоз с прямыми и обратными связями. Слой метанооксиляющих бактерий служит субстратом для коловраток, простейших — многочисленных колоний *Sphaeroeca volvox*, которые в свою очередь потребляются циклопами. В плотном металимниальном биоценозе, биомасса которого в общей сложности составляет 3–10 г/м³ (но может достигать и десятков грамм в кубическом метре), в массе размножаются гетеротрофные (сапрофитные) бактерии (до 3 млн. кл./м³) и водоросли, способные к гетеротрофному росту (до 0,9 млн. кл./м³). Водоросли и бактерии в свою очередь служат пищевым субстратом для простейших, коловраток и ветвистоусых.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА И РАССЕЛЕНИЕ ВИДОВ В ВОДОЕМАХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА

К о л о в р а т к и и р а к о о б р а з н ы е

При изучении зимнего зоопланктона основное внимание было уделено относительно крупноразмерным организмам — „сетному зоопланктону“, в состав которого входят коловратки, веслоногие и ветвистоусые рачки.

Зимний зоопланктон состоит из двух группировок: специфических зимних видов и зимних генераций круглогодичных форм. Кроме того, в первой половине зимы в водоеме встречаются, питаются, но не размножаются некоторые летние формы.

Зимние виды обнаруживаются в водоемах только в холодное время года. Максимальной численности они достигают в период зимней стагнации (февраль—март), весной при температуре 10–12 °С исчезают, а летом находятся в виде покоящихся стадий и латентных яиц. Многие виды, достигающие наибольшей численности летом, в некоторых водоемах интенсивно размножаются подо льдом. В это время они представлены зимними генерациями, морфологически и экологически отличающимися от летних.

Список встречающихся подо льдом видов приводится ниже.

Зимние виды	Зимние генерации
	Отряд R O T A T O R I A
	Сем. SYNCHAETIDAE
	Род Synchaeta
<i>S. oblonga</i>	<i>S. grandis</i>
<i>S. verrucosa</i>	<i>S. pectinata</i>
<i>S. lakowitziana</i>	
	Род Polyarthra
<i>P. dolichoptera</i>	<i>P. major</i>
	Сем. ASPLANCHNIDAE
	Род Asplanchna
	<i>A. priodontha</i>
	<i>A. herriki</i>
	Сем. BRACHIONIDAE
	Род Keratella

K. cochlearis macrocantha
K. hiemalis

K. quadrata
K. cochlearis

Род Kellicottia

K. longispina

Род Notholca

N. squamula squamula
N. squamula mulleri
N. squamula frigida
N. squamula tenuispina
N. cinetura
N. labis
N. cornuta
N. acuminata
N. foliacea

Сем. CONOCHILIDAE

Род Conochiloides

C. natans

Сем. FILINIIDAE

Род Filinia

F. maior

F. longiseta

Отряд C O P E P O D A

Сем. CYCLOPIDAE

Род Cyclops

C. kolensis
S. strenuus

C. vicinus
C. insignis

Сем. DIAPTOMIDAE

Род Eudiaptomus

Eu. gracilis
Eu. graciloides

Отряд C L A D O C E R A

Сем. DAPHNIDAE

Род Daphnia

D. longispina

D. cristata

D. longiremis

Сем. BOSMINIDAE

Род Bosmina

B. longirostris

Большинство видов летнего планктона исчезает задолго до замерзания водоема. В первую половину зимы встречаются ослабленные особи *Brachionus angularis*, *Bosmina crassicornis*, *B. longispina*, *B. coregoni*. Всю зиму встречаются, питаются, но не размножаются хидориды и макротициды: *Chydorus sphaericus*, *Alona quadrangularis*, *Alonella nana*, *Pleuroxus elongata*, *Leydigia leydigi*, *Macrothrix hirsuticornis*, *M. laticornis*, *Hyocryptus sordidus*. В придонных пробах постоянно присутствуют копеподиты и взрослые особи *Diacyclops bicuspidatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops macruroides*, *Acanthocyclops viridis*, *Macrocyclus albidus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *M. crassus*, многочисленные гарпоктициды, единично встречаются тихоходки.

Группировку зимних видов составляют арктические и бореальные виды, населяющие арктические и субарктические водоемы Палеарктики. В водоемах севера европейской части и в северных частях центрального района они рассматриваются как ледниковые реликты озер, входящих в область трансгрессии Йольдиева моря (Рылов, 1948). В настоящее время, когда идет коренная перестройка водных систем, расселение северных видов на юг и южных на север происходит очень быстро. Образуются зоны смешения фаун различных зоогеографических провинций, возникающие в результате антропогенного воздействия. Расселение арктических видов в водохранилищах Волги (вплоть до ее дельты) связано с формированием крупных озеровидных расширений с хорошо развитым холодным гипolimнионом (Дзюбан, 1963; Косова, 1970; Волга и ее жизнь, 1978). *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*, образующие зимние генерации, входят в состав бореальных видов. Они в большинстве изучаемых водоемов дицикличны и образуют кроме зимнего летний максимум численности. Два вида дафний также относятся к бореальному комплексу — *Daphnia cristata* и *D. longiremis*. Максимум численности они образуют весной, когда к усиленному размно-

жению зимних особей присоединяется интенсивное вылупление моллюсков из эфиппиев.

D. longispina и *Bosmina longirostris* относятся к эвритермным видам. Максимум их численности наблюдается в конце весны—начале лета, однако и зимой они при обилии бактериальной пищи размножаются в больших количествах.

Краткие морфологические и экологические характеристики зимних видов приводятся ниже.

Сем. SYNCHAETIDAE

Род SYNCHAETA

S. oblonga — постоянный компонент зимнего планктона Иваньковского, Угличского, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ (Дзюбан, Урбан, 1968). По-видимому, распространена подо льдом по всем волжским водохранилищам, так как зимой встречается в дельте Волги (Косова, 1968, 1970).

S. verrucosa. Крупная форма, широко распространена в зимнем планктоне, но не образует больших скоплений. Встречена в озерах Селигер, Вселуг, Пено, в озерах Северо-Двинской водной системы. В Рыбинском водохранилище единична.

S. lakowitziana встречается зимой 1985 г. в Рыбинском водохранилище единичными экземплярами.

S. grandis. В изученных водоемах зимой немногочисленна, хотя и входит в планктонный комплекс северных озер, где преобладает ранней весной и исчезает летом (Кутикова, 1978).

S. pectinata. Встречена во всех водоемах в небольшом количестве. В Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах дает вспышку численности ранней весной, присутствует в планктоне круглогодично.

Род Polyarthra

P. dolichoptera. Размножается зимой в большом количестве в разнообразных водоемах. Распространена в Куйбышевском водохранилище (Куйбышевское водохранилище, 1983) и, видимо, по всей Волге, так как зарегистрирована А.А. Косовой (1970) в дельте реки зимой и ранней весной.

P. major. Встречается зимой единичными экземплярами в отдельных водоемах.

Сем. ASPLANCHNIDAE

Род Asplanchna

A. priodontha. Типичный представитель зимнего планктона. Встречается во многих водоемах. Высоких численности и биомассы достигает в глубоких стратифицированных озерах (Плещеево, Сиверское, Бородаевское).

A. herricki. Встречена подо льдом в виде единичных особей.

Сем. BRACHIONIDAE

Род Keratella

K. cochlearis macracantha. Специфичная зимняя форма. Имеет длинный загнутый к брюшной стороне задний шип. Сбоку серповидно изогнута. По общей форме тела похожа на *K. c. nordica* (Кутикова, 1978). Отличается от последней более тонким задним шипом. Встречена во всех исследованных водоемах. Интенсивность ее размножения изменяется по годам. Со вскрытием водоема замещается типичной формой *K. cochlearis*, которая некоторое время держится в планктоне и после замерзания водоема.

K. hiemalis. Холодолобивый stenoterm. В водоемах появляется уже подо льдом. Наибольшей численности достигает в период зимней стагнации. В период открытой воды замещается морфологически близким видом *K. quadrata*. С осени к весне постепенно сокращается численность *K. quadrata* и возрастает число *K. hiemalis*. В феврале в пробах встречается много уклоняющихся форм с укороченными задними шипами и удлинненными I и II фасетками панциря (рис. 28). Длина задних шипов, форма и величина I фасетки коррелируют. У типичных *K. hiemalis* I фасетка вытянута и сужена вверх, II фасетка квадратная.

Род Kellicottia

K. longispina. Относится к холодолобивым видам высоких широт. В обследованных водоемах встречается круглогодично. Максимум численности наблюдается ранней весной после вскрытия водоема. В Белом озере является доминирующим видом зимнего планктона.

Род Notholca

Наиболее богато представленный род в зимнем планктоне. Большинство коловраток этого рода относятся к обитателям холодных олиготрофных озер Северной Европы и оз. Байкал (Кожов, 1962).

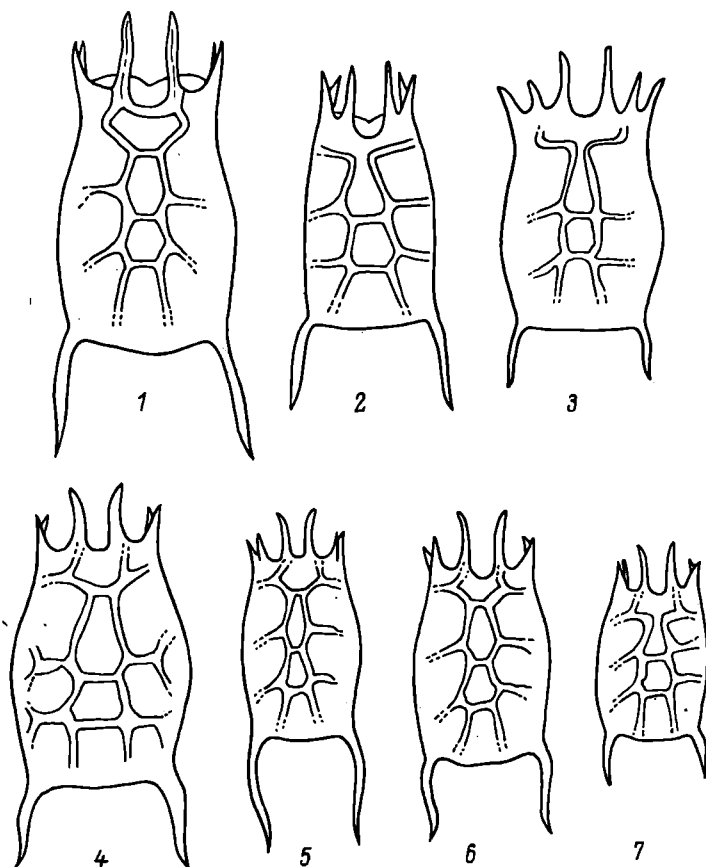


Рис. 28. Коловатки рода *Keratella* из зимнего планктона.

1 - *K. quadrata*, 2 - *K. hiemalis*, Рыбинское водохранилище;
3 - *K. hiemalis*, оз. Плещеево; 4 - *K. hiemalis*, оз. Пено;
5, 6 - *K. quadrata*, 7 - *K. hiemalis*, оз. Зауломское.

В обследованных водоемах отдельные экземпляры рода *Notholca* встречаются ранней весной в зимних водных массах, с началом цветения диатомовых водорослей исчезают. Коловатки рода *Notholca* делятся на две группы: более древнюю по своему происхождению, характеризующуюся большой изменчивостью, а также широким распространением, и относительно более позднюю по происхождению, малоизменчивую, центр видообразования которой находится в Центральной Азии (Кутикова, 1980). Из обнаруженных нами видов к первой группе относятся *N. squamula*, *N. acuminata* и *N. labis*, ко второй - *N. cinetura* и *N. cornuta*. *N. squamula* в обследованных водоемах наиболее изменчива. В Рыбинском водохра-

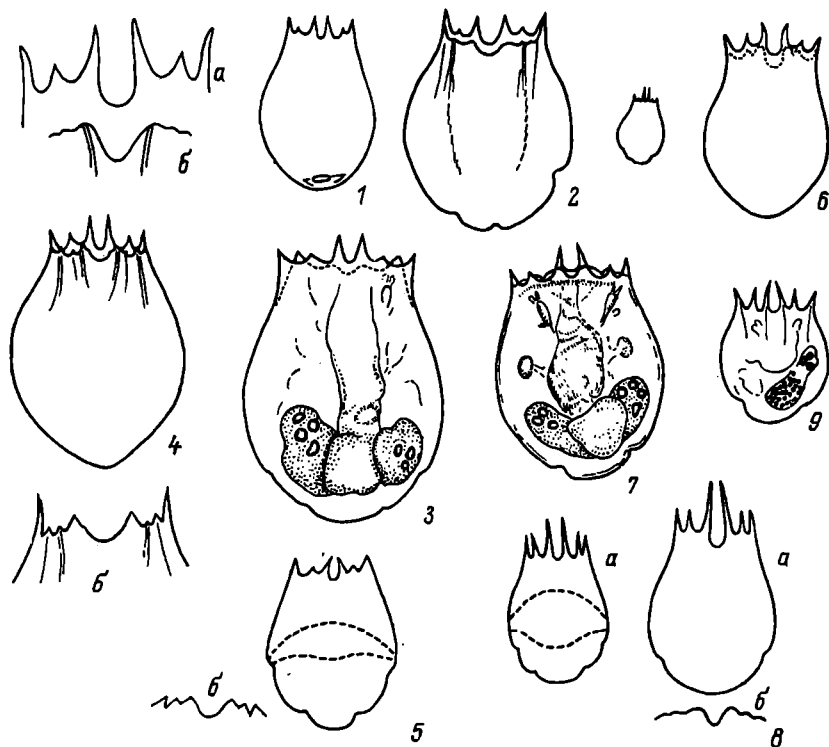


Рис. 29. Коловратки рода *Notholca*.

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* (1=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.

нилище обнаружено 4 варианта или формы этого вида: *N. squamula squamula*, *N. squamula mulleri*, *N. squamula frigida*, *N. squamula tenuispina* (рис. 29).

N. squamula squamula. Отличается от остальных форм волнистым брюшным краем с закругленными выступами и округлым очертанием нижнего края панциря. Высота зубцов спинного края и их форма у экземпляров из различных водоемов варьируют. У „белозерских“ форм срединные спинные шипы выше боковых, концы их выгнуты наружу. У форм из оз. Плещеево срединные зубцы прямые, несколько выше боковых. У экземпляров из Рыбинского водохранилища - равновысокие срединные и боковые зубцы. Размер 150-160 мкм.

Т а б л и ц а 6

Некоторые морфологические особенности форм вида *Notholca squamula* из Рыбинского водохранилища

	<i>Notholca squamula mulleri</i> (Müller)	Среднее	<i>Notholca squamula tenuispina</i>	Среднее
$\frac{h}{l}$	0.67-0.79	0.75	0.58-0.66	0.606
$\frac{d}{h}$	0.38-0.45	0.42	0.67-0.82	0.74
$\frac{l\text{ sp.}}{l}$	0.107-0.15	0.13	0.22-0.29	0.26

П р и м е ч а н и е. h — ширина панциря, мкм; l — длина панциря с шипами, мкм; d — толщина панциря, мкм; $l\text{ sp.}$ — длина средних спинных шипов, мкм.

N. squamula mulleri. Характеризуется зазубренным брюшным краем с 6 хорошо выраженными зубцами. Обнаружена в Рыбинском водохранилище.

N. squamula frigida. Встречена в оз. Плещеево и в массовом количестве зимой 1982 г. в Рыбинском водохранилище. Брюшной край волнообразно закруглен, срединная выемка менее глубокая, чем у *N. squamula squamula*. Размер 460-387 мкм.

N. squamula tenuispina. Морфологически наиболее отличается от всех описанных выше форм. Спинные шипы длинные и тонкие, срединные самые высокие, высота промежуточных и боковых варьирует, чаще промежуточные средние по высоте. У этих коловраток почти округлый панцирь, на разрезе представляющий собой сплюснутый цилиндр, тогда как остальные формы *N. squamula* имеют вид плоского лепестка.

Наиболее *N. s. tenuispina* отличается от *N. squamula mulleri* по относительной длине средних шипов и по толщине панциря (табл. 6).

N. squamula tenuispina в массовом количестве размножается в Рыбинском водохранилище, тогда как *N. s. squamula* и *N. s. mulleri* немногочисленны. Эта форма встречается также в оз. Кубенском.

Расселение форм вида *N. squamula* в отмеченных водоемах зависит от качества воды в них, в частности от цветности и минерализации. В малоцветных относительно минерализованных озерах Белом и Плещеево обнаружены „короткошипые“ формы.¹ В оз. Кубенском, полигуменном водоеме с высокой цветностью, встречается исключительно „тонкошипая“ форма. В Рыбинском водохранилище, где

¹ См. раздел „Цветность“.



N. cinetura. Малоизменчивый, широко распространенный, многочисленный вид. Достигает большой биомассы вследствие своих крупных размеров. Длина особей с задним шипом составляет 750–450 мкм, без заднего шипа 425–400 мкм. Длина шипа зависит от возраста коловраток, у молодых он короче. Длина заднего шипа у взрослых колеблется от 250 до 100 мкм. Наиболее длинные шипы у особей из озер Кубенского и Белого.

N. labis. Обнаружена в Шекснинском отроге. Характеризуется большой изменчивостью заднего отростка (рис. 30).

N. cornuta. Редкий вид. Единичные особи встречены в Рыбинском водохранилище.

N. acuminata. Была встречена в Рыбинском водохранилище зимой 1952–1953 гг. в западных участках Главного плеса (Мордухай-Болтовская, 1955). Этот вид упоминает также в своей работе Т.М. Владимирова (1978) по материалам, собранным в прибрежье водохранилища с 1956 по 1970 г. В наших многочисленных сборах по всему водоему не встречено ни одного экземпляра N. acuminata. Видимо, вид исчез.

В ранне-весеннем планктоне оз. Кубенского И.И. Николаев (1977) обнаружил 4 вида рода Notholca, в том числе N. acuminata и N. foliacea.

N. foliacea. Кроме оз. Кубенского в мае 1980 г. обнаружена также в литорали оз. Плещеево на глубине около 1 м при температуре 10 °C в количестве 7 экз./л (Столбунова, 1983).

Сем. CONOCHILIDAE

Род Conochiloides

Conochiloides natans встречается в большом количестве в феврале–апреле в глубинных слоях стратифицированных водоемов. В Рыбинском водохранилище в зимней водной массе сохраняется до середины мая, в оз. Плещеево с прогревом водной толщи мигрирует в холодный гипolimнион. Образует плотные придонные скопления с биомассой до 3 г/м³.

Сем. FILINIIDAE

Род Filinia

В зимнем планктоне встречается 2 вида этого рода.

F. maior – холодолюбивый широко распространенный вид, достигающий высокой численности. Весной мигрирует в глубь водоема.

F. longiseta в зимнем планктоне немногочисленна, но отмечены яйценосные особи.

Отр. C O P E P O D A

Сем. CYCLOPIDAE

Род Cyclops

C. kolensis относится к арктическому комплексу Палеарктики. Типичный обитатель глубоких озер Скандинавии и Кольского полуострова. В последние годы вид был обнаружен в Сибири от Северного Урала до Новосибирских островов и Камчатки (Кожов, 1962; Мазепова, 1978). Форма малоизменчивая, даже в оз. Байкал C. kolensis не имеет существенных отличий от типичной формы из озер южной Швеции (Lindberg, 1955; Кожов, 1962).

В европейской части СССР C. kolensis до 50-х гг. не был обнаружен южнее зоны тайги (Рылов, 1948). В настоящее время он широко распространен в водохранилищах Волги вплоть до ее дельты (Косова, 1970). Особи из изученных нами водоемов несколько различались размерами и плодовитостью. Самые крупные рачки пойманы в оз. Селигер. Размер половозрелой самки 1.125-1.55 мм, самца 0.9-1.25 мм.

S. strenuus и C. insignis встречаются зимой в небольших количествах в виде зрелых самцов и самок с яйцевыми мешками. Размер половозрелой самки C. insignis 2.2 мм, плодовитость около 160 яиц.

C. vicinus постоянно присутствует в зимних пробах.

Сем. DIAPTOMIDAE

Род Eudiaptomus

Eudiaptomus gracilis и Eu. graciloides встречаются зимой во всех водоемах, однако популяции рачков могут быть в различных состояниях. В оз. Плещеево зимуют взрослые особи, но размножение происходит очень слабо и значительно интенсифицируется только перед вскрытием водоема. В оз. Сиверском Eu. graciloides уже в марте активно размножается.

Отр. C L A D O C E R A

Сем. DAPHNIIIDAE

Род Daphnia

Ветвистоусые представлены в зимнем планктоне генерациями, морфологически отличными от летних. Рачки более мелкие по сравнению с весенними и летними особями. Daphnia cristata и D. longiremis имеют закругленную голову (рис. 31). Размер половозре-

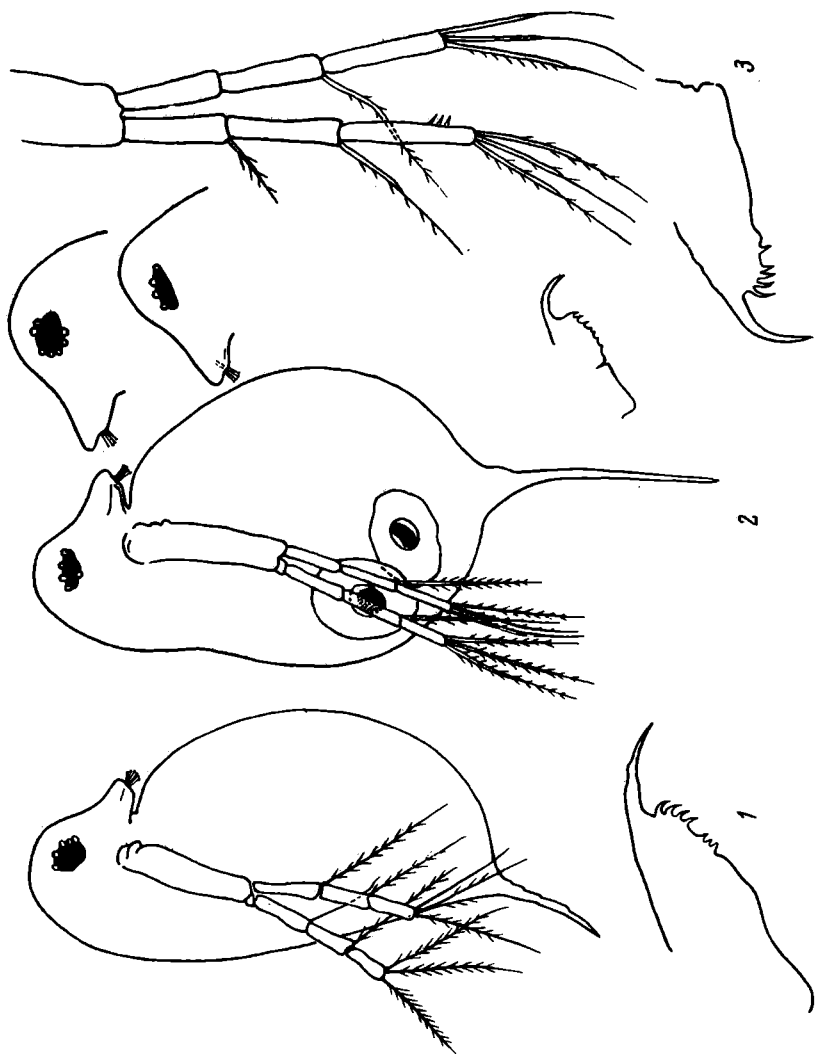


Рис. 31. Ветвистоусые зимнего планктона.

лых особей *D. longispina* 0,8–1,55 мм, *D. cristata* 0,8–1,25 мм, *D. longiremis* 0,8–1,2 мм.

Индекс головы ($\frac{l \text{ тела}}{h \text{ головы}}$) у зимних особей *D. longispina* колеблется от 4,15 до 5,3, в среднем 4,65, тогда как у особей, вышедших из зимнего яйца, величина индекса 2,8, а у летних форм 1,8–2,16.

Сем. BOSMINIDAE

Род Bosmina

Bosmina longirostris представлена зимой типичной формой. Антенны с 11–12 нарезками, мукро короткий, направленный назад. Размер половозрелых яйценосных особей 0,4–0,5 мм.

Таким образом, среди перечисленных выше видов половина (18) встречается только в холодное время года, а половина имеет еще и летние генерации. Наиболее богаты зимними видами коловратки и среди них группа *Notholca*, ни один вид из которых не образует летних генераций. Среди ракообразных, наоборот, большинство форм встречается круглогодично и только 2 вида (*C. kolensis* и *C. strenuus*) находятся летом в покоящемся состоянии.

Богатство видового состава зимнего зоопланктона зависит главным образом от морфометрии водоема. Глубокие стратифицированные озера гипотермического класса имеют более богатый и многочисленный зоопланктон по сравнению с мелководными (табл. 7). Количество зимних видов в водоемах различного типа колеблется в меньших пределах, чем число круглогодичных форм, образующих зимние генерации. В мелководных озерах и поливах водохранилищ с глубиной 1–3 м последних форм мало. Это связано с большими потерями тепла водой и грунтом перед ледоставом, однообразием условий обитания зимой, отсутствием стратификации летом.

В глубоких стратифицированных озерах складываются лучшие условия как для зимних видов (миграции их весной в холодный гипolimнион), так и для зимних генераций круглогодичных. Последние зимой обитают в глубинных слоях, где находят благоприятные условия для питания и размножения. Соотношение этих двух группировок уменьшается по мере увеличения глубины водоема и изменения его гидрологической характеристики. В метегипотермических озерах процент зимних видов в зимнем сообществе ниже. Подобная зависимость – относительная бедность видового состава зоопланктона мелководных озер по сравнению с глубокими стратифицированными отмечена для полярных водоемов Кольского полуострова и Северного Урала (Макарьева, 1974; Вехов, 1983).

Т а б л и ц а 7

Количество видов отдельных групп зоопланктона в водоемах различного типа

Тип водоема	Водоем	Зимние виды	Зимние генерации круглогодичных видов	Сумма видов зимнего сообщества $a+b+v$	Отношение зимних видов к видовому составу зимнего зоопланктона	Зимующие виды
Эпитермический	Оз. Селигер	6	2	8	75	2
	Весецкий плес					
	Оз. Выдогош, мелководья	4	2	6	66	0
Метаэпитермический	Оз. Неро	2	0	2	100	1
	Оз. Кубенское	6	2	8	75	1
	Рыбинское водохранилище, поливы в Центральном плесе	6	2	8	75	3
	Оз. Пено	5	7	12	42	0
	Оз. Белое	7	7	14	50	4
Метагипотермический	Оз. Вселуг	7	8	15	46	2
	Оз. Зауломское	8	5	13	61	1
	Оз. Выдогош	6	8	14	43	1
	Оз. Плещеево	7	8	15	46	3
	Оз. Сиверское	6	11	17	35	2
	Оз. Бородаевское	8	7	15	53	0
	Р. Молога, излучина	14	14	28	50	15

П р о с т е й ш и е

Среди инфузорий в зимний период развиваются эвритермные и эфемерные формы. Во всех исследованных водоемах в небольших количествах встречаются эвритермные виды: *Tintinnidium fluviale*, *Tintinnopsis cylindrata*, *Codonella cratera*.

Массового развития обычно достигает подо льдом эфемер *Martia pelagica*, которая ежегодно встречается в районе русла Мологи с начала февраля. Наиболее многочисленны эти инфузории на правобережной пойме (глубина 2 м) при температуре 0,3 °С, а не в самом русле. Н.В. Мамаева (1979) в этом же районе наблюдала вспышку размножения *M. pelagica* при температуре 0 °С, когда численность простейших достигала 1 млн.экз./л. Вид харак-

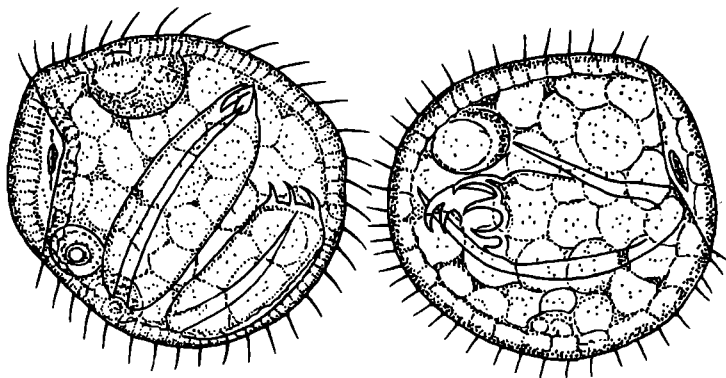


Рис. 32. *Bursella spumosa* с захваченными *Keratella cochlearis macracantha*, оз. Плещеево, март 1980 г.

терен для планктонного комплекса оз. Байкал. Массовое развитие его в Рыбинском водохранилище связано с благоприятными условиями среды в зимнее время и обилием пищи (водоросли-криptomonаты и мелкие инфузории). Совместно с *M. pelagica* обычно встречается *Bursella spumosa*. Наиболее часто этот вид отмечается в марте-апреле. Максимум его численности в Рыбинском водохранилище наблюдается после вскрытия водоема (Мамаева, 1979). Крупные *B. spumosa* были обнаружены нами в оз. Плещеево на станциях с глубиной от 2,5 до 15 м. Численность инфузorios в районе с глубиной 10 м у дна составляла 3,6 тыс. экз./м³. Эти крупные (до 300 мкм) хищные инфузории поедают не только беспанцирных коловраток, но и *Keratella cochlearis macracantha*, имеющую длинный задний шип. Количество простейших с заглоченной добычей по встречаемости составляло около 80%. В одной особи хищника наблюдалось до 3 панцирей коловраток (рис. 32). Воздействие бурселл на популяцию *K.c.macracantha* сравнимо с воздействием на эту популяцию *Asplanchna priodonta*, численность которой на тех же станциях была 1,5-2 тыс. экз./м³. Количество питающихся особей составляло 50%, а число заглоченных керателл в среднем 2 шт., но достигало и 5. Численность всех мирных коловраток по этим же пробам равнялась 35 тыс. экз./м³, из них керателл 33 тыс. экз./м³. При обследовании оз. Плещеево в марте 1982 г. *Bursella spumosa* встречалась в небольших количествах, значительно меньше в этом году было и мирных фильтраторов.

Постоянным, наиболее многочисленным, хорошо изученным видом зимнего планктона является крупный колониальный жгутиконосец *Sphaeroeca volvox*. Размер колоний достигает 120-260 мкм. Это исключительно холодолюбивая форма, встречается только поздней осенью и зимой.

В Рыбинском водохранилище в русле Мологи максимум численности вида (200 колоний/л) наблюдается обычно в феврале-марте, в это время биомасса простейших достигает 0,1 г/м³ и более (Карпов, Жгарев, 1981). Вертикальное распределение колоний жгутиконосцев, коловраток и бактерий в общих чертах совпадает. На-

Таблица 8

Распределение *Sphaeroeca volvox* в водоемах различного типа

Тип водоема	Озеро	Максимальная глубина, м	Уровень трофии зимой	Цветность, град.	Бактерии, млн. кл./мл	<i>Sphaeroeca volvox</i> , колоний/л
Эпитермический	Выдогош, мелководья	4	Евтрофный	30	1,05	40
	Селигер, Весецкий плес	2	"	40	2,2	170
Метаэпитермический	Белое	5	Олиготрофный	25	0,36	80
	Вселуг	6	Мезотрофный	25	0,64	63
	Пено	3,5	Тот же	40	0,57	45
	Кубенское	2,5	"	80	1,32	450
Метагипотермический	Бородаевское	20	Олиготрофный	30	0,9	0
	Плещеево	22	Тот же	10	0,74	0
	Сиверское	19	"	23	0,91	10
	Зауломское	6	Мезотрофный	30	1	80
	Кибичское	15	Тот же	30		
	Выдогош	10	Евтрофный	40	1,06	172

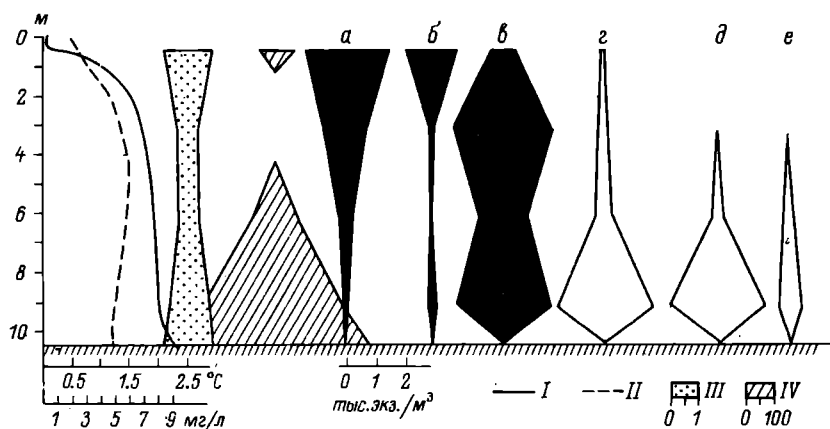


Рис. 33. Вертикальное распределение температуры, кислорода, бактерий и зоопланктона в оз. Выдогош.

а - *Synchaeta*; б - *Polyarthra*; в - *Keratella*; г - *Daphnia*; д - *Bosmina*; е - *Eudiaptomus*. I - температура; II - кислород; III - бактерии, млн. кл./мл; IV - *Sphaeroeca volvox*, колонии/л.

меньшее количество колоний жгутиконосца обнаружено в горизонтах, где концентрируются копепоиды *Cyclops kolensis*.

В дальнейшем *Sphaeroeca volvox* была обнаружена во всех исследованных водоемах, за исключением оз. Плещеево. Наиболее многочислен вид в стабильных условиях при отсутствии проточности, большом количестве бактерий, наличии органических остатков в донных отложениях. В период исследований на верхневолжских озерах простейшие были наиболее многочисленны (340 колоний/л) в Весецком плесе оз. Селигер, где численность бактерий составляла 2.1–2.8 млн. кл./мл. В озерах Пено и Вселуг *S. volvox* на некоторых станциях обнаружена в небольшом количестве (табл. 8).

В Ивановском и Угличском водохранилищах (ст. Калязин, Коново, Городня) жгутиконосец был малочислен, около 20 колоний, но количество бактерий здесь относительно велико (1.2–1.74 млн. кл./мл). Это связано со значительной проточностью этих участков (до 20–25 см/с), взмучиванием детрита совместно с бактериями. В то же время течение отрицательно влияет на простейших. На глубоких, лишенных проточности участках Ивановского водохранилища (котловина оз. Выдогощ), где наблюдалась стратификация и интенсивные микробиологические процессы, зоопланктон, в том числе *S. volvox*, присутствовал в большом количестве. В поверхностном и металимниальном горизонтах наблюдалась повышенная численность бактерий, здесь же отмечены скопления *S. volvox*, коловраток, дафний, босмин (рис. 33).

В глубоких (22–24 м) стратифицированных озерах (Плещеево, Бородаевское) с высокими прозрачностью и минерализацией, низкой цветностью, небольшим количеством бактерий и чертами олиготрофии жгутиконосцы, как правило, отсутствуют. В оз. Сиверском они обнаружены в небольшом количестве в прибрежье с глубиной 3–4 м.

В менее глубоких мезотрофных озерах (глубина 3–6 м, Белое, Вселуг, Пено) при численности бактерий около 0.4–0.6 млн. кл./мл *S. volvox* встречена в количестве 100–20 колоний/л.

В мелководных озерах эпитермического типа с выраженными чертами евтрофирования, повышенной цветностью (40–80°), значительных даже в зимний период количествах бактерий численность простейших достигает 760 колоний/л (оз. Кубенское) и 340 колоний (оз. Селигер). Судя по всем собранным данным, в исследованных водоемах, кроме речных участков, количество *S. volvox* находится в прямой связи с численностью бактерий, а также с цветностью, отражающей присутствие органических веществ растительного происхождения (табл. 8). Известно, что максимальные количества простейших (до 19.5 тыс. колоний/л) были обнаружены в мелких евтрофных прудах с большим количеством растительных остатков и высокой цветностью воды (Карпов, Жгарев, 1981).

При относительной бедности фауны простейших зимой массовое развитие *S. volvox* играет существенную роль в утилизации микрофлоры и растворимой органики. В свою очередь жгутиконосцы потребляются хищными простейшими, коловратками, циклопами и крупными дафниями.

ВРЕМЕННЫЕ И ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ЗИМНИХ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ И БИОЦЕНОЗОВДинамика развития зоопланктона
и его отдельных видов

В период осеннего перемешивания создаются неблагоприятные условия в толще воды: резко снижается температура, возрастают мутность и цветность, усиливается механическое воздействие волнения.

После замерзания водоема основные параметры среды коренным образом меняются: прекращаются ветровое перемешивание и поступление атмосферных осадков как через поверхность воды, так и с площади водосбора, оседает взвесь, снижается количество бактерий, начинается распространение тепла от грунта, увеличивается минерализация и т.д. Водоем по качеству среды переходит в другой класс. Появляются зимние стенобионтные, олигосапробные виды.

Динамика развития зимнего зоопланктона подробно изучалась на одной станции (русло Мологи у с. Бор-Дорки) Рыбинского водохранилища в течение 1978–1983 гг. Проследить появление первых особей зимних видов в связи с ненадежностью первого льда затруднительно. Самый ранний срок начала наблюдений – 14 декабря 1978 г., самый поздний – 11 февраля 1981 г.

После образования льда из покоящихся яиц вылупляются только зимние виды коловраток, а также некоторые ветвистоусые, которые достигают высокой численности путем активного размножения. Количество остальных коловраток возрастает вследствие увеличения интенсивности размножения особей, оставшихся от периода открытой воды. Часть летней популяции диаптомид, состоящая из копеподитов и взрослых особей, остается в зиму и с февраля начинает активно копулировать и размножаться. Копеподиты *Cyclops kolensis* после становления льда всплывают в толщу воды. С начала зимы среди них имеется небольшое количество (около 10%) половозрелых особей. Однако общее увеличение численности циклопов зимой за счет размножения незначительно. Уплотнение рачков в придонных горизонтах глубоких участков происходит как за счет постепенного всплывания копеподитов из наилка, так и путем медленного переноса их с мелководий в котловины плотностными течениями по профилю дна по мере прогрева придонных слоев. Этот процесс подробно рассмотрен в главе V.

Интенсивное размножение коловраток начинается в феврале. В течение зимы, как правило, отмечается один короткий период их особенно высокой численности. Сроки возникновения максимумов в отдельные годы не совпадают: наиболее ранние были в 1980

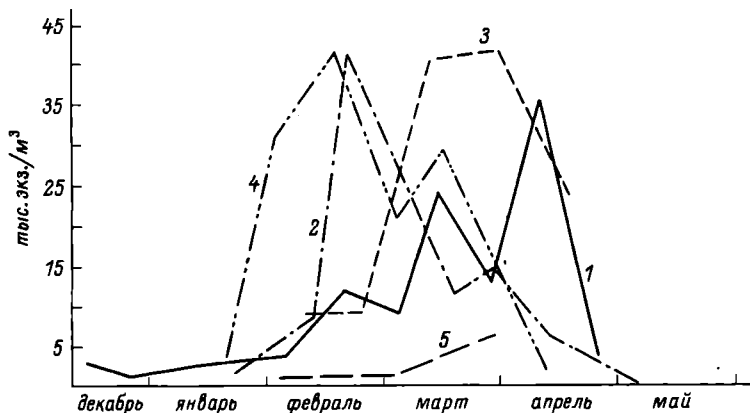


Рис. 34. Динамика численности Rotatoria в русле Мологи в Главном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Бор-Дорки) в разные годы.

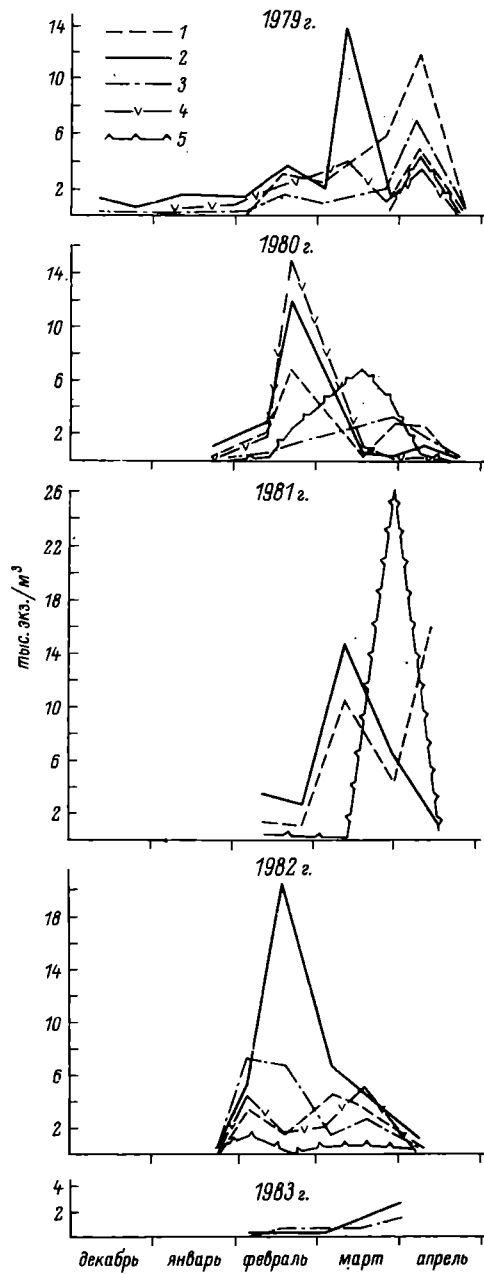
1 - 1979 г.; 2 - 1980 г.; 3 - 1981 г.; 4 - 1982 г.; 5 - 1983 г.

и 1982 гг., в феврале, наиболее поздний в 1979 г., в апреле. В 1981 г. прослеживался длительный, почти двухмесячный период интенсивного развития Rotatoria (рис. 34).

Максимальные величины численности коловраток в 1979-1982 гг. были почти на одном уровне. Все эти годы их среднее количество за зимний сезон было не ниже 10,5 тыс. экз./м³. 1983 г. характеризовался очень слабым развитием зоопланктона, и в частности коловраток (2,4 тыс. экз./м³). Это явление хорошо согласуется с температурными условиями в течение 1979-1983 гг., особенно слабым прогревом водохранилища зимой 1983 г. (рис. 7, 8; табл. 1).

Наиболее высокие пики на кривых динамики коловраток образуются обычно за счет вспышки развития 1-2 видов. Так, в 1979 г. первый пик, в марте, был обусловлен высокой численностью *Synchaeta oblonga*, второй, в апреле, интенсивным размножением *Keratella hiemalis* и *K. cochlearis macranantha* (рис. 35). В 1980 г. первый большой пик возник вследствие массового появления 2 видов: *Polyarthra dolichoptera* и *Synchaeta oblonga*, второй небольшой, в конце марта, связан с высокой численностью только *Conochiloides natans*. В 1981 г. большое количество коловраток, наблюдавшееся в течение 20 сут, было обусловлено массовым размножением сменяющих друг друга видов: *Synchaeta oblonga*, *Keratella hiemalis* и *Conochiloides natans*.

Периоды интенсивного размножения отдельных видов коловраток в разные годы различались по продолжительности. Однако можно выделить две группы видов - зимние, наиболее интенсивное размножение которых происходит в феврале-начале марта, и весенние, до-



минирующие в планктоне в конце периода ледостава, в конце марта-апреле. К первой группе относятся *Synchaeta oblonga* и *Polyarthra dolichoptera*, ко второй - *Keratella cochlearis macracantha*, *K. hiemalis* и *Conochiloides natans* (рис. 35). Самый длительный период высокой численности в планктоне наблюдается у *Notholca squamula tenuispina* с середины февраля до середины апреля (рис. 36).

Ежегодно в зимнем планктоне в большом количестве встречаются коловратки *Synchaeta oblonga*, *Keratella cochlearis macracantha*, *K. hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*.

Для *Conochiloides natans* характерны короткие периоды интенсивного размножения. В это время коловратки строго фиксируются в определенных узких горизонтах воды; их численность в разные годы может меняться в 10-20 раз (рис. 36).

Notholca squamula tenuispina и *N. cinetura* встречаются в планктоне каждую зиму, однако среднегодовые данные по количеству первого вида колеблются от 0.2 в 1979 г. до 3.5 и 30 тыс. экз./м³ на отдельных участках в 1980 г.

Численность *Eudiaptomus gracilis* в течение зимнего периода подвержена большим колебаниям. Обычно в начале зимы количество рачков снижается, во второй половине возрастает. В декабре популяция представлена особями летней генерации. В течение января-февраля происходит полное отмирание половозрелых особей. Одновременно созревают и начинают активно размножаться рачки зимней генерации. В популяции появляются яйценосные самки, особи с прикрепленными сперматофорами, копеподиты различных возрастов. В периоды максимальной численности соотношение полов приблизительно одинаково. В апреле популяция достигает максимальной численности (рис. 37).

За годы исследований количество диаптомид находилось в обратной зависимости от численности *Cyclops kolensis*. В годы с максимальной численностью *C. kolensis* (1980 г.) диаптомусов почти не остается в зимнем планктоне. Выедание циклопами диаптомусов наблюдается зимой в оз. Севан (Мешкова, 1951).

Средняя численность зимней генерации ветвистоусых, рассчитанная для всей толщи воды, обычно невелика. Виды сосредоточены в очень тонком металимниальном слое, где в период максимального размножения (начало апреля) достигают плотности 36 тыс. экз./м³. Кривая зимней динамики *Cladocera* имеет один максимум, который отмечается в разные сроки: в 1979 г. в конце апреля, в 1980 г. в середине февраля, в 1981 г. в конце марта-апреле.

Рис. 35. Динамика численности отдельных видов коловраток на ст. Бор-Дорки.

1 - *Keratella hiemalis*; 2 - *Synchaeta oblonga*; 3 - *Keratella cochlearis macracantha*; 4 - *Polyarthra dolichoptera*; 5 - *Conochiloides natans*.

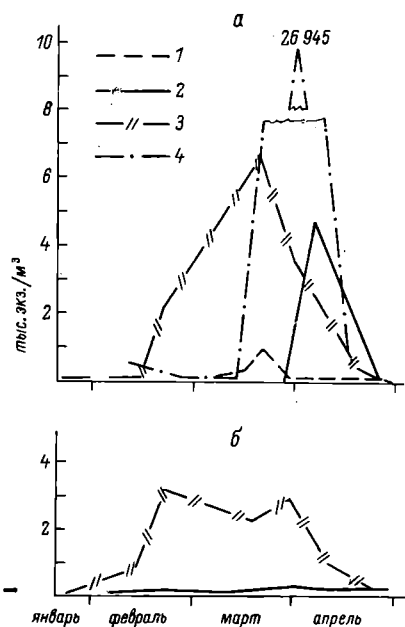


Рис. 36. Сезонная динамика численности *Conochiloides natans* (а) и *Notholca squamula tenuispina* (б) в русле р. Мологи (ст. Бор-Дорки) в разные годы.

1 - 1978 г.; 2 - 1979 г.;
3 - 1980 г.; 4 - 1981 г.

Количество ветвистоусых зимой меньше, чем других групп. Однако в некоторые годы наблюдались вспышки численности дафний и босмин. В 1981 г. *Daphnia longispina* и *D. cristata* образовали плотное скопление в металимнионе. Подъем численности рачков совпал с увеличением плодовитости особей и появлением большого количества молоди (12-15%) (рис. 38).

Характер сезонной динамики зоопланктона и общий количественный уровень его развития определяются условиями среды в течение подледного периода. Зимой наиболее интенсивно размножаются коловратки и ветвистоусые. В течение 1978-1982 гг. максимальная численность *Rotatoria* изменялась мало, от 35 до 42 тыс. экз./м³ (см. рис. 34). Это определялось относительно сходными экологическими условиями указанных лет: значительным подледным прогревом, активными микробиологическими процессами (см. рис. 7, 8). Изотерма 1° располагалась в среднем горизонте, придонные температуры достигали 1.9-3 °С. Значительное потребление кислорода в эти годы свидетельствует об интенсивной деятельности бacte-

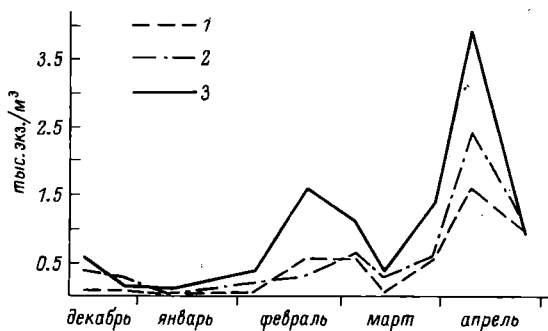


Рис. 37. Динамика численности *Eudiaptomus gracilis* в 1979 г. на ст. Бор-Дорки.

1 - самцы; 2 - самки; 3 - копепоидиты.

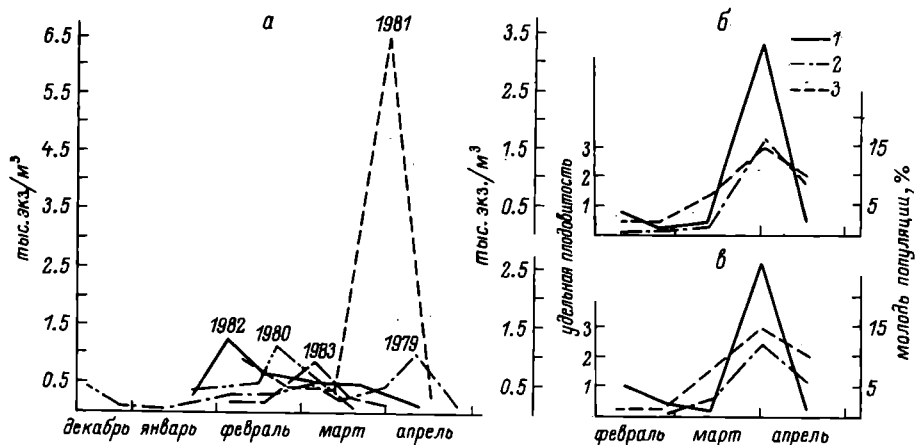


Рис. 38. Сезонная динамика численности Cladocera (а) и доминирующих видов: *Daphnia cristata* (б) и *D. longispina* (в) на ст. Бор-Дорки.

1 - общая численность; 2 - молодь; 3 - плодовитость.

рий (см. табл. 2). Наибольшее бактериальное потребление O_2 происходило в зимние периоды 1980 и 1981 гг., когда отмечались особенно интенсивное размножение тонких фильтраторов - коловраток и ветвистоусых - и общие высокие биомассы всего зоопланктона (см. табл. 19).

Зима 1983 г. была экстремальной по продолжительности периода ледообразования (27 сут), в результате чего произошла значительная потеря тепла грунтами. Водная толща в течение зимы получила так мало тепла, что изотерма 1° располагалась над самым дном. Бактериальные процессы шли слабо, перед разрушением льда количество кислорода у дна не падало ниже 4 мг/л. Этот год характеризовался необычайно низким уровнем развития зоопланктона. Количество коловраток было почти на порядок ниже, чем в 1979-1982 гг., и достигло всего 5.7 тыс. экз./м³. Низкой численностью характеризовались и остальные группы (рис. 34, 38; табл. 19).

Вертикальное распределение и перемещение зоопланктона в толще воды

После становления льда в водоеме наблюдаются лишь стоковые течения. На участках, где они прослеживаются, стратификация выражена слабо, а при скоростях более 0.2 м/с вообще отсутствует.

В русле Волги в пределах Ивановского и Угличского водохранилищ и Волжского плеса Рыбинского водохранилища (район с. Коприно), где течения зимой колеблются от 0,15 до 0,25 м/с (Бурторин, Литвинов, 1963), температура, за исключением слоя над грунтом, составляет 0–0,1 °С. У самого дна небольшое повышение температуры до 0,3–0,4 °С и снижение содержания кислорода на 1–2 мг/л связаны с затуханием здесь течения. Зоопланктон в таких участках беден.

В затопленном русле Мологи, вблизи бывшего устья, скорости течения ниже, чем в русле Волги у с. Коприно – 0,12–0,05 м/с. Однако и здесь небольшое повышение температуры до 0,5 °С наблюдается только у самого дна, зоопланктон малочислен и не образует скоплений.

В русле Шексны у бывшего с. Городок, где скорости течения зимой снижаются до 0,06–0,03 м/с, холодный изотермический слой (0–0,1 °С) простирается только до глубины 3 м, а у дна температура поднимается до 1 °С. Кислородный режим благодаря водообмену благоприятен (даже в 1980 г. содержание кислорода у дна не падало ниже 3,5 мг/л). В толще воды увеличивается количество зоопланктона, образуются небольшие придонные скопления циклопов (рис. 39).

Кроме проточности на образование скоплений зоопланктона оказывают влияние глубина и характер грунта. Открытые песчаные мелководья озер и водохранилищ, где температура всю зиму близка нулю, отличаются почти полным отсутствием организмов в толще воды.

Затопленные мелководья водохранилищ и мелководные озера, несмотря на небольшие глубины (1–3 м), зимой обладают вертикальной неоднородностью среды. Она выражается в значительном прогреве придонного слоя, снижении содержания кислорода у дна, в большой численности микроорганизмов и зоопланктона. Это определяется высокой теплоемкостью ила, богатого органическими остатками, а также продолжающимися зимой бактериальными процессами минерализации. Такие условия наблюдаются в Весецком плесе оз. Селигер, на мелководьях озер Пено, Вселуг, Неро, Кубенское. В Весецком плесе оз. Селигер при значительном падении содержания кислорода коловратки сосредоточиваются в узком подледном слое, толщиной около 0,25 м. Циклопы встречаются во всей толще воды, но основная масса их держится над илом, где содержание кислорода менее 2 мг/л и температура более 2 °С. Аналогично распределен зоопланктон зимой в Кубенском озере (рис. 40, б). На сходных по глубине, но с более минерализованными грунтами участках озер Пено, Вселуг, Белого, поливах Центрального плеса Рыбинского водохранилища зоопланктон беднее: коловратки малочисленны, расселены по всей вертикали и только циклопы образуют придонные скопления. Плотность этих скоплений возрастает по мере увеличения глубины участка (рис. 39, 40).

В глубоких лишенных проточности участках водохранилищ и озерах метегипотермического типа неоднородность вертикального раз-

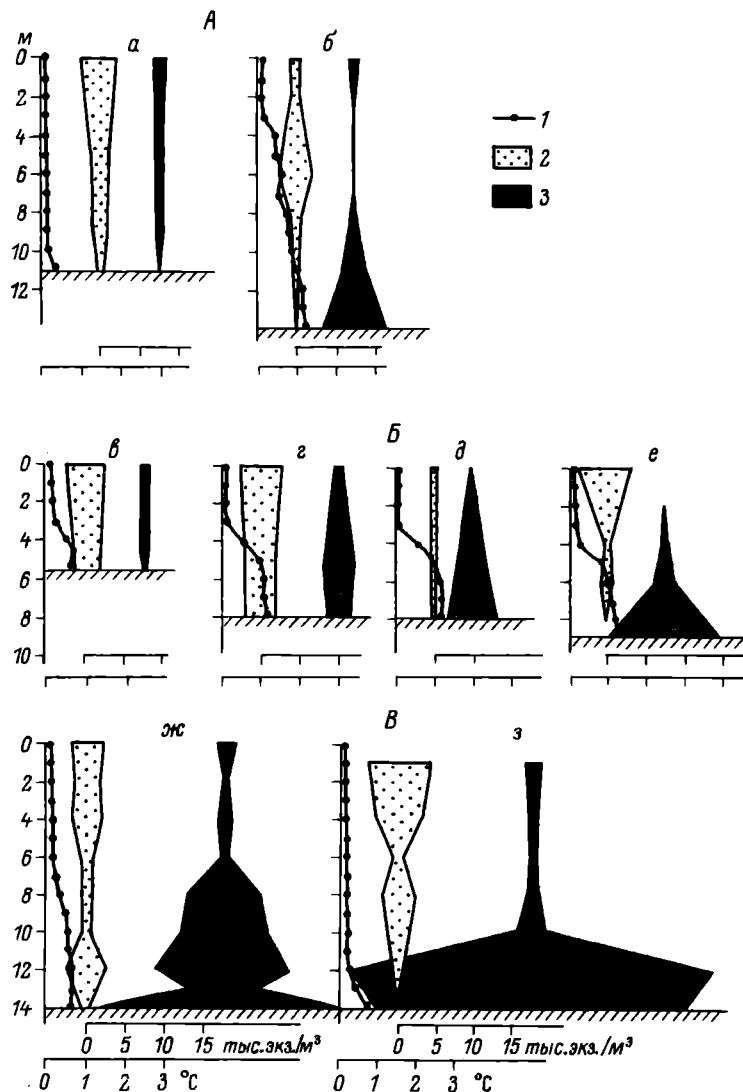


Рис. 39. Вертикальное распределение основных групп зоопланктона зимой в различных участках Рыбинского водохранилища: проточных (А), поливах Главного плеса (Б) и котловине затопленного оз. Кибицкое (В).

1 - температура, $^{\circ}\text{C}$; 2 - коловратки; 3 - ракообразные. Станции: а - р. Молога; б - с. Городок; в - г. Измайлово; г - с. Средний Двор; д - с. Наволок; е - с. Горькая Соль; ж-з - оз. Кибицкое (март, апрель).

мешения зоопланктона зимой предопределена устойчивой слоистостью водной толщи. В период открытой воды наблюдаемое стабильное состояние эвлимниона кратковременно, поскольку сильное ветровое перемешивание охватывает уже слой скачка и верхние части полимниона. В подледный период слоистость водной толщи формируется в начале зимы. Затем по мере распространения тепла, изменения газового режима, размножения бактерий, нарастания численности коловраток и переноса гидобионтов плотностными течениями стратификация усложняется и становится стабильной.

Весной при поступлении под лед талых вод происходит разрывшие поверхности части эвмниона биомассы. После вскрытия водоема и при начинавшемся ветровом перемешивании придонные скопления их сохраняются еще некоторое время в наиболее глубоких участках.

В марте, в период наибольшей стратификации и стабильности водной среды над котловинами озер Пleshеево, Сиверское и Бородавское (глубина более 20 м) населена вся толща воды. Отдельные виды распространяются в обычных для них горизонтах. Колонии *Cylops kolensis* всегда сосредоточены у дна. В оз. Бородавском они держатся у самого грунта, в оз. Пleshеево в придонном шестиметровом горизонте, в Сиверском на глубине 13,5-15,5 м, более чем в 5 м над илом. Это зависит от кислородного режима: равномерного и высокого содержания кислорода в оз. Бородавском, заморов глубже 16 м в оз. Сиверском и глубже 22 м в оз. Пleshеево (рис. 41, 42). Такое распределение пиклопов, связанное с разнотипом эвмниона, наблюдалось и в других водоемах (Kozmishki, 1936; Bismark, 1959).

Ветвистосые - босминиды и дафнии - встречаются только в мезоталимнионе, где численность бактерий и ретерофитных водорослей повышена. В оз. Пleshеево дафнии (*Daphnia longispina* и *D. cristata*) образуют скопления в горизонте 18 м, в оз. Сиверском на глубине 16-18 м, в оз. Бородавском в придонном шестиметровом слое (рис. 43, 44).

Диатомиды (*Eudaptomus graciloides*) в оз. Пleshеево заселяют практически всю толщу воды, хотя основная их масса держится выше термоклина, в изотермическом слое (с 2 по 11 м при температуре 0,7-1,1 °C) (рис. 41, 43). Занимаящая позиция состоит из взрослых, но не размножающихся особей, образование ипидиоты начинается после вскрытия водоема. В озерах Сиверском и Бородавском в популяции *E. gracilis* преобладают ювенильные особи и молодая всех возрастов. Это - функционизирующие эвмниоты неперидии. Они образуют метаминеральные и придонные скопления и занимают те же горизонты, в которых наблюдается активное размножение других эвмниотических видов.

Колонии, борто преобладающие в оз. Пleshеево, распределены по вертикали неравномерно. Почти всю толщу воды заселяет *Keratella cochlearis* *macrasteria*, численность которой снижается только в горизонте 12-19 м, где встречается *Asplanchna priodonta*. *E. macrasteria* образует только придонные скопления.

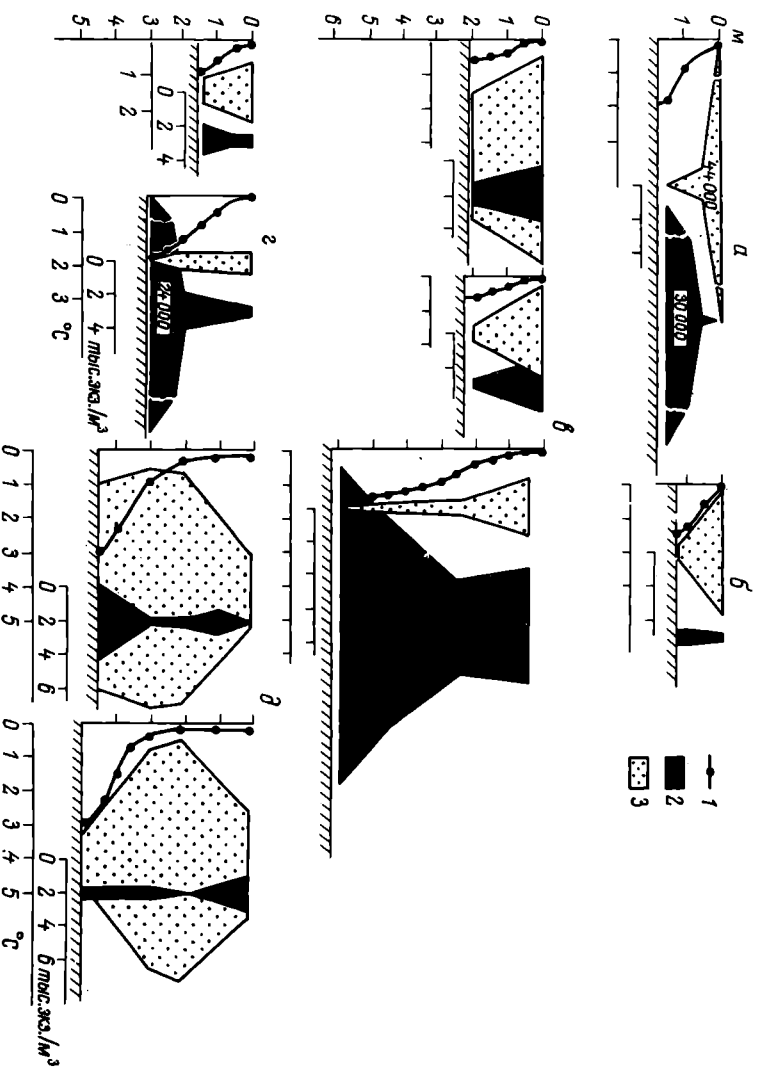


Рис. 40. Вертикальное распределение зоопланктона в мелководных озерах Селитер (Веселцкий плес) (а), Куйбенском (б), Веселуг (в), Пено (г) и Белом (д).

Остальные обозначения, те же, что на рис. 39.

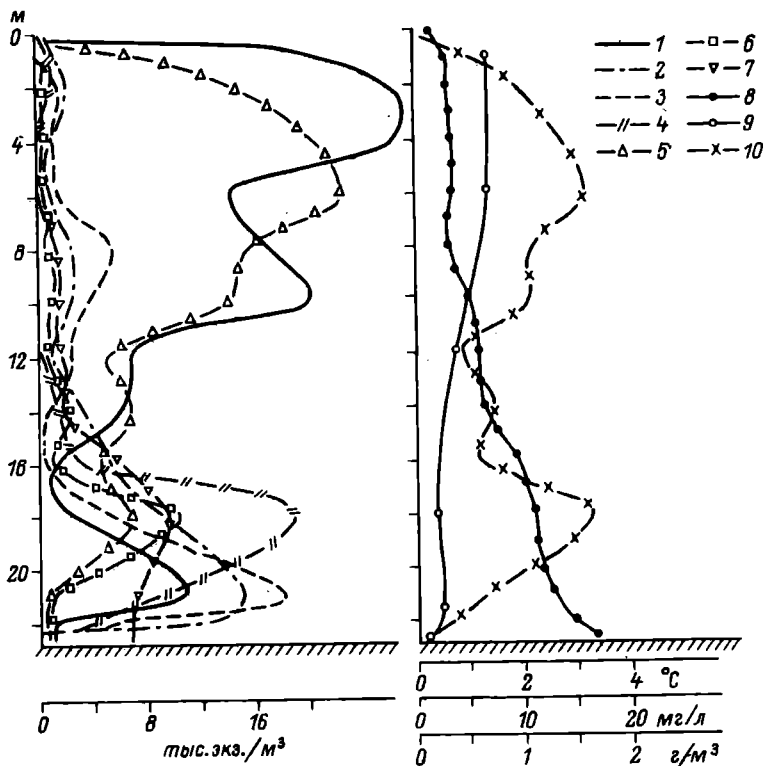


Рис. 41. Вертикальное распределение температуры, кислорода и отдельных видов зоопланктона в котловине оз. Плещеево в марте 1980 г.

1 - *Keratella cochlearis macracantha*; 2 - *Asplanchna priodonta*; 3 - *Filinia major*; 4 - *Conochiloides natans*; 5 - *Eudiaptomus graciloides*; 6 - *Daphnia longispina* и *D. cristata*; 7 - *Cyclops kolensis*; 8 - температура; 9 - кислород, мг/л; 10 - суммарная биомасса, г/м³.

На глубине 18 м был обнаружен плотный слой *Conochiloides natans* - придонного вида.

На участках озер с меньшей глубиной (16-10 м) вертикальное распределение зоопланктона в общих чертах не изменялось, но общее его количество снижалось. Придонные скопления образовывали только копепоидиты *Cyclops kolensis*. В оз. Плещеево в толще воды на таких участках массовыми формами являлись лишь керателла и диаптомус (рис. 43).

В аналогичных по глубине участках водохранилищ (затопленное оз. Выдогош, излучина Мологи) более разнообразный и многочис-

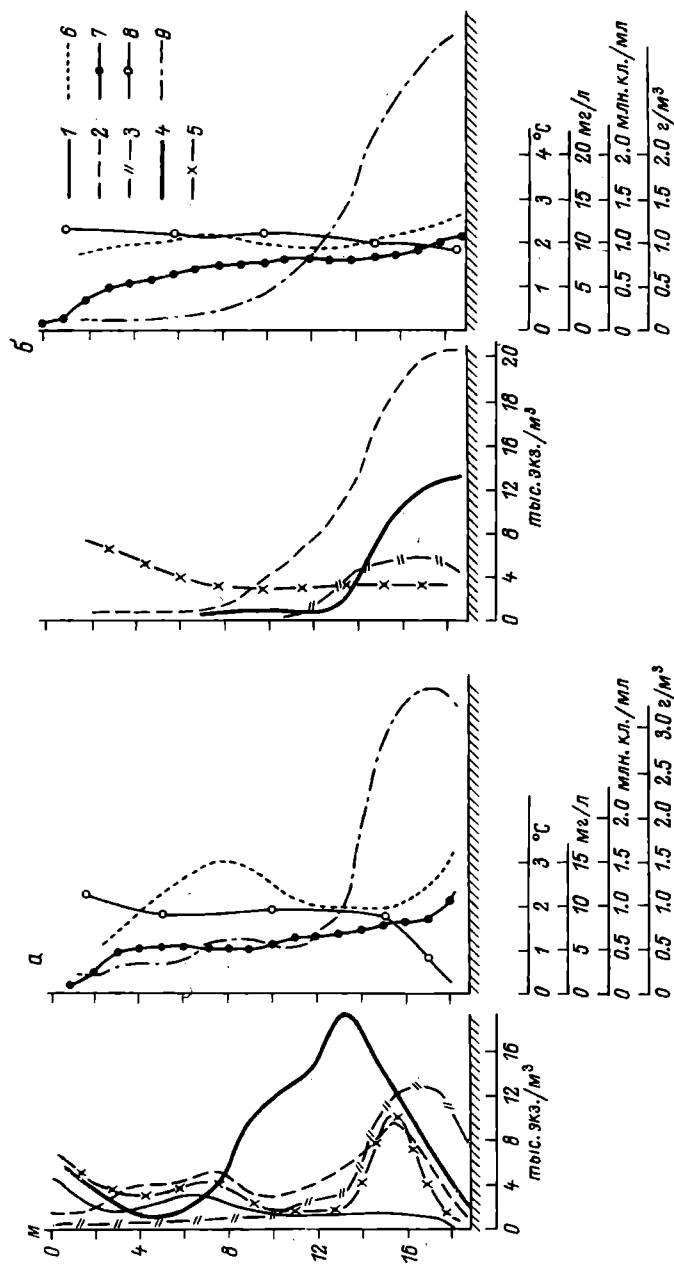


Рис. 42. Вертикальное распределение температуры, кислорода, бактерий и отдельных видов зоопланктона в озерах Сиверском (а) и Бородавском (б).

1 - *Keratella cochlearis macracantha*; 2 - *Eudiatomus graciloides*; 3 - *Daphnia longispina* и *D. cristata*; 4 - *Cyclops kolepsis*; 5 - науплии; 6 - бактерии; 7 - температура; 8 - кислород; 9 - суммарная биомасса.

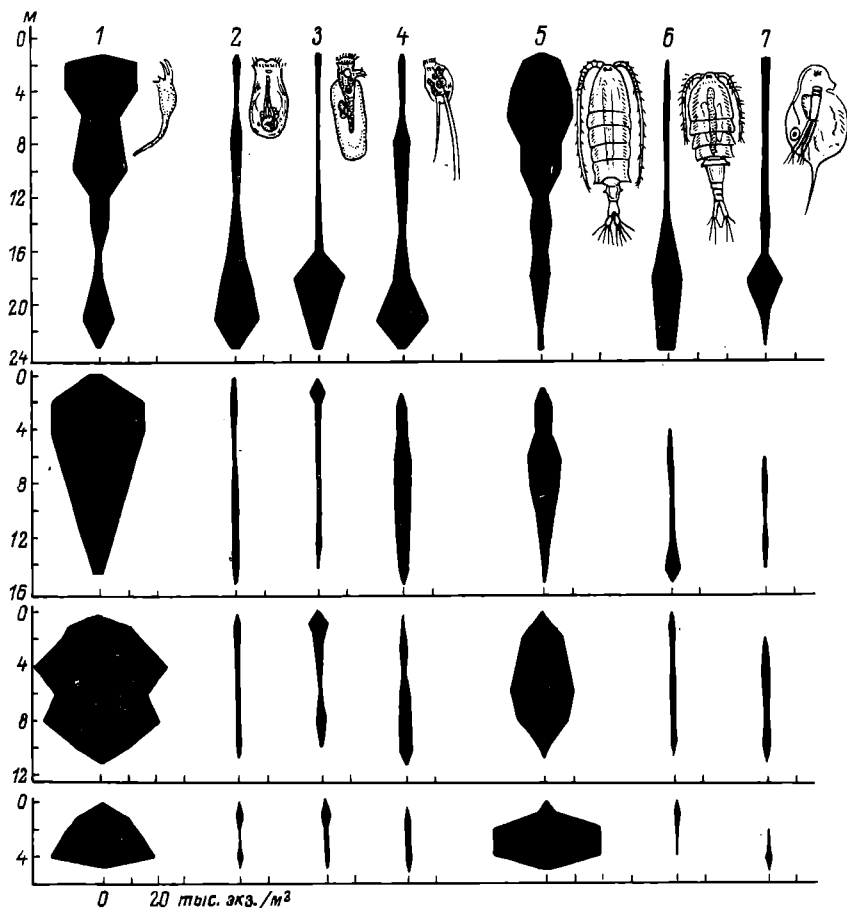


Рис. 43. Вертикальное распределение зоопланктона на различных участках оз. Пleshчево в марте 1980 г.

1 - *Keratella cochlearis macracantha*; 2 - *Asplanchna priodontha*; 3 - *Conochiloides natans*; 4 - *Filinia maior*; 5 - *Eudiaptomus graciloides*; 6 - *Cyclops kolensis*; 7 - *Daphnia longispina* и *D. cristata*.

ленный зоопланктон сходно распределен в толще воды. Виды родов *Synchaeta* и *Polyarthra* чаще образуют только поверхностные скопления; *Keratella* при высокой численности заселяет всю толщу воды, дафнии и босмины сосредоточены вблизи металимниона, *Cyclops kolensis* у дна. Вертикальное распределение отдельных видов зоопланктона связано более всего с численностью бактерий и водорослей, а также с кислородным и температурным режимами.

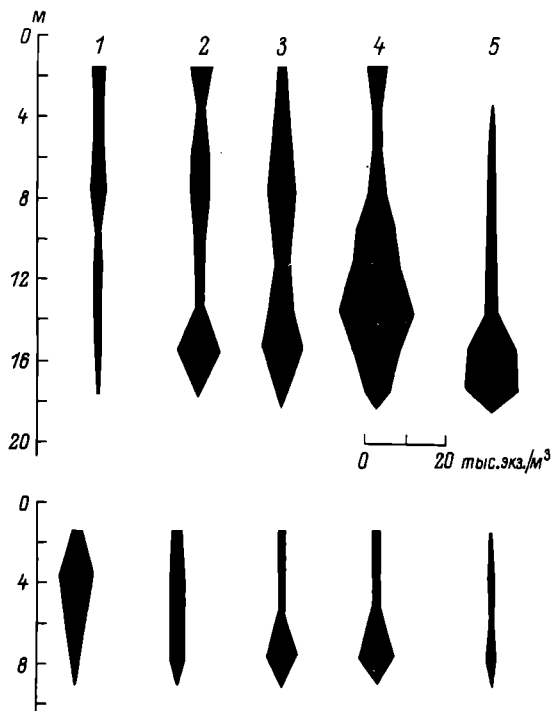


Рис. 44. Вертикальное распределение отдельных видов зоопланктона в оз. Сиверском.

1 - коловратки; 2 - науплии; 3 - *Eudiaptomus graciloides*; 4 - *Cyclops kolensis*; 5 - *Daphnia longispina* и *D. cristata*.

Несмотря на устойчивую вертикальную структуру зимнего водоема, медленные изменения абиотических факторов приводят к медленным перемещениям скоплений зоопланктона. Так, например, на русле Мологи (Рыбинское водохранилище) сразу после образования ледяного покрова (декабрь-начало января) планктона почти нет. В январе небольшое количество коловраток появляется у нижней кромки льда, в слое до 1 м. В конце января появляется второе скопление коловраток в зоне металимниона, на глубине 13-15 м. Остальная толща воды практически лишена зоопланктона.

В первой декаде февраля подледное и металимниальное скопления зоопланктона уже хорошо выражены и намечается придонное, в котором доминируют копеподитные стадии *C. kolensis*.

С середины февраля по март поверхностное скопление коловраток уплотняется и распространяется вглубь до горизонта 4-6 м. В этот период только в небольшом горизонте воды от 6 до 10 м наблюдается низкая численность организмов.

Во время развития бескислородной зоны происходит передвижение придонного скопления циклопов вверх, а затем и металимниального. Скорость подъема сообщества в отдельные годы различается и зависит от изменений концентрации кислорода. Так, в 1979 г. относительно благоприятном по кислородному режиму (см. рис. 21; табл. 2), скопление циклопов перемешалось слабо: в течение марта оно поднялось с 11 до 10 м, затем по мере улучшения кислородного режима после поступления паводковых вод опустилось ко дну. Сходная картина наблюдалась в 1981 г.

В 1980 г. при неблагоприятном кислородном режиме особенно плотное скопление циклопов ($0,34-2$ млн. экз./м³) перемешалось значительно быстрее и в большем диапазоне глубин. Передвижение скопления началось в марте, а в конце апреля оно поднялось выше 8 м, оказавшись в средних слоях. В 1982 г. скопление перемешалось слабо.

В 1983 г., характеризующемся низкой температурой воды, слабыми бактериальными процессами и бедным зоопланктоном, циклопы образовали плотное скопление у дна только в конце зимы (рис. 45).

Плотное металимниальное скопление коловраток в отличие от поверхностного формируется не каждый год. Эти скопления локализуются в слоях с различными экологическими условиями. У нижней кромки льда температура обычно около нуля, наблюдается высокое содержание кислорода и присутствует фитопланктон. В слое металимниона температура $1-2^{\circ}\text{C}$, содержание кислорода снижается до $4-2$ мг/л. Здесь обычно наблюдаются максимальные плотности бактерий и гетеротрофных водорослей. Многочисленное металимниальное сообщество образуется при относительно благоприятном кислородном режиме. При снижении содержания O_2 оно, также как придонное скопление циклопов, передвигается вверх. При образовании дефицита кислорода к концу подледного периода некоторые виды коловраток исчезают из металимниона, но продолжают размножаться в поверхностном слое. Весной происходит быстрая смена доминантов в сообществе металимниона: виды рода *Keratella* заменяются *Synchaeta oblonga*, а затем *Conochiloides natans*. Последний вид хорошо переносит дефицит кислорода (менее 1 мг/л). Это же наблюдал Пейлер (Pejler, 1957) зимой в небольших озерах Швеции. Однако при интенсивном развитии заморной зоны (1980 г.) *C. natans* тоже перемешается вверх (рис. 46).

Продолжительность существования сообществ коловраток в слое скачка зависит от кислородного режима и от поступления весенних талых вод в русло. В 1978, 1979 и 1981 гг. эти скопления коловраток существовали до середины апреля, в 1980 и 1982 гг. исчезли раньше, а в 1983 г. вообще не образовывались из-за низкой численности бактерий.

Рис. 45. Вертикальное распределение коловраток (1) и ракообразных (2) в русле Мологи (ст. Бор-Дорки).

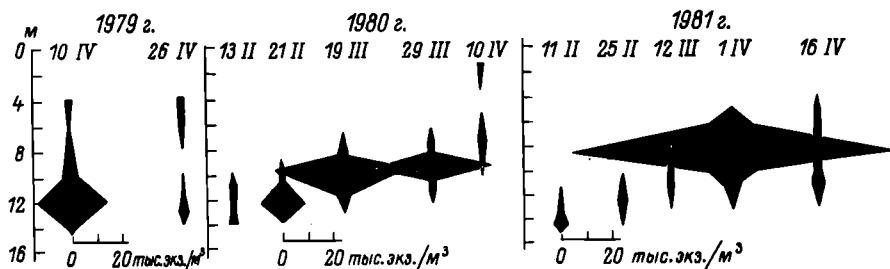


Рис. 46. Вертикальное распределение *Conochiloides natans* в русле Мологи (ст. Бор-Дорки).

Придонное скопление копепоидитных стадий *Cyclops kolensis* более устойчиво к дефициту кислорода, чем коловратки. Ветвистосые, размножающиеся только в металимнионе, перемещаются вверх вместе с коловратками. Как отмечалось выше, эти передвижения постепенны. Сбор материала неоднократно производился в темное время суток и ночью, но суточных изменений в местонахождении этих скоплений не наблюдалось.

При обычной на Рыбинском водохранилище толщине снега (30–50 см) и льда (50–60 см) свет не проникает даже в поверхностный горизонт водоема. Однако при некотором проникновении света под лед можно проследить слабые передвижения приледного сообщества коловраток в течение суток. Наблюдения производились 3–4 марта 1982 г. на расчищенной от снега площадке размером 100 м², толщина льда была 57 см. Несмотря на удаление снега, лед не был абсолютно прозрачным вследствие постоянного поступления воды из лунок и примерзания снега. Альbedo такого льда составляет около 10–20 (против 70–80 у льда, покрытого снегом). Наблюдения производились в самый начальный период таяния льда, когда он обладает небольшой прозрачностью. Через такой ледяной покров проникает 15–20% излучения от количества попавшей на его поверхность солнечной радиации (по таблицам: Колкутин, 1973). Небольшое количество света, проходящего под лед, не может влиять на вертикальное распределение зоопланктов во всей толще воды. Каких-либо перемещений придонного сообщества в течение суток не происходило. Отмечены определенные, направленные к свету передвижения коловраток, образующих подледное скопление. В самое светлое время суток (13–16 ч) *Synchaeta oblonga*, *Keratella hiemalis* и *K. quadrata* подтягивались к нижней кромке льда. В сумерках (9, 20 ч) имело место их рассеивание, ночью (23 ч) наблюдалось погружение основной массы коловраток на 1–2 м вглубь. Максимальная численность у всех 3 видов отмечалась в слое 2–3 м (рис. 47).

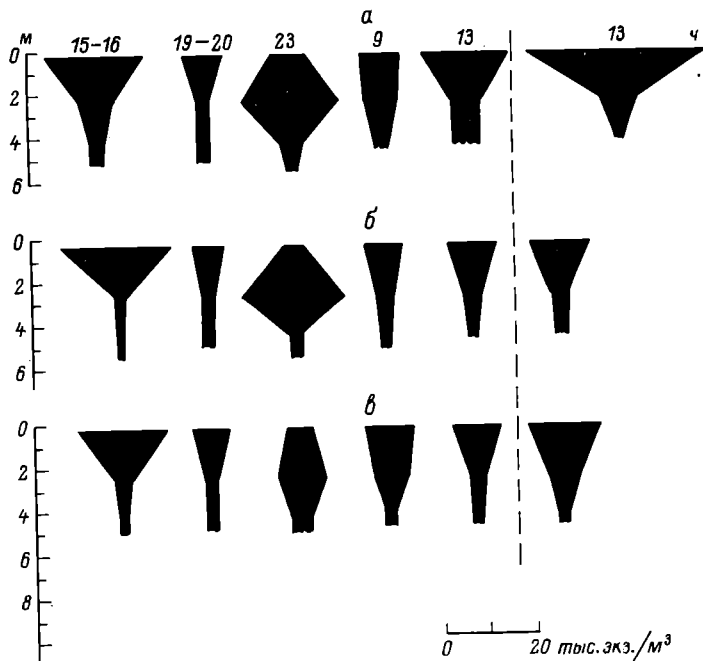


Рис. 47. Вертикальные перемещения коловраток зимой на расчищенной площадке, 3-4 марта 1982 г.

За чертой — большая лунка в снегу. а — *Synchaeta oblonga*;
б — *Keratella hiemalis*; в — *K. cochlearis*.

Образование и функционирование металимниального биоценоза¹

Повышение количества бактерий в толще воды в течение вегетационного периода связано как с механическими (взмучивание донных осадков, поверхностный смыл), так и биологическими факторами (разложение отмерших органических остатков, поступление легко-растворимого органического вещества от функционирующего планктона и т.д.). Органическое вещество, образующееся в результате фотосинтеза планктонных водорослей, частично выделяется в окружающую среду. Его количество в некоторых случаях может дости-

¹ Термин „металимниальный биоценоз“ применен автором в качестве понятия, указывающего на место и экологические условия формирования биоценоза. В термоклине происходит накопление оседающего сестона, размножаются гетеротрофные бактерии, водоросли, зоопланктон, что влечет за собой развитие металимниального минимума кислорода (Шербаков, 1967; Hutchinson, 1969).

гать 20% от образовавшегося в процессе фотосинтеза (Горленко и др., 1977). Выделяемое живыми клетками органическое вещество, поступая в воду даже в очень небольших количествах, усваивается бактериями. Однако среди криптонад, золотистых и синезеленых существует целый ряд водорослей, способных к гетеротрофному росту (Балонов, Ягодка, 1977; Трифонова, 1979). Между бактериями и водорослями возникает конкуренция за растворенное органическое вещество. В большинстве водоемов (исключая сильно загрязненные) оно утилизируется исключительно бактериальным населением, так как поглощение органического вещества микроорганизмами начинается уже при концентрации 5 мкг/л, а водорослями, в частности хламидомонадами, только при 500 мкг/л (Горленко и др., 1977). Одновременно с усвоением легкорастворимых органических веществ гетеротрофные бактерии усваивают и свободную углекислоту, которая выделяется при дыхании зоопланктоном и фитопланктоном, а также и самими бактериями. Гетеротрофное усвоение CO_2 в разных по трофии водоемах значительно различается, поскольку зависит от численности бактерий, величины первичной продукции, сезона.

Время исследования	Район наблюдения	Численность бактерий, млн.кл./мл	Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мкг С/(л·сут)	Литературный источник
Летний период	Оз. Плещеево	4	29	Лаптева, Монакова, 1976
Подледный период:	Оз. Неро	9.3	26	Тот же
	Рыбинское водохранилище:			
	февраль ст. Коприно	0.91	0.15	Романенко, 1979
	апрель ст. Молога	1.8	0.6	Тот же
февраль	ст. Бор-Дорки	1.41	0.35	Саралов, 1979

Зимой в Рыбинском водохранилище (русло Мологи) высокая численность микроорганизмов в значительной степени связана с размножением гетеротрофных бактерий. В течение первых месяцев зимы возникают три слоя их повышенной плотности: подледный, в термоклине и у дна. Скопления у нижней кромки льда и в металимнии не по своему расположению совпадают с вертикальным распределением фитопланктона в первую половину зимы. После образования ледяного покрова до накопления на льду снега толщиной до 15 см наблюдаются повышенная численность и вегетация осенних форм у нижней кромки льда. Основная масса водорослей постепенно оседает, естественно задерживаясь в слое температурного скачка при

значительном увеличении плотности воды. У нижней кромки льда возрастание численности бактерий происходит, видимо, лишь за счет выделений фитопланктона. У дна интенсивное размножение бактерий связано с микробиологическими процессами на границе дна-вода.

В металимнионе интенсивное размножение бактерий в значительной степени происходит вследствие выделений органических веществ и углекислоты большими скоплениями циклопов. Последние формируются в придонном слое задолго до начала снижения содержания кислорода, т.е. до начала активного бактериального окисления метана.

Плотные скопления циклопов (биомасса 1–3,5 г/м³) образуются в начале зимы, в первой половине февраля, около дна при высоком (не менее 5 мг/л) содержании кислорода.

Дата	Горизонт, м	O ₂ , мг/л	Циклопы, г/м ³
13 II 1980	13	4.8	1.2
	14	—	3.6
11 II 1981	14	6.4	1.5
4 II 1982	13	7	0.9
	13.5	6.4	2.62

В этот период среди микроорганизмов в значительной степени преобладают гетеротрофные бактерии, метаноокисляющих еще немного и в термоклине их почти нет.

В начале марта, как правило, начинает проявляться дефицит кислорода у дна (рис. 48). В это время уже четко выделяются три слоя высокой численности бактерий: у поверхности, в термоклине и у дна. Содержание кислорода у дна падает, образуется микроаэрофильная зона и начинается окисление метана. Однако численность метаноокисляющих бактерий, сосредоточенных в горизонте 13 м, составляет лишь 10 тыс. кл./мл при общем количестве бактерий 0.4 млн.кл./мл. Таким образом, и в период интенсивного окисления метана основную массу микрофлоры составляют гетеротрофные бактерии. Распределение циклопов в это время в толще воды таково, что вся масса рачков находится в нижнем шестиметровом слое. Они отсутствуют как в верхних слоях, так и вблизи самого дна, где исчез кислород (рис. 48). В слоях повышения их численности наблюдается увеличение количества бактерий (рис. 48). В горизонте скопления циклопов (11 м) отмечается наиболее интенсивная темновая ассимиляция углекислоты, составляющая 0.3–0.4 мкг С/(л·сут).

В начале марта количество легкорастворимого органического вещества в металимнионе бывает настолько большим, что его хватает не только на размножение бактерий, но также и на развитие гетеротрофных водорослей, в частности *Oscillatoria*. В течение марта-апреля образуются значительные по плотности скопления микроорганизмов, превосходящие среднелетние величины, и в тех же слоях повышается численность водорослей.

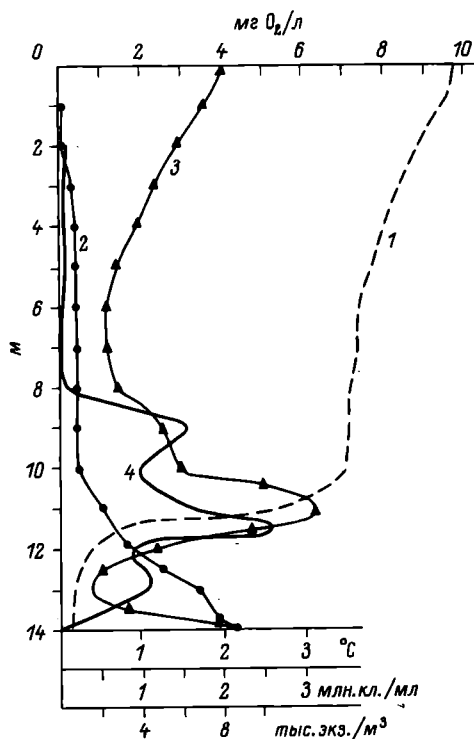


Рис. 48. Вертикальное распределение кислорода (1), температуры (2), бактерий (3) и копепоидов *Cyclops kolensis* (4) на ст. Бор-Дорки в начале марта 1978 г.

В начале марта 1978 г. численность бактерий подо льдом достигала 2.1 млн.кл./мл, в слое скачка 3.2 а у дна 2 млн.кл./мл. Одновременно с развитием бактериальных слоев интенсивно размножаются коловратки *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia maior* и др., которые в своем расселении почти полностью повторяют распределение бактерий (рис. 49). Численность *Synchaeta oblonga* находится в прямой зависимости от количества бактерий (рис. 50). При количестве бактерий до 0.5 млн.кл./мл коловратки практически отсутствуют. По мере увеличения численности микроорганизмов число *S. oblonga* возрастает (при 1 млн.кл./мл до 23 экз./л, а при 2.1–3.2 – до 35–44 экз./л).

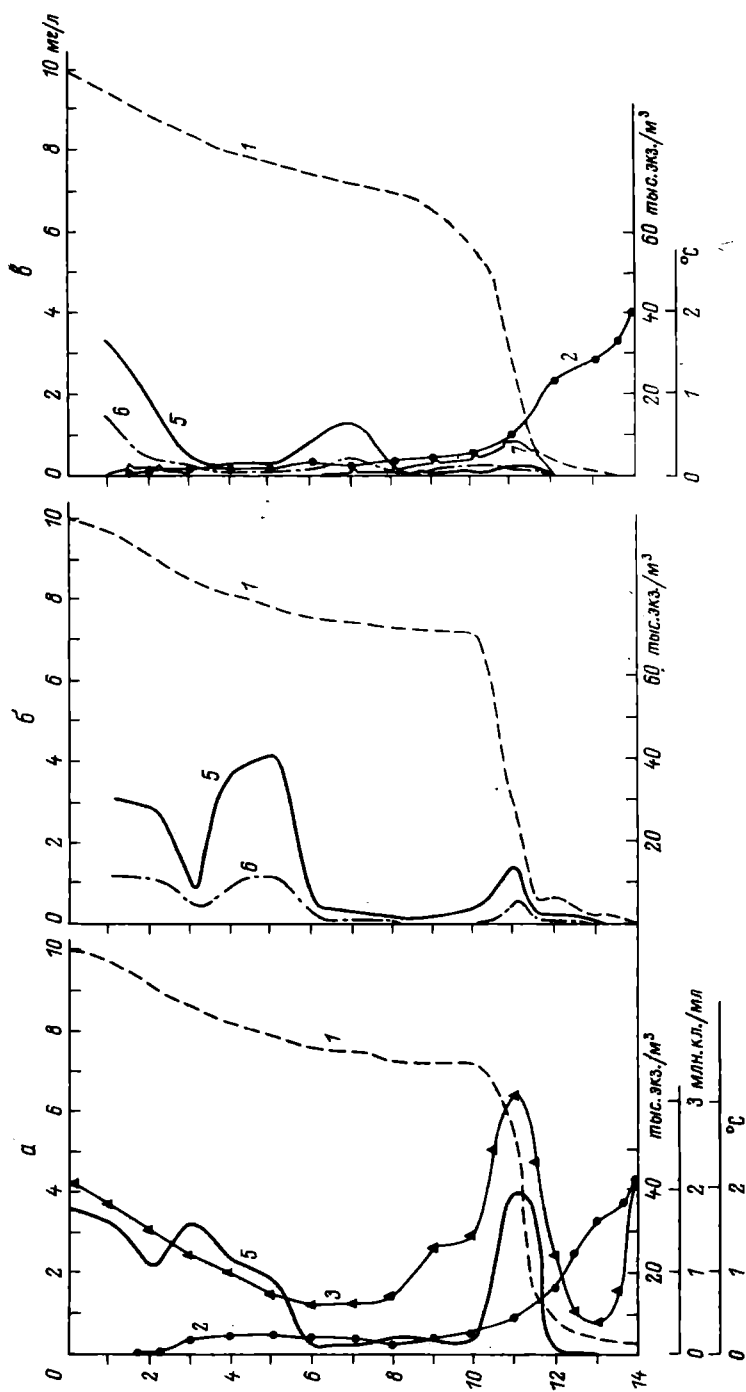
При наблюдении за вертикальным распределением *S. oblonga* в марте 1978 г. было замечено, что параллельные ходы кривых численности коловраток и бактерий изменялись глубже 12 м. В этом слое количество бактерий значительно повышалось, тем не менее коловратки полностью исчезли. Это связано с дефицитом кислорода у дна, 0.3–0.35 мг/л (рис. 49).

Численность *S. oblonga* в отдельных слоях не всегда связана с содержанием кислорода (рис. 50): коловратки многочисленны как при 10–12 мг/л, так и при 3–5 мг/л. Лимитирующая величина – 1 мг/л. Вертикальное размещение этого вида определяется наличием бактериальной пищи (не менее 1 млн.кл./мл) при содержании кислорода не ниже 1 мг/л. Максимальное количество коловраток наблюдалось при сочетании наибольшей плотности бактерий, содержания кислорода около 5 мг/л и температуры более 1 °С. Аналогичное отношение к перечисленным факторам среды обнаружил другой массовый зимний вид – *Polyarthra dolichoptera* (рис. 49).

Четвертым фактором, влияющим на распределение видов в толще воды и смену доминирующих форм в металимнионе, выступает конкуренция среди фильтраторов.

В течение марта 1978 г. при снижении содержания кислорода в горизонте 11–12 м с 3.5 до 1.4 мг/л численность синхет и полиартр сократилась с 40 до 2 и с 4.6 до 1.6 тыс. экз./м³ соответственно. Снижение количества этих коловраток нельзя связать ни с падением содержания кислорода, поскольку оно не достигло критических величин, ни с низкой численностью бактерий, количество которых за этот период увеличилось вследствие интенсификации процесса окисления метана. Уменьшение численности мелких коловраток произошло, видимо, в результате появления крупного, обладающего большой фильтрационной способностью вида *Conochiloides natans*. Численность его при содержании кислорода более 5 мг/л так же мала, как и при дефиците, – менее 1 мг/л (рис. 50). Максимальное развитие *C. natans* по сравнению с *Synchaeta oblonga* и *Polyarthra dolichoptera* наблюдается при значительно меньших величинах O₂ (2–3 мг/л). *Conochiloides natans* никогда не образует подледного скопления, где численность бактерий обычно бывает около 2 млн.кл./мл. Возможно, вспышки численности этого вида, наблюдаемые исключительно в конце подледного периода, связаны с развитием более крупных кормовых объектов, например водорослей. Как уже отмечалось, во вторую половину зимы начинается интенсивное размножение водорослей, способных к гетеротрофному росту (*Oscillatoria*, *Chlamidomonas* и др.). В период наблюдений в марте–апреле 1979 г. их развитие совпало с высокой численностью *Conochiloides natans* (рис. 51).

Во второй половине зимы одновременно с интенсивным развитием *C. natans* начинает возрастать численность ветвистоусых – дафний и босмин. Несмотря на длительный эмбриональный период при зимних температурах и небольшую плодовитость, эти рачки достигают значительной численности (до 20–36 тыс. экз./м³), что определяется обилием пищи. Впервые массовое размножение дафний зимой (до 12 тыс. экз./м³) в Рыбинском водохранилище в феврале–марте наблюдала Е.Ф. Мануйлова (1958). Скопление дафний размещалось на глубине 10 м при значительном дефиците кислорода и обилии бактерий.



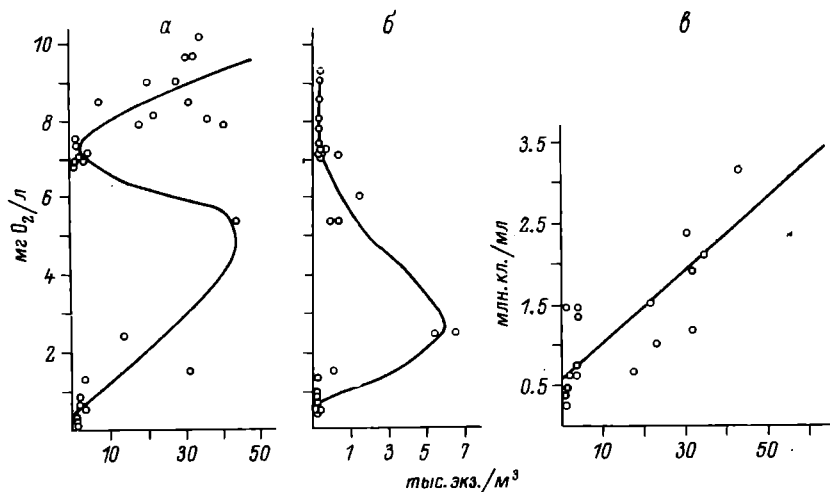


Рис. 50. Зависимость численности *Synchaeta oblonga* (а) и *Conochiloides natans* (б) от содержания кислорода и *Synchaeta oblonga* (в) от количества бактерий зимой на ст. Бор-Дорки.

В этот же период активно размножаются колониальные жгутиконосцы *Sphaeroaesa volvox* – потребители бактерий. Наибольшей плотности простейшие достигают в слоях с богатым бактериопланктоном, но не выдерживают присутствия *Conochiloides natans*. В конце марта–начале апреля, в период активизации коловодитов, жгутиконосцы выедаются последними и сохраняются лишь в средних слоях, где количество циклопов невелико.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище самые богатые зимние планктонные биоценозы развиваются в наиболее глубоких участках, где отсутствует проточность и имеются мощные иловые отложения. В наилке таких участков скапливается большое количество коловодитов *Cyclops kolensis*.

Первым толчком к развитию подледного биоценоза служит короткий период вегетации фитопланктона у нижней кромки льда в первое время после замерзания водоема. Появляющиеся среди водорослей гетеротрофные бактерии и сам фитопланктон служат пищей коловоротам, размножающимся в узком подледном слое воды. Всплывание

Рис. 49. Вертикальное распределение кислорода (1), температуры (2), бактерий (3), *Synchaeta oblonga* (5), *Polyarthra dolichoptera* (6) и *Conochiloides natans* (7) (ст. Бор-Дорки) в марте 1978 г.

а – начало месяца, б – середина, в – конец.

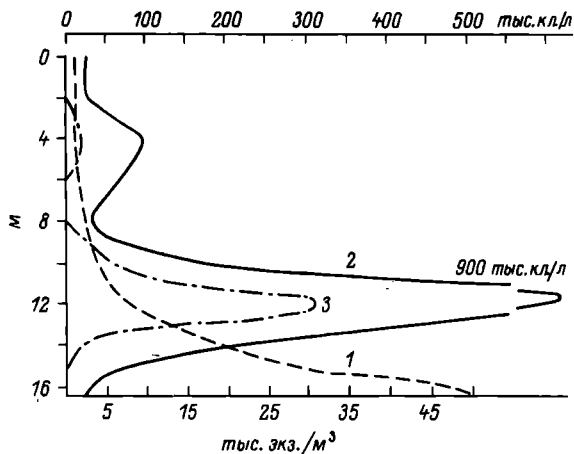


Рис. 51. Перемещение скоплений водорослей (1 - в начале марта; 2 - в конце апреля) и распределение *Conochiloides natans* в середине апреля (3) 1979 г.

По оси абсцисс сверху - количество водорослей, снизу - численность коловраток.

копеподитов из наилка и переход их к активной жизни при начавшемся грунтовым прогреве придонного слоя, а также „зависание” в термоклине отмирающего и осаждающегося осеннего фитопланктона способствуют размножению бактерий в придонном слое. Одновременно идут бактериальные процессы (образование метана, водорода, окисление метана и т.д.) в иловых отложениях с поглощением кислорода. Образуется узкая придонная микроаэрофильная зона, где начинают функционировать метанокисляющие бактерии. Численно возросшая микрофлора в металимнионе и у дна служит богатым пищевым субстратом для мелких коловраток. К середине зимы здесь образуется плотное металимниальное скопление организмов, гораздо более сложное и многочисленное, чем у нижней кромки льда.

Интенсивно функционирующий зоопланктон с биомассой до 41-62 г/м³ выделяет большое количество легкорастворимого органического вещества - более 500 мкг/л. Кроме высокой численности микроорганизмов (более 3 млн.кл./мл) наблюдается развитие водорослей (до 1 млн.кл./л), способных к гетеротрофному росту. Появление водорослей, а также жгутиконосцев, общее обилие пищи способствуют усиленному размножению крупных коловраток, появлению босмин и дафний. Скопления зоопланктона уплотняются. В тонком металимниальном биоценозе ухудшается кислородный режим и усиливается процесс окисления метана. Бескислородная зона у дна расширяется, а весь интенсивно функционирующий биоценоз медленно перемещается в более верхние слои. К концу периода зимней отагнания (конец марта-начало апреля) развитие биоценоза достигает своей кульминации.

Такая схема развития и строения зимнего поверхностного и металимниального биоценозов подтверждается наблюдениями на глубоких озерах. Однако там зоопланктоном заселена значительно большая толща воды. В оз. Плещеево расселение мелких коловраток по глубине до 12 м связано с присутствием как бактерий, так и водорослей. Вследствие несравненно большей прозрачности воды в озере (880 см) по сравнению с Рыбинским водохранилищем (220 см) фитопланктон при той же освещенности и толщине снежно-ледяного покрова находится в более благоприятных условиях. Биоценоз в термоклине построен аналогично тому, который наблюдается в русле Мологи, только разнообразнее.

Небольшие изменения в качественном и количественном составе подобных биоценозов наблюдались в озерах Выдогош, Сиверском, Бородавском. В этих водоемах биоценозы захватывают не только горизонт температурного и кислородного градиентов, но и нижние слои (эпилимнион) и верхние (гиполимнион). Отдельные виды расселяются в строго фиксированных слоях. Биоценоз в течение зимы пополняется, приобретает большую пространственную сложность.

Г о р и з о н т а л ь н о е р а с п р е д е л е н и е з о о п л а н к т о н а

Распределение зоопланктона по площади водоема в зимний период в отличие от летнего крайне неравномерно. Это определяется разнообразием абиотических условий: наличием впадин, с одной стороны, песчаных мелководий, проточных и непроточных участков — с другой. Подобные особенности в отдельных районах, естественно, сохраняются и в период открытой воды. Однако вследствие высокой подвижности водной среды под действием ветра планктон свободно перемещается и рассеивается по акватории водоема.

Подо льдом ближе к весне неравномерность в распределении возрастает. Возникающие на участках с благоприятными жизненными условиями скопления отдельных видов в течение подледного периода преобразуются в сложные, количественно богатые биоценозы. Места расположения их стабильны вплоть до разрушения ледяного покрова.

В мелководных озерах зоопланктон зимой беден и распределен относительно равномерно. Наибольшей однородностью в распределении обладают Белое и Кубенское озера, характеризующиеся выровненным дном и однообразием абиотических условий.

В мелководном Весецком плесе оз. Селигер обнаружена полоса повышенной биомассы зоопланктона по периферии, вблизи берега. Здесь отмечается высокая численность коловраток и циклопов.

В озерах Пено, Вселуг и Зауломском наибольшие скопления обнаружены в центральных наиболее глубоких участках, причем величины возрастают пропорционально глубине, что вообще характерно (за некоторым исключением) для распределения зимнего зоопланктона.

Наиболее подробно горизонтальное распределение зоопланктона изучено в Рыбинском водохранилище. Самые низкие биомассы отме-

чаются на прибрежных мелководьях с глубиной до 2 м (исключая поймы) и поливах Главного плеса с глубиной 7–9 м. По акватории плеса коловратки распространяются более широко и равномерно по сравнению с ракообразными. Первые встречаются практически везде, и местами их численность достигает 10–15 тыс. экз./м³. Значительно возрастает количество коловраток в районах русел бывших рек, где проточность минимальна. В русловых участках наряду со скоплением коловраток у нижней кромки льда образуется придонное сообщество (рис. 52). Микрофлора, интенсивно продуцирующая в самом русле, постепенно распространяется на близлежащие участки пойм, где тоже создаются благоприятные условия для размножения видов рода *Rotatoria*. Обычно усиленное размножение коловраток начинается на участках левобережной поймы, прилегающих непосредственно к руслу (рис. 53). Здесь подо льдом образуется слой повышенной численности коловраток толщиной около 1 м. Постепенно этот слой расширяется и протягивается через русло к правобережной пойме. В период максимального развития коловраток (конец марта–начало апреля) плотность более 100 тыс. экз./м³ наблюдается на большой площади мелководий, прилегающих к руслу. В середине апреля вследствие таяния уровня и оседания льда на грунт на правобережной пойме в русло поступают холодные воды с мелководий. Численность коловраток на правом берегу быстро снижается. Перед самым разрушением льда в период интенсивного поступления талых поверхностных вод в русло коловратки исчезают.

Ракообразные, в основном копеподиты циклопов, вследствие грунтообразующих процессов в конце периода открытой воды оказываются сосредоточенными в глубоких участках водохранилища (см. главу V). Здесь они и всплывают в толщу воды после ледостава. Приуроченность копеподитов *Syclops kolensis* к глубокому участку хорошо видна на схеме распределения их в самых различных участках водоема (рис. 52). Численность циклопов остается чрезвычайно низкой на мелководьях, поймах, залитой суше, вплоть до десятиметровой глубины, ниже которой происходит отложение илистых частиц (Буторин, Курдина, 1975).

На основании материалов, собранных на водохранилище в 1978–1983 гг., была составлена схема распределения зоопланктона (рис. 54). Исследованиями был охвачен Главный плес и нижние участки Волжского плеса. Наиболее плотные скопления до 1 г/м³ (среднее для всего столба воды) обнаружены в русле Мологи в районе станций Горелово, Бор-Дорки и в участках русла Глухой Шексны. В русле Мологи в указанном районе величины плотности в отдельные годы и сроки были значительно выше. Так, в марте 1980 г. они составляли 4 г/м³, а 29 марта этого же года 8 г/м³. Скопления около 0,5 г/м³ постоянно наблюдаются в русловых участках Шексны, Мологи и Яны в пределах Главного плеса. Аналогичная плотность отмечается в других впадинах Главного плеса с глубиной более 8 м, например в оз. Кибицком. Поливы плеса зимой населены бедно. Здесь численность коловраток в подледном

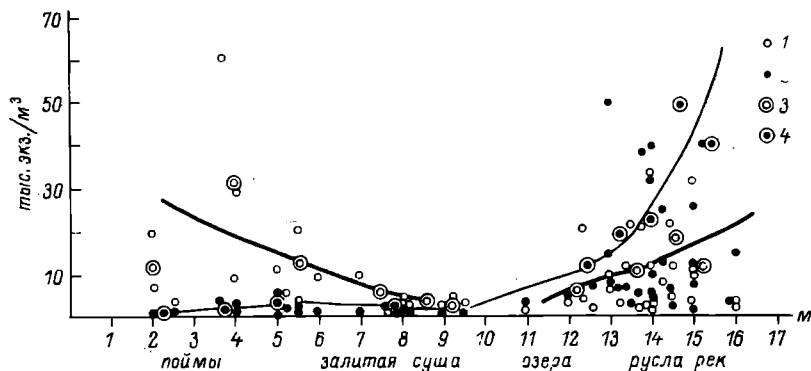


Рис. 52. Горизонтальное распределение зоопланктона по различным участкам Главного плеса.

1 — коловратки; 2 — ракообразные; 3 и 4 — средние величины по этим группам соответственно.

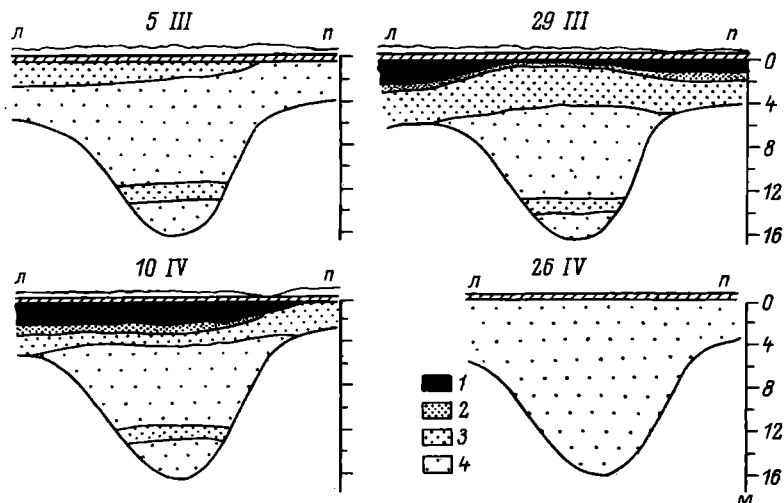


Рис. 53. Динамика зоопланктона на разрезе через русло р. Мологи в марте-апреле 1979 г.

Численность зоопланктона (тыс. экз./м³): 1 — более 100; 2 — 50–100; 3 — 10–50; 4 — 1–10. л — левая пойма; п — правая пойма; шкала — глубина, м.

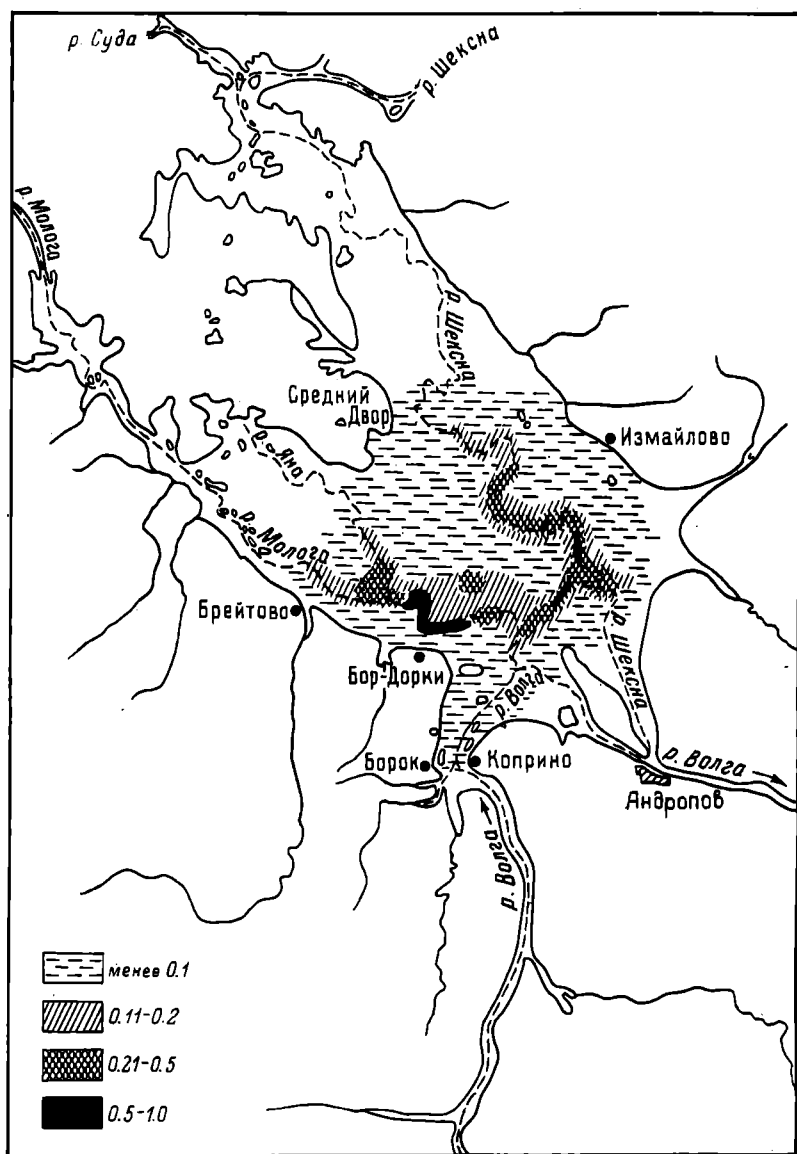


Рис. 54. Распределение зоопланктона зимой в Главном плесе Рыбинского водохранилища.

Т а б л и ц а 9

Распределение зоопланктона в различных по глубине районах водоемов

Озеро	Глубина, м						
	22-20	15	10	5	3	2	1,5
Плещеево	<u>38,9</u> 0,96	<u>32,8</u> 0,42	<u>54,3</u> 0,98	<u>58,2</u> 1,81	-	<u>18,8</u> 0,3	-
Сиверское	<u>19,5</u> 1,26	-	<u>11,7</u> 0,27	<u>13,4</u> 0,23	-	-	-
Бородаевское	<u>17,9</u> 0,98	-	-	<u>5,7</u> 0,07	-	-	-
Выдогош	-	-	<u>8,1</u> 0,15	<u>10</u> 0,01	-	-	-
Зауломское	-	-	-	<u>20,5</u> 0,39	-	<u>5,5</u> 0,05	-
Вселуг	-	-	-	<u>11,2</u> 0,52	-	<u>4,7</u> 0,12	<u>12</u> 0,11
Пено	-	-	-	-	<u>12,9</u> 0,33	-	<u>3,8</u> 0,03
Белое:							
1977 г.	-	-	-	<u>1,2</u> 0,04	<u>0,8</u> 0,01	-	-
1981 г.	-	-	-	<u>13</u> 0,012	<u>11,4</u> 0,004	<u>4,8</u> 0,003	-
Кубенское	-	-	-	-	-	<u>1,35</u> 0,01	<u>4,4</u> 0,015
Селигер, Ве- сёцкий плес	-	-	-	-	-	<u>2</u> 0,02	<u>29,2</u> 1,17
Неро	-	-	-	-	-	-	<u>31,2</u> 0,6

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 15, 18-21: над чертой - численность, тыс. экз./м³, под чертой - биомасса, г/м³.

слое может быть значительной, но биомасса из-за почти полного отсутствия ракообразных невелика - менее 0,1 г/м³.

Распределение зоопланктона в глубоких озерах имеет некоторые общие черты. Наиболее богаты котловины озер и участки литорали с глубинами около 5 м, где летом располагается эпилимнион. В котловинах высокая биомасса зоопланктона определяется наличием двух скоплений: в окисклине, где образуется придонный биоценоз, и у поверхности. Здесь слой повышенной плотности состоит из меньшего числа видов, потребляющих в основном фитопланктон.

В котловине оз. Плещеево средняя для толщи воды биомасса составляет 0,96 г/м³. Наименее богаты участки средних глубин - 16-10 м со средней биомассой 0,42-0,52 г/м³. Эту относительно холодную малопродуктивную зону, где у дна отсутствуют активные микробиологические процессы, окаймляет сублитораль - полоса

летнего расположения эпилимниона, где биомасса в среднем равна 1.4 г/м^3 , но может достигать и 2 г/м^3 . Основу биомассы составляет *Eudiaptomus graciloides*. Его высокая численность здесь определяется значительным количеством фитопланктона, который вследствие интенсивной циркуляции воды поддерживается во взвешенном состоянии, а не оседает на дно. Меньше всего зоопланктона на прибрежных мелководьях с глубиной менее 3 м. Здесь биомасса зоопланктона составляет 0.3 г/м^3 и ниже (табл. 9).

В Сиверском и Бородаевском озерах распределение зоопланктона в различных по глубине участках в общем аналогично. Наибольшие величины биомассы (до 4 г/м^3) отмечены в районе самых больших глубин, например в котловине оз. Сиверского, где наблюдались плотные скопления циклопов. С уменьшением глубины среднее количество зоопланктона в толще воды снижалось.

Жизненный цикл *Cyclops kolensis*
в Рыбинском водохранилище

Развитие подо льдом. В течение 1978–1983 гг. велись регулярные наблюдения над зимними скоплениями копеподитов *Cyclops kolensis* в излучине р. Мологи (ст. Бор-Дорки). Изучалась численность циклопов, их вертикальное распределение и перемещения, структура популяций, рост, развитие, особенности продуцирования.

Структура популяции подробно изучена в 1978–1980 гг. В первой половине зимы среди массы копеподитов встречаются половозрелые особи: самцы и самки с прикрепленными сперматофорами и яйцевыми мешками. Количество половозрелых особей достигает 10–13% (рис. 55). Имеет место размножение, науплии беспорядочно распределены в толще воды.

Резкое возрастание численности половозрелых особей начинается в первой декаде апреля, и уже после вскрытия водоема, в мае, созревает вся популяция и начинается активное размножение. Обнаруживаемые в январе–феврале немногочисленные половозрелые особи принадлежат к другой генерации. Они созревают осенью, размножаются зимой, а отмирают в начале весны, до начала интенсивного созревания нового поколения.

Для наблюдений за ростом и развитием циклопов зимой 1980 г. популяция была разбита на пять размерных групп, диапазоном в 100 мкм. Первая, вторая и частично третья группа включали в себя копеподитов IV стадии развития, имеющих 8 сегментов; вторая, третья и четвертая копеподитов V стадии, имеющих 9 сегментов; четвертая и пятая взрослых особей. Копеподиты III стадии развития не встречаются в зимних скоплениях. Диапауза *C. kolensis* происходит на IV стадии. Изменение размерной структуры *C. kolensis* на стационаре представлено на рис. 56. В течение января и февраля в популяции присутствуют взрослые особи, которые в середине марта отмирают. Наиболее значительные изменения происходят в популяции с конца марта, когда исчезает первая группа, снижается численность второй и появляется пятая группа. Расчет продукции производился по приростам биомассы отдельных возрастных групп (табл. 10). В расчетах использовалась средняя за март–апрель численность циклопов, когда концентрация их в русло завершилась. В отдельные сроки наблюдений она изменялась, что связано с естественной неравномерностью распределения рачков в скоплении – образованиями или уплотнениями, роев и разрежений.

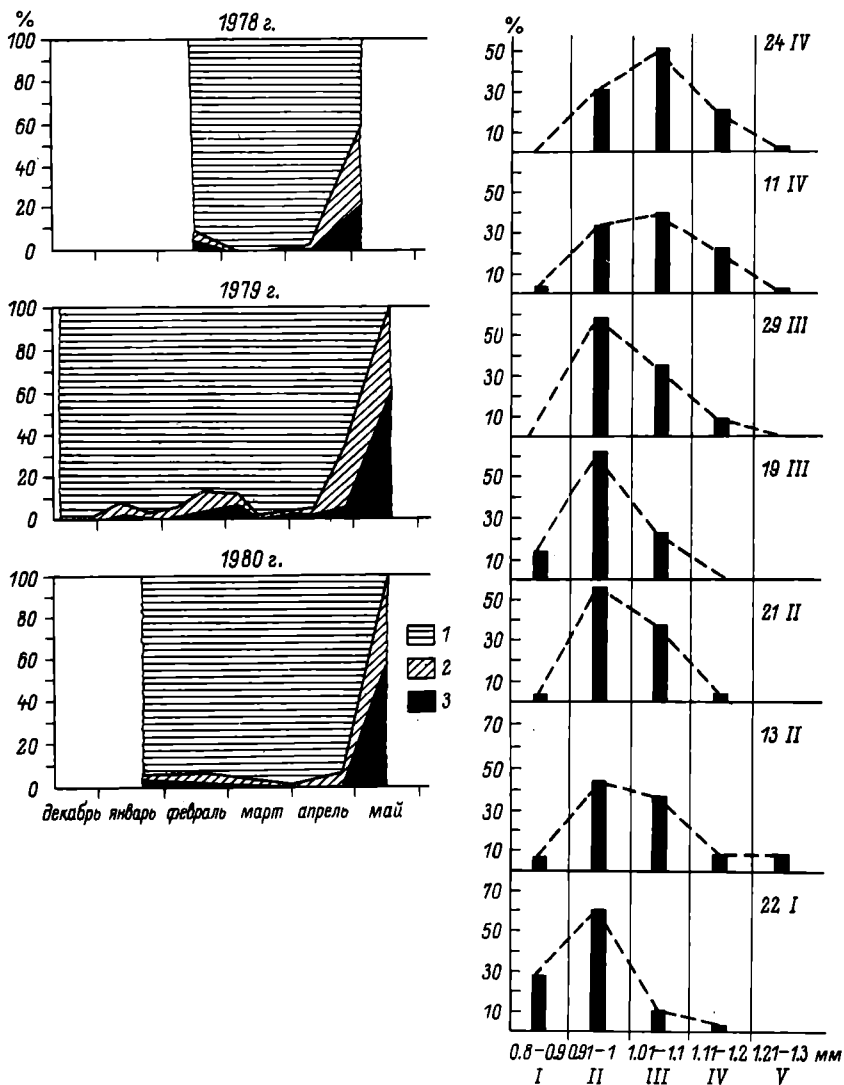


Рис. 55. Структура популяций *Cyclops kolensis* в русле Мологи.

1 - колеподиты IV стадии; 2 - самцы; 3 - самки. По оси ординат - количество рачков.

Рис. 56. Размерная структура популяции *Cyclops kolensis* в русле Мологи зимой 1980 г.

По оси ординат - количество особей; по оси абсцисс - размер особей; I-V - размерная группа.

Размеры *Cyclops kolensis* на отдельных стадиях

Стадия развития	Число сегментов	Размер (минимальные-максимальные)	Средний размер
Рыбинское водохранилище (наши данные)			
Копеподиты:			
1У	8	0.8-1.075	0.875
У	9	1.05-1.125	1.092
Самки	9	1.125-1.55	-
Самцы	10	0.9-1.25	-
Оз. Байкал (по: Мазепова, 1978)			
Копеподиты:			
1У	8	0.684-0.954	-
У	9	0.882-1.098	-
Самки	9	0.864-1.4	1.073
Самцы	10	0.843-0.93	0.888

Взвешивание рачков отдельных возрастных групп не производилось, масса вычислялась по формуле при использовании коэффициентов и длины рачка. Г.Ф. Мазепова (1978) приводит рассчитанную и полученную экспериментально индивидуальную массу взрослых особей и всех копеподитных стадий. Но вследствие того что циклопы из Рыбинского водохранилища крупнее особей из оз. Байкал на тех же стадиях развития и особи на одной стадии развития значительно различаются по размерам и массе (табл. 10), масса вычислялась по формуле, где учитывалась индивидуальная длина каждого циклопа с коэффициентами для *C. scutifer*, наиболее близкого по размерам к *C. kolensis*: $W = ql^b$. ($b=2.515$, $q=0.031$).

Полученная масса пяти размерных групп следующая:

	Первая	Вторая	Третья	Четвертая	Пятая
l , мм	0.85	0.95	1.05	1.15	1.25
W , мг	0.0093	0.013	0.018	0.024	0.03
(рассчитанная)					

По данным Мазеповой (1978), экспериментальная масса особей несколько превышала рассчитанную. Для 1У копеподитной стадии развития эти величины составляли соответственно 0.017 и 0.015 мг, для У 0.021 и 0.0195 и для взрослых самок 0.325 и 0.322.

В середине марта общая биомасса в скоплении снизилась, что было связано с отмиранием половозрелых особей предыдущего поколения (осенне-зимней генерации) (табл. 11).

Т а б л и ц а 11

Численность (экз./м³) и биомасса (мг/м³) отдельных размерных групп в январе-феврале 1980 г. (ст. Бор-Дорки)

Дата	Первая	Вторая	Третья	Четвертая	Пятая	Суммарная, г/м ³
2 февраля	<u>29960</u> 278,6	<u>64200</u> 834,6	<u>10700</u> 192,6	<u>2140</u> 57,36	-	1,357
21 февраля	<u>5350</u> 49,75	<u>59920</u> 778,96	<u>38520</u> 693,36	<u>3210</u> 77,04	-	1,6
19 марта	<u>14940</u> 138,94	<u>68480</u> 890,24	<u>23540</u> 423,72	-	-	1,45
29 марта	-	<u>62020</u> 806,25	<u>36380</u> 654,84	<u>8560</u> 205,44	-	1,67
11 апреля	<u>4280</u> 39,8	<u>35370</u> 459,8	<u>428</u> 770,4	<u>23540</u> 555,54	<u>1070</u> 32,1	1,82
24 апреля	-	<u>32100</u> 417,3	<u>53500</u> 963	<u>19240</u> 454,54	<u>2140</u> 64,2	1,8(0)

Продукционные показатели для наблюдаемого зимнего скопления следующие:

	Февраль	Март	Апрель
P, мг/м ³	243	70	229
Суточная величина продукции, мг/м ³	80	2	90
P/B-коэффициент (за месяц)	0,18	0,04	0,14

Прирост биомассы за весь зимний период (февраль-апрель), т.е. продукция за счет соматического роста особей (P_S), составил 0,54 г/м³.

Развитие *C. kolensis* после вскрытия водоема, созревание популяций. После вскрытия водоема с началом ветрового перемешивания скопления циклопов разрушаются, рачки выносятся из глубоких участков и рассеиваются по близлежащей акватории. Распределение их становится относительно равномерным. В прибрежных участках по мере прогрева, поступления мутных паводковых вод, появления весенних форм фито- и зоопланктона периоды созревания и размножения циклопов сильно сокращаются и заканчиваются через 10-14 сут после вскрытия водоема.

В центральных удаленных от берегов районах, где длительное время наблюдаются водные массы с зимними характеристиками (Буторин, 1969), до конца мая, иногда до начала июня сохраняется зимний планктон с преобладанием *C. kolensis* (Мордухай-Болговской, Монаков, 1963; Ривьер, 1980).

Развитие циклопов по экватории водохранилища ранней весной характеризуется значительной неравномерностью (табл. 12). Подробное обследование состояния популяций было предпринято в се-

Т а б л и ц а 12

Структура популяции *Cyprinus kolensis* (без учета науплиев) в различных участках водохранилища в мае 1979 г., %

Место взятия пробы	№ станции	Температура, °С	Колеподиты		Зрелые самцы	Зрелые самки	
			самцы	самки		без яйцевых мешков	с яйцевыми мешками
Бор-Дорки Брейтово Главный плес, центральная часть	1	5.4	0	1	43	23	33
	3	7.8	0	25	34	29	12
	4	3.4	0	26	41	30	4
	5	3.3	6	36	45	12	1
	6	2.9	2.6	28	38.4	31	0
	9	3	1	5	45	45	4
Измайлово Средний Двор Шуморовские острова	10	3.1	1	26	40	32	1
	11	4.3	1	5	49	39	6
	7	2.85	3	3.5	21.5	42	30
	8	6.3	2	20	48	27	3
	12	13	0	0	20	30	50

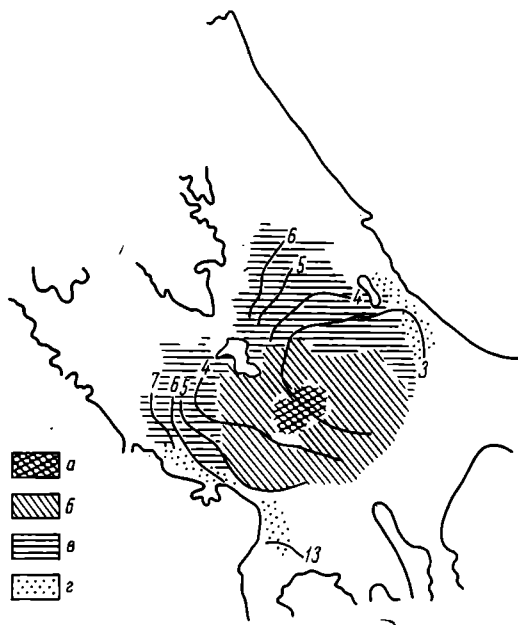


Рис. 57. Плотность *Cyclops kolensis* и температура воды в Главном плесе Рыбинского водохранилища 16–18 мая 1979 г.

Численность циклопов (тыс. экз./м³): а – более 10; б – 10–5; в – 5–1; г – менее 1.

редине мая 1979 г. В этот период в прибрежных районах Главного плеса (ст. 1, 3, 7, 8) (табл. 12), где средняя температура составляла 5,4–7,8 °С, а прозрачность около 110 см, началось развитие весеннего планктона. Появились виды рода *Melosira*, весенние коловратки, ветвистоусые и *Mesocyclops leuckarti*.

В центральной части Главного плеса (ст. 4, 5, 6, 9, 10, 11), очерченной изотермой 4°, в зимней водной массе зоопланктон был представлен почти чистой культурой *Cyclops kolensis* (рис. 17, 57; табл. 12). Этот район ранней весной отличается от других высокой прозрачностью (до 280 см), в период наблюдения средняя величина составляла 220 см, а численность циклопов – 5–10 тыс. экз./м³.

В направлении от прибрежных станций в открытое водохранилище отмечалось все менее зрелое состояние популяций: относительно большое количество копепоидов 1У–У стадий развития и почти полное отсутствие самок с яйцевыми мешками (табл. 12).

На прибрежных станциях количество самок с яйцевыми мешками достигало 33–50%, в центральной части – всего 6%. Перестройка качества водной среды ускоряет развитие, а также и отмирание популяций.

Созревание популяций *C. kolensis* начинается подо льдом, происходит везде с определенной закономерностью. Среди копепо-

дитов. У стадии развития в апреле преобладают самцы, они первыми начинают созревать, и число их быстро растет. Когда оно достигает 10%, появляются первые зрелые самки. К моменту созревания всех самцов, когда их количество составляет 41–49%, среди самок еще много незрелых особей. Созревание самок замедлено и растянуто по сравнению с самцами. В конце периода созревания популяции, когда копеподитов остается 1–6%, соотношение полов почти одинаково (43% ♂ и 56% ♀ на ст. 1; 45 и 49 на ст. 9; 49 ♂ и 45 ♀ на ст. 11). В дальнейшем, по мере возрастания численности яйценосных самок, количество самцов быстро снижается до 20%. Самцы созревают раньше, затем постепенно исчезают из популяции (отмирают и выедаются) (Рылов, 1948). В стареющей и отмирающей популяции в конце мая–начале июня на большинстве станций остаются одни самки без яйцевых мешков.

Наблюдения за циклопами, взятыми непосредственно из водоема и содержащимися в аквариумах на борту судна в чистой культуре, при соблюдении условий, по возможности близких к естественным, показали, что в период отмирания популяции относительное количество ослабленных особей в эксперименте значительно больше, чем в природе. Старые отмирающие самки и самцы хорошо различаются в популяции: рачки становятся прозрачными, у самок пустые кишечник и яичники, особи малоподвижны, у самцов слабо закручиваются или почти не реагируют антенны при соприкосновении с окружающими циклопами. В опытных сосудах такие рачки скоро гибнут. В природе же эти малоподвижные особи легко становятся жертвой хищников и быстро выедаются.

На огромной акватории Рыбинского водохранилища отдельные популяции циклопов различаются не только сроками созревания, но и размерами половозрелых особей (табл. 13). Наименьшие размеры

Т а б л и ц а 13

Средние размеры половозрелых особей в различных участках
Главного плеса Рыбинского водохранилища

Место изятия пробы	№ стан- ции	Темпе- ратура, °C	Самцы	Самки	
				без яйце- вых мешков	с яйцевы- ми мешками
Прибрежье	1	5,4	1.105	1.39	1.4
	3	7,8	1.04	1.204	1.235
	7	2,85	1.085	1.22	1.236
	11	4,3	1.014	1.28	1.22
Центральный плес	4	3,4	1.01	1.204	1.24
	5	3,3	1.028	1.15	1.237
	6	2,9	1.03	1.12	—
	9	3	1.03	1.136	1.22

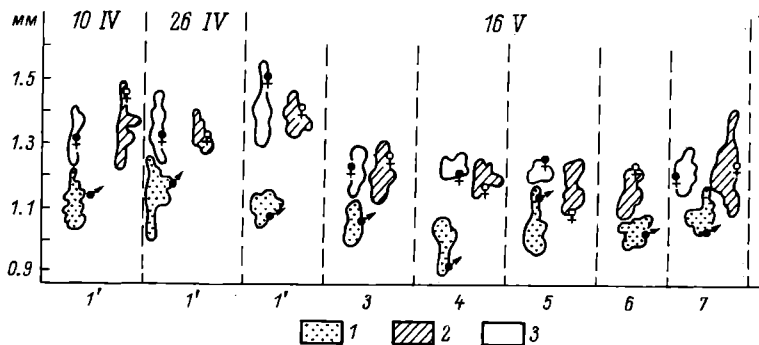


Рис. 58. Размерный состав половозрелой части популяции *Cyclops kolensis* в апреле-мае 1979 г.

1 - зрелые самцы; 2 - самки без яйцевых мешков; 3 - самки с яйцевыми мешками. По оси абсцисс - станции (см. табл. 11).

имеют взрослые особи в центральных участках Главного плеса, где температура долгое время остается низкой, а планктон беден и представлен почти чистой культурой *C. kolensis*. Наибольшую длину имеют половозрелые особи на прибрежных станциях, где прогрев воды происходит быстрее и интенсивнее, а в течение зимы и весной наблюдаются значительные скопления планктона, служащего пищей циклопам.

Изменение размеров тела у *C. kolensis* в оз. Байкал так же, как и у всех колепид, обратно пропорционально изменению температуры. Размножение циклопов происходит круглый год. Рачки, растущие и созревающие в период максимального прогрева, всегда мельче, чем развивающиеся при более низких температурах. Размеры взрослых рачков обычно уменьшаются от весны к лету и увеличиваются к осени. Но в годы максимальной численности наблюдается измельчание рачков к зиме. Это связано со значительным недостатком пищи для многочисленной популяции циклопов (Мазелова, 1978). В таких условиях пищевой фактор имеет самостоятельное значение и перекрывает влияние температуры, что наблюдается и на Рыбинском водохранилище.

Самки *C. kolensis*, как и у всех циклопов, крупнее самцов, их размер колеблется от 1.125 до 1.55 мм, самцов от 0.9 до 1.25 мм. Общий размах колебаний размеров обоих полов почти одинаков. Однако в различных районах соотношения размеров неодинаковы. В районе ст. Бор-Дорки (ст. 1) самки значительно крупнее самцов, такое соотношение существует в популяции постоянно и не зависит от температуры. Размеры особей, созревших в мае после вскрытия водоема при температуре 5–6 °C, такие же, как и особей, созревших в начале апреля подо льдом при температуре 1–2 °C.

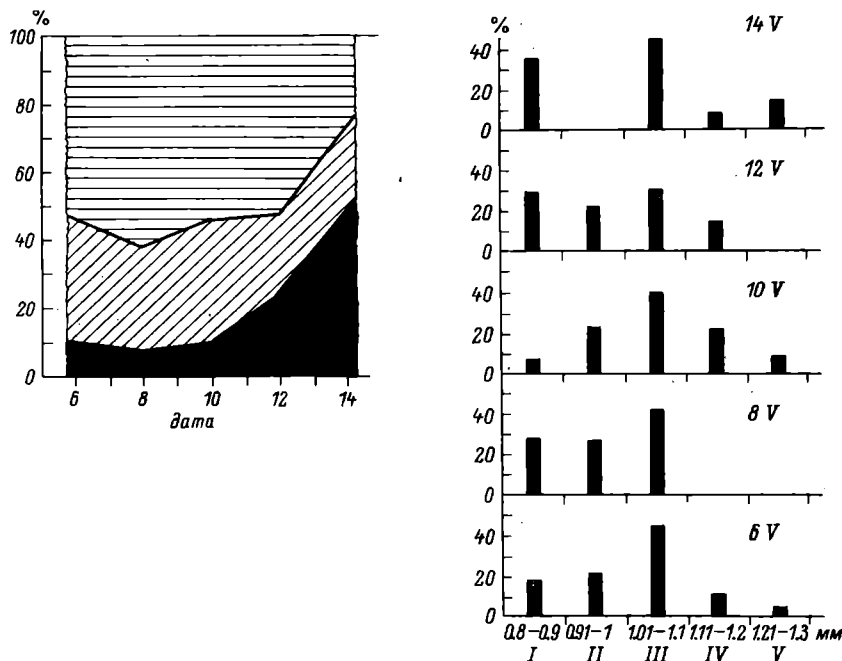


Рис. 59. Структура популяции *Cyclops kolensis* в мае 1982 г. (ст. Городок).

Обозначения те же, что на рис. 55.

Рис. 60. Размерная структура популяции *Cyclops kolensis* в мае 1982 г. (ст. Городок).

Обозначения те же, что на рис. 56.

Самые мелкие самцы обнаружены у Центрального мыса (ст. 4), а самые мелкие самки вблизи русла Шексны (ст. 5, 6), где созревание популяции начинается позднее и проходит медленнее, чем на остальной акватории водоема (рис. 58; табл. 13).

В мае 1982 г. на русле Шексны (ст. Городок) были произведены детальные наблюдения за развитием, размножением и особенностями продуцирования популяции *C. kolensis*. Одновременно с изучением численности, распределения, структуры популяции в естественных условиях производились наблюдения за особенностями копуляции, развитием яиц, длительностью прохождения отдельных науплиальных и копеподитных стадий.

Как уже отмечалось, период размножения *C. kolensis* в Рыбинском водохранилище непродолжителен и различен в отдельных участках. В прибрежных районах после вскрытия водоема он заканчивается в течение 2 нед, в центральной зимней водной массе про-

Численность отдельных групп циклопов (экз./м³)
в мае 1982 г. в Главном плесе (ст. Городок)

Дата	Температура, °C	Копеподиты	Самцы	Самки
6	2.5	5270	3514	976
8	4.5	6050	2340	615
10	5.2	5290	3490	976
12	6.1	5076	2497	2497
14	6.2	2537	2342	4880
Среднее		4844	2836	1989

должается больше месяца. Однако и здесь изменения в популяции нарастают очень быстро. В период наблюдений с 6 по 14 мая 1982 г. температура повысилась незначительно – от 2.6 до 5 °C, количество зрелых особей в популяции изменилось от 46 до 74%. Созревание самцов опережало созревание самок. В начале срока наблюдений опережение было более значительным, к концу в популяции преобладали зрелые самки (рис. 59).

При рассмотрении размерного состава присутствующих в популяции копеподитов оказалось, что в течение всего периода наблюдений доминировала одна размерная группа (1.01–1.1), представляющая собой в основном копеподитов У стадии развития – самок (рис. 60). В течение 10–14 мая несколько возросло относительное количество более крупных копеподитов – созревающих самок. Однако количество самых мелких копеподитов (0.8–0.9) к концу срока наблюдений по мере созревания оставшейся молодежи не уменьшилось, а, наоборот, возросло. Кроме того, эта группа в размерном отношении оказалась изолированной. При более подробном рассмотрении выяснилось, что это мелкие особи (0.79–0.85 мм), имеющие 8 сегментов тела – копеподиты IV стадии развития. В середине мая (табл. 14), когда общая численность копеподитов была 2.54 тыс. экз./м³, эта мелкая фракция составляла около 36%, или 0.92 тыс. экз./м³. Средняя численность циклопов в это время равнялась 9.76 тыс. экз./м³, т.е. такие особи составляют около 0.1 части популяции. Эти не развившиеся весной копеподиты IV стадии, видимо, принадлежат к другой генерации вида. Опускаясь на дно одновременно с одновозрастными копеподитами новой генерации, они созревают осенью, после становления водоема и всплытия циклопов в толщу воды, размножаются в течение зимы и отмирают в марте. Численность этой генерации зимой обычно составляет 5–10 тыс. экз./м³, или до 13% (см. рис. 55).

За период наблюдений (6–14 мая 1982 г.) изменение биомассы имело и положительное, и отрицательное значение, что связано с большой долей описанной выше не растущей размерной категории (табл. 15). Ранней весной, когда наблюдается массовая копуляция,

Т а б л и ц а 15

Изменение биомассы незрелой части популяции *Cyclops kolensis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в мае 1982 г. (ст. Городок)

Дата	Размерная группа, мм					Общая биомасса, мг/м ³
	0,81-0,9	0,91-1,0	1,01-1,1	1,11-1,2	1,21-1,3	
	Средняя масса одной особи, мг					
	0,093	0,013	0,018	0,024	0,03	
6	<u>896</u> 8,3	<u>1075</u> 13,9	<u>2150</u> 38,7	<u>538</u> 12,9	<u>180</u> 5,4	79,2
8	<u>1405</u> 13,1	<u>1405</u> 18,3	<u>2035</u> 36,6	-	-	68
10	<u>324</u> 3,0	<u>1129</u> 14,7	<u>1938</u> 35,0	<u>1129</u> 27,1	<u>324</u> 9,7	89,5
12	<u>1487</u> 13,8	<u>1120</u> 14,6	<u>1487</u> 26,8	<u>746</u> 17,9	-	73,1
14	<u>1729</u> 16,1	-	<u>2079</u> 37,3	<u>348</u> 8,3	<u>693</u> 20,3	82,5

до появления науплиев продуцирование популяции практически равно нулю.

Во второй половине мая в популяции появилось большое количество науплиев, начался их интенсивный рост. Развитие молодежи заканчивается IV копеподитной стадией, которая, опускаясь на дно в первой декаде июня, пребывает в диапаузе в течение всего летне-осеннего периода.

Копуляция и размножение циклопов. Копуляцию циклопов легко наблюдать под бинокляром, несколько увеличив их концентрацию по сравнению с природной. Она происходит как и у всех циклопид (Рылов, 1948); ранее не были известны лишь некоторые детали процесса. Самец, более активно двигаясь в пространстве, антенной схватывает самку за любую часть тела. Затем, быстро перемещаясь и обкручивая обе антенны вокруг ее тела, он закрепляет их вокруг IV пары ног самки, остальные три пары грудных ног самки прижимает к ее телу своим головным концом. Закрепившись, самец постоянно бьет всеми своими грудными ножками по брюшку самки. Если у самки нет еще прикрепленных сперматофоров, то копуляция происходит быстро. Самец IV парой ножек, как пинцетом или щипчиками, зажимает абдомен самки в его тонкой части ниже receptaculum semeni, а III парой ног отделяет сперматофоры, мгновенно переносит их и приклеивает к отверстию семенного мешка самки. Перенос и прикрепление сперматофоров длится 1-2 с. Если самка имеет прикрепленные сперматофоры, то копуляция более продолжительна и поведение самца меняется. Иногда он приклеивает свои сперматофоры выше или ниже имеющихся. Чаще же III и IV пары ножек самца периодически бьют по абдомену самки,

пытаясь смести прикрепленные сперматофоры. Сперматофоры отрываются и тонут, а самец приклеивает свои. При этом иногда не наблюдается захвата абдомена самки ножками IY пары самца, а они вытягиваются вдоль его брюшка. Если сперматофоры не сбрасываются с помощью ножек, то самец, будучи прикрепленным своими антеннами к IY паре ног самки, перемещает назад головной конец и ротовыми частями скусывает прикрепленные сперматофоры, после чего обычным способом приклеивает свои.

Образование яйцевых мешков, вылупление науплиусов, их рост и развитие были прослежены как в природе, так и в эксперименте. Опыты производились в сосудах объемом 50 мл, куда отсаживалось по одной самке сразу после копуляции. Отсаженные самки (5–10 шт.), копуляция которых наблюдалась одновременно (в течение часа), составляли одну серию наблюдений. В сосуд помещалось по 1–2 особи. Сосуды затыгивались газом № 67, помещались в трехлитровые цилиндры, которые погружались в баки объемом 20–30 л. Все емкости заполнялись водой из водохранилища. В баках ее постепенно меняли. Наблюдения велись на борту судна с 6 по 20 мая. Осмотр рачков производился ежедневно. Всего прослежено 13 серий, результаты которых даны на рис. 61.

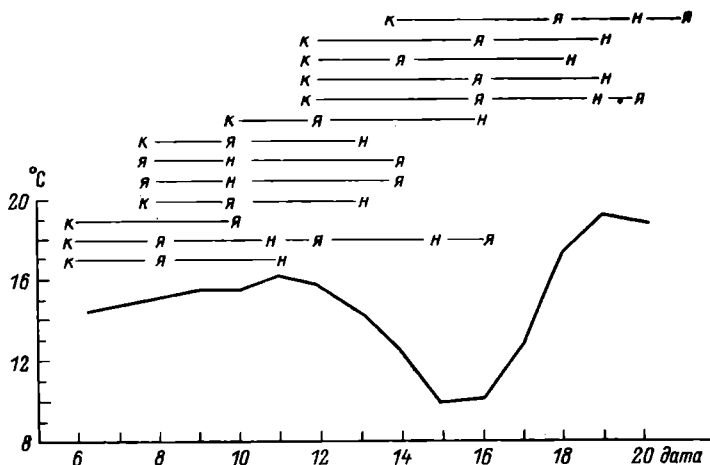


Рис. 61. Продолжительность отдельных стадий развития яиц и температура воды в течение мая 1982 г.

к — копуляция; я — образование яиц; н — вылупление науплиев.

Образование яйцевых мешков происходит на 2–4-е сутки после копуляции, что больше зависит от зрелости яйцеклеток в яичнике (наполнение яичника) и меньше от температуры воды. При хорошо заметных темных наполненных яичниках и температуре около 15 °C образование яйцевых мешков происходило через 38–46 ч; при пус-

тых яичниках и той же температуре – на 4-е сутки. Такая зависимость сохранялась в 80% случаев при температуре 14–18 °С. Несколько более изменчивы периоды развития науплиев и образования новых яйцевых мешков. При температуре около 15 °С вылупление науплиев происходило на 3–4-е сутки, а еще через сутки образовывались новые яйцевые мешки. При понижении температуры до 10 °С вылупление науплиев в 60% случаев происходило на 4-е сутки, а при последующем повышении температуры на 3-и и даже на 2-е сутки. Образование новых яйцевых мешков происходит, как правило, на следующие сутки после вылупления науплиев. Такая зависимость наблюдалась при 15, 10 и 18 °С. В среднем период между образованием яйцевых мешков и вылуплением науплиев составляет несколько более 4 сут. Результаты наших наблюдений за развитием яиц *C. kolensis* на Рыбинском водохранилище при температуре 10–18 °С сходны с данными, полученными Г.Ф. Мазеповой (1978) для этого вида в оз. Байкал при 9–17 °С.

	Рыбинское водохранилище	Оз. Байкал
Развитие яиц в яичниках	4	3–4
Появление яйцевых мешков после копуляции	2	–
Развитие яиц I помета при наполненных яичниках	2–4	4–5
Образование новых яйцевых мешков	1	1
Развитие яиц II помета	2–3	–

Плодовитость самок *C. kolensis* прямо пропорциональна их длине в пределах размеров особей от 1,2 до 1,3 мм. Плодовитость мелких самок бывает очень мала в первом помете, но от помета к помету увеличивается (от 22 до 70 яиц). В меньших пределах колеблется общее количество яиц у самых крупных особей длиной от 1,44 до 1,55 мм (рис. 62). Относительная плодовитость их обычно ниже, чем самых мелких. Минимальное число яиц в двух яйцевых мешках составляет 25, максимальное 81, среднее 48 яиц, что значительно больше, чем по данным В.И. Монченко (1974) для этого вида в среднем Днепре и Г.Ф. Мазеповой (1978) для оз. Байкал. Максимальная плодовитость байкальского циклопа 46 яиц, средняя 29 яиц. В Рыбинском водохранилище средняя (потенциальная) плодовитость за весь период плодоношения составляет 360 яиц, максимальная (потенциальная) – 607 яиц.

Подобная плодовитость наблюдается у *C. kolensis* в оз. Байкал также в летний период его размножения: средняя величина – 350 яиц и максимальная – 552 яйца (Мазепова, 1978). Средняя плодовитость и ее максимальные величины, по всей вероятности, являются устойчивыми видоспецифичными признаками.

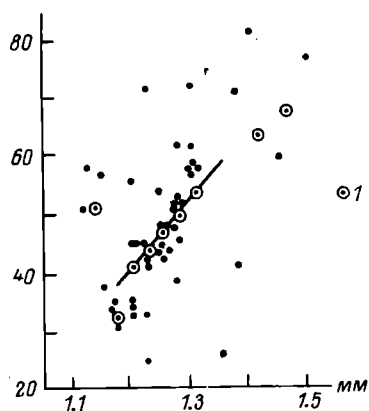


Рис. 62. Зависимость плодовитости *Cyclops kolensis* от размера особи.

1 — среднее арифметическое. По оси ординат — количество яиц; по оси абсцисс — длина самки.

Потенциальная плодовитость размножающейся популяции циклопов в Рыбинском водохранилище составляет $2.1 \cdot 10^6$ яиц, в оз. Байкал — $2 \cdot 10^6$ яиц.

Развитие науплиальных и копеподитных стадий изучалось в таких же экспериментальных сосудах. Отсаживалось по одному рачку, выловленному из водохранилища, у которого определялась стадия развития. Сосуды просматривались 2 раза в сутки. Дважды за день подливалась кормовая суспензия из концентрированного естественного планктона, содержащего водоросли и простейших. В течение наблюдений температура воды составляла $15-17^\circ\text{C}$. Рачки содержались только по 3–4 сут. За этот период они всегда проходили одну линьку. Промежутки между линьками в период прохождения науплиальных стадий составляли 2, 2.5, 2.7, 3 сут, в среднем около 2.5 сут, кроме I науплиальной стадии, которая длится менее суток (около 12–16 ч). Общая продолжительность науплиального периода 13–14 сут.

В Саратовском водохранилище при температуре $8-15^\circ\text{C}$ науплиальный период у *C. kolensis* проходил за 7–19 сут, что связано с большим диапазоном температур (Тимохина, 1978).

В оз. Байкал *C. kolensis* размножается круглый год. В самое теплое время науплиальный период длится 24 сут, а общая продолжительность развития составляет около 50 сут, в самое холодное зимнее время (вылупление науплиев происходит в ноябре) — 250 сут (Мазепова, 1978).

В Рыбинском водохранилище промежутки между линьками копеподитных стадий почти одинаковы. I и II стадии существуют 2–2.5 сут, III несколько дольше — 3–3.5 сут. Развитие от I до IV стадии продолжается около 8 сут. Удлинение сроков прохождения отдельных стадий по мере роста, свойственное циклопам (Иванова, 1973), у *C. kolensis* часто не наблюдается. Прохождение более старших стадий происходит быстрее при увеличивающемся прогреве воды. В этом, видимо, заключается причина относительно одновременного (около 5 сут) массового перехода копеподитов на IV стадию в Рыбинском водохранилище в первой половине июня.

А.Ф. Тимохина (1978), изучая динамику численности и продукцию *C. kolensis* в верхнем участке Саратовского водохранилища, объясняет задержку развития копепоидов на IV стадии до 20 сут и более плохими условиями питания. В садках, которые содержались в водоеме, ни один рачок не перешел на V копепоидную стадию. Однако это связано не с недостатком пищи, а с особенностями биологии *C. kolensis* в водоемах средней полосы. Линька рачков и переход на V копепоидную стадию, как уже отмечалось, происходит в марте-апреле следующего года.

В период откладки яиц, появления науплиев и дальнейшего роста молоди наблюдается наиболее интенсивное продуцирование *C. kolensis*. Период плодоношения и интенсивного размножения циклопов в Рыбинском водохранилище по наблюдениям 1979–1982 гг. длится 26–44 сут после вскрытия водоема. В конце этого периода взрослые особи исчезают, общая численность молоди нового поколения резко сокращается, в толще воды остаются немногочисленные копепоиды разного возраста.

Процесс размножения самок и роста копепоидов нового поколения был прослежен в природных условиях в мае 1982 г. в центре Главного плеса Рыбинского водохранилища (ст. Наволок),¹ где численность циклопов максимальна, а прогрев воды происходит медленно. Самый пик численности яйценосных самок отмечался во второй половине мая при температуре около 10 °C (рис. 63; табл. 16). К этому времени популяция созрела полностью, шло активное вы-

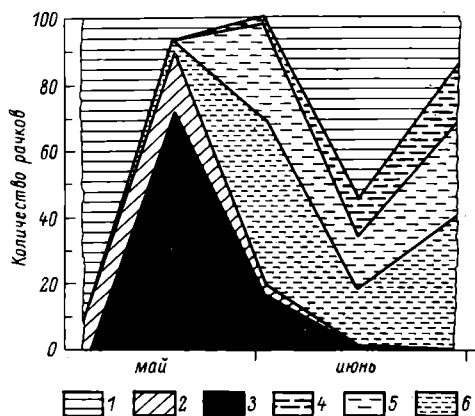


Рис. 63. Структура популяции *Cyclops kolensis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Наволок) в мае-июне 1982 г.

1 – копепоиды IV стадии; 2 – самцы; 3 – самки; 4 – копепоиды III стадии; 5 – то же II; 6 – то же I.

¹ Станции Городок и Наволок принадлежат одному району и находятся на расстоянии 7 км друг от друга.

Т а б л и ц а 16

Численность (экз./м³) и биомасса (г/м³) отдельных стадий

Дата	Темпе- ратура, °С	Старое поколение			
		копеподи- ты IV- У стадий	♀♀	♂♂	Nauplii
5 мая	2.8	<u>7680</u> 0,154	<u>320</u> 0,01	<u>1120</u> 0,02	<u>880</u> 0,001
18 мая	9	<u>1400</u> 0,034	<u>9600</u> 0,42	<u>2500</u> 0,05	<u>900</u> 0,002
2 июня	14.2	0	<u>480</u> 0,026	<u>80</u> 0,002	<u>14880</u> 0,03
16 июня	12.2	0	<u>80</u> 0,04	0	<u>6480</u> 0,013
29 июня	15.4	0	0	0	<u>240</u> 0,001

лупление, науплиев и образование у самок новых порций яиц. Этот период очень короток — около 2 нед. К началу июня большая часть самок и все самцы исчезли из проб. Таким образом, самки существовали и размножались в общей сложности несколько больше месяца. Относительно длительный период существования самок в этом году был связан с похолоданием в середине июня, когда температура воды за 2 нед не повысилась, а снизилась на 2 °С (табл. 16). В начале июня при температуре 14,2 °С отмечалось массовое появление науплиев, шел их интенсивный рост, появились копеподиты I-II и первые особи III стадии. Развитие их обычно идет очень быстро, и в середине июня половина особей переходит в IV копеподитную стадию. Сборы 16 июня застали популяцию до массового выпадения (оседание в наилкок) копеподитов IV стадии (численность популяции оставалась на одном уровне). В течение последующих 2 нед основная масса копеподитов перешла в IV стадию и выпала из планктона. В это время отмерли последние взрослые материнские особи, присутствующие в планктоне около 44 сут. Популяция теперь целиком состояла из особей нового поколения. К концу июня почти все копеподиты достигли IV стадии и опустились на дно. Численность популяции сократилась на порядок. Оставшаяся молодежь разного возраста в дальнейшем быстро исчезает из толщи воды.

В самом начале лета заканчивается активный период в жизненном цикле *C. kolensis*. Под действием волнового взмучивания начинается пассивное перемещение покоящихся копеподитов вместе с осевшими остатками водорослей и ракообразных по дну водохранилища.

в Главном плесе (ст. Наволок) весной 1982 г.

Новое поколение				Общий показатель
стадии развития копеподитов				
I	II	III	IV	
<u>80</u> 0,001	0	0	0	<u>10080</u> 0,16
<u>100</u> 0,001	0	0	0	<u>14500</u> 0,503
<u>1440</u> 0,01	<u>880</u> 0,002	<u>160</u> 0,002	0	<u>17920</u> 0,07
<u>1664</u> 0,012	<u>1508</u> 0,014	<u>1250</u> 0,013	<u>5512</u> 0,094	<u>16880</u> 0,024
<u>640</u> 0,004	<u>240</u> 0,001	<u>240</u> 0,0024	<u>400</u> 0,007	<u>1800</u> 0,015

Продукция *Cyclops kolensis*
в Рыбинском водохранилище в 1982 г.

Поскольку *C. kolensis* в Рыбинском водохранилище является моноциклическим видом (с сильно редуцированным вторым циклом, которым при расчетах можно пренебречь), то популяция его представляет собой популяцию простейшей структуры (Бекман, Мөншуткин, 1964). В течение года (с июня предыдущего по начало мая следующего) популяция существует в виде одновозрастных особей (копеподиты IV стадии), и только с начала апреля до середины июня особи созревают, размножаются, после чего происходит отмирание материнской части популяции.

Если бы все вылупившиеся науплии доживали до IV стадии, после которой в диапаузе они опускаются на дно, расчет продукции популяции не представлял бы сложности при наличии необходимых параметров: среднего количества размножающихся самок ($Nov.$), их средней плодовитости (F), периода плодоношения (T) и эмбрионального периода, вернее, периода между двумя вылуплениями науплиев (D). Продукция популяции, создаваемая за период активного размножения и роста молоди до IV стадии (или „потенциальная” — „гипотетическая”), рассчитывалась по формуле

$$P = \frac{Nov. \cdot F \cdot T}{D} \cdot W_{\text{сop.IV}} = \frac{2437 \cdot 48.44}{4} \cdot 0.017 = 21875 \text{ (мг/м}^3\text{)},$$

или 21.9 г/м³.

Однако в действительности только малая часть из образовавшихся

яиц или выплывшихся науплиев до копепода IY стадии. Основная часть продуцируемой молоди выедается на более ранних стадиях развития. Теоретически, по аналогии с другими животными, наибольшие потери в популяциях происходят на ранних личиночных стадиях развития. У разных видов, имеющих самые различные соотношения длительности отдельных стадий, эти потери неодинаковы.

Расчет коэффициентов выедания для *C. kolensis* представляет собой трудную задачу, при решении которой приходится прибегать к различного рода допущениям. Однако вносимые допущения основывались на тщательных многочисленных наблюдениях в природе за этим видом.

Самки за весь период размножения продуцируют огромное количество науплиев.

$$N_n = \frac{Nov \cdot F \cdot T}{T} = \frac{2437 \cdot 48 \cdot 44}{4} = 1286.78 \text{ тыс. экз./м}^3.$$

Некоторое время, равное продолжительности науплиального периода для первых поступающих в планктон науплиев (13–14 сут), еще до появления в пробах копеподитов I стадии, происходит накопление науплиев. Этот период равен приблизительно половине всего периода размножения. Таким образом, за этот срок должно уже отродиться и присутствовать в планктоне 50% всех науплиев, т.е. около 640 тыс. экз./м³. В действительности же по многолетним наблюдениям за размножением *C. kolensis* количество науплиев в пробах на порядок ниже.

Дата	t , °C	Численность ³ тыс. экз./м
4 июня 1979	13.2	17.2
10 июня 1980	15.8	26.2
16 июня 1981	14.4	40
2 июня 1982	14.2	15

Максимальное их число наблюдалось обычно в первой половине июня (в зависимости от характера весны) при температуре 13–16 °C, после полного созревания самок популяции, в начале снижения их численности. Если принять максимальную численность науплиев (40 тыс. экз./м³) как количество выживших за науплиальный период, то процент элиминации или выедания составит 93.75, т.е. за науплиальный период остается в живых 6 науплиев из 100. Таким образом, коэффициент элиминации (k_1) за науплиальный период составит около 0.94.

Выедание копеподитов по сравнению с науплиями значительно снижается. Коэффициенты выедания рассчитаны исходя из данных, полученных непосредственно в природе, а также экспериментально (рис. 64; табл. 16).

Как известно, численность на отдельных стадиях при постоянстве пополнения в отдельный момент наблюдения прямо пропорциональна продолжительности стадий.

Рис. 64. Изменение численности различных стадий нового поколения *Cyclops kolensis* (ст. Наволок).

1 — науплии; 2 — копепоиды I стадии; 3 — то же II стадии; 4 — то же III и 5 — IV стадий.

$$N_n : N_{\text{сор. I}} : N_{\text{сор. II}} = D_n : \\ : D_{\text{сор. I}} : D_{\text{сор. II}} \dots$$

При численности науплиев около 15 тыс. экз./м³ (рис. 64; табл. 16), при продолжительности науплиального и первого копепоидного периодов 13.5 сут и 2.5 сут и отсутствии выпадения копепоидов I возраста в популяции их должно быть

$$N_{\text{сор. I}} = \frac{N_n D_{\text{сор. I}}}{D_n} = \frac{15000 \cdot 2.5}{13.5} = 2778 \text{ (экз./м}^3\text{)}.$$

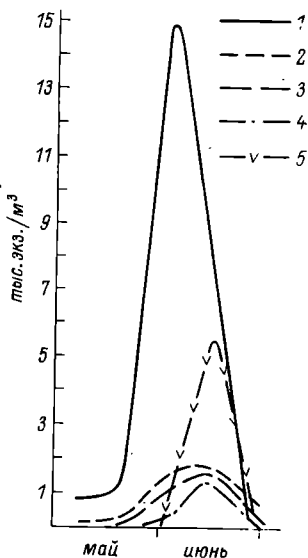
Фактически же максимальная численность копепоидов I стадии составляет в планктоне 1664 экз./м³, т.е. выедается 2778 - 1664 = 1114 (экз./м³), что составляет 40% от исходного (теоретического) количества копепоидов I стадии. Таким образом, $k_2 = 0.40$. В дальнейшем выедание снижается. Продолжительность II и III копепоидных стадий одинакова и составляет около 2 сут. Если бы выедания на этих стадиях не происходило, то численность рачков последующей стадии развития была бы равна таковой предыдущей. Действительно, максимальная численность особей на этих стадиях различается незначительно (рис. 64). Коэффициент элиминации для II копепоидной стадии составляет

$$k_3 = \frac{N_{\text{сор. I}} - N_{\text{сор. II}}}{N_{\text{сор. I}}},$$

для III копепоидной стадии

$$k_4 = \frac{N_{\text{сор. II}} - N_{\text{сор. III}}}{N_{\text{сор. II}}}.$$

Получаем, что $k_3 = 0.1$ и $k_4 = 0.17$. Копепоиды II и III стадий, обладающие уже значительной подвижностью, не должны значительно различаться по доступности хищникам, поэтому примем для II и III стадий средний коэффициент выедания - 0.13. Для IV копепоидной стадии выедание не может быть рассчитано аналогичным способом. Данные по численности этой стадии для подобных расче-



тов непригодны. На IV копеподитной стадии развитие приостанавливается, и рачки такого возраста некоторое время накапливаются в планктоне, пока не начнется их оседание в бентос. Поэтому численность особей IV копеподитной стадии оказывается значительно выше, чем на I, II и III (рис. 64). Длительное пребывание рачков IV стадии в планктоне может быть причиной их большего выедания. Однако мы не видим здесь реальных путей расчета коэффициента выедания и можем лишь сделать допущение, что оно не больше, чем для копеподитов III стадии, и может быть принято за среднюю величину — 0.13.

Таким образом, вычислив коэффициенты элиминации или выедания, мы можем рассчитать численность и массу особей каждой возрастной группы, потребленных за период развития отдельных стадий. Масса этих групп составит продукцию нового поколения ($P_{\text{нп}}$). В общую годовую продукцию мы должны включить и массу старого поколения ($P_{\text{сп}}$) — самцов, самок, т.е. $P = P_{\text{нп}} + P_{\text{сп}}$; $P_{\text{нп}} = W'_n \cdot N_n \times k_1 + W'_{\text{сop.I}} \cdot N_{\text{сop.I}} \cdot k_2 + W'_{\text{сop.II}} \cdot N_{\text{сop.II}} \cdot k_3 + W'_{\text{сop.III}} \cdot N_{\text{сop.III}} \cdot k_4 + W'_{\text{сop.IV}} \cdot N_{\text{сop.IV}} \cdot k_5 = 1083 + 215 + 54 + 57 + 77 = 1476 \text{ (мг/м}^3\text{)}$; $P_{\text{сп}} = W'_\sigma \cdot N_\sigma + W'_\sigma \cdot N_\sigma = 79.2 + 42.5 = 121.7 \text{ (мг/м}^3\text{)}$; $P = 1476 + 121.7 \approx 1.6 \text{ (г/м}^3\text{)}$.

При средней биомассе популяции за период размножения, равной 0.31 г/м³, P/B-коэффициент за месяц составил 3.5, среднесуточный — 0.12. По данным А.Ф. Тимохиной (1978), среднесуточные P/B-коэффициенты в 1974–1976 гг. в период размножения колебались от 0.07 до 0.27.

Итак, основная продукция создается *C. kolensis* в период размножения, когда биомасса популяции воспроизводится 3–4 раза. Продуцирование происходит значительно более интенсивно, чем в период роста особей в феврале–апреле (см. табл. 11).

Годовая продукция *C. kolensis*, складывающаяся из продукции старого и нового поколений и рассчитанная по приведенной выше схеме, вне всякого сомнения, окажется заниженной, поскольку в ней не учтено выедание копеподитов IV стадии, находящихся в илу в диапаузе, т.е. в течение летнего периода. Многолетние наблюдения за численностью копеподитов нового поколения и количеством выросших из них взрослых особей, размножающихся следующей весной, показывают, что значительная часть копеподитов выедается в летнее время, когда они находятся в покоящемся состоянии. Копеподиты активно выедаются с наилка ершом, особенно его молодь (Подаруева, 1960). Возможно, значительная их часть потребляется хищными беспозвоночными, например *Procladius* и *Cryptochironomus*. Однако данные, по которым можно оценить элиминацию, отсутствуют. Копеподиты потребляются не только из наилка. При сильном ветровом перемешивании, при взмучивании донных отложений в районах с глубинами до 7–8 м они совместно с детритными частицами оказываются в толще воды. Последующее оседание их, вновь переход во взвешенное состояние может происходить неоднократно. В это время какая-то часть рачков потребляется хищными беспозвоночными и рыбами.

Образование скоплений *Succinea kolensis* в котловинах водохранилища. Динамика — особенность жизненного цикла этого вида

Поступление копепоидов IV стадии развития в водную толщу из наилка во время ветрового перемешивания и транспортировки их ветровыми течениями — процесс, благодаря которому они оказываются сосредоточенными в глубоких местах водохранилища.

Взмученные органические частицы переотлагаются во впадинах ложа глубже 10 м. Эта глубина принята для Главного плеса Рыбинского водохранилища за границу, ниже которой аккумулируются илистые отложения (Курдин, Зиминова, 1971). Скорость оседания и вертикальное распределение частиц в отложениях определяется их гидравлической крупностью. Копепоиды как относительно легкие частицы оказываются почти на поверхности отложений. При ветреной погоде в начале лета транспортировка копепоидов происходит быстро, до периода летней стагнации. Они оседают в местах ниже изобаты 10 м. Здесь при полном отсутствии освещения прикрытые другими легкими частицами растительного происхождения копепоиды становятся менее доступными как пища для рыб.

Летом 1983 г. в районе ст. Наволок (глубина 6–7 м) ежемесячно производился сбор микробентических проб. Результаты показали, что наибольшая численность (тыс. экз./м²) покоящихся копепоидов наблюдалась в течение июня–начале июля, а в августе они почти исчезли из проб, т.е. были перенесены в более глубокие участки.

Дата	Численность копепоидов	
	IV стадии развития, тыс. экз./м ²	
11 мая	0.5	
8 июня	750	
7 июля	875	
4 августа	6	

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 еще большей концентрации копепоидов в самых глубоких участках водоема — руслах затопленных рек и котловинах озер.

После образования ледяного покрова копепоиды приходят в активное состояние и всплывают из грунта в придонный слой воды. В течение первых месяцев зимы продолжается их концентрация в глубоких участках. В январе–апреле 1982 г. было произведено 5 съемок на разрезе через русло Мологи (ст. Бор-Дорки), включающем левобережную пойму, склон, стрежень и правобережную пойму. Производились вертикальные измерения температуры и сбор

проб зоопланктона. На пойменных станциях пробы брались у дна, на русле из нижних горизонтов, где обычно держатся скопления циклопов.

Прогрев придонного слоя левобережной поймы происходил относительно быстро (см. рис. 9). В течение января температура у дна достигала 1–0.8 °C (ст. 1). Эти слои как более плотные должны стекать с поймы по уклону дна в сторону русла, где в это время температура ниже 0.6–0.4 °C (ст. 2, 3). Аналогичная картина наблюдалась и на правобережной пойме (ст. 5). Одновременно наблюдалось уменьшение копеподитов на поймах и концентрирование их в русле. Эти медленные перемещения едва ли могут быть направленными миграциями рачков в наиболее благоприятные для них условия. Циклопы увлекаются и транспортируются по склонам образующимися в таких участках плотностными течениями (Hutchinson, 1969) (табл. 17).

Уменьшение плотности циклопов на поймах в 20–30 раз и увеличение их плотности в самом русле в 4–7 раз (в среднем с 7.4 тыс. экз./м³ 20 января до 34.7 тыс. экз./м³ 17 марта) может служить одним из доказательств существования плотностных течений в результате грунтового прогрева придонных слоев. В наибольшей степени этот процесс имеет место в первую половину зимы, пока не истощится запас грунтового тепла на поймах и не выравниваются температуры на одних и тех же горизонтах пойм и русла. Выравнивается и численность циклопов на одних горизонтах склона и русла (ст. 3, 4).

Во вторую половину зимы плотностные течения, которые создают картину дихотермии (см. рис. 7), затухают. К этому времени все циклопы оказываются сосредоточенными в русле, где численность их до вскрытия водоема остается стабильно высокой.

Возникновение диапаузы в развитии циклопов – один из сложнейших вопросов их биологии. У близкого к *C. kolensis* по географическому распространению и экологии *C. scutifer* диапауза происходит тоже на IV копеподитной стадии. Однако это наблюдается только в отдельных озерах, характеризующихся большой глубиной и чертами олиготрофии. Проанализировав наиболее существенные черты ряда озер Норвегии, Элгморк с соавторами (Elgmork et al., 1978) высказывает предположение, что возникновение диапаузы связано с воздействием рыб-планктофагов, а не с абиотическими факторами среды. Выпадение в пелоген IV копеподитной стадии наблюдается летом, когда наиболее интенсивно идет выедание рыбами крупных планктонных форм.

Воздействие рыб на зоопланктон, выражающееся в изменении размерной и возрастной структур популяций рачков, может проявляться и в изменениях других биологических параметров, в частности в возникновении способности выпадать в диапаузу и „сидиментироваться“ (Nilssen, 1977). Возможно, в какой-то степени диапауза у *C. kolensis* является также защитным приспособлением от выедания планктоноядными рыбами. Однако в оз. Байкал

Т а б л и ц а 17

Изменение численности (тыс.экз./м³) *Cyclops kolensis*
в течение зимы на разрезе через русло Мологи в 1982 г.

Дата	Глубина, м	Левая пойма		Склон, ст. 3	Русло, ст. 4	Правая пойма	
		ст. 1	ст. 2			ст. 5	ст. 6
20 января	2	-	-	-	-	-	0.1
	4	0.8	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-
	7	-	-	-	-	0.4	-
	8	-	5.6	-	-	-	-
	9	-	-	-	-	-	-
	10	-	-	-	2.4	-	-
	11	-	-	5.1	4.4	-	-
	12	-	-	-	8.4	-	-
	13	-	-	-	11	-	-
	14	-	-	-	11	-	-
3 февраля	2	-	-	-	-	-	0
	4	0.2	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-
	7	-	-	-	-	2.7	-
	8	-	1.6	-	-	-	-
	9	-	-	-	-	-	-
	10	-	-	-	3	-	-
	11	-	-	6.1	6.4	-	-
	12	-	-	-	8.2	-	-
	13	-	-	-	26	-	-
	14	-	-	-	30	-	-
18 февраля	2	-	-	-	-	-	0
	4	0.2	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-
	7	-	0.4	-	-	3.5	-
	8	-	-	-	-	-	-
	9	-	-	-	3.8	-	-
	10	-	-	9.0	11	-	-
	11	-	-	-	44.8	-	-
	12	-	-	-	27.2	-	-
	13	-	-	-	51.2	-	-
	14	-	-	-	-	-	-
17 марта	1	-	-	-	-	-	0
	4	0.2	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	0.1	-

Т а б л и ц а 17 (продолжение)

Дата	Глубина, м	Левая пойма		Склон, ст.3	Русло, ст.4	Правая пойма	
		ст.1	ст.2			ст.5	ст.6
17 марта	7	-	1.3	-	-	-	-
	8	-	-	-	1.2	-	-
	9	-	-	5.3	8.4	-	-
	10	-	-	-	25.6	-	-
	11	-	-	-	72	-	-
	12	-	-	-	6.8	-	-
	13	-	-	-	-	-	-
	14	-	-	-	-	-	-
8 апреля	1	-	-	-	-	-	0
	4	0.2	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	-	0.1	-
	6	-	-	-	-	-	-
	7	-	0.2	-	-	-	-
	8	-	-	-	-	-	-
	9	-	-	21	40	-	-
	10	-	-	-	-	-	-
	11	-	-	-	11	-	-
	12	-	-	-	22	-	-
	13	-	-	-	-	-	-
	14	-	-	-	-	-	-

этот вид вообще не имеет диапаузы и летом размещается в наиболее холодной пелагической области (Мазепова, 1978).

По-видимому, при возникновении диапаузы у *C. kolensis* существенную роль играет температурный фактор, так как в водоемах средней полосы летом происходит интенсивный прогрев всей толщи воды.

В озерах Норвегии покоящиеся копеподиты IV стадии *C. scutiger* обнаруживаются в седиментах наиболее глубоких участков с июня по апрель (Elgmork et al., 1978). В изученных нами водоемах, как уже отмечалось, копеподиты IV стадии *C. kolensis* находятся в иловых отложениях в покоящемся состоянии только в течение безледного периода. После образования льда они обретают подвижность и всплывают в толщу воды, однако дальнейшее развитие их приостановлено до весны. Таким образом, диапауза у *C. kolensis* делится на два периода: неподвижности — покоящегося состояния в илу глубоких участков (июнь—декабрь) — и подвижности — в придонном горизонте воды (декабрь—апрель).

Из всех видов рода *Notholca* в Рыбинском водохранилище наиболее многочисленной оказалась форма *N. squamula tenuispina*, обнаруженная впервые в 1979 г. в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. Распространение этой формы, обладающей необычно длинными и тонкими шипами, связано с меньшей минерализацией и большей окрашенностью моложской водной массы. В 1980 г. эта форма встречалась во многих точках Главного плеса и в русле р. Шексны у ст. Городок, где она размножалась совместно с типичной *N. squamula squamula*. Однако и в эту зиму „тонкошипая“ форма была особенно многочисленной в русле Мологи. На этой станции первые особи *N. squamula tenuispina* отмечены в конце января. В середине февраля вид заселил всю толщу воды от поверхности до дна на правобережной пойме (глубина 2 м), где его численность достигла 20,5 тыс. экз./м³. В сторону русла она снижалась до 2,5 тыс. экз./м³ у поверхности. В дальнейшем количество коловраток на поймах, особенно правобережной, резко сократилось, а в русле оставалось высоким и стабильным до самого разрушения льда (рис. 65). На правобережной пойме они исчезли уже в конце марта в связи со снижением температуры до нуля, падением уровня и оседанием льда на грунт. Процесс заселения коловратками различных участков зависит от характера прогрева. Наибольшей численности (23,5 тыс. экз./м³) коловратки достигли в конце марта у нижней кромки льда над самым руслом. В это время максимальная их плотность находилась над наибольшими глубинами, разрежаясь по направлению к обоим поймам. Устойчивая и высокая численность коловраток в русловом участке связана с благоприятными и стабильными температурными условиями и обилием бактериальной пищи по сравнению с окружающими мелководьями.

Типичная форма в Рыбинском водохранилище никогда не встречается в таких количествах, как „тонкошипая“. Обычно она обнаруживается около дна в количестве 1–2 тыс. экз./м³, тогда как *N. squamula tenuispina* – обитатель поверхностных слоев.

Гигантская форма *N. squamula frigida* обычна для зоопланктона оз. Плещеево, где постоянно встречается в районе котловины и изредка на мелководьях (глубина 1–3 м). Наибольшая численность ее (0,3–0,6 тыс. экз./м³) отмечается в пелагической области озера.

В планктоне Рыбинского водохранилища гигантская форма была найдена только в 1982 и 1983 гг. В 1982 г. численность *N. squamula frigida* достигала 1–1,5 тыс. экз./м³. Первые особи появились 20 января на правобережной пойме Мологи на глубине до 2 м, где изредка продолжали встречаться до середины апреля. Наибольшее количество особей отмечалось в глубинных слоях самого русла (9–12 м). В 1983 г. первые особи были обнаружены только в начале марта, наибольшее количество (0,5 тыс. экз./м³) наблюдалось 16 марта в придонном слое русла Мологи.

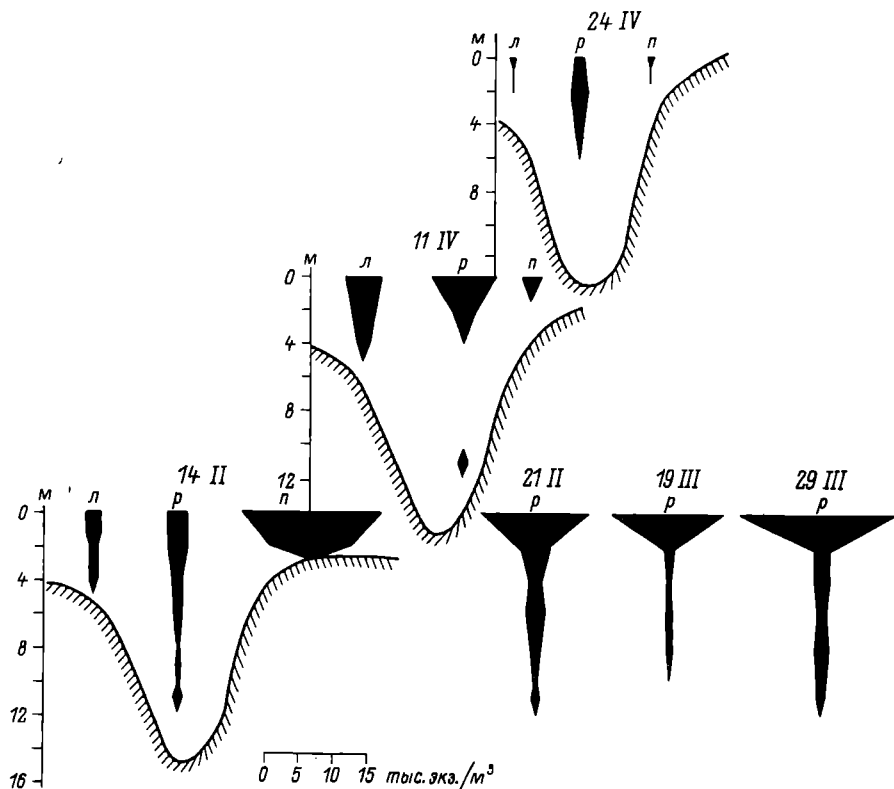


Рис. 65. Распределение *Notholca squamula tenuispina* в районе русла Мологи на Рыбинском водохранилище зимой 1980 г.

л - левобережная пойма; п - правобережная; р - русло.

Размер гигантской формы достигал 450–460 мкм, тогда как массовая „тонкошпильная“ имеет максимальную длину 160 мкм. Таким образом, размер гигантской формы превышает обычную почти в 3 раза, а не в 1.5, как было отмечено для представителей родов *Notholca* и *Keratella* из других водоемов (Кутикова, 1970).

Причины редких вспышек появления гигантской формы в Рыбинском водохранилище нельзя объяснить только особенностями основных абиотических условий (температура, содержание кислорода, цветность и т.д.). 1982 г. был средним по этим параметрам, а численность вида была максимальной.

Для оз. Байкал формы, живущие в открытых районах, от типичных, живущих в прогретых мелководных сорах, отличаются увеличенными размерами (Кожов, 1962). Это явление, описанное для нескольких байкальских видов, связано с развитием в условиях низких температур в пелагиали (Яшнов, 1922).

Постоянное присутствие *Notholca squamula frigida* в оз. Плещеево определяется, видимо, типом водоема, его большой глубиной, обширной зоной пелагиали.

В мелководном Рыбинском водохранилище условия, характерные для пелагиали глубоких озер, где могут формироваться гигантские формы, складываются лишь в отдельные редкие годы.

Особенности размножения дафний и босмин в различных водоемах

Все Cladocera – летние формы, однако при обилии пищи некоторые виды образуют зимой плотные скопления. Среди наиболее обычных зимних форм следует назвать *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *Bosmina longirostris* и *Daphnia longiremis*, которые встречены во всех исследованных водоемах, кроме эпитермических (озера Неро, Селигер (Весецкий плес), Кубенское).

В оз. Белом *D. longiremis* и *D. longispina* встречаются глубже 3,5 м, но наиболее многочисленны в центральных районах с глубиной 5–5,5 м. Зимние *D. longiremis* – мелкие особи размером 0,7–1 мм, несущие 1–3 зародыша. Перезимовавшие крупные *D. longispina* продолжают встречаться и после вскрытия озера, но в переходный период весеннего перемешивания перестают размножаться и имеют пустые выводковые сумки.

В оз. Пено на глубине 3 м обнаружены лишь единичные неразмножающиеся особи *D. cristata*, в более глубоком оз. Вселуг (6 м) этот вид был встречен у дна, отдельные особи несли эмбрионы. В оз. Зауломском (глубина 5 м) в придонном слое обнаружены *Bosmina longirostris*.

При возрастании глубины водоема зимние генерации дафний и босмин размножаются интенсивнее и образуют плотные придонные скопления. В оз. Бородаевском на глубине 11–15 м общая численность *B. longirostris* и *Daphnia cristata* и составляла 1,2 тыс. экз./м³, у самого дна к ним присоединялась *D. longispina* и суммарное количество ветвистоусых достигало 6 тыс. экз./м³. В оз. Сиверском босминами и дафниями населена вся толща воды, за исключением заморного придонного слоя. В марте 1983 г. отдельные виды были многочисленны в разных горизонтах. В придонных слоях с дефицитом кислорода встречались крупные (2–2,5 мм) *D. longispina* с многочисленными зародышами.

В оз. Плещеево обнаружены только *D. cristata* и *D. longispina*. В котловине озера оба вида на глубине 18 м образовывали плотные скопления (10,5 тыс. экз./м³), где имели почти равную численность и сходную плодовитость – 2–3 эмбриона. Дафнии распространялись над участками с глубиной 15–10 м с численностью до 1 тыс. экз./м³, но придонных скоплений не образовывали.

Интенсивное размножение зимних генераций ветвистоусых наблюдалось в затопленном оз. Выдогош. Здесь в придонном скоплении обнаружены *Bosmina longirostris*, *Daphnia cristata* и *D. longispina* (суммарная плотность 7 тыс. экз./м³). Популяции дафний наполовину состояли из молоди разных возрастов, все половозрелые особи имели яйца и эмбрионы.

В Рыбинском водохранилище биология зимних генераций *Cladocera* изучена подробно на русле Мологи в течение 6 лет наблюдений. Видовой состав и интенсивность размножения ветвистоусых в эти годы значительно различались.

В 1978 г. *Bosmina longirostris* и *Daphnia longispina* встречались единичными экземплярами во второй половине марта, а потом исчезли из проб. Зимой 1979 г. наблюдения начались до образования ледяного покрова. В ноябре в пробах были обнаружены самцы и эффиальные самки *Bosmina longispina*, *B. coregoni*, *Daphnia longiremis*, *D. longispina*. В середине декабря (через 12 сут после замерзания водоема) появились первые особи *Bosmina longirostris*, наблюдалось вылупление молоди из латентных яиц. В начале февраля оставшиеся от периода открытой воды виды исчезли, началось размножение зимних генераций *B. longirostris*, *Daphnia cristata*. Наибольшего развития ветвистоусые достигали в первой декаде апреля, когда скопление их, состоящее из всех 4 видов, располагалось на глубине 12 м и насчитывало около 7 тыс. экз./м³. Более половины рачков в скоплении составляли босмины.

В 1980 г. *Cladocera* присутствовали в планктоне лишь в течение февраля. Скопление их, состоящее из *Bosmina longirostris* и *Daphnia cristata* (численность 5,6 тыс. экз./м³), образовалось в конце этого месяца в слое 11 м и располагалось выше плотных слоев циклопов.

В феврале 1981 г. рачки равномерно располагались с глубины 12 м до дна, где плотность их достигала 3,5 тыс. экз./м³. В течение марта численность не менялась, но горизонт, населенный рачками, сузился. К началу апреля дафнии и босмины исчезли из придонных слоев и образовали плотные рои в горизонте 9–10 м, где общая их численность достигала 42 тыс. экз./м³. *D. cristata* и *D. longispina* развились почти в равных количествах, численность *Bosmina longirostris* составляла 6 тыс. экз./м³. Среди *Daphnia longispina* встречались крупные особи (1,4–1,5 мм), несущие 4–5 зародышей. Однако данная вспышка размножения была непродолжительной, и уже в середине апреля эти виды прекратили свое существование. В этом году средняя численность зимних популяций ветвистоусых в 10 раз превышала обычные показатели.

В 1982 и 1983 гг. ветвистоусые образовывали небольшие скопления вблизи дна; максимальная численность в 1982 г. (5 тыс. экз./м³) наблюдалась в горизонте 13 м 3 февраля, а в 1983 г. (1 тыс. экз./м³) в горизонте 12–14 м 16 марта.

Таким образом, *D. longispina*, *D. cristata* и *Bosmina longirostris* – обычные многочисленные виды зимних сообществ. *Daphnia longiremis* встречается в различных водоемах, но в небольшом количестве. Зимние скопления дафний и босмин располагаются в придонных слоях, где отмечаются высокая численность бактерий и прогрев воды до 1–3 °С. Максимальная плотность рачков, когда биомасса их достигает 2,2 г/м³, соизмерима с той, которая наблюдается в период открытой воды.

УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ ЗИМНЕГО СООБЩЕСТВА,
ЕГО РОЛЬ В ПИЩЕВЫХ ЦЕПЯХ
И КРУТЛОГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ ПЛАНКТОНА

Несмотря на относительную стабильность и автономность водной среды в подледный период, количество зоопланктона от года к году колеблется не в меньших пределах, чем в период открытой воды. Уровень развития отдельных групп и зоопланктона в целом представлен в табл. 18.

В зимнем планктоне, как и в летнем, присутствуют все трофические группы: тонкие фильтраторы (коловратки, дафнии, босмины), грубые (диалтомиды) и хищники (циклопы и коловратки). Однако соотношение различных групп несколько иное: численность фильтраторов едва превышает численность хищников, а иногда и значительно ниже ее.

Количество хищников — циклопов определяется выживаемостью IV копепоидитной стадии в летне-осенний период и особенно при осенних штормовых перемешиваниях водоема. За весь шестилетний срок наблюдений наибольшее количество *Cyclops kolensis* отмечено в 1980 г., когда водоем замерз рано (31 октября) и быстро, за 3 сут. Огромные скопления циклопов (до 60 г/м³) в глубоких участках в эту зиму существовали почти в виде чистой культуры. Количество мирного планктона вследствие выедания циклопами было ничтожно мало. Численность коловраток (табл. 18, 19) в марте, в период активизации циклопов, резко снизилась.

Кроме фактора выедания, развитие мирных форм в этом году лимитировалось заморными явлениями, охватившими значительную часть толщи воды. Они были связаны со слабым предледоставным перемешиванием, а также усугублялись интенсивным потреблением кислорода массами циклопов. Как более стойкие к его дефициту они хорошо выносили такие условия. Несмотря на очень высокую численность бактерий (3–6 млн. кл./мл), и в частности метаноксилирующих (Крылова, 1984), факторы выедания и дефицита кислорода оказались более сильнодействующими по отношению к мирным формам.

Наибольшее развитие фильтраторов наблюдалось в 1981 г., когда отмечалась максимальная численность и коловраток, и ветвистоусых. В этом году кислородные условия были оптимальными как для существования фильтраторов (в среднем 4,05–3,8 мг/л), так и для микробиологических процессов (дефицит у самого дна). Количество циклопов (23,4 тыс. экз./м³) было меньше, чем мирных форм.

Средними по уровню развития коловраток, ветвистоусых и циклопов следует считать 1979 и 1982 гг., сходные по длительности

Т а б л и ц а 18

Количественные показатели зимнего планктона

Группа	1978, III-IV	1979, III-IV	1980, III-IV	1981, III-IV	1982, III-IV	1983 III
Rotatoria	<u>11.49</u> 0.02	<u>16.66</u> 0.02	<u>8.59</u> 0.06	<u>35.1</u> 0.198	<u>17.29</u> 0.022	<u>3.57</u> 0.002
Cladocera	<u>0.03</u> 0.001	<u>0.44</u> 0.02	<u>0.03</u> 0.001	<u>2.34</u> 0.13	<u>0.34</u> 0.006	<u>0.39</u> 0.006
Diaptomidae	<u>0.18</u> 0.01	<u>3.85</u> 0.23	<u>0.78</u> 0.03	<u>1.74</u> 0.136	<u>0.21</u> 0.018	<u>2.13</u> 0.198
Cyclopidae	<u>7.76</u> 0.25	<u>13.32</u> 0.34	<u>107.12</u> 3.85	<u>23.4</u> 0.35	<u>10.43</u> 0.22	<u>4.41</u> 0.109
Общий зоопланктон	<u>19.46</u> 0.27	<u>34.28</u> 0.61	<u>116.5</u> 3.95	<u>62.55</u> 0.81	<u>29.81</u> 0.27	<u>11.48</u> 0.32

периода ледообразования и кислородному режиму. Самым низким уровнем развития зоопланктона характеризуется 1983 г. (рис. 66). Количество коловраток в этом году было на порядок ниже, чем в 1981 г., а циклопов в 2-6 раз ниже, чем в средние по продуктивности годы, и в 25 раз ниже, чем в 1980 г., что связано с поздним и длительным образованием льда (табл. 18).

Количество диаптомид обычно мало возрастает в течение зимнего периода, так как размножение и развитие их при низких температурах идет очень медленно. Зимние генерации диаптомид обнаруживали естественную преемственность: чем больше рачков было летом и при большей численности популяции уходили под лед, тем более многочисленными оказывались зимние генерации. Так, в 1978-1979 гг. за все сроки наблюдений диаптомусы были наиболее многочисленны. Численность их в ноябре составляла 3 тыс. экз./м³,

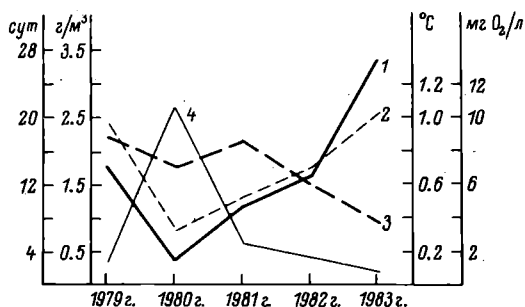


Рис. 66. Изменение длительности периода ледообразования (1), содержания кислорода (2), температуры воды (3) и количества зоопланктона (4) в русле Мологи в 1979-1983 гг.

Т а б л и ц а 19

Количественные показатели развития зимнего зоопланктона на Рыбинском водохранилище (русло Мологи)

Группа	1978 г.										Среднее за III-IV		
	14 XII	26 XII	11 I	6 II	20 II	5 III	14 III	29 III	5 IV	12 IV			
Rotatoria	-	-	-	-	-	-	23.49 0.03	13.67 0.02	3.15 0.003	2.43 0.003	4.24 0.005	11.49 0.02	-
Cyclopidae	-	-	-	-	-	-	2.63 0.04	7	6.38	6.6	18.79	7.76	-
Diaptomidae	-	-	-	-	-	-	0.03 0.001	0.11 0.04	0.19 0.0001	0.27 0.0001	0.79 0.01	0.25 0.18	-
Copepoda (общее)	-	-	-	-	-	-	2.65 0.04	7.78 0.15	6.4 0.19	6.63 0.27	18.89	7.94	-
Cladocera	-	-	-	-	-	-	0.01 0.0001	0.11 0.004	0	0.03 0.0004	0	0.03 0.001	-
Общий зоо- планктон	-	-	-	-	-	-	26.16 0.07	21.56 0.17	9.55 0.19	9.08 0.28	23.13 0.8	19.46 0.27	-
1978-1979 гг.													
Rotatoria	2.3 0.004	1.2 0.002	2.33 0.004	4.07 0.04	11.83 0.01	8.98 0.01	23.96 0.05	12.58 0.01	34.85 0.04	2.94 0.01	16.66 0.02	10.5 0.01	Среднее за XI-IV
Cyclopidae	0.4 0.004	0.03 0.0004	1.4 0.01	1.78 0.01	3.36 0.07	9.73 0.21	5.13 0.17	8.05 0.16	31.65 0.83	12.06 0.32	13.32 0.34	7.36 0.18	Среднее за III-IV
Diaptomidae	3.55 0.05	2.38 0.02	1.53 0.01	1.78 0.04	5.17 0.14	3.68 0.18	0.2 6.36	0.22 10.98	0.5 40.18	0.24 14.96	0.23 17.17	0.14 10.72	Среднее за XI-IV
Copepoda (общее)	0.05 0.35	0.02 0.13	0.02 0.08	0.05 0.31	0.2 0.27	0.39 0.43	0.2 0.15	0.38 0.45	1.33 1.04	0.56 0.14	0.57 0.44	0.32 0.33	Среднее за XI-IV
Cladocera	0.02 6.6	0.01 3.73	0.001 5.33	0.005 7.93	0.01 20.64	0.01 22.8	0.003 30.47	0.01 24	0.05 76.07	0.004 18.04	0.02 34.28	0.01 21.56	Среднее за XI-IV
Общий зоо- планктон	0.07	0.03	0.02	0.06	0.22	0.42	0.25	0.4	1.41	0.57	0.61	0.35	Среднее за XI-IV

Т а б л и ц а 19 (продолжение)

	1980 г.							Среднее за III-IV за I-IV	Среднее за II-IV	
	21 I	13 II	21 II	19 III	29 III	11 IV	24 IV			
Rotatoria	-	1.8 0.003	9.24 0.01	42.03 0.06	12.73 0.16	13.43 0.08	7.24 0.01	0.97 0.001	8.59 0.06	12.49 0.05
Cyclopidae	-	0.98 0.02	12.38 0.21	25.48 0.56	173.43 5.21	173.94 7.81	48.79 1.4	32.31 0.98	107.12 3.85	66.76 1.31
Diaptomidae	-	0.23 0.004	0.56 0.03	1.2 0.02	1.53 0.1	0.95 0.02	0.45 0.002	0.17 0.001	0.78 0.03	0.73 0.02
Copepoda (общее)	-	1.2 0.02	12.94 0.24	26.63 0.58	174.95 5.31	174.89 7.83	49.25 1.4	32.47 0.98	107.89 3.88	67.48 2.34
Cladocera	-	0.33 0.01	0.48 0.02	1.23 0.02	0.1 0.004	0 0.004	0 0	0 0	0.03 0.001	0.3 0.01
Общий зоо- планктон	-	3.33 0.04	22.66 0.27	69.93 0.66	184.76 5.47	188.32 7.91	56.48 1.42	33.44 0.98	116.5 3.95	80.28 2.39
	1981 г.							Среднее за III-IV	Среднее за II-IV	
	11 II	25 II	12 III	1 IV	16 IV	1 IV	16 IV			
Rotatoria	-	8.8 0.017	8.3 0.005	40.13 0.02	41 0.545	24.17 0.029	24.17 0.029	35.1 0.198	24.5 0.123	
Cyclopidae	-	8 0.036	4.42 0.053	9.4 0.135	44.14 0.67	16.54 0.245	16.54 0.245	23.4 0.35	16.5 0.23	
Diaptomidae	-	1.94 0.213	0.56 0.046	0.4 0.02	4.71 0.38	0.1 0.007	0.1 0.007	1.74 0.136	1.54 0.133	
Copepoda (общее)	-	9.9 0.25	5.1 0.11	9.8 0.16	48.85 1.05	16.66 0.25	16.66 0.25	25.1 0.48	18.06 0.36	
Cladocera	-	0.8 0.08	0.49 0.024	0.3 0.023	6.5 0.36	0.23 0.01	0.23 0.01	2.34 0.13	1.66 0.1	
Общий зоо- планктон	-	19.6 0.347	13.91 0.14	50.25 0.2	96.34 1.95	41.05 0.29	41.05 0.29	62.5 0.81	44.23 0.59	

	1982 г.						Среднее за III-IV	Среднее за I-IV
	21 I	4 II	18 II	3 III	17 III	7 IV		
Rotatoria	-	32.4 0.064	42.28 0.028	21.06 0.027	28.86 0.027	1.95 0.011	17.29	21.72
Cyclopidae	-	5.7 0.11	15.8 0.29	8.86 0.15	12.82 0.22	9.8 0.29	10.43	10.51
Diaptomidae	-	0.9 0.085	2.23 0.14	0.26 0.023	0.31 0.027	0.06 0.005	0.21	1.14
Сорепода (общее)	-	10.1 0.202	27.25 0.45	12.58 0.185	13.98 0.25	10.01 0.3	12.19	16.27
Cladocera	-	0.4 0.022	0.7 0.005	0.5 0.01	0.5 0.007	0.02 0.001	0.34	0.57
Общий зоо- планктон	-	14.3 0.225	70.27 0.48	34.13 0.22	43.33 0.28	11.98 0.31	29.81	38.58
							0.27	0.345

	1983 г.						Среднее за III	Среднее за I-III
	4 II	17 II	4 III	16 III	29 III	-		
Rotatoria	-	0.5 0.001	1.94 0.001	3.1 0.002	5.66 0.004	-	3.57	2.37
Cyclopidae	-	0.83 0.026	0.87 0.013	5.66 0.175	6.56 0.122	-	0.002	0.002
Diaptomidae	-	0.13 0.065	0.93 0.073	2.04 0.0316	3.52 0.214	-	4.41	3
Сорепода (общее)	-	3.6 0.095	3.16 0.095	8.72 0.49	11.38 0.34	-	0.109	0.073
Cladocera	-	0.2 0.002	0.09 0.17	0.24 0.01	0.14 0.007	-	2.13	1.49
Общий зоо- планктон	-	4.3 0.1	3.43 0.092	12.04 0.51	17.2 0.35	-	0.198	0.146
							7.75	5.89
							0.31	0.22
							0.39	0.31
							0.006	0.005
							11.48	8.43
							0.32	0.23

Т а б л и ц а 20

Количественные показатели развития зоопланктона в период открытой воды
в Рыбинском водохранилище (русло Мологи)

Группа	1977 г.						
	IY	Y	VI	VII	VIII	IX	X
Rotatoria	-	<u>18,7</u> 0,04	<u>17,5</u> 0,09	<u>20,5</u> 0,09	<u>3,6</u> 0,02	<u>0,7</u> 0,001	<u>0,1</u> 0
Cladocera	-	<u>0,03</u> 0,003	<u>13,2</u> 0,72	<u>16,5</u> 0,98	<u>15,6</u> 0,67	<u>18</u> 0,87	<u>3</u> 0,17
Diaptomidae	-	-	<u>1,5</u> 0,05	<u>2,9</u> 0,08	<u>3</u> 0,13	<u>0,9</u> 0,03	<u>0,1</u> 0,004
Cyclopidae	<u>1,1</u> 0,02	<u>29,1</u> 0,42	<u>12,9</u> 0,28	<u>10,4</u> 0,17	<u>17,6</u> 0,28	<u>3</u> 0,04	<u>0,1</u> 0,001
Общий зоопланктон	<u>1,2</u> 0,02	<u>47,8</u> 0,5	<u>66,8</u> 1,19	<u>58,6</u> 1,31	<u>41</u> 1,09	<u>22,7</u> 0,94	<u>3,5</u> 0,18

Группа	1978 г.						
	Y	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Rotatoria	-	<u>82,3</u> 0,18	<u>99,8</u> 0,2	<u>8,1</u> 0,03	<u>19,8</u> 0,14	<u>0,4</u> 0,002	-
Cladocera	<u>0,1</u> 0,001	<u>15,2</u> 0,76	<u>17,6</u> 0,9	<u>3,5</u> 0,35	<u>9,9</u> 0,46	<u>3,6</u> 0,04	<u>1,7</u> 0,02
Diaptomidae	-	<u>1,4</u> 0,05	<u>2,9</u> 0,06	<u>3,9</u> 0,23	<u>10,7</u> 0,34	<u>0,7</u> 0,02	<u>3</u> 0,01
Cyclopidae	<u>1,2</u> 0,03	<u>6,7</u> 0,1	<u>6,2</u> 0,06	<u>7,8</u> 0,06	<u>15,6</u> 0,18	<u>1,1</u> 0,02	<u>0,6</u> 0,01
Общий зоопланктон	<u>1,4</u> 0,03	<u>111,6</u> 1,22	<u>132,9</u> 1,25	<u>32,1</u> 0,71	<u>66,4</u> 1,16	<u>6,3</u> 0,09	<u>2,8</u> 0,04

Группа	1979 г.					
	Y	VI	VII	VIII	IX	X
Rotatoria	<u>8,2</u> 0,03	<u>57,1</u> 0,27	<u>7</u> 0,01	<u>11,5</u> 0,06	<u>9,1</u> 0,02	-
Cladocera	<u>0,03</u> 0	<u>34,9</u> 1,91	<u>6,5</u> 0,39	<u>10,4</u> 0,66	<u>10,7</u> 0,52	<u>1,7</u> 0,08
Diaptomidae	-	<u>2</u> 0,05	<u>1,8</u> 0,04	<u>3</u> 0,06	<u>1,8</u> 0,04	<u>0,04</u> 0,01
Cyclopidae	<u>2,2</u> 0,03	<u>25,9</u> 0,34	<u>5,7</u> 0,07	<u>25,4</u> 0,36	<u>3</u> 0,04	<u>1,8</u> 0,02
Общий зоопланктон	<u>14,6</u> 0,07	<u>141,1</u> 2,66	<u>23,8</u> 0,52	<u>68,6</u> 1,22	<u>28,1</u> 0,62	<u>6,2</u> 0,12

Т а б л и ц а 20 (продолжение)

Группа	1980 г.					
	У	УІ	УІІ	УІІІ	ІХ	Х
Rotatoria	<u>0.7</u> 0.001	<u>52</u> 0.23	<u>0.9</u> 0	<u>1.8</u> 0.001	<u>14</u> 0.01	<u>5.1</u> 0.001
Cladocera	<u>0.04</u> 0.003	<u>2.3</u> 0.14	<u>5</u> 0.35	<u>10.8</u> 0.76	<u>19.2</u> 0.82	<u>18.6</u> 1.07
Diaptomidae	<u>0.06</u> 0.001	<u>1.6</u> 0.02	<u>1.3</u> 0.05	<u>2.6</u> 0.11	<u>1.3</u> 0.06	<u>0.9</u> 0.03
Cyclopidae	<u>5.1</u> 0.06	<u>26.6</u> 0.4	<u>6.1</u> 0.1	<u>6</u> 0.06	<u>3.1</u> 0.02	<u>1.2</u> 0.01
Общий зоопланктон	<u>5.8</u> 0.07	<u>82.6</u> 0.79	<u>19.6</u> 0.51	<u>29.9</u> 0.96	<u>42.3</u> 0.93	<u>28.3</u> 1.14

Группа	1981 г.					
	У	УІ	УІІ	УІІІ	ІХ	Х
Rotatoria	<u>4.9</u> 0.005	<u>99</u> 0.15	<u>29.5</u> 0.08	<u>18.3</u> 0.04	<u>8</u> 0.03	<u>0.1</u> 0
Cladocera	<u>0.6</u> 0.03	<u>46.1</u> 3.22	<u>7.3</u> 0.9	<u>15</u> 0.55	<u>44.7</u> 1.72	<u>5.8</u> 0.27
Diaptomidae	-	<u>1.3</u> 0.03	<u>1.7</u> 0.09	<u>3.9</u> 0.08	<u>2.6</u> 0.08	<u>0.8</u> 0.02
Cyclopidae	<u>4.2</u> 0.11	<u>14.9</u> 0.24	<u>2.4</u> 0.04	<u>31.3</u> 0.32	<u>8.5</u> 0.05	<u>4</u> 0.05
Общий зоопланктон	<u>13.6</u> 0.15	<u>177.6</u> 3.72	<u>53</u> 1.09	<u>83.7</u> 1.01	<u>65.7</u> 1.93	<u>11.2</u> 0.34

Группа	1982 г.						
	У	УІ	УІІ	УІІІ	ІХ	Х	ХІ
Rotatoria	<u>0.13</u> 0	<u>32.4</u> 0.11	<u>20.4</u> 0.03	<u>35.9</u> 0.03	<u>11.4</u> 0.01	<u>1.4</u> 0	<u>1.7</u> 0
Cladocera	<u>0.6</u> 0.01	<u>14</u> 1.12	<u>66</u> 3.2	<u>40.8</u> 1.01	<u>21.8</u> 1.06	<u>29.3</u> 1.83	<u>10.8</u> 0.59
Diaptomidae	-	<u>1</u> 0.02	<u>4.9</u> 0.1	<u>5.6</u> 0.17	<u>3.5</u> 0.11	<u>2</u> 0.05	<u>1.3</u> 0.03
Cyclopidae	<u>11.9</u> 0.23	<u>3.8</u> 0.05	<u>15.7</u> 0.17	<u>25.1</u> 0.24	<u>18.9</u> 0.26	<u>1.4</u> 0.03	<u>0.3</u> 0.01
Общий зоопланктон	<u>12.2</u> 0.24	<u>54.7</u> 1.35	<u>120.6</u> 3.5	<u>122.4</u> 1.47	<u>61.5</u> 1.46	<u>35.5</u> 1.9	<u>15.2</u> 0.64

Количественные показатели зоопланктона в период открытой воды в Рыбинском водохранилище (русло Мологи)

Группа	1977 г.	1978 г.	1979 г.	1980 г.	1981 г.	1982 г.
Rotatoria	<u>8.1</u> 0,03	<u>30.1</u> 0,08	<u>15.5</u> 0,07	<u>11.6</u> 0,06	<u>26.6</u> 0,05	<u>17.5</u> 0,04
Cladocera	<u>9.9</u> 0,51	<u>7.4</u> 0,36	<u>10.4</u> 0,59	<u>9.3</u> 0,52	<u>19.9</u> 1,12	<u>23.6</u> 1,09
Diaptomidae	<u>1.2</u> 0,05	<u>3.2</u> 0,1	<u>1.5</u> 0,03	<u>1.3</u> 0,05	<u>1.7</u> 0,05	<u>2.5</u> 0,07
Cyclopidae	<u>11</u> 0,17	<u>5.6</u> 0,07	<u>10.7</u> 0,14	<u>8</u> 0,11	<u>10.9</u> 0,14	<u>12.3</u> 0,16
Общий зоопланктон	<u>35</u> 0,77	<u>50.5</u> 0,64	<u>47.1</u> 0,87	<u>34.8</u> 0,73	<u>67.5</u> 1,37	<u>60.7</u> 1,36

в декабре их изначальное количество (3,55) было велико и в течение зимы 1979 г. возрастало за счет размножения. И наоборот, низкая численность уходящих под лед популяций в 1977, 1979 гг. определила низкую численность диаптомид в подледный период 1978 и 1980 гг. (табл. 19-21).

Биомассу зимнего зоопланктона, как и летнего, в основном образуют ракообразные, доля коловраток, кроме крупных форм *Conochiloides* и *Asplanchna*, невелика. Среднезимние биомассы (декабрь, январь-апрель) обычно ниже, чем за вторую половину гидрологической зимы (март-апрель), так как наиболее интенсивное размножение ветвистоусых, диаптомид и рост циклопов происходят в марте-апреле (табл. 19).

Средние величины биомассы (г/м³) за эти годы составляли:

Год	Декабрь-апрель	Март-апрель
1978	-	0,27
1979	0,35	0,61
1980	2,39	3,95
1981	0,59	0,81
1982	0,345	0,27
1983	0,23	0,32
Среднее за 5-6 лет	0,78	1,04

Наиболее близки к средним величинам показатели за 1981 г., который, видимо, можно считать оптимальным для существования зимних биоценозов. В этом году состав зоопланктона и соотношение групп по типу питания были наиболее близки к наблюдаемым летом в Рыбинском водохранилище: тонкие фильтраторы (коловратки и ветвистоусые) по численности в 2-3 раза преобладали над хищниками - циклопами (табл. 20, 21).

Осенний зоопланктон, собранный в октябре, количественно всегда богаче, чем в начале зимы. Это доказывает, что гибель планктонных организмов продолжается в период осеннего перемешивания. Чем раньше начаты зимние наблюдения, тем ниже количественные показатели: 14 XII 1978 – $0,07 \text{ г/м}^3$, 21 I 1980 – $0,04$, 21 I 1981 – $0,225 \text{ г/м}^3$. Но уже в феврале биомасса начинает значительно возрастать по сравнению с осенним периодом вследствие появления и размножения зимних форм.

Средние показатели развития зимнего сообщества на русле Мологи соизмеримы с теми, которые наблюдаются в таких же участках в период открытой воды. Но следует помнить, что плотность зоопланктона, наблюдаемая летом, распределена на гораздо более обширных акваториях по сравнению с зимним периодом (табл. 19–21).

Русло Мологи в пределах Главного плеса относится к участкам водохранилища с максимальным илонакоплением. Площадь таких участков около 25 км^2 , что составляет приблизительно 0,5% от площади водоема. Это наиболее богатые зоопланктоном районы водохранилища. В них проводят зимний сезон копепоиды *Cyclops kolensis*, зимние генерации дафний, босмин, диапомусов. После вскрытия водоема такие скопления зоопланктона разносятся по Главному плесу и распространяются по акватории относительно равномерно.

В глубоких озерах в отличие от водохранилищ богатый зимний зоопланктон развивается не только в районах котловин. Высокие биомассы наблюдаются и в сублиторали (рис. 67). В оз. Плещеево

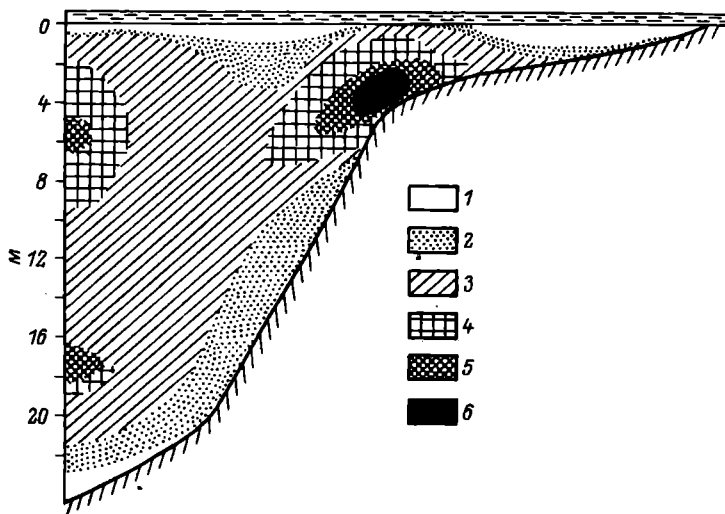


Рис. 67. Распределение зоопланктона в оз. Плещеево на разрезе котловина–устье р. Трубеж в марте 1980 г.

Биомасса (г/м^3): 1 – $0-0,2$; 2 – $0,21-0,5$; 3 – $0,51-1$; 4 – $1,1-1,5$; 5 – $1,51-2$; 6 – более 2.

такое распределение связано с доминированием в планктоне диаптомусов (средняя биомасса $0,9 \text{ г/м}^3$, доля *Eudiaptomus graciloides* составляет $0,7 \text{ г/м}^3$) (Ривьер, 1983). Эти виды населяют всю акваторию, кроме прибрежной зоны с глубиной менее 2 м, и образуют плотные скопления по периферии озера с глубиной 10–5 м.

В Сиверском озере основу биомассы зимнего планктона составляет *Cyclops kolensis*, поэтому наибольшие величины биомассы наблюдаются в котловине (см. табл. 16). На периферийных участках озера, где циклопов почти нет, наблюдается более низкая биомасса.

В мелководных озерах биомасса зоопланктона ниже из-за отсутствия ракообразных, главным образом циклопов и диаптомусов. Среди всех обследованных озер высокая биомасса зоопланктона отмечена лишь в Весецком плесе оз. Селигер, где несмотря на небольшую глубину обнаружены скопления *C. kolensis*.

Средняя биомасса зоопланктона и его видовой состав определяются типом водоема. Наиболее разнообразный и количественно богатый зимний зоопланктон в глубоких озерах (табл. 22). В них основу биомассы составляют зимние генерации круглогодичных видов ракообразных. Так, в озерах Плещеево, Сиверском, Бородаевском, Выдогощ, Заулском и Вселуг основная биомасса создается диаптомусами, дафниями, босминами, имеющими крупные размеры и большую массу; в озерах Пено, Белом, Кубенском, Селигер зим-

Т а б л и ц а 22

Видовой состав зимнего зоопланктона

Озеро	Количество видов		Биомасса, г/м^3		
	зимних	образующих зимние генерации	общая	зимних видов	зимних генераций
Плещеево	7	8	0,86	0,164	0,7
Сиверское	6	11	0,59	0,12	0,47
Бородаевское	8	7	0,52	0,09	0,43
Выдогощ	6	8	0,1	0,025	0,075
Заулское	8	5	0,22	0,07	0,15
Вселуг	7	8	0,25	0,09	0,16
Пено	5	7	0,21	0,2	0,01
Белое	7	7	0,02	0,015	0,005
Кубенское	6	2	0,01	0,01	0
Селигер (Весецкий плес)	6	2	0,59	0,59	0

ними видами, главным образом *C. kolensis* и коловратками, особенно крупными *Conochiloides natans*.

В глубоких озерах большое количество видов, образующих зимние генерации, и высокая их биомасса в подледный период связаны с наличием в течение всего лета холодного гипolimниона. Большая часть популяций диаптомусов, дафний, босмин летом держится в эпилимнионе, меньшая в верхних слоях гипolimниона при значительно более низких температурах. Таким образом, создается разнокачественность популяций, способствующая образованию зимних генераций. Кроме того, в глубоких водоемах срок существования зимних видов и популяций гораздо более продолжителен, чем в мелководных. Эти виды сохраняются в гипolimнионе глубоких озер до середины лета (George, Fernando, 1970; Zimmermann, 1974).

В оз. Плещеево в период весеннего перемешивания, в середине мая, при температуре 4–6 °С зоопланктон почти целиком сохраняет свой зимний качественный состав. К нему добавляются лишь холодолюбивая *Kellicottia longispina* и весенний *Conochilus unicornis*. В этот период интенсивная циркуляция вод рассеивает зоопланктон по всей толще. При дальнейшем прогреве воды, в конце мая–июне, поверхностные слои заселяются теплолюбивыми летними формами, а в гипolimнион опускаются и продолжают там размножаться зимние холодолюбивые виды (*Filinia maior*, *Keratella hiemalis*, *Daphnia cristata*) (рис. 68).

Комплекс зимних планктонных беспозвоночных в обследованных водоемах обеспечивает существование популяций холодолюбивых рыб, температурный оптимум питания которых лежит ниже наиболее благоприятных температур для развития летнего зоопланктона. К таким видам относятся корюшка, белозерская и переяславская ряпушка, снеток.

„Северные вселенцы“, массовые из которых *Cyclops kolensis*, *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*, после образования Волжского каскада прочно вошли в состав фауны всех водохранилищ и стали многочисленными формами. В Куйбышевском водохранилище они существенно увеличили кормовую базу рыб: в мае составляют 22–54%, а в начале июня – до 84% от общей биомассы зоопланктона (в основном за счет *Cyclops kolensis*, количество которого 1,7–90 тыс. экз./м³) (Дзюбан, Урбан, 1968, 1971). Северные формы являются пищей для рыб в весенний период, до массового появления летних видов, что имеет существенную ценность (Куйбышевское водохранилище, 1983). В Главном плесе Рыбинского водохранилища запас циклопа весной составляет более 5000 т. Таким образом, холодолюбивый комплекс видов планктонных беспозвоночных и потребляющих их планктоноядных рыб занимает свое особое место в экосистеме водохранилищ.

В естественных озерах, экосистемы которых имеют несравненно больший возраст, взаимосвязи внутри отдельных биоценозов сложны и более устойчивы. В оз. Плещеево распределение ряпушки в значительной степени зависит от температуры и содержания кис-

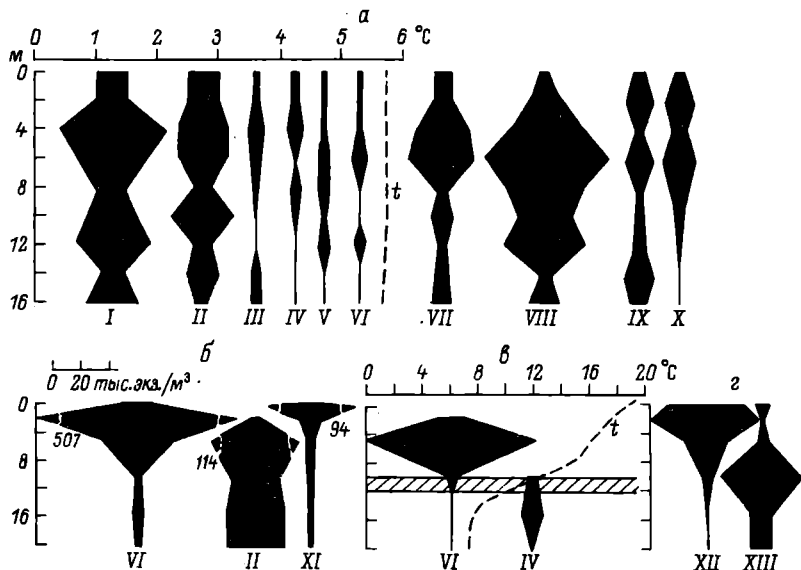


Рис. 68. Вертикальное распределение зоопланктона в оз. Плещеево (по: Столбунова, 1983).

а - 16 мая 1979 г.; б - 28 мая; в - 19 июня; г - 4 августа 1983 г. I - *Kellicottia longispina*; II - *Filinia maior*; III - *Conochiloides natans*; IV - *Keratella hiemalis*; V - *K. cochlearis macracantha*; VI - *Conochilus unicornis*; VII - *Nauplii*; VIII - *Copepodit Cyclopoida*; IX - *Cyclops kolensis*; X - *Eudiaptomus graciloides*; XI - *Brachionus*; XII - *Daphnia cucullata*; XIII - *D. cristata*; t - температура. Заштрихованный участок - металимнион.

лорода. Летом скопления рыб занимают нижние слои эпилимниона и верхние слои гипolimниона пелагиали. Наибольшая плотность их наблюдается при температуре около 7 °C и содержании кислорода 3-4 мг/л (Малинин, Линник, 1983). Интенсивное питание ряпушки происходит в условиях пониженных температур. Весной и осенью кормовые площади более обширны, летом, особенно при перегреве поверхностных слоев и растущем дефиците кислорода в гипolimнионе, жизненное пространство ряпушки сужается. В это время, не совершая значительных вертикальных миграций, ряпушка находит себе достаточное количество пищи среди ракообразных - активных мигрантов (лептодора, дафнии) и холодолюбивых форм - обитателей глубинных слоев. Осенью пища ряпушки на 58% состоит из диаптомуса и его копеподитных стадий (Кияшко, Половкова, 1983).

Основу зимнего планктонного сообщества водоемов средней полосы составляют формы, свойственные планктону арктических водоемов летом (Грезе, 1957). Однако в развитии зоопланктона подледный период водоемов умеренной зоны не аналогичен летнему

вегетационному периоду водоемов арктической зоны. Даже наиболее сходные в сравниваемых водоемах в указанные периоды температурные условия значительно различаются. Летом прогрев водной толщи в арктических водоемах достигает 10–12 °С, тогда как температура подо льдом в озерах умеренной зоны не превышает 5 °С. Другие же факторы среды, как неоднократно отмечалось, значительно различаются в подледный период и период открытой воды в водоемах любых широт.

Рассматривая сезонную динамику зоопланктона и отдельных видов в водоемах различных широт, В.Н. Грезе (1957) считал, что единственный максимум в развитии планктона в арктическом оз. Таймыр аналогичен летне-осеннему максимуму в более южных водоемах. При сравнении динамики копепод в озерах Таймыр, Сартлан (Барабинская степь) и Учинском водохранилище оказалось, что единственный пик в оз. Таймыр, приходящийся на август–сентябрь, совпадает со вторым пиком в развитии копепод в более южных водоемах по календарным срокам. Было высказано предположение (Грезе, 1957), что дополнительным, возникающим в южных водоемах, является весенний пик. Более подробное рассмотрение особенностей абиотической среды при возникновении весеннего и летнего максимумов, а также состава организмов, участвующих в их образовании, показывает, что это предположение неверно.

Вспышка в развитии планктона в оз. Таймыр происходит в августе–сентябре после подтаивания вечной мерзлоты, когда в водоем поступают поверхностные воды, более богатые минеральными солями, чем воды весеннего снегового паводка. Температура же воды и общая освещенность в конце лета значительно снижаются. По мнению В.Н. Грезе (1957), максимум численности планктона в оз. Таймыр более всего связан с изменением химизма воды – поступлением биогенов и аллохтонного органического вещества с почв, а не с температурой и освещенностью. В этот период интенсивно размножаются фитопланктон (диатомеи) и коловратки (виды рода *Notholca*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*), наблюдается массовое появление копеподитов *Cyclops kolensis*.

Первый, ранневесенний максимум в водоемах средней полосы по условиям среды (невысокие температуры воды, поступление основной массы биогенов с паводковыми водами) и составу вегетирующих форм тождествен летнему максимуму арктических водоемов. В Рыбинском водохранилище так же, как в озере Таймыр, интенсивное возрастание численности тех же видов коловраток начинается подо льдом, в конце марта–апреле, в это же время начинается размножение *C. kolensis*. Однако вследствие быстрого нарастания температуры воды после разрушения льда ранневесенний максимум краткосрочен. Свойственный ему комплекс видов существует около месяца, тогда как в оз. Таймыр – весь вегетационный период.

Летний максимум численности в водоемах умеренной зоны, по срокам совпадающий с единственным максимумом в арктических, вызывается усиленным размножением уже теплолюбивых видов зоо-

планктона (*Bosmina*, *Daphnia*, *Mesocyclops*, *Leptodora*) и летних форм фитопланктона – синезеленых водорослей.

Таким образом, пресным водоемам высоких широт, высокогорным альпийским озерам, а также полярным морям (Богоров, 1938) свойственна „моноцикличность“ в развитии планктона. Единственный летний максимум в этих водоемах аналогичен ранневесеннему пику в водоемах умеренной зоны. Летние максимумы (весенне-летний, осенний), наблюдающиеся в водоемах средней полосы европейской территории Советского Союза, следует рассматривать как дополнительные, которые возникают при удлинении вегетационного периода с продвижением на юг. Они появляются при иных экологических условиях и обусловлены развитием других (теплолюбивых) форм.

Зимний (подледный) период в жизни планктонных сообществ водоемов средней полосы не является этапом общей депрессии и пассивного переживания неблагоприятных условий. Этот этап сезонного цикла развития характеризуется особым, только ему свойственным набором видов и жизненных форм и специфической экологической структурой.

Зимнее сообщество образуют холодолюбивые stenотермы, не встречающиеся летом, а также зимние генерации круглогодичных форм.

Поступление солнечной энергии на поверхность летнего водоема создает прямую стратификацию слоев по их температуре и трофическому вкладу в экосистему. В зимнем водоеме, покрытом слоем льда и снега, поток энергии принципиально иной. Поступление тепла и органического вещества от грунта, температурная инверсия, образование придонного слоя скачка, активные бактериальные процессы вблизи дна создают обратное распределение горизонтов воды по их продуктивности.

Если в период открытой воды первопища в водоеме создается в процессе фотосинтеза, то подо льдом она образуется главным образом в процессе деятельности гетеротрофных, метанообразующих и метаноокисляющих бактерий, а также водорослей, способных к гетеротрофному росту.

В плотных скоплениях этих микроорганизмов размножаются простейшие — жгутиконосцы, потребители бактерий. Бактерии, водоросли и жгутиконосцы служат пищей коловраткам и ветвистоусым, которые в свою очередь потребляются зоопланктерами — хищниками. Эти придонные биоценозы формируются в наиболее глубоких озерах и впадинах водохранилищ, где имеются мощные иловые отложения. Биоценозы существуют в течение всего подледного периода, они стабильны и строго локализованы в узких слоях, суточные вертикальные миграции организмов отсутствуют. Эта специфика зимних биоценозов позволяет выяснить многие принципиальные вопросы взаимоотношений организмов между собой и реакции их на изменения параметров среды.

В начале и в конце подледного периода, когда возможно проникновение света, отмечается интенсивное развитие фитопланктона у нижней кромки льда. Вслед за появлением водорослей в большом

количестве начинают размножаться коловратки. Эти поверхностные скопления наблюдаются по всей акватории изученных водоемов.

Зимние зоопланктонные сообщества достигают значительного количественного развития. Входящие в их состав виды проявляют способность активно размножаться при низких температурах, дефиците кислорода, но при условии обилия бактериальной пищи.

Полученные нами данные далеко не исчерпывают сложную проблему экологической ситуации в зимнем водоеме.

Несмотря на то что в подледный период водоем находится в стадии относительной консервации, влияние антропогенных стоков усиливается. Генезис этих вод зимой иной, чем летом. Существует мнение, что многие загрязняющие вещества в течение зимы накапливаются в понижениях рельефа дна из-за слабого окисления и отсутствия перемешиваемости, в результате чего растет их концентрация. Накопление сточных вод и длительное их стояние в определенных районах может вызвать глубокие нарушения в планктонных и донных биоценозах. Это актуально для водоемов бассейна Верхней Волги в связи с большой продолжительностью подледного периода.

Процесс евтрофирования и увеличение сапробности в зимний период могут идти с большей интенсивностью, чем летом. О том, что этот процесс имеет место в Рыбинском водохранилище, можно судить по изменениям зоопланктона в период открытой воды и в подледный период. За последние 25 лет в водоеме произошли существенные изменения. В летнее время выпали из доминантов, стали редкими либо исчезли свойственные ранее Рыбинскому водохранилищу такие олигосапробные виды, как *Kellicottia longispina*, *Holopedium giberrum*. Их место заняли виды рода *Brachionus*, характерные для евтрофных водоемов и прудов. Среди относительно немногочисленных зимних видов исчезла *Notholca acuminata* — форма, обычная для водохранилища до 1956 г.

Антропогенное евтрофирование озер Плещеево и Сиверское, прослеживаемое в летний период по возникновению заморов в гипolimнионе, большой общей численности бактерий, коэффициенту по сапрофитам, высоким показателям по хлорофиллу и биомассе зоопланктона, заметно также по зимним материалам. В этих озерах к концу периода зимней стагнации даже в годы, наиболее благоприятные по кислородным условиям, в придонных слоях образуются обширные заморные зоны, лишенные животного населения.

Другая важная неразработанная проблема — взаимосвязь летнего и зимнего периодов. Несомненно, интенсивность развития планктонных сообществ летом влияет на экологические условия зимой. Между тем в настоящее время прослежены лишь отдельные немногочисленные связи между летним и зимним состоянием экосистемы.

Наиболее сложными и почти не исследованными являются переходные периоды. Одна из основных причин их неизученности — трудность доступа к водоему в это время. В короткий и бурный весенний период происходит разрушение зимних биоценозов и формирование летних. Имеются лишь некоторые сведения по термическому

режиму водоема ранней весной — образованию резко различающихся по физическим (а значит, химическим и биологическим) свойствам вод. Переходные периоды, несомненно, специфичны в каждом отдельном водоеме. Биологические процессы, имеющие место в эти ответственные этапы в жизни водоема, до сих пор ускользают от внимания исследователей.

Решение этих проблем внесет вклад в понимание многих процессов в круглогодичном цикле замерзающих водоемов средней полосы, изменит многие существующие представления и дополнит наши сведения об их гидробиологическом режиме. Все это необходимо при рассмотрении вопросов, связанных с сохранением и рациональным использованием водных ресурсов в народном хозяйстве страны.

- А в и н с к а я Е.В., Г у р е н о в и ч Т.Г. Фитопланктон и его продукция. - Тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1981, вып. 161, с. 4-9.
- А л е к с а н д р о в а Д.Н. Численность и биомасса бактериопланктона. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР, Л., 1981, Ч. 2. Гидробиология и донные отложения озера Белого, с. 5-14.
- Б а к а с т о в С.С. Теплофизические характеристики грунтов. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 89-94. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).
- Б а л о н о в И.М., Я г о д к а С.Н. О бактериальном питании золотистой водоросли *Ochromonas ovalis* Dofl (*Chrysophyta*). - В кн.: Биология внутренних вод; Информ. бюл. Л., 1977, № 33, с. 13-19.
- Б е к м а н М.Ю., М е н ш у т к и н В.В. Анализ процесса продуцирования у популяции простейшей структуры. - Журн. общ. биологии, 1964, т. 25, № 3, с. 177-187.
- Б о г о р о в В.Г. Биологические сезоны полярного моря. - Докл. АН СССР, 1938, т. 19, № 8, с. 639-642.
- Б о л д и н а Н.Л. Характеристика сезонных изменений зоопланктона лесных ламб. - В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство внутренних водоемов Прибалтики. Таллин, 1969, с. 108-119.
- Б о р з о в А.А. Геоморфологические наблюдения в сопредельных частях Московской, Владимирской и Тверской губерний. - Землеведение, 1922, т. 25, вып. 3-4, с. 171-198.
- Б о р у ц к и й Е.В. Цикличность и сезонные миграции планктонных ракообразных в озерах. Цикличность и миграции *Diaptomus graciloides* в Белом озере (в Косине). - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 155-167.
- Б у р м и с т р о в И.Ф. Морфологическая и гидрохимическая характеристика оз. Селигер. - В кн.: Озеро Селигер и его рыбные ресурсы. Калинин, 1963, с. 15-36.
- Б у т о р и н Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., 1969, 323 с.
- Б у т о р и н Н.В., К у р д и н а Т.Н. Особенности температурного режима Ивановского водохранилища в условиях искусственного подогрева. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 70-142. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 27(30)).
- Б у т о р и н Н.В., К у р д и н а Т.Н., Б а к а с т о в С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982, 221 с.
- Б у т о р и н Н.В., Л и т в и н о в А.С. О течениях в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963, с. 270-301. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 6(9)).

- Билинкина А.А., Трифонова Н.А., Кудрявцева Н.А., Калинин Л.А., Генкал Л.Ф. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 45-76. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 43(46)).
- Вехов Н.В. Видовой состав низших ракообразных водоемов Полярного Урала. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование. Пермь, 1983, ч. 1, с. 20-23.
- Владимирова Т.М. Коловратки прибрежья Рыбинского водохранилища. - В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 5-15.
- Волга и ее жизнь. Л., 1978. 348 с.
- Генкал С.И., Балонов И.М. Центрические диатомовые водоросли оз. Плещеево. - В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 39-46.
- Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977. 289 с.
- Грезе В.Н. Основные черты гидробиологии оз. Таймыр. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 183-213.
- Гусakov Б.Л., Агаркова С.П. Гидрохимический режим. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада. Л., 1981. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого, с. 199-219.
- Гусова К.А., Ильинский А.Л. О забивании рыболовных сетей диатомовыми водорослями *Melosira italica* в период зимнего „цветения“ Рыбинского водохранилища. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1959, т. 9, с. 183-194.
- Дзюбан Н.А. Северные вселенцы в Куйбышевском водохранилище. - В кн.: Материалы I науч.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963, вып. 3, с. 48-58.
- Дзюбан Н.А., Урбан В.В. Численность и распределение некоторых северных вселенцев в зоопланктоне Куйбышевского водохранилища. - В кн.: Волга I. Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги: Тез. докл. Тольятти, 1968, с. 110-111.
- Дзюбан Н.А., Урбан В.В. Сезонные изменения зоопланктона в прибрежье Куйбышевского водохранилища. - В кн.: Волга I. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Материалы Первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971, с. 135-146.
- Добрынин Э.Г. Распределение бактерий и активность микробиологических процессов в оз. Плещеево. - В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 23-27.
- Егоров А.Н. Закономерности формирования термического режима. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада. Л., 1981. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого, с. 170-184.
- Жехновская Л.Ф. Гидрохимическая характеристика оз. Кубенское и его притоков. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества, с. 5-28.
- Иванова М.Б. Закономерности роста веслоногих ракообразных. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 9, с. 47-54.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.

- Карпов С.А., Жгарев Н.А. Биология колониального жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* (Choanoflagellida, Monosigidae). - Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 7, с. 1090-1094.
- Кияшко В.И., Половкова С.Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в оз. Плещеево. - В кн.: Функционирование озерных экосистем, Рыбинск, 1983, с. 112-124.
- Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962. 313 с.
- Кожова О.М. О подледном "цветении" озера Байкал. - Ботан. журн., 1959, т. 44, № 7, с. 1001-1004.
- Олкутин В.И. Исследование характеристик ледового режима Рыбинского водохранилища. - В кн.: Волга I. Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги: Тез. докл. Тольятти, 1968, с. 39-40.
- Олкутин В.И. Исследования и расчеты характеристик ледового режима Рыбинского водохранилища. - В кн.: Сборник работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Л., 1973, вып. 10, с. 42-124.
- Олкутин В.И., Тачалов С.М. Некоторые характеристики ледово-термического режима Рыбинского водохранилища в переходные периоды. - В кн.: Сборник работ Рыбинской ГМО. Л., 1968, вып. 4, с. 51-71.
- Олкутин В.И., Тачалов С.М. Тепловой баланс Рыбинского водохранилища в осенний период. - В кн.: Сборник работ Горьковской, Волжской и Рыбинской ГМО. Л., 1973, вып. 10, с. 36-42.
- Осова А.А. Экологическая характеристика зоопланктона типичных водоемов дельты реки Волги. - В кн.: Волга-I. Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги: Тез. докл. Тольятти, 1968, с. 113-115.
- Осова А.А. Сезонные изменения зоопланктона протока Быстрой после зарегулирования стока р. Волги. - Тр. Астрахан. заповедника. Астрахань, 1970, вып. 13, с. 195-218.
- Рылова И.Н. Нитрификация и денитрификация в озерах разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 23 с.
- Узнецов С.И. Определение интенсивности поглощения кислорода из водной массы озера за счет бактериологических процессов. - Тр. Лимнол. станции в Косине. М., 1939, вып. 22, с. 53-74.
- Узьмин Г.В., Балонов И.М. О подледном цветении воды Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974, № 21, с. 21-25.
- Уйбышевское водохранилище. Л., 1983. 214 с.
- Уликова Т.П. Сезонные изменения влияния сточных вод целлюлозно-бумажного комбината на зоопланктон северного Выгозера (водохранилища). - Изв. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1975, т. 109, с. 118-125.
- Урдин В.П. Грунты Иваньковского водохранилища. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. М.; Л., 1961, вып. 4(7), с. 328-346.
- Урдин В.П., Зимина Н.А. Пути формирования грунтового комплекса Рыбинского водохранилища. - В кн.: Комплексное исследование водохранилищ. М., 1971, с. 104-111.
- Урочкина А.А. Донные отложения. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. 2. Гидробиология и донные отложения озера Белого, с. 131-149.
- Утикова Л.А. Коловратки фауны СССР. (Rotatoria): Подкласс Eurotatoria (отряды Placidida, Monimotrichida, Paedotrichida). Л., 1970. 744 с. (Определители по фауне СССР; Вып. 104).

- К у т и к о в а Л.А. Специфика фауны тундровых водоемов. Коловратки. — В кн.: Флора и фауна водоемов Европейского Севера: На примере озер Большеземельской тундры. Л., 1978, с. 48–51.
- (К у т и к о в а Л.А.) K u t i k o v a L.A. On the evolutionary pathways of speciation in the genus *Notholca*. — *Hydrobiologia*, 1980, vol. 73, p. 215–220.
- Л а в р е н т ь е в а Г.М. Особенности развития зимнего фитопланктона в малых озерах Северо-Запада. — В кн.: Гидробиологическая характеристика различных рыбохозяйственных водоемов Европейской части РСФСР. Л., 1981, с. 82–103.
- Л а п т е в а Н.А., М о н а к о в а С.В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области. — *Микробиология*, 1976, т. 45, вып. 4, с. 717–721.
- Л а с т о ч к и н Д.А. Плещеево озеро: Характеристика водоема и его населения. — Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведческого музея. Переславль-Залесский, 1927, вып. 2, с. 1–25.
- Л и т в и н о в А.С., О х л о п к о в а А.Н., Т е р ж е в и к А.Ю. Течение и внутренний водообмен. — В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада. Л., 1981. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого, с. 68–82.
- Л и т в и н о в А.С., Р о щ у п к о В.Ф. Термический режим оз. Плещеево. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 8–13.
- М и з е л о в а Г.Ф. Циклопы оз. Байкал. Новосибирск, 1978. 143 с. (Тр. Лимнол. ин-та Сиб. отд-ния; Т. 28(49)).
- М а к а р ц е в а Е.С. Зоопланктон озер различных ландшафтов Карельского полуострова. — В кн.: Озера различных ландшафтов Карельского полуострова. Л., 1974, ч. 2, с. 143–180.
- М а л и н и н Л.К., Л и н н и к В.Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 125–159.
- М а л о в и ц к а я Л.М. Биология диаптомид *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 1962. 17 с.
- М а м а е в а Н.В. Инфузории бассейна Волги: Экологический очерк. Л., 1979. 148 с.
- М а н у й л о в а Е.Ф. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Тр. биол. ст. Борок. М.; Л., 1958, вып. 3, с. 236–249.
- М а н у й л о в а Е.Ф. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. М.; Л., 1964. 326 с. (Определители по фауне СССР; Вып. 88).
- М а р к у з о в а Л.М. Зоопланктон и его роль в санитарной оценке воды некоторых протоков Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1973. 23 с.
- М е й с н е р Е.В. Зимний кислородный режим Ивановского водохранилища и канала им. Москвы в связи с годовыми различиями в их эксплуатации. — В кн.: Волга I. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Материалы Первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971, с. 42–46.
- М е ш к о в а Т.М. Зоопланктон оз. Севан в годы ледостава (1949–1950 гг.). — Тр. Севан, гидробиол. станции. Ереван, 1951, т. 12, с. 147–157.
- М и х а й л о в а Н.Ф. Сезонные показатели вегетации фитопланктона и его продукция в оз. Красном. — В кн.: Озера Карельского перешейка: Лимнологические циклы озера Красное. Л., 1971, с. 211–257.

- М о н а к о в А.В. Зоопланктон волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища за период 1947-1954 гг. - В кн.: Тр. биол. ст. Борок. М.; Л., 1958, вып. 3, с. 214-225.
- М о н ч е н к о В.И. Циклопи (Cyclopidae). Київ, 1974. 452 с. (Фауна України; Т. 27; Вып. 3).
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к а я Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. - В кн.: Тр. биол. ст. Борок. М.; Л., 1955, вып. 2, с. 108-124.
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.Д. Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. - В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах: Сб. статей. М.; Л., 1965, с. 48-77. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 9(12)).
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.Д., М о н а к о в А.В. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период. - В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963, с. 78-90. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 6(9)).
- Н и к о л а е в И.И. Зоопланктон оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 3. Зоология, с. 5-45.
- П о д а р у е в а Ч.С. О питании ерша в верхневолжских водохранилищах в Белом озере. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. М.; Л., 1960, вып. 3(6), с. 182-194.
- П ы р и н а И.Л. Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерах Северо-Запада. - В кн.: Проблемы использования крупных озер. Л., 1984, с. 22-24.
- Р а с п о п о в И.М. Растительность озера и его прибрежий. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1974. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества, с. 20-22.
- Р и в ь е р И.К. Структура популяции *Cyclops kolensis* Liljeborg и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте. - В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 46-57.
- Р и в ь е р И.К. Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982а, с. 191-210. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 43(46)).
- Р и в ь е р И.К. Некоторые особенности периода летней стагнации на оз. Сиверском. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982б, с. 57-68. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 45(48)).
- Р и в ь е р И.К. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982в, с. 90-100. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 43(46)).
- Р и в ь е р И.К. Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево. - В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 62-70.
- Р и в ь е р И.К., Б а к а с т о в С.С., С а р а л о в А.И. Вертикальное распределение зоопланктона в р. Мологе зимой. - Гидробиол. журн., 1981, т. 17, вып. 3, с. 20-25.
- Р о м а н е н к о В.И. Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохранилищах различных типов. - В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах: Сб. статей. М.; Л., 1965, с. 233-246. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 9(12)).

- Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 133-135. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).
- Романенко В.И. Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой. - Докл. АН СССР, 1970, т. 249, № 6, с. 1506-1507.
- Россолимо Л.И. Некоторые особенности температурного режима малых озер. - Тр. Моск. гос. ин-та рыб. промысла и хозяйства. М., 1959, вып. 10, с. 3-21.
- Рошупко В.Ф., Литвинков А.С. Термический режим Шекснинского водохранилища. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Сoloro-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 26-44. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 43(46)).
- Румянцов В.Б., Васильев В.В., Дружинин Г.В. Прозрачность. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада. Л., 1981. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого, с. 96-108.
- Рыбинское водохранилище. Л., 1972. 364 с.
- Рылов В.М. Зоопланктон Учинского водохранилища. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 7, вып. 1, с. 53-88.
- Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. М.; Л., 1948. 319 с. (Фауна СССР; Т. 3; Вып. 3).
- Саралов А.И. Газохроматический метод определения интенсивности микробиологического окисления метана в водоемах. - Микробиология, 1979, т. 48, вып. 1, с. 125-129.
- Сенатская Н.Ю. Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества, с. 107-128.
- Скопинцев Б.А. Органическое вещество в природных водах (водный гумус). Л., 1950. 289 с. (Тр. Гос. океаногр. ин-та; Вып. 17(20)).
- Скопинцев Б.А., Бакулина А.Г., Кузнецов И.С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Поруюжского) водохранилищ, Белого и Сиверского озер в многоводные 1965-1966 гг. - В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 61-85. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод.; Вып. 20(23)).
- Сорокин Ю.И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водоемах: 1. Подледный хемосинтез в водной толще Рыбинского водохранилища. - Микробиология, 1957, т. 26(6), с. 736-744.
- Сорокин Ю.И. Метан и водород в воде волжских водохранилищ. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. М.; Л., 1960, вып. 3(6), с. 53-59.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево как компонент его экосистемы. - В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 46-62.
- Стравинская Е.А. Особенности гидрохимического режима оз. Красного. - В кн.: Озера Карельского перешейка: Лимнологические циклы озера Красное. Л., 1971, с. 129-210.
- Сущенко Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 208 с.
- Татарикова Т.А. Уровенный режим. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 1. Гидрология, с. 104-118.

- Тимохина А.Ф. Динамика численности и продукция популяций месо-
вых видов циклопов в верхней части Саратовского водохранилища. -
Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1978, № 5, с. 41-46.
- Тихомиров А.И. Классификация озер умеренной зоны по термичес-
кому режиму. - Тр. Всесоюз. симпози. по основным пробл. пресновод. озер.
Вильнюс, 1970, т. 1, с. 174-185.
- Тихомиров А.И. Тепловой баланс. - В кн.: Озеро Кубенское. Л.,
1977. Ч. 1. Гидрология, с. 286-298.
- Тихомиров А.И. Термика крупных озер. Л., 1982. 232 с.
- Тихомиров А.И., Егоров А.Н. Термический режим и тепло-
запас. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 1. Гидрология, с. 257-
285.
- Трифорова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотип-
ных озер Карельского перешейка. Л., 1979. 167 с.
- Трифорова Н.А. О зимнем гидрохимическом режиме Иваньковского
и Угличского водохранилищ. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ.
АН СССР. М.; Л., 1960. вып. 3(6), с. 307-313.
- Фореель Ф.А. Руководство по озероведению: (общая лимнология). СПб.,
1912. 196 с.
- Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность воды верхневолжских
водохранилищ. - В кн.: Абиотические факторы биологического круговоро-
та в водоемах. Л., 1971, с. 86-112. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод;
Вып. 20(23)).
- Фортунатов М.А., Московский Б.Д. Озера Ярославской
области: Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристи-
ки. - В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственно-
го использования. Ярославль, 1970, с. 7-101.
- Шерман Э.Э. Предварительная характеристика гидрохимического ре-
жима. - В кн.: Озеро Кубенское: Материалы комплексных исследований.
Л., 1974, с. 16-19.
- Шербakov А.П. Озеро Глубокое: Гидробиологический очерк. М.,
1967. 379 с.
- Эрман Л.А. Об использовании трофических ресурсов водоемов планк-
тонными коловратками. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, 1962,
т. 67, вып. 4, с. 32-47.
- Яшинов В.А. Планктон оз. Байкал по материалам байкальской экспе-
диции Зоол. музея МГУ в 1917 г. - Рус. гидробиол. журн., 1922, т. 1,
№ 8, с. 225-241.
- Elgmork K. Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus*
strenuus. - *Folia limnol. scand.*, 1959, vol. 11, p. 1-196.
- Elgmork K., Nilssen J., Broch T.,
Ovrevik R. Life cycle strategies in neighbouring
populations of the copepod *Cyclops scutifer* Sars. - *Verh.*
Intern. Vereinig. theor. and angew. Limnol., 1978, N 20,
S. 2518-2523.
- Focke E. Die Rotatoriengattung *Notholca* und ihr Ver-
halten im Salzwasser. - *Kieler Meeresforsch.*, 1961, Bd 17,
H. 2, S. 190-205.
- George M.G., Fernando C.H. Diurnal migra-
tion in three species of rotifers in Sunfish lake. Ontario. -
Limnol. Oceanogr., 1970, vol. 15, N 2, p. 218-223.
- Hobbie J.E. Carbon-14 measurements of primary pro-
duction in two arctic Alaskan lakes. - *Verh. Intern. Vereinig.*
theor. and angew. Limnol., 1964, Bd 15, S. 360-364.

- H o f f e r B. Die Verbreitung der Tierwelt in Bodensee. - Bodenseeforschungen, 1896, Bd 10, S. 5-111.
- H u t c h i n s o n G. A treatise on Limnology. II. Introduction to lake biology and limnoplankton. New York, 1967, 1115 p.
- H u t c h i n s o n G. (Хатчинсон Д.) Лимнология. М., 1969, 592 с.
- K o z m i n s k i Z. Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der strenuus gruppe. - Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1936, Bd 33, H. 3(4), S. 161-240.
- L i n d b e r g K. Les Cyclopoids du lac Baical. - Kgl. fysiogr. sällskap. Lund förhandl., 1955, bd 25, h. 5, s. 1-5.
- N i l s s e n J.P. Cryptic predation and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods. - Mem. Ist. ital. idrobiol. „Dott. M. Marcki“, 1977, vol. 34, p. 187-196.
- P e c h l a n d e r R. Plankton production in natural lakes and hydroelectric waterbasins in the alpine region of the Austrian Alps. - Verh. Intern. Vereinig. theor. and angew. Limnol., 1964, Bd 15, S. 375-383.
- P e j l e r B. Taxonomical and ecological studies on planctonic Rotatoria from Northern Swedish Lapland. - Svensk. Vetensch. Handl., 1957, ser. 6(5), s. 3-68.
- P e j l e r B. Regional-ecological studies of Swedish freshwater zooplankton. - Zool. bidr. Uppsala, 1965, Bd 36(4), s. 407-515.
- R u t t n e r F. Das Plankton des Iunzer Untersees seine Verteilung in Raum und Zeit während des Jahre 1908-1913. - Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1929, Bd 23, H. 1/2, S. 1-160, H. 3/4, 161-285.
- R u t t n e r F. Ökotypen mit verschiedener Verticalverteilung in Plankton der Alpensee. - Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1937, Bd 35, H. 1, S. 7-34.
- R u t t n e r F. Grundriss der Limnologie: (Hydrobiologie des Süßwassers). Berlin, 1962, S. 1-332.
- U e n o M. Stratification of pelagic daphnids in some Japanese lakes. - Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1939, Bd 39, H 1(2), S. 162-175.
- W o l t e r e c k R. Races, association and stratification of pelagic Daphnids in some lakes of Wisconsin and other regions of the United States and Canada. - Trans. Wisconsin Acad., Sci., 1932, vol. 27, N 3, p. 487-522.
- Z i m m e r m a n n C. Die pelagischen Rotatorien des Sempachersee, mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage. - Schweiz. Ztschr. Hydrol., 1974, Bd 36, H. 2, S. 205-300.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Введение	3
Г л а в а I. Краткая лимнологическая характеристика исследованных водоемов	6
Г л а в а II. Экологические условия зимнего зоопланктона	12
Гидрологическая специфика водоемов в подледный период	12
Гидрохимические условия в подледный период и кислородный режим	36
Биотические (трофические) условия в подледный период и бактериопланктон	51
Г л а в а III. Видовой состав зоопланктона и расселение видов в водоемах различного типа	59
Коловратки и ракообразные	59
Простейшие	72
Г л а в а IV. Временные и пространственные характеристики зимних зоопланктонных сообществ и биоценозов	76
Динамика развития зоопланктона и его отдельных видов	76
Вертикальное распределение и перемещение зоопланктона в толще воды	81
Образование и функционирование металимниального биоценоза	93
Горизонтальное распределение зоопланктона	101
Г л а в а V. Биология массовых видов	107
Жизненный цикл <i>Cyclops kolensis</i> в Рыбинском водохранилище	107
Продукция <i>Cyclops kolensis</i> в Рыбинском водохранилище в 1982 г.	123
Образование скоплений <i>Cyclops kolensis</i> в котловинах водохранилища. Диапауза — особенность жизненного цикла этого вида	127
Распределение и динамика коловраток рода <i>Notholca</i> в Рыбинском водохранилище	131
Особенности размножения дафний и босмин в различных водоемах	133
Г л а в а VI. Уровень развития зимнего сообщества, его роль в пищевых цепях и круглогодичном цикле планктона	135
Заключение	149
Литература	152