

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИБВВ РАН



Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

ВЫПУСК 94(97)

2021

АПРЕЛЬ – ИЮНЬ

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2021

THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



IBIW RAS



Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

ISSUE 94(97)

2021

APRIL – JUNE

The journal is published quarterly

Borok

2021

УДК 574(28)

ББК 28.081

Т78

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – Борок : ИБВВ РАН – 2021. – Вып. 94 (97) – 132 с.

В номере представлены статьи, написанные по материалам комплексных полевых исследований на мелководных водоемах соприкасающихся участков водосборов рек Волга, Онега и Северная Двина: озера Воже, Лача, Кубенское, Неро, Галичское и Чухломское. Приведены результаты исследования динамики фитопланктона, зоопланктона и зообентоса. Проведен анализ современного состояния рыбного населения в сравнении с предыдущими периодами.

Книга рассчитана на гидрологов, гидрохимиков, гидробиологов, экологов и специалистов в области охраны и использования водных ресурсов, а также студентов географических, биологических и экологических факультетов.

Редакционная коллегия:

С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Б. К. Gabrielyan, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения

Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам

В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия

В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам

А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина

К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария

В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НПЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь

И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия

Ответственный редактор: **Ю. В. Герасимов**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

ISSN 0320-3557 Print

ISSN 2712-8377 Online

Учредитель (адрес): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

Издатель (адрес): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
ИБВВ РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru

© ИБВВ РАН, 2021 г.

The issue presents articles based on the materials of integrated field studies on shallow water bodies of contiguous sections of the catchment areas of Volga, Onega and Northern Dvina rivers: lakes Vozhe, Lacha, Kubenskoye, Nero, Galichskoye and Chukhlomskoye. The results of studies of the phytoplankton, zooplankton and zoobenthos dynamics are also presented. The current state of the fish population in comparison with previous periods is assessed.

The book is intended for hydrologists, hydrochemists, hydrobiologists, ecologists and specialists in the field of protection and use of water resources, as well as students of the faculties of geography, biology and environment.

Editorial board:

S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia
Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. A. Protasov, Dr. of biol., prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar
I. L. Golovanova, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Y. S. Datsenko, Dr. of geogr., Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
M. M. Trofimchuk, Ph.D., Hydrochemical Institute, Rostov-on-Don, Russia

Editor-in-chief of the volume: ***Yu. V. Gerasimov***

Coordinating editor: ***A. A. Sazhneva***

ISSN 0320-3557 Print
ISSN 2712-8377 Online

Founder (address): Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;
Phone/fax: (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

Publisher (address): Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;
Phone/fax: (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
IBIW RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; *e-mail:* trud@ibiw.ru

СОДЕРЖАНИЕ

Гидрология и гидрохимия

А. В. Законнова

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕРМИЧЕСКОГО РЕЖИМА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	7
--	---

Флора водоемов и водотоков

Л. Г. Корнева, И. В. Митропольская, Н. Н. Макаренкова, А. И. Цветков

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА БОЛЬШИХ МЕЛКОВОДНЫХ ЗАРАСТАЮЩИХ ОЗЕР (ВОЖЕ И ЛАЧА, ВОЛОГОДСКАЯ И АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТИ, РОССИЯ)	17
--	----

Водные беспозвоночные

С. М. Жданова, В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, С. И. Сиделев

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ) В ПЕРИОД ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА	30
--	----

В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова

РАННЕ-ЛЕТНИЙ ЗООПЛАНКТОН ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	56
---	----

Е. Г. Пряничникова

МАКРОБЕНТОС ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА	77
------------------------------------	----

К. Н. Ивичева, А. С. Комарова, Е. В. Угрюмова, И. В. Филоненко

СООБЩЕСТВА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЗАРОСЛЕЙ МАКРОФИТОВ РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ	94
---	----

Структура и функционирование водных экосистем

А. Е. Минин, Р. К. Катаев, В. В. Логинов, Л. М. Минина, Е. Л. Воденеева, Т. В. Лаврова, Е. А. Фролова, Т. В. Кривдина

СОВРЕМЕННАЯ ГИДРОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ, ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОСТОЯНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ОЗЕР ГАЛИЧСКОЕ И ЧУХЛОМСКОЕ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ	105
---	-----

CONTENTS

Hydrology and hydrochemistry

A. V. Zakonnova

THE EFFECT OF CLIMATE CHANGE ON THE THERMAL REGIME IN THE RYBINSK RESERVOIR	7
---	---

Flora of reservoirs and streams

L. G. Korneva, I. V. Mitropolskaya, N. N. Makarenkova, A. I. Tsvetkov

STRUCTURE AND DYNAMICS OF PHYTOPLANKTON OF LARGE SHALLOW-WATER OVERGROUND LAKES (VOZHE AND LACHA, VOLOGDA AND ARKHANGELSK REGIONS, RUSSIA)	17
--	----

Aquatic invertebrates

S. M. Zhdanova, V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova, S. I. Sidelev

FEATURES OF THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE ZOOPLANKTON IN LAKE NERO (YAROSLAVL REGION) DURING CLIMATE WARMING	30
--	----

V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova

EARLY SUMMER ZOOPLANKTON OF LAKE VOZHE AND LACHA (VOLOGDA REGION)	56
---	----

E. G. Pryanichnikova

MACROBENTOS OF VOZHE AND LACHA LAKES	77
--	----

K. N. Ivicheva, A. S. Komarova, E. V. Ugryumova, I. V. Filonenko

MACROPHYTE-ASSOCIATED MACROINVERTEBRATES OF HETEROGENEOUS WATER BODIES OF THE VOLOGDA REGION, RUSSIA	94
--	----

Structure and functioning of aquatic ecosystems

A. E. Minin, R. K. Kataev, V. V. Loginov, L. M. Minina, E. L. Vodeneeva, T. V. Lavrova, E. A. Frolova, T. V. Krivdina

MODERN HYDROMORPHOLOGICAL, HYDROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND STATE OF FISH POPULATIONS OF LAKE GALICHSKOYE AND LAKE CHUKHLOMSKOYE IN KOSTROMA REGION	105
--	-----

Гидрология и гидрохимия

УДК551.58:551.464.6(285.247.413.5)

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕРМИЧЕСКОГО РЕЖИМА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А. В. Законнова

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл. e-mail: zak@ibiw.ru
Поступила в редакцию 26.01.2021*

По данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории и архива лаборатории гидрологии ИБВВ РАН исследована сезонная изменчивость основного климатического показателя – температуры воздуха (мст. Рыбинск, ГМО) и температуры воды Рыбинского водохранилища на современном этапе потепления (2001–2019 гг.). Установлено изменение сроков наступления и окончания климатических сезонов года и увеличение их продолжительности. Отмечено, что в современный период во все месяцы года средняя температура приземного воздуха была выше климатической нормы (1960–1990 гг.). В вегетационный период (условно май–октябрь) наибольшее ее повышение наблюдалось в июле – 1.5°C, мае и сентябре – 1.2°C. Показано, что в современный период интенсивного потепления в весенний, летний и осенний сезоны года среднедекадная температура воды увеличилась по сравнению с нормой. Наибольшие положительные аномалии отмечены в 2–3 декаде мая – 2.8–2.3°C и июля – 2.0°C. Данные мониторинга температуры воды водохранилища свидетельствуют о росте числа лет с аномальными термическими условиями, что связано с изменением климата. Отмечено более раннее установление температурной стратификации водных масс (конец мая) и уменьшение разности температуры поверхностного и придонного слоев воды.

Ключевые слова: потепление климата, Рыбинское водохранилище, температура воздуха, температура воды, сезонная динамика.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-94-7-16

ВВЕДЕНИЕ

На Европейской территории России потепление климата продолжается в целом за год и во все сезоны, темпы которого намного превышают средние по Земному шару. Средняя скорость роста среднегодовой температуры воздуха в 1976–2019 гг. составила 0.47°C/10 лет, что в 2.5 раза больше скорости роста глобальной температуры [Доклад..., 2018 (Doklad..., 2018)]. В условиях глобального потепления особенно актуальным становится исследование изменений климатических характеристик на региональном уровне – температуры воздуха и температуры воды водоема, которые тесно связаны.

При исследовании термического режима Можайского водохранилища установлено устойчивое повышение температуры воды за вегетационный период (1980–1990 гг.) на 0.4°C и увеличение длительности вегетационного периода [Пуклаков, Гречушникова, 2001 (Puklakov, Grechushnikova, 2001)].

В Каневском и Киевском водохранилищах за весь период существования отмечено повышение средней температуры водных масс на 1.5–2.0°C [Вандюк, 2010 (Vandyuk, 2010)].

В оз. Ильмень при анализе структуры многолетних колебаний температуры воды

в гидрологические сезоны выявлены значительные различия в прогреве водных масс в отдельные годы и отмечено повышение их температуры в весенний, летний и осенний сезоны, начиная с конца XX века [Бойцов, Невсетева, 2017 (Boitsov, Nesvetova, 2010)].

Температура воды является важной гидроэкологической характеристикой, которая влияет на ряд гидрологических и биологических процессов. От температуры воды зависит содержание в водохранилище растворенного кислорода, а следовательно, интенсивность процессов самоочищения, выживаемость и видовой состав гидробионтов.

Анализ закономерностей изменений термического режима Рыбинского водохранилища в условиях потепления приобретает большое значение. Работа выполнена с учетом более ранних работ [Литвинов, Рощупко, 2010 (Litvinov, Roshchupko, 2010); Litvinov, Zakonnova, 2012; Пырина и др., 2018 (Pyrina et al., 2018)], где временные ряды анализировались до 2015 г., и является продолжением исследований, включая 2019 год.

Цель работы – анализ сезонных изменений температуры воздуха и воды Рыбинского водохранилища в современный период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы данные Рыбинской гидрометеорологической обсерватории (РГМО) о среднемесячной температуре воздуха (МС Рыбинск, ГМО) и средней (декадной, месячной) температуре воды акватории Рыбинского водохранилища за 1947–2019 гг. Также анализировалась температура воды, измеренная на 6 станциях стандартных рейсов, выполняемых сотрудниками ИБВВ РАН 1–

2 раза в месяц в течение вегетационного периода 2001–2019 гг. Стандартные станции – Коприно и Молога находятся в Волжском плесе, Наволок, Измайлово, Средний Двор и Брейтово – в Главном (рис. 1). Температура воды измерялась прибором “30 saliniti, condaktiviti, temperature” от поверхностного слоя (0.5 м) до придонного через 1 м.



Рис. 1. Схема стандартных станций Рыбинского водохранилища.

Fig 1. Scheme of standard stations in the Rybinsk Reservoir.

Анализ термического режима водохранилища выполнен за современный период (2001–2019 гг.) в сравнении с периодом 1961–1990 гг., принятым Всемирной метеорологической организацией (ВМО) за климатическую

норму. Особенности межгодовой изменчивости температуры воды рассмотрены отдельно для весеннего (3-я декада апреля–2-я декада мая), летнего (3-я декада мая–1-я декада сентября) и осеннего (2-я декада сентября–1-я де-

када ноября) гидрологических сезонов. Основным показателем для их выделения послужила среднедекадная температура воды.

Для оценки роли потепления в изменении температуры воздуха и воды рассчитаны аномалии – отклонения от среднего значения за базовый период (1961–1990 гг.). Многолет-

ние изменения температуры воздуха анализировались по линейным трендам. Статистическая значимость линейного тренда оценивалась по величине коэффициента детерминации, показывающего вклад линейного тренда в общую изменчивость характеристики. При объеме выборки 50 лет и более $R^2 > 0.08$ [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Температура воздуха. За период 1976–2019 гг. на побережье Рыбинского водохранилища среднегодовая температура воздуха повышалась со скоростью $0.50^\circ\text{C}/10$ лет. Оценки линейных трендов, характеризующие тенден-

цию изменений среднесезонных температур воздуха, отличаются для Европейской части России и Рыбинского водохранилища для весны и в значительной степени для зимы (табл. 1).

Таблица 1. Оценки линейного тренда среднесезонных температур приземного воздуха за 1976–2019 гг.

Table 1. The Estimates of the linear Trend of mean seasonal surface air Temperatures for 1976–2019

Регион Region	Весна / Spring		Лето / Summer		Осень / Autumn		Зима / Winter	
	$b, ^\circ\text{C}/10\text{лет}$ $b, ^\circ\text{C}/10\text{years}$	$D, \%$	$b, ^\circ\text{C}/10\text{лет}$ $b, ^\circ\text{C}/10\text{years}$	$D, \%$	$b, ^\circ\text{C}/10\text{лет}$ $b, ^\circ\text{C}/10\text{years}$	$D, \%$	$b, ^\circ\text{C}/10\text{лет}$ $b, ^\circ\text{C}/10\text{years}$	$D, \%$
Европейская часть России*	0.44	23	0.42	64	0.52	26	0.39	10
Рыбинское водохранилище, мст Рыбинск, ГМО	0.32	10	0.42	20	0.48	24	0.77	14

Примечание. “*” [Бюллетень мониторинга..., 2019 (Byulleten' monitoringa..., 2019)], b – коэффициент линейного тренда, D – вклад тренда в дисперсию ряда.

Note. “*” [Byulleten' monitoringa..., 2019], b – linear trend coefficient, D – the trend contribution to the variance of the series.

Потепление регионального климата проявилось в изменении сроков наступления и продолжительности климатических сезонов года. Известно, что за начало весны принята дата перехода среднесуточной температуры воздуха к положительным значениям. За период 2001–2019 гг. на МС Рыбинск, ГМО средняя дата перехода температуры воздуха через 0°C весной 27 марта, осенью – 29 ноября, продолжительность периода с положительными температурами воздуха составила 238 дней (в 1950–1975 гг. 213 дней). Продолжительность периода с температурой воздуха $\geq 10^\circ\text{C}$ также увеличилась – 151 день (2 мая – 29 сентября). Сроки наступления летнего сезона (температура воздуха $\geq 15^\circ\text{C}$) сместились на более ранние весной (18 мая) и поздние

осенью (3 сентября) и средняя продолжительность лета составила 109 дней. Продолжительность осени увеличилась с 74 до 91 дня.

По данным Ярославского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды в бассейне Рыбинского водохранилища последние десятилетия характеризуются повышением температуры воздуха на $2\text{--}3^\circ\text{C}$ в январе, $1\text{--}2^\circ\text{C}$ в июле и увеличением на месяц периода с положительными температурами воздуха [Экологический атлас..., 2015 (Ekologicheskiiy atlas..., 2015)].

В современный период (2001–2019 гг.) на побережье водохранилища во все месяцы года средняя температура воздуха была выше нормы (табл. 2).

Таблица 2. Характеристики температуры воздуха, ($^\circ\text{C}$), мст. Рыбинск, ГМО

Table 2. Characteristics of air temperature, ($^\circ\text{C}$), Rybinsk weather station, HMO

Период / Period	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год / Year
1961–1990	-11.4	-9.5	-3.9	3.7	11.4	15.7	17.9	15.9	10.3	4.2	-2.2	-7.5	3.7
2001–2019	-8.6	-8.2	-3.1	4.7	12.6	16.2	19.4	17.0	11.5	4.8	-0.6	-5.3	5.0
Макс.	-4.2	-1.3	3.1	8.7	15.4	19.3	24.0	19.2	13.3	7.8	3.0	-2.7	6.2
Год	2005	2016	2007	2001	2010	2013	2010	2010	2015	2008	2013	2003	2015
Мин.	-15.7	-16.7	-10.3	2.2	8.4	12.8	15.5	14.6	9.6	1.0	-4.5	-14.3	4.2
Год	2010	2006	2013	2009	2017	2003	2019	2019	2008	2002	2016	2002	2012

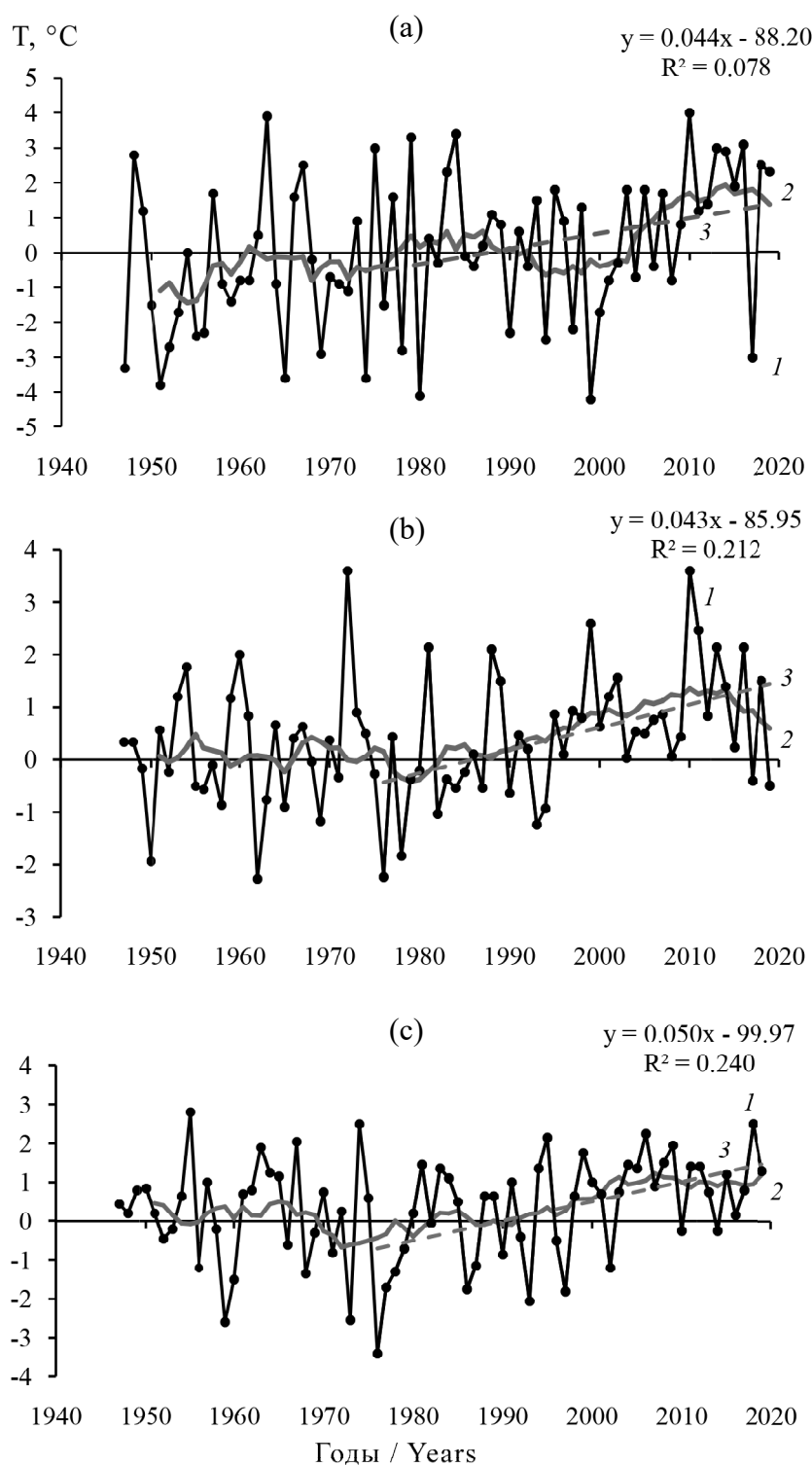


Рис. 2. Сезонные аномалии температуры воздуха (1), мст. Рыбинск, ГМО. 1947–2019 гг. 2 – 11-летнее скользящее среднее, 3 – линейный тренд за 1976–2019 гг. а – весна (май), б – лето (июль–август), с – осень (сентябрь–октябрь).

Fig. 2. Seasonal anomalies of air temperature (1), st. Rybinsk, HMO. 1947–2019. 2 – 11-year moving average, 3 – a linear trend for 1976–2019. а – Spring (May), б – Summer (July–August), с – Autumn (September–October).

В многолетнем плане сезонные изменения температуры воздуха не однозначны (рис. 2). Для весны (май) установлен положительный линейный тренд и выделены 2 периода отрицательных аномалий (1947–1960 и 1973–1984 гг.). В современный период отме-

чены положительные аномалии (максимальная 4°C в 2010 г.). В летний сезон (июнь–август) в период потепления установлен значимый положительный тренд изменения температуры воздуха со средней скоростью 0.42°C/10 лет. Среднесезонная температура воздуха выше

нормы отмечалась с 1995 г. Начиная с 2010 г., когда наблюдались аномально высокие ее значения в июле и августе, кривая хода имеет пилообразный вид с тенденцией к снижению (отрицательная аномалия в 2017 г. -0.4 , в 2019 г. -0.5°C). В осенний период (сентябрь–октябрь) динамика средней температуры воздуха характеризуется резкими колебаниями от года к году, которые происходили на фоне общего тренда ее повышения со средней скоростью $0.50^{\circ}\text{C}/10$ лет (1976–2019 гг.) и переходом к положительной фазе в 1980 г. С 2003 г. отмечены положительные аномалии температуры (кроме 2010 и 2014 гг. – отрицательная аномалия составила -0.3°C).

Температура воды. Изменение климатических условий на побережье водохранилища привело к синхронному повышению температуры воды. Оценка реакции термического режима Рыбинского водохранилища на региональные изменения климата показала, что в период потепления 1976–2019 гг. выявлена тенденция повышения средней за май–октябрь температуры воды со скоростью $0.72^{\circ}\text{C}/10$ лет. Максимальная скорость роста отмечена в мае – $1.20^{\circ}\text{C}/10$ лет.

Таблица 3. Характеристики температуры воды Рыбинского водохранилища весной, $^{\circ}\text{C}$

Table 3. Characteristics of the water Temperature of the Rybinsk Reservoir in Spring, $^{\circ}\text{C}$

Характеристика Characteristic	Апрель / April	Май / May	
	Декада / Decade		
	3-я	1-я	2-я
1961–1990 гг.			
Средняя (норма)	2.2	5.4	9.4
2001–2019 гг.			
Средняя	3.7	8.2	12.2
Максимальная	7.3 (2014 г.)	13.2 (2016 г.)	17.2 (2018 г.)
Минимальная	0.1 (2003, 2012 гг.)	2.9 (2003 г.)	7.9 (2004 г.)

Для весны характерна гомотермия с интенсивным прогревом водной толщи при теплой погоде и медленным охлаждением при возврате холодов. Однако в отдельные годы в конце мая температура поверхностного слоя воды повышалась до 18 – 19°C , придонного – 12°C (на ст. Брейтово – 22 , 15°C , соответственно) (рис. 3а). В водохранилище температурное расслоение водной толщи – явление обычное, но при мелководности водоема (средняя глубина 5.4 м) и высокой ветровой активности в большинстве случаев кратковременное [Буторин и др., 1982 (Butorin et al., 1982)]. Следует отметить, что в современный период в отдельные годы летние температурные условия наблюдались уже в третьей декаде мая, что свидетельствует о потеплении регионального климата.

Весна. По многолетним данным переход температуры воды водохранилища через 4°C весной наблюдается 7 мая, в современный период дата сместилась на 2 мая [Литвинов и др., 2018 (Litvinov, et al., 2018)]. Переход температуры воды через 4°C может наблюдаться на 2 недели раньше или позже многолетнего срока. Для весеннего периода характерно сравнительно медленное накопление тепла, повышение температуры воды от значений, близких к 0°C до 8 – 9°C , а также более низкая температура воды по сравнению с температурой воздуха. Интенсивное повышение температуры воды начинается в мае – 4.0 – 5.0°C за декаду (табл. 3). Увеличение средней температуры воды мая на 2.4°C можно объяснить ростом суммарной солнечной радиации за период 1990–2013 гг. со скоростью 29 МДж/ $\text{м}^2/10$ лет [Zakonnova, Litvinov, 2017]. В этом месяце в большой степени проявляется зависимость прогрева воды от метеорологических условий. В отдельные годы при вторжении арктических холодных масс температура воды в третьей декаде мая по сравнению с первой понижается до 2°C за декаду (1969, 1978, 1993 гг.).

Лето. В Рыбинском водохранилище за начало лета принято появление устойчивой температурной стратификации при среднедекадных температурах воды 13 – 14°C [Буторин и др., 1982 (Butorin et al., 1982)]. Накопление тепла в водохранилище происходит, начиная с третьей декады мая при средней температуре воды 14.7°C и продолжается до 2–3 декады июля, когда отмечается максимальный прогрев водных масс. Начиная с 1-ой декады августа, идет охлаждение водохранилища, наиболее интенсивное в 3-ей декаде месяца. В современный период в течение летнего сезона среднедекадная температура воды была выше нормы. Наибольшие различия наблюдались во 2–3 декаде июля – 2.0°C . Отмечено увеличение амплитуды колебаний среднедекадной температуры воды (табл. 4).

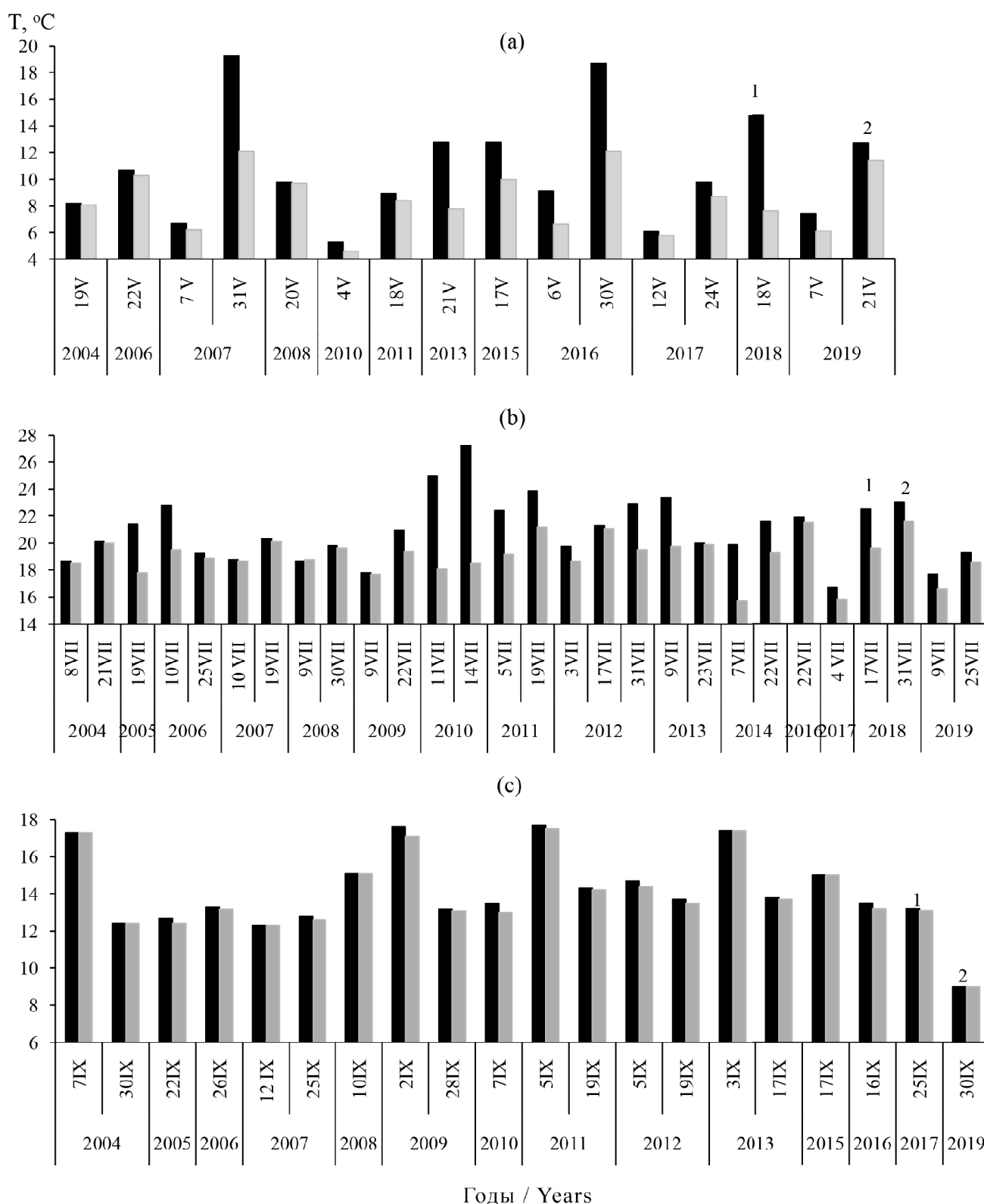


Рис. 3. Динамика температуры поверхностного (1) и придонного (2) слоя воды. 2004–2019 гг. Температура воды рассчитана как средняя на 6-ти стандартных станциях. а – весна (май), б – лето (июль–август), в – осень (сентябрь–октябрь).

Fig. 3. Dynamics of the surface (1) and near-bottom (2) water temperature. 2004–2019. The water temperature is calculated as an average at six standard stations. а – Spring (May), б – Summer (July–August), в – Autumn (September–October).

Таблица 4. Характеристики температуры воды Рыбинского водохранилища в летний период, °C**Table 4.** Characteristics of the water temperature of the Rybinsk Reservoir in Summer, °C

Характеристика Characteristic	Май May	Июнь June			Июль July			Август August			Сентябрь September
	Декада / Decade										
	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я
1961–1990 гг.											
Средняя (норма)	12.4	15.0	16.3	18.2	18.9	19.9	20.1	19.7	18.5	16.9	15.1
2001–2019 гг.											
Средняя	14.7	16.4	17.5	19.3	20.4	21.9	22.1	21.4	20.2	18.4	16.0
Максимальная	19.2	21.5	19.7	23.3	24.3	26.9	25.9	25.6	23.9	20.2	19.4
Год	2007	2013	2013	2013	2013	2010	2010	2010	2010	2007	2018
Минимальная	8.7	11.4	12.7	14.6	17.1	18.1	19.6	16.0	16.0	16.3	13.2
Год	2004	2003	2003	2003	2017	2017	2015	2019	2019	2003	2010

За исследуемый период летние температурные условия в водохранилище наблюдались в 7 случаях уже в третьей декаде мая. При этом максимальная температура воды (19.2°C) отмечалась в 2007 г. Средняя ее величина за первую декаду июня была выше – 21.0–21.5°C в 2 случаях (2013, 2014 гг.), а в 6 – ниже 15°C (11.4°C в 2003 г.).

Наибольший прогрев водохранилища отмечен во второй–третьей декаде июля – 21.9–22.1°C. При этом только в 2-х случаях температура воды была выше в третьей декаде месяца, чем во второй – 23.3°C (2013 г.) и 21.9°C (2015 г.). Средняя температура воды в первой декаде августа в 5 случаях была выше (на 1.5°C в 2018 г.), чем в третьей декаде июля. Следует заметить, что летняя температура воды в водохранилище отмечалась в 11 случаях в первой декаде сентября, и только в 3-х во второй декаде месяца (максимальная 15.9°C в 2009 г.).

Особый интерес при исследовании биологических процессов в водохранилище имеют сведения о средней температуре отдельных сезонов в виде ранжирования выборки [Бойцов, Несветова, 2017 (Boitsov, Nesvetova, 2017)]. Анализ показал, что за время существования водохранилища наблюдалось 9 лет со средней летней температурой воды $\geq 20^\circ\text{C}$ (в современный период 5 лет, максимум 21.9°C в 2010 г.), при этом до потепления (1947–

1976 гг.) только 1 случай – 1954 г., $T = 20.0^\circ\text{C}$. Наибольшая повторяемость (27%) отмечена для диапазона температуры воды 19–20°C.

Сравнение числа случаев со средней температурой воды заданных пределов в июле до и после потепления показало, что если в первый период отмечалась чаще всего температура воды 18–19°C (25%), то во второй – 19–20°C (26%). В современный период не наблюдалась средняя температура воды ниже 18°C (рис. 4).

В летний период существенные различия в прогреве водных масс отмечаются также по наблюдениям на стандартных станциях (рис. 2 б). В аномально теплое лето 2010 г. стратификация водных масс наблюдалась длительное время. В июле средняя температура воды в поверхностном слое составила 27°C, в придонном – 18.5°C. Летние условия 2010 г. характеризуются самыми высокими температурами водной массы в июле–августе за время существования водохранилища. В холодное лето 2017 г. с температурой воздуха на 1–2°C ниже нормы, высокой водностью (годовой объем притока в водохранилище 52.15 км³), при частых сильных ветрах продолжительное время наблюдалась гомотермия или не превышающая 1–2°C разность температуры по глубине. В июле средняя температура воды составила всего 16.5–18.5°C.

Таблица 5. Средняя температура воды по глубине в летний период 2004–2019 гг.**Table 5.** Average water Temperature at depth in the Summer period 2004–2019

Характеристика / Characteristic	Июнь / June	Июль / July	Август / August
Средняя	16.1	20.0	20.0
Наибольшая (год)	20.1(2006)	22.8(2010)	25.1(2010)
Наименьшая (год)	11.1(2017)	16.0(2017)	17.1(2012)

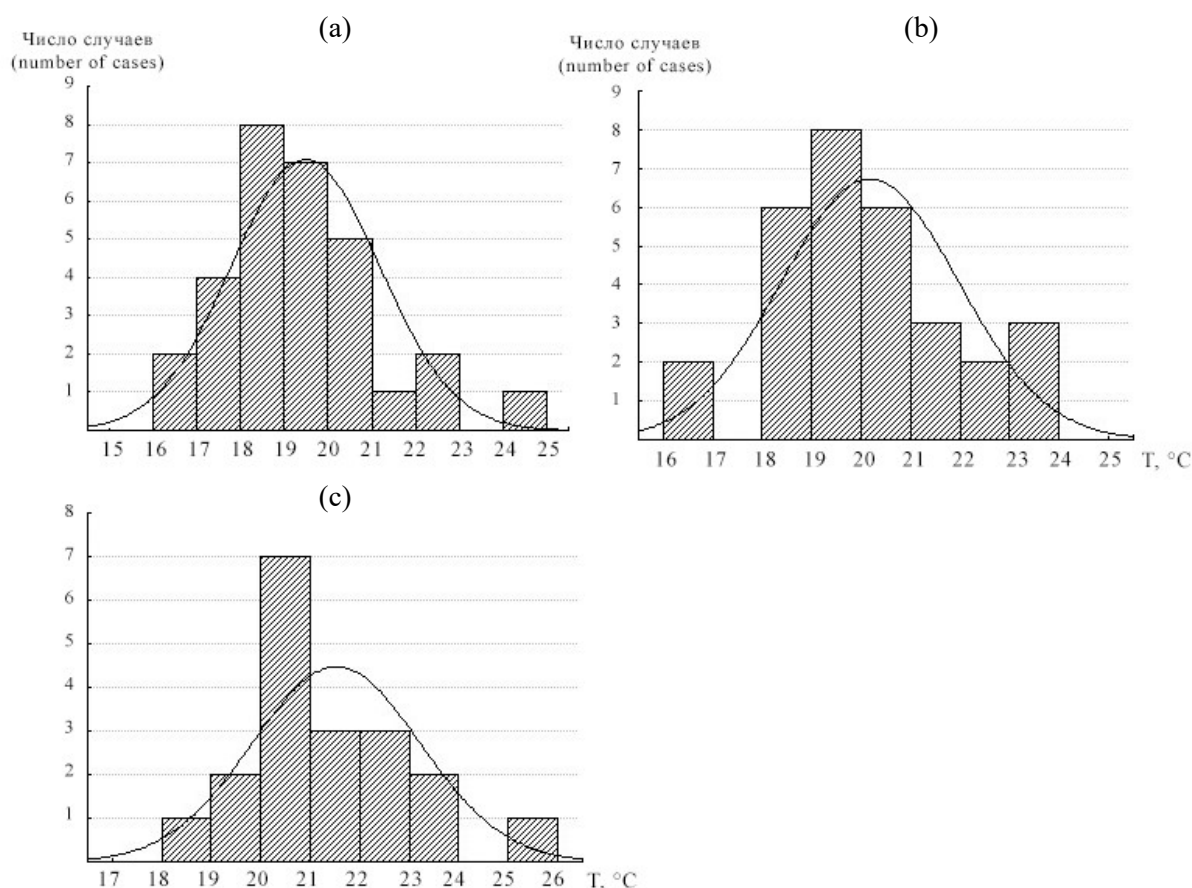


Рис. 4. Число случаев со средней температурой воды в заданных пределах в июле. (а) – 1947–1976 гг., (б) – 1977–2005 гг., (с) – 2006–2019 гг.

Fig. 4. The number of cases with an average water temperature within a given range in July. (a) – 1947–1976, (b) – 1977–2005, (c) – 2006–2019.

За период 2004–2019 гг. средняя температура по глубине, рассчитанная по наблюдениям на 6-ти стандартных станциях, в первой половине лета составила 16°C. В июле–августе она повысилась до 20°C. Максимальная амплитуда, как и для температуры поверхностного слоя воды, отмечена в июне (табл. 5).

С.Н. Тачалов [Тачалов, 1959 (Tachalov, 1959)] исследуя процесс прогрева Рыбинского водохранилища, установил, что за 1947–1958 гг. разность температуры по глубине в отдельных случаях достигала 15.5°C. В работе [Буторин, Курдина, 1982 (Butorin, Kurdina, 1982)] отмечено, что температурное расслоение водной толщи характерно для Главного плеса и наибольшая разность средней температуры на глубине 0.5 м и у дна равна 11.7°C. В современный период произошло уменьшение разности температуры поверхностного и придонного слоев. Максимальная ее величина не превышала 10°C (июль 2010 г.).

Осень. В конце лета общий приход солнечной радиации к поверхности водохранилища на 20–25% ниже, чем в период максимального прогрева [Буторин, Курдина, 1982 (Buto-

rin, Kurdina, 1982)], что приводит к устойчивому уменьшению теплосодержания вод. Температура воздуха становится ниже температуры воды.

Гидрологическая осень характеризуется процессом охлаждения водной массы. Интенсивное охлаждение начинается в первой декаде сентября – температура воды понижается на 2.6°C за декаду, но ее значения еще довольно высоки. Наибольший размах колебаний (6.4°C) отмечен во второй декаде октября (табл. 6). По многолетним данным ее значения становятся ниже 10°C 25 сентября. В современный период эта дата сдвигается на 3 октября. На протяжении всего осеннего периода возможно кратковременное повышение температуры воды.

Для осеннего сезона характерна термическая однородность вод по глубине, которая сохраняется до начала ледостава. В начале сезона при теплой погоде наблюдается кратковременная прямая стратификация с разностью температуры воды на поверхности и у дна 1.5–2.0°C. В отдельные годы довольно высокие ее значения отмечены в октябре – 10–11°C (2010, 2012 гг.), (рис. 3с).

Таблица 6. Характеристики температуры воды Рыбинского водохранилища в осенний период, °С**Table 6.** Characteristics of the water temperature of the Rybinsk Reservoir in the Autumn, °C

Характеристика / Characteristic	Сентябрь / September		Октябрь / October			Ноябрь / November	
	Декада / Dekade						
	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я
1961–1990 гг.							
Средняя (норма)	12.7	10.4	7.8	5.8	3.7	1.5	0.8
2001–2019 гг.							
Средняя	14.1	12.0	9.5	7.1	4.9	3.0	2.2
Максимальная	16.5	15.1	12.2	9.7	6.9	5.5	4.4
Год	2018	2015	2007	2005	2008	2013	2013
Минимальная	11.6	9.4	6.5	3.3	1.4	0.7	0.0
Год	2002	2002	2002	2002	2014	2002	2016

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные исследования показали, что в современный период потепления произошло повышение температуры воздуха и воды Рыбинского водохранилища в весенний, летний и осенний сезоны.

В отдельные месяцы вегетационного периода отмечено увеличение амплитуды среднедекадных температур воды, что позволяет оценить роль погодных условий в термике во-

доема. Установлены более ранние сроки наступления летних температур воды, а также увеличение количества лет с аномальными термическими условиями.

Полученные результаты могут быть использованы для расчета теплосодержания водных масс водохранилища, а также для оценки воздействия климатических изменений на экологическое состояние водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бойцов В.Д., Несветова Г.И. Условия среды и уловы рыбы в озере Ильмень: изменчивость, сопряженность, прогнозирование. Великий Новгород: ТПК “Печатный Двор”, 2017. 274 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. 1982. 224 с.
- Бюллетень мониторинга климата России. Изменение климата 2019. Весна: март–май // Обзор состояния и тенденций изменения климата России. М. 2019. 25 с.
- Вандюк Н.С. Динаміка температурних характеристик водних мас Канівського водосховища // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. 2010. Т. 20. С. 83–88.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет, 2019. 97 с.
- Литвинов А.С., Законнова А.В., Поддубный С.А. Климат и гидрологический режим // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: РАН, 2018. С. 42–48.
- Пуклаков В.В., Гречушникова М.Г. Термический режим московских водохранилищ // Метеорология и гидрология. 2001. № 1. С. 70–79.
- Пырина И.Л., Законнова А.В., Соколова Е.Н. Поступление солнечной радиации и подводный световой режим в Рыбинском водохранилище // Метеорология и гидрология. 2018. № 1. С. 76–84.
- Тачалов С.Н. Термический режим Рыбинского водохранилища // Сб. работ Рыбинской ГМО. Вып. 1. Л.: Гидрометеиздат, 1959. С. 106–130.
- Шиловцева О.А., Романенко Ф.А. Многолетние изменения температуры воздуха на Северо-Западном Таймыре и Нижнем Енисее в XX веке // Метеорология и гидрология. 2005. № 3. С. 55–68.
- Экологический атлас Ярославской области. Ярославль: ООО НПП “Кадастр”, 2015. 154 с.
- Litvinov A.S., Roshchupko V.F. Long-Term Variations of Elements of Hydrometeorological Regime of the Rybinsk Reservoir // Russian Meteorology and Hydrology. 2010. Т. 35. № 7. P. 483–489. DOI: 10.3103/S1068373910070083.
- Litvinov A.S., Zakonnova A.V. Thermal Regime in the Rybinsk Reservoir under Global Warming // Russian Meteorology and Hydrology. 2012. Т. 37. P. 640–644. DOI: 10.3103/S1068373912090087.
- Zakonnova A.V., Litvinov A.S. Analysis of Relation of Water Temperature in the Rybinsk Reservoir with Income of Solar Radiation // Hydrobiological Journal. 2017. Vol. 53. № 6. P. 77–86. DOI: 10.1615/HydrobJ.v53.i6.80.

REFERENCES

- Boytsov V.D., Nesvetova G.I. *Usloviya sredy i ulovy ryby v ozere Il'men': izmenchivost', sopryazhennost', prognozirovaniye* [Conditions of the environment and fish catches in the lake of Ilmen: variability, conjugation, forecasting]. Velikiy Novgorod: TPK “Pechatnyy Dvor”. 2017, 274 p. [In Russian].
- Butorin N.V., Kurдина T.N., Bakastov S.S. *Temperatura vody i gruntov Rybinskogo vodokhranilishcha* [The water and soils Temperature of Rybinsk Reservoir] Leningrad, Nauka, 1982, 224 p. [In Russian].

- Byulleten' monitoringa klimata Rossii. Izmeneniye klimata 2019. Vesna: mart–may [Russian Climate Monitoring Bulletin. Climate change 2019. Spring: March–May]. *Obzor sostoyaniya i tendentsiy izmeneniya klimata Rossii*. Moscow, 2019, 25 p.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2019 god [A Report on Climate features on the Territory of the Russian Federation for 2019]. Moscow, Rosgidromet, 2019, 97 p. [In Russian].
- Ekologicheskiy atlas Yaroslavskoy oblasti [Environmental Atlas of Yaroslavl region]. Yaroslavl: OOO NPP “Kadastr”, 2015, 154 p.
- Litvinov A.S., Roshchupko V.F. Long-Term Variations of Elements of Hydrometeorological Regime of the Rybinsk Reservoir. *Russian Meteorology and Hydrology*, 2010, vol. 35, no. 7, pp. 483–489. doi: 10.3103/S1068373910070083.
- Litvinov A.S., Zakonnova A.V. Thermal Regime in the Rybinsk Reservoir under Global Warming. *Russian Meteorology and Hydrology*, 2012, vol. 37, pp. 640–644. doi: 10.3103/S1068373912090087.
- Litvinov A.S., Zakonnova A.V., Poddubnyy S.A. Klimat i gidrologicheskiy rezhim [Climate and hydrological Regime]. *Struktura i funktsionirovaniye ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka*. Moscow, RAN, 2018, pp. 42–48. [In Russian].
- Puklakov V.V., Grechushnikova M.G. Termicheskiy rezhim moskvoretskikh vodokhranilishch [Thermal Regime of Mosvoretzky Reservoirs]. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2001, no. 1, pp. 70–79. [In Russian].
- Pyrina I.L., Zakonnova A.V., Sokolova Ye.N. Postupleniye solnechnoy radiatsii i podvodnyy svetovoy rezhim v Rybinskom vodokhranilishche [The Analysis of the Relationship between Water Temperature in the Rybinsk Reservoir and the Solar Radiation Influx]. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2018, no. 1, pp. 76–84. [In Russian].
- Shilovtseva O.A., Romanenko F.A. Mnogoletniye izmeneniya temperatury vozdukha na Severo-Zapadnom Taymyre i Nizhnem Yeniseye v XX veke [Long-Term changes in air Temperature in the North-Western Taimyr and Lower Yenisei in the XX century]. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2005, no. 3, pp. 55–68. [In Russian].
- Tachalov S.N. Termicheskiy rezhim Rybinskogo vodokhranilishcha [Thermal Regime in the Rybinsk Reservoir]. *Sb. rabot Rybinskoy GMO*, Leningrad, Gidrometeoizdat, 1959, vol. 1, pp. 106–130. [In Russian].
- Vandyuk N.S. Dinamika temperaturnykh karakteristik vodnykh mass Kanivskogo vodokhranilishcha [Dynamics of the Temperature characteristics of the water Masses of Kaniv Reservoir]. *Gidrologiya, gidrokhimiya, gidroekologiya*, 2010, vol. 20, pp. 83–88.
- Zakonnova A.V., Litvinov A.S. Analysis of Relation of Water Temperature in the Rybinsk Reservoir with Income of Solar Radiation. *Hydrobiological Journal*, 2017, vol. 53, no. 6, pp. 77–86. doi: 10.1615/HydrobJ.v53.i6.80.

THE EFFECT OF CLIMATE CHANGE ON THE THERMAL REGIME IN THE RYBINSK RESERVOIR

A. V. Zakonnova

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

According to the data of the Rybinsk Hydrometeorological Observatory (HMO) and archival data of the Laboratory of Hydrology, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, the seasonal variability of the main climate parameters, air temperature (Rybinsk HMO) and water temperature in the Rybinsk Reservoir have been studied at the modern stage of global warming (2001–2019). Over the period of 1976–2019, the rate of an increase in the average annual air temperature was 0.50°C /10 years in the littoral zone of the Rybinsk Reservoir. Changes in the timing of the onset and end of the climatic seasons of the year and an increase in their duration have been determined. It is found that during the modern period the average surface air temperature was higher than the climatic norm in all months of the year (1960–1990). During the growing season (conventionally May–October), its maximum increase was recorded in July, 1.5°C, May and September, 1.2°C. It is shown during the modern period of intensive global warming the average decadal water temperature in the spring, summer, and autumn seasons increased compared to the norm. The maximum positive anomalies were recorded in the second-third decade of May, 2.8–2.3°C and July, 2.0°C. According to observations at the standard stations, significant differences were recorded in water mass heating: in July in anomalously warm summer of 2010 the average water temperature was 27°C in the surface layer and 18.5°C in the near bottom layer; in the cold summer of 2017, the temperature was 18.5 and 16.0°C, respectively. The monitoring data on the water temperature in the reservoir indicate an increase in the number of years with anomalous thermal conditions as a result of climate change. The earlier temperature stratification of water masses (the end of May) and decrease in the difference in the temperature between the surface and near-bottom water layers have been observed.

Keywords: global warming, Rybinsk Reservoir, air temperature, water temperature, seasonal dynamics

Флора водоемов и водотоков

УДК 574.583(285.2:470):581

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА БОЛЬШИХ МЕЛКОВОДНЫХ ЗАРАСТАЮЩИХ ОЗЕР (ВОЖЕ И ЛАЧА, ВОЛОГОДСКАЯ И АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТИ, РОССИЯ)

Л. Г. Корнева¹, И. В. Митропольская¹, Н. Н. Макаренкова², А. И. Цветков¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: korneva@ibiw.ru

² Вологодское отделение ФГБНУ "ГосНИОРХ",

160012 Вологда, ул. Левичева, 5

Поступила в редакцию 20.10.2020

Проведен сравнительный анализ разнообразия, численности, биомассы, состава доминирующих видов, размерных характеристик фитопланктона и сапробности вод мелководных больших зарастающих озер Воже, Лача, а также рек Свидь и Онега в июне 2015 г. Представлено сравнение полученных данных с результатами предшествующих исследований в 1970-е годы. Установлено, что в 2000-е годы наблюдается значительное увеличение численности фитопланктона озер и изменение состава доминирующих видов. В фитопланктоне стали преобладать безгетероцистные цианопрокариоты (*Aphanocapsa holsatica*, *Planktolyngbya limnetica*), что связывают с увеличением концентрации аммонийного азота. Средняя биомасса фитопланктона в озерах (2.6 г/м³) практически не изменилась с 1970-х годов и была характерна для вод мезотрофного типа. В оз. Лача, характеризующемся более низкой прозрачностью, более высокой степенью зарастания водной растительностью, минерализацией и сапробностью вод, фитопланктон отличался меньшим флористическим разнообразием, более высокой численностью, уровнем доминирования и самыми мелкими размерами клеток.

Ключевые слова: озера Воже и Лача, фитопланктон, разнообразие, доминирующие виды, численность, биомасса, сапробность, эвтрофирование.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-17-29

ВВЕДЕНИЕ

Динамика и состояние экосистем мелководных больших озер, обладающих высокой степенью водообмена, в значительной степени определяются водностью года. Последствия современного изменения климата приводят к различным сценариям развития событий в мелководных озерах Европы и Средиземноморья с умеренным климатом [Coops et al., 2003]. При этом ведущим фактором функционирования экосистем озер считают уровень воды [Nöges et al., 2007]. Изменение глубины озер влияет на подводную освещенность, интенсивность ресуспензии донных осадков, скорость высвобождения питательных веществ из донных отложений и денитрификации. Эти факторы контролируют рост и состав фитопланктона, который является первичным звеном пелагической пищевой сети. Основные последствия современного изменения климата в водоемах европейской части РФ проявляются в повышении температуры воды и увеличении количества осадков над водосборной площадью бассейнов с середины 1970-х гг. [Второй..., 2014 (Vtoroy..., 2014)], что согласуется с динамикой индексов Северо-Атлантического колебания (САК или NAO – North Atlantic Oscillation). Это приводит, как правило, к повышению уровня воды во внутриконтинен-

тальных водоемах. Однако в озерах стоково-приточного типа уровеньный режим регулируется, прежде всего, стоком выпадающих в них рек, а не количеством атмосферных осадков. К такому типу озер относятся мелководные большие зарастающие озера Воже и Лача, расположенные на территории Вологодской и Архангельской областей России. Скорость сукцессии и эвтрофирования экосистем мелководных больших озер существенно превышает таковую глубоководных и требуют пристального внимания к исследованию их биоты, подверженной влиянию колебаниям водности.

Исследования фитопланктона озер Воже и Лача проводились в 1970-е годы в составе комплексных экспедиций Института озераведения РАН по всей акватории водоемов в период маловодной фазы внутривекового цикла колебания увлажненности [Озера..., 1975; Гидробиология..., 1978 (Ozera..., 1975; Gidrobiologiya..., 1978)]. В 2003–2015 гг. они были продолжены только на оз. Воже [Растопчинова, 2005; Макаренкова, 2015, 2016 (Rastopchinova, 2005; Makarenkova, 2015, 2016)]. В 1970-е годы в озерах в течение всего периода открытой воды с мая по октябрь доминировал один и тот же летний фитопланктонный комплекс. Состав фитопланктона озер

был очень близок, а по его структурным показателям озера относили к мезотрофному типу [Озера..., 1975; Гидробиология..., 1978 (Ozera..., 1975; Hidrobiologiya..., 1978)].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озера Воже и Лача относятся к бассейну р. Онеги, впадающей в Белое море. Котловины озер, имеющие доледниковое происхождение, позднее были преобразованы деятельностью ледника. Озера относятся к единому речному бассейну, к категории больших мелководных озер, близких по площади акватории и объему воды, средней глубине и характеру водосбора. Они соединены рекой Свидь, сходны по гидрохимическим показателям, но различаются по площади водосборного бассейна, характеру зарастания и степени водообмена (табл. 1). Макрофиты продуцируют в обоих озерах около 40% органического углерода. Воды озер относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы со средней величиной минерализации около 140 мг/л. Отличительной чер-

Задача данного исследования – проведение сравнительного анализа состава и структуры планктонных альгоценозов озер Воже и Лача на современном этапе.

той их химического состава является значительное количество сульфатов, которое увеличивается с ростом общей минерализации воды. Это обусловлено питанием притоков и озер подземными водами пермских отложений, имеющих гидрокарбонатно-сульфатный или сульфатный состав. По значениям цветности озера относятся к мезогумозному типу. Вследствие высокой степени водообмена в озерах наблюдается значительная внутригодовая вариабельность содержания минеральных и органических веществ, концентрация которых зависит от водности года [Озера..., 1975; Гидробиология..., 1978 (Ozera..., 1975; Hidrobiologiya..., 1978)]. В водном балансе озер сток и приток преобладают над остальными элементами.

Таблица 1. Некоторые лимнологические характеристики озер [Озера..., 1975; Гидробиология..., 1978 (Ozera..., 1975; Hidrobiologiya..., 1978)]

Table 1. Some limnological characteristics of lakes [Ozera..., 1975; Hidrobiologiya..., 1978]

Характеристики / Characteristics	Озера / Lakes	
	Воже / Vozhe	Лача / Lacha
Площадь, км ² / Surface area, km ²	418	345
Объем воды, км ³ / Water volume, km ³	0.599	0.549
Площадь водосборного бассейна, км ² Drainage area, km ²	5870	12130
Степень заболоченности, % / Swampiness, %	13	15
Степень лесистости, % / Degree of forest cover, %	78	76
Коэффициент удельного водосбора Specific catchment coefficient	15	36
Коэффициент условного водообмена, год ⁻¹ Water turnover time, year ⁻¹	3.5	7.4
Средняя глубина, м / Mean depth, m	1.4	1.6
Максимальная глубина, м / Maximal depth, m	5.0	5.4
Степень зарастания, % Degree of overgrowth, %	18	48
Цветность, град (V–IX 1972–1974 гг.) Color, Pt-Co units (V–IX 1972–1974)	44–137	12–82
∑ ионов, мг/л ∑ of ions, mg/l	85–308	90–400
Р _{общ.} , мг/л (VII 1974 г.) / TP, mg/l (VII 1974)	0.019–0.038	–
NH ₄ ⁺ , мг N/л (V–X 1972–1974 гг.) NH ₄ ⁺ , mg N/l (V–X 1972–1974)	0.11/0.07–0.18	0.14/0.005–0.56
SO ₄ ²⁻ , мг/л (V–X 1972–1974 гг.) SO ₄ ²⁻ , mg/l (V–X 1972–1974)	18–110	20–84

Примечание. “–” – отсутствие данных.

Note. “–” – no data.

В период наших исследований 11–18 июня 2015 г. глубина на станциях отбора проб в обоих озерах варьировала от 1 до 3 м (оз. Воже – 2.2±0.2 м, оз. Лача – 1.6±0.2 м), средняя по аква-

тории прозрачность в оз. Воже составляла 66±6 см, в оз. Лача – 43±4 см. Температура воды озер у поверхности и дна почти не различалась и соответствовала норме для этого периода, варь-

ируя в оз. Воже от 15.5 до 18.2°C и в оз. Лача от 12.3 до 14.1°C. На 60% станций в обоих озерах органолептически зарегистрировано присутствие сероводорода в верхнем слое илов. По данным Центра регистра и кадастра (gis.vodinfo.ru) средний уровень оз. Лача (также рек Онега, Вожега, Ухтомица и Свидь) постепенно снижался с 2010 по 2015 гг. от 187 до 171 см. Среднемноголетний уровень за этот период (176 см) был ниже такового (184 см) в период маловодной фазы в 1963–1973 гг. [Озера..., 1975; Гидрология..., 1978 (Ozera..., 1975; Hidrologiya..., 1978)]. Степень зарастания макрофитами (Воже – 26%, Лача – 70%) была значительно выше [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)], чем в предшествующий период (Воже – 18%, Лача – 48%) исследований в 1970-е годы [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. Электропроводность в оз. Лача слабо изменялась по акватории водоема и в среднем (190 ± 2 мкСм/см 25°C) превышала таковую (160 ± 8 мкСм/см 25°C) в оз. Воже, в котором ее вариабельность была намного выше [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. В 1972–1974 гг. содержание аммонийного азота в оз. Воже в безледный период в среднем составляло 0.11 мг/л, в оз. Лача – 0.14 мг/л, достигая максимального значения (0.24 мг/л) в оз. Лача [Гидрология..., 1978 (Hidrologiya..., 1978)]. В июне 2015 г. в обоих озерах оно значительно увеличилось до 0.6 мг/л [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)], что сопоставимо с его величинами в оз. Лача в марте 1973 г. Озера характеризуются большим количеством стойкого органического вещества аллохтонного происхождения, что создает неблагоприятные условия для развития нитрифицирующих бактерий и процесс минерализации задерживается на стадии аммонификации [Гидрология..., 1978 (Hidrologiya..., 1978)]. В 2015 г. увеличилось и соотношение $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$: до 3.3 – в оз. Воже и 1.5 – в оз. Лача. В 1970-е годы в оз. Лача в среднем

оно достигало всего 0.7 [Гидрология..., 1978 (Hidrologiya..., 1978)]. Содержание кислорода и его % насыщение в озерах практически не различались: в оз. Воже – 10.1 ± 0.2 мг/л, 102.4 ± 1.3 и в оз. Лача – 10.6 ± 0.1 , 101.1 ± 1.5 , соответственно.

Пробы для учета таксономического состава, численности и биомассы фитопланктона отбирали из поверхностного слоя воды на 24 станциях 11–18 июня 2015 г. (рис. 1), расположенных на акватории озер Воже и Лача, в р. Свидь и в истоке р. Онега. Концентрацию фитопланктона для количественного учета водорослей осуществляли методом прямой фильтрации воды под давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 5 мкм и 1.2 мкм. Пробы сгущали до объема 5 мл и консервировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты. Для определения биомассы использовали обычный счетно-объемный стереометрический метод [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975)]. Линейные размеры получали путем измерения клеток каждого встреченного организма. К доминирующим относили виды, составляющие $\geq 10\%$ от общей численности и биомассы фитопланктона. Сапробность вод определяли по индексу Пантле – Букка в модификации В. Сладечека [Sládeček, 1973]. Соотнесение видов к отдельным зонам сапробности проводили согласно спискам индикаторных организмов В. Сладечека [Sládeček, 1973] с дополнениями р. Вегла [Wegl, 1983]. Для оценки размерной структуры фитопланктона использовали соотношение численности (N) и биомассы (B)/1000.

Измерение гидрофизических параметров (температура, электропроводность, содержание кислорода) проводили при помощи многопараметрического ручного зонда YSI 85 (YSI Inc., США) с дискретностью 1 м от поверхности до дна. Прозрачность измеряли по диску Секки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В составе флоры планктона исследованных водоемов в июне 2015 г. выявлено 249 таксонов рангом ниже рода, которые по отделам распределились следующим образом: (табл. 2). Наибольшим флористическим богатством отличались отделы зеленых (40% от общего списка), цианопрокариот (27%) и диатомовых водорослей (23%). Таксономический состав фитопланктона в озерах и реках характеризовался близким соотношением основных систематических групп. Такая пропорция характерна для флоры планктона внутренних водоемов умеренной зоны. Наибольшим видовым богатством водорослей отличались озера и, прежде всего, оз. Воже. Планктон

оз. Лача характеризовался наибольшим относительным богатством зеленых водорослей (59%). Подобное прослеживалось и в 1970-е годы [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. Однако в среднем за вегетационный сезон оно не превышало 37%. Кроме того, в 1970-е годы видовое богатство фитопланктона озер слабо различалось, а в июне 2015 г. в оз. Воже оно было в 1.5 раза выше, чем в оз. Лача. В 1970-е годы такая разница прослеживалась только в перифитоне. В сравнении с озерами в реках в 2015 г. наблюдалось уменьшение видового богатства фитопланктона.

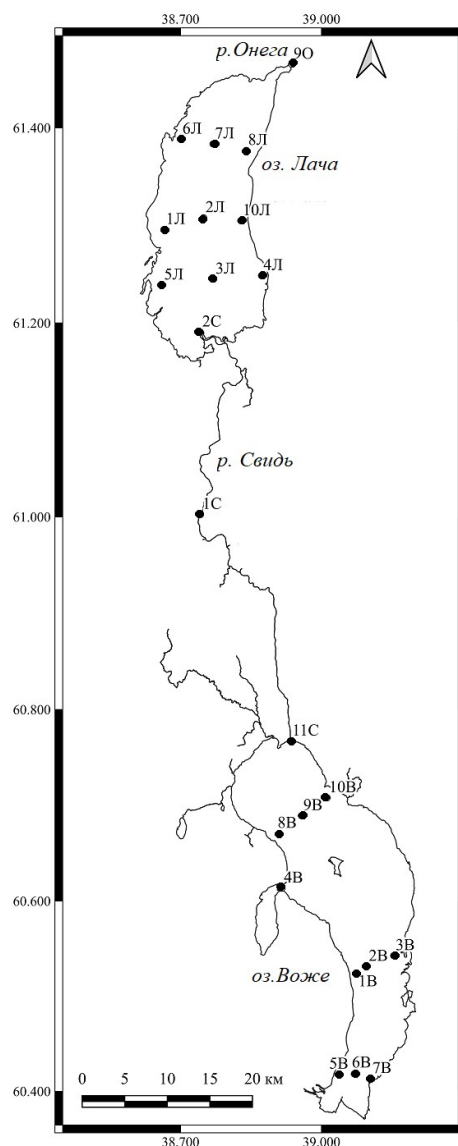


Рис. 1. Расположение станций отбора проб на исследованных озерах и реках.

Fig. 1. Location of sampling stations on the lakes and rivers.

Таблица 2. Число видов, разновидностей и форм водорослей в планктоне озер Воже и Лача, рек Свидь и Онега в июне 2015 г.

Table 2. The number of species, varieties and forms of planktonic algae of the Vozhe and Lacha lakes, the Svid and Onega rivers in June 2015

Отделы водорослей / Divisions of algae	Озера / Lakes		Реки / Rivers		Всего / Total
	Воже / Vozhe	Лача / Lacha	Свидь / Svid	Онега (исток) / Onega (river head)	
Cyanoprokaryota	51 (29%)	22 (19%)	29 (29%)	15 (21%)	67 (27%)
Chrysophyta	4	3	2	0	7
Bacillariophyta	51 (29%)	24 (21%)	18 (18%)	18 (25%)	58 (23%)
Xanthophyta	1	1	1	0	2
Cryptophyta	3	3	3	2	4
Dinophyta	3	2	4	2	5
Euglenophyta	2	3	1	4	6
Chlorophyta	60 (34%)	58 (59%)	40 (41%)	31 (43%)	100 (40%)
Всего / Total	175	116	98	72	249

За период с 1970-х по 2000-е годы в составе альгофлоры озер резко снизилось (с 20 до 5) число потенциальных азотфиксаторов – ностовых цианопрокариот.

Суммарная численность фитопланктона в оз. Воже составляла в среднем 76 ± 43 млн кл./л, варьируя от 12 до 425 млн кл./л (табл. 3). Основной вклад в численность фитопланктона вносили цианопрокариоты (80–99%). Максимальной численности фитопланктон достигал на ст. 2В, расположенной в центре озера. В оз. Воже насчитывалось 9 лидирующих видов, среди которых по частоте доминирования

преобладали *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. et Komárek и *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb. (табл. 4).

В р. Свидь средняя численность фитопланктона составляла 332 ± 178 млн кл./л, изменялась от 70 до 673 млн кл./л (табл. 3) и была сформирована также цианопрокариотами (95–99%). Ее наибольшие значения наблюдались в устье реки (ст. 2С). Основу доминантного комплекса, как и в оз. Воже, численно формировали *Aphanocapsa holsatica* и *Planktolyngbya limnetica*.

Таблица 3. Численность (млн кл./л) фитопланктона на различных участках озер Воже, Лача, рек Свидь и Онега в июне 2015 г.

Table 3. Abundance (million cells/l) of phytoplankton in different station of Vozhe, Lacha lakes, Svid and Onega rivers in June 2015

Водоем Reservoir	Стан- ция Station	Отделы водорослей Divisions of algae								
		Bacilla- riophyta	Cyano- proka- ryota	Chlo- rophyta	Crypto- phyta	Dino- phyta	Eugleno- phyta	Xantho- phyta	Chryso- phyta	Общая Total
Воже Vozhe	1В	0.729	19.810	0.353	0	0	0.003	0.228	0.026	21.15
	2В	1.104	419.90	3.982	0.161	0.009	0	0	0.006	425.16
	3В	0.950	10.969	0.578	0	0.013	0	0	0.013	12.52
	5В	1.965	10.890	0.637	0	0	0.003	0.079	0.010	13.58
	6В	2.559	64.310	1.757	0.040	0	0.002	0	0.264	68.93
	7В	1.290	34.853	1.878	0	0.008	0	0.048	0.020	38.09
	8В	0.708	31.421	0.365	0	0.003	0	0.310	0.013	32.82
	9В	0.888	35.963	0.240	0	0.003	0.003	0.425	0.480	38.00
	10В	1.350	31.993	0.688	0	0	0	0.080	0.200	34.31
Средняя Average		1.283± 0.205	73.35± 43.65	1.164± 0.405	0.022± 0.018	0.004± 0.002	0.001± 0.000	0.130± 0.052	0.115± 0.056	76.06± 43.99
Свидь Svid	11С	1.200	249.83	3.146	0.009	0.011	0.003	0.066	0	254.27
	1С	0.896	66.589	2.588	0.003	0.003	0	0	0.034	70.11
	2С	2.050	665.70	5.400	0.050	0.100	0	0	0.050	673.35
Средняя Average		1.382± 0.345	327.37± 177.24	3.711± 0.860	0.021± 0.015	0.038± 0.031	0.001± 0.001	0.022± 0.022	0.028± 0.015	332.58± 178.49
Лача Lacha	1Л	2.125	360.10	2.250	0	0	0.013	0	0	364.49
	2Л	3.783	140.16	2.948	0.010	0.010	0.010	0.005	0	146.92
	3Л	0.803	749.51	0.766	0	0	0	0	0	751.08
	4Л	2.100	366.70	1.400	0	0	0	0	0	370.20
	5Л	0.811	141.19	0.821	0	0.033	0	0	0	142.86
	6Л	3.783	239.40	0.800	5	0	0.025	0	0	244.01
	7Л	0.779	158.42	0.850	0	0	0	0	0	160.04
	8Л	1.668	275.05	3.532	0	0	0	0	0	280.25
	10Л	1.650	398.43	2.050	0	0	0	0	0	402.13
Средняя Average		1.945± 0.39	314.33± 63.80	1.71± 0.35	0.002± 0.001	0.005± 0.004	0.005± 0.003	0.001± 0.001	0±0	317.99± 63.61
Онега Onega	9О	2.79	14.63	3.39	0.118	0.015	0.012	0	0.017	152.52

Таблица 4. Численность (млн кл./л) доминирующих видов фитопланктона на различных участках озер Воже, Лача, рек Свидь и Онега в июне 2015 г.**Table 4.** Abundance (million cells /l) of dominant phytoplankton species in different station of Vozhe, Lacha lakes, Svid and Onega rivers in June 2015

Водоем Reservoir	Станция Station	Доминирующие виды / Dominant species
Воже Vozhe	1B	<i>Cyanodictyon tubiforme</i> – 2.24 (11%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 3.62 (17%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 4.22 (20%); <i>Planktolyngbya circumcreta</i> – 2.35 (11%); <i>Leptolyngbya bijugata</i> – 3.84 (18%)
	2B	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 349.14 (82%)
	3B	<i>Cyanodictyon tubiforme</i> – 2.11 (17%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 2.24 (18%); <i>Pseudanabaena limnetica</i> – 1.27 (10%)
	5B	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 3.70 (27%); <i>Cyanodictyon tubiforme</i> – 2.05 (15%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 1.52 (11%)
	6B	<i>Planktolyngbya contorta</i> – 11.30 (16%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 23.76 (34%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 8.58 (12%)
	7B	<i>Planktolyngbya limnetica</i> – 8.28 (22%); <i>Cyanodictyon planctonicum</i> – 8.84 (23%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 10.94 (27%)
	8B	<i>Planktolyngbya limnetica</i> – 5.92 (18%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 5.39 (17%); <i>Aphanocapsa</i> sp. – 3300 (10%)
	9B	<i>Planktolyngbya limnetica</i> – 7.40 (19%); <i>Planktolyngbya contorta</i> – 9.80 (26%); <i>Planktolyngbya circumcreta</i> – 3.62 (10%)
	10B	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 4.95 (14%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 6.14 (18%); <i>Leptolyngbya bijugata</i> – 5.60 (16%); <i>Planktolyngbya circumcreta</i> – 6.78 (20%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 25.65 (10%)
Свидь Svid	11C	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 162.52 (64%); <i>Planktolyngbya contorta</i> – 26.44 (10%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 25.62 (10%)
	1C	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 13.48 (19%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 9.87 (14%); <i>Cyanodictyon</i> sp. – 10.42 (15%); <i>Aphanothece clathrata</i> – 11.52 (16%)
	2C	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 566.00 (84%)
Лача Lacha	1Л	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 312.50 (86%)
	2Л	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 78.64 (54%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 28.20 (19%)
	3Л	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 685.98 (91%)
	4Л	<i>Aphanocapsa incerta</i> – 82.50 (22%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 239.50 (65%)
	5Л	<i>Aphanocapsa incerta</i> – 23.98 (17%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 112.06 (78%)
	6Л	<i>Aphanocapsa incerta</i> – 467.50 (19%); <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 17.20 (70%)
	7Л	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 120.48 (75%); <i>Aphanocapsa incerta</i> – 19.99 (12%)
	8Л	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 252.64 (90%)
Онега Onega	10Л	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 313.50 (78%)
	9О	<i>Aphanocapsa holsatica</i> – 96.21 (63%); <i>Planktolyngbya limnetica</i> – 21.44 (14%)

Средняя общая численность фитопланктона в оз. Лача достигала 317 ± 64 млн кл./л и варьировала от 143 до 451 млн кл./л (табл. 3) также за счет цианопрокариот, главным образом – *Aphanocapsa holsatica* (табл. 4).

Суммарная численность фитопланктона в истоке р. Онега была сопоставима с таковой в озерах – 152 млн кл./л (табл. 3) и определялась также цианопрокариотами *Aphanocapsa holsatica* и *Planktolyngbya limnetica* (табл. 4).

В 1970-е годы средняя по водоему численность фитопланктона в оз. Воже варьиро-

вала от 2 до 18 млн кл./л, а максимальная – 4–50 млн кл./л [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)], в оз. Лача – 2–5 млн кл./л и 5–9 млн кл./л, соответственно. По сравнению с 1970-ми годами численность фитопланктона в июне 2015 г. в оз. Воже возросла до 8 раз, а в оз. Лача – до 60 раз. При этом в южной части оз. Лача численность фитопланктона была в 1.5 раза выше, чем в северной, в оз. Воже эта разница увеличивалась до 2.8. Подобное различие было обусловлено разным уровнем развития цианопрокариот. Кроме того, в южной части оз. Воже

в 3.6 раз увеличивалась численность зеленых водорослей и в 4 раза снижалась численность золотистых. Пространственная неоднородность фитопланктона, которая наиболее выражена в оз. Воже, может быть обусловлена комплексом гидрофизических и гидрохимических факторов, тесно связанных с характером водосбора озер. В частности, пространственные различия вод в озерах в широтном направлении проявляются в увеличении минерализации и сульфатности и снижении содержания органических веществ с юга на север [Гидрология..., 1978 (Gidrologiya..., 1978)].

В 2000-е годы состав доминирующих видов претерпел значительные изменения. В частности, *Aphanocapsa holsatica*, представленная в списках видов в оз. Воже и Лаца в 1970-е годы, не достигала существенного развития, как это наблюдалось в 2015 г., а *Planktolyngbya limnetica* вообще не была зарегистрирована в планктоне озер в тот период. В предшествующие годы важным компонентом доминирующих комплексов были диатомы – виды рода *Dolichospermum* (= *Anabaena*), которые в 2015 г. отсутствовали в его составе, а ведущая роль в структуре фитопланктона перешла к безгетероцистным видам из родов *Aphanocapsa* и *Planktolyngbya*. На это указывают также исследования, проведенные в 2003 г. [Растопчинова, 2005 (Rastopchinova, 2005)] и в 2009–2014 гг. [Макаренкова, 2015 (Makarenkova, 2015)]. Наибольшее число доминирующих видов фитопланктона зарегистрировано в оз. Воже, где более высокая глубина и прозрачность воды по сравнению с оз. Лаца. В условиях более низких глубин, прозрачности воды и высокой степени зарастания в оз. Лаца создавались благоприятные условия для доминирования немногих видов безгетероцистных цианопрокариот, адаптированных к низкой освещенности, проточности и высокой концентрации азота (Scheffer et al., 1997; Havens et al., 1998; Gibson et al., 2001; Reynolds et al., 2002). Прозрачность воды влияет на водоросли не прямо, а косвенно, поскольку она характеризует проникновение в водную толщу солнечной радиации, без которой невозможен фотосинтез. Развитие безгетероцистных цианопрокариот может стимулироваться увеличением в воде содержания аммонийного азота (Blumquist et al., 1994), который в исследованных озерах является основной частью минерального [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. В больших концентрациях аммоний опосредовано блокирует синтез и активность нитрогеназы, ферментного комплекса, отвечающего за азотфик-

сацию [Костяев, 1986 (Kostyaev, 1986)]. Эффективно развиваясь в условиях высокого содержания органических веществ и в сточных водах, нитчатые безгетероцистные (осцилляторные) цианопрокариоты способны к гетеротрофному питанию [Кузьменко, 1981 (Kuz'menko, 1981)]. По этой причине их обнаруживают в большом количестве в гипolimниальных слоях водоемов (Hindak, Trifonova, 1989; [Корнева, 1993 (Korneva, 1993)]).

Средняя суммарная биомасса фитопланктона в оз. Воже составляла 2.61 ± 0.28 г/м³ (табл. 5) и варьировала от 1.63 до 3.85 г/м³. В оз. Лаца биомасса фитопланктона изменялась от 1.04 до 4.90 г/м³, а ее среднее значение (2.56 ± 0.46 г/м³) практически не отличалось от таковой в оз. Воже. Основной вклад в биомассу фитопланктона озер вносили диатомовые водоросли (43 – 81% и 34 – 90% соответственно) (табл. 5), в среднем 67 и 64 %. На втором месте стояли цианопрокариоты – 21 и 13% и зеленые водоросли – 10 и 14%. Фитопланктон оз. Воже отличался большим разнообразием доминирующих по биомассе видов (12), которые относились к диатомовым (*Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D.M. Williams & Round, *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Smith, *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim., *A. islandica* (O. Müller) Sim., *Staurisira construens* Ehr., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh., *Lindavia radiosa* (Grun.) De Toni & Forti, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz.), цианопрокариотам (*Aphanocapsa holsatica*), зеленым (*Pediastrum angulosum* Ehr. ex Menegh., *P. boryanum* var. *longicorne* (Reinsch) Hansgirg) и динофитовым (*Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin) водорослям. В оз. Лаца доминировали в основном только два вида диатомей *Aulacoseira ambigua* и *Lindavia radiosa* (табл. 6). Последняя была основным структурообразующим компонентом и фитопланктона рек Свида и Онега. В 1970-е годы этот вид был представлен только в списках видов, но не являлся ценообразующим [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. По величинам средней биомассы фитопланктона все исследованные озера и реки можно отнести к водоемам мезотрофного типа [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007)], как и в 1970-е годы.

Наибольшие значения соотношения численности (N) и биомассы (B) наблюдались в оз. Лаца (рис. 2), что свидетельствовало о том, что фитопланктон этого водоема представлен более мелкими видами водорослей. Обычно уменьшение размерности клеток фитопланктона происходит с повышением уровня трофии вод [Михеева, 1992; Корнева, 2015 (Mikheyeva, 1992; Korneva, 2015)].

Таблица 5. Биомасса (г/м³) фитопланктона на различных участках озер Воже, Лача, рек Свидь, Онега в июне 2015 г.**Table 5.** Biomass (g/m³) of phytoplankton in different station of Vozhe, Lacha lakes, Svid and Onega rivers in June 2015

Водоем / Reservoir	Стан- ция / Station	Отделы водорослей / Divisions of algae								
		Bacil- lario- phyta	Цыано- прока- рыота	Chloro- phyta	Сryp- tophyta	Dino- phyta	Eugle- nophyta	Xan- tho- phyta	Chryso- phyta	Общая Total
Воже Vozhe	1B	1.46	0.16	0.14	0.00	0.00	0.02	0.04	0.01	1.83
	2B	1.05	1.32	0.53	0.04	0.13	0.00	0.00	0.01	3.07
	3B	0.98	0.17	0.19	0.00	0.38	0.00	0.00	0.003	1.72
	5B	2.97	0.09	0.19	0.00	0.00	0.03	0.01	0.002	3.29
	6B	2.65	0.22	0.44	0.002	0.00	0.12	0.00	0.08	3.51
	7B	1.61	0.12	1.95	0.00	0.16	0.00	0.01	0.004	3.85
	8B	0.93	0.35	0.12	0.00	0.18	0.00	0.04	0.003	1.63
	9B	1.40	0.33	0.09	0.00	0.27	0.03	0.06	0.09	2.27
	10B	1.81	0.15	0.30	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	2.31
	Средняя / Average	1.65± 0.24	0.32± 0.13	0.44± 0.20	0.00± 0.00	0.12± 0.05	0.02± 0.01	0.02± 0.01	0.03± 0.01	2.61 ± 0.28
Свидь Svid	11C	1.98	1.01	0.50	0.01	0.13	0.01	0.04	0.00	3.67
	1C	1.03	0.55	0.43	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	2.04
	2C	2.90	0.67	0.75	0.00	0.38	0.00	0.00	0.01	4.71
Средняя / Average		1.97± 0.54	0.74± 0.14	0.56± 0.10	0.004± 0.001	0.18± 0.11	0.002± 0.002	0.01± 0.01	0.005± 0.003	3.47± 0.78
Лача Lacha	1Л	1.45	0.47	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.16
	2Л	3.76	0.65	0.42	0.01	0.04	0.02	0.00	0.00	4.90
	3Л	1.88	0.66	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.63
	4Л	0.65	0.54	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.51
	5Л	0.93	0.17	0.10	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	1.28
	6Л	3.65	0.51	0.18	0.06	0.00	0.11	0.00	0.00	4.51
	7Л	0.64	0.26	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.04
	8Л	1.29	0.27	0.30	0.02	0.00	0.00	0.00	0.02	1.90
	10Л	1.95	0.95	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.08
	Средняя / Average	1.80± 0.40	0.50± 0.08	0.22± 0.04	0.01± 0.01	0.01± 0.01	0.01± 0.01	0.00± 0.00	0.002± 0.002	2.56 ± 0.46
Онега Onega	9О	2.38	0.94	0.62	0.02	0.05	0.06	0.00	0.002	4.08

Таблица 6. Биомасса (г/м³) доминирующих видов фитопланктона на различных участках озер Воже, Лача, рек Свидь, Онега в июне 2015 г.**Table 6.** Biomass (g/m³) of dominant phytoplankton species in different station of Vozhe, Lacha lakes, Svid and Onega rivers in June 2015

Водоем Reservoir	Станция Station	Доминирующие виды Dominant species
Воже Vozhe	1B	<i>Tabellaria fenestrata</i> – 0.47 (26%); <i>Tabularia fasciculata</i> – 0.33 (18%); <i>Cymatopleura solea</i> – 0.25 (14%)
	2B	<i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.450 (15%). <i>Aphanocapsa holsatica</i> – 0.402 (13%)
	3B	<i>Staurosira construens</i> – 0.23 (13%); <i>Ceratium hirundinella</i> – 0.35 (21%)
	5B	<i>Tabellaria fenestrata</i> – 0.42 (13%); <i>Staurosira construens</i> – 0.59 (18%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.77 (23%)
	6B	<i>Tabellaria fenestrata</i> – 0.34 (10%); <i>Cymatopleura solea</i> – 0.48 (14%); <i>Aulacoseira islandica</i> – 0.40 (11%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.36 (10%)
	7B	<i>Cymatopleura solea</i> – 0.43 (11%); <i>Pediastrum boryanum var. longicorne</i> – 0.55 (14%); <i>Pediastrum angulosum</i> – 1.03 (27%)
	8B	<i>Gyrosigma acuminatum</i> – 0.16 (10%); <i>Lindavia radiosa</i> – 0.31 (19%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.16 (10%)
	9B	<i>Tabellaria fenestrata</i> – 0.51 (22%); <i>Lindavia radiosa</i> – 0.22 (10%); <i>Ceratium hirundinella</i> – 0.27 (12%)
	10B	<i>Tabellaria fenestrata</i> – 0.37 (16%); <i>Lindavia radiosa</i> – 0.26 (11%)

Водоем Reservoir	Станция Station	Доминирующие виды Dominant species
Свидь Svid	11С	<i>Tabellaria fenestrata</i> – 0.98 (27%); <i>Lindavia radiosa</i> – 0.33 (9%)
	1С	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.63 (31%)
	2С	<i>Lindavia radiosa</i> – 2.46 (52%)
Лача Lacha	1Л	<i>Aulacoseira ambigua</i> – 1.02 (47%)
	2Л	<i>Aulacoseira ambigua</i> – 2.12 (43%)
	3Л	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.61 (23%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 1.10 (42%)
	4Л	<i>Aphanocapsa incerta</i> – 0.35 (23%)
	5Л	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.37 (29%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.46 (36%)
	6Л	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.81 (18%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 2.59 (57%)
	7Л	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.22 (21%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.26 (25%); <i>Aphanocapsa incerta</i> – 0.16 (16%)
	8Л	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.53 (28%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.38 (20%)
Онега Onega	10Л	<i>Lindavia radiosa</i> – 0.38 (12%); <i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.96 (31%)
	9О	<i>Aulacoseira ambigua</i> – 0.82 (20%); <i>Lindavia radiosa</i> – 0.57 (14%)

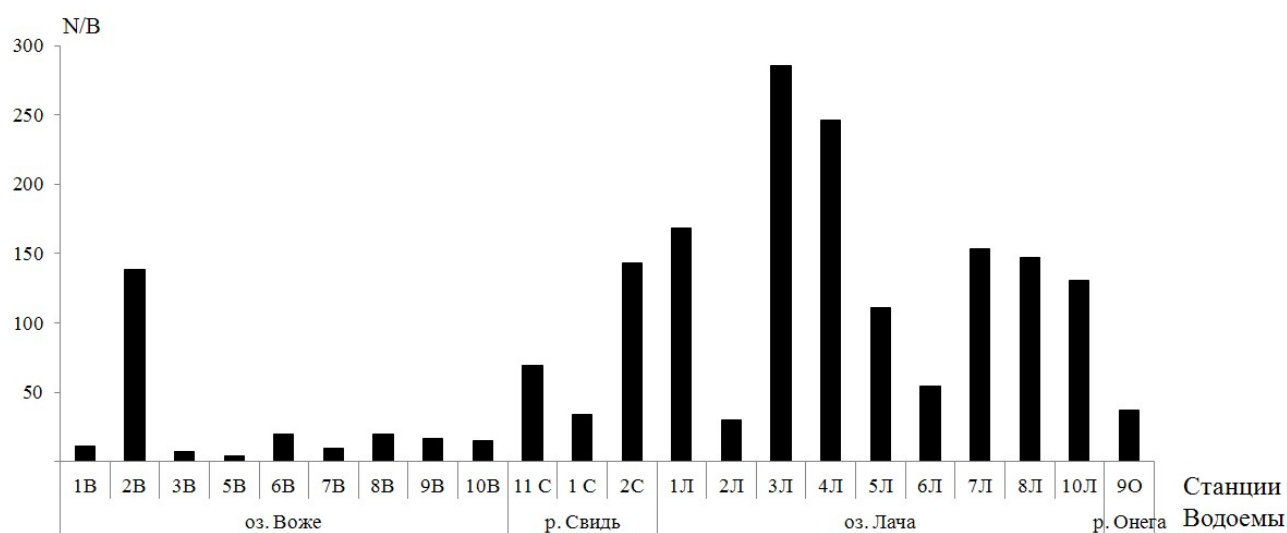


Рис. 2. Изменение соотношения численности (N) и биомассы (B) фитопланктона на различных участках озер Воже, Лача, рек Свидь и Онега в июне 2015 г.

Fig. 2. Changes of the ratio of phytoplankton abundance (N) and biomass (B) in different station of Vozhe, Lacha lakes, Svid and Onega rivers in June 2015.

Средняя величина индекса сапробности Пантле-Букка, рассчитанная по численности и биомассе индикаторных видов водорослей, в исследованных водоемах слабо варьировала от 1.38 до 2.15 и от 1.42 до 1.73, соответственно (табл. 7). Полученные значения соответствовали величинам, свойственным олиго-β-мезосапробным водам [Sládeček, 1973]. Средняя величина индекса сапробности в оз. Лача в 1.5 раза превышала таковую в оз. Воже, что свидетельствовало о более высоком уровне деструкционных процессов. При высокой концентрации кислорода в воде в озерах, обеспечивающейся интенсивным перемешиванием толщи воды при малых глубинах, такая разница сапробности могла быть связана с микро-

биологическими процессами, интенсивно протекающими в донных отложениях. В 1970-е годы численность сапрофитов в поверхностном слое осадков в оз. Лача была вдвое выше, чем в оз. Воже. Их количество значительно увеличивалось в зарослях растительности [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. Этим может объясняться более высокий уровень сапробности в оз. Лача, в котором степень зарастания водной растительностью в 2.7 раз выше, чем в оз. Воже. Кроме того, грунтовый комплекс в оз. Лача в 2015 г. был представлен в основном черными илами, в оз. Воже – заиленным песком, камнями, остатками растений, торфом, серыми глинами [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)].

Таблица 7. Изменение сапробности на различных участках озер Воже, Лача, рек Свидь и Онега в июне 2015 г.**Table 7.** Changes of saprobity in different station of Vozhe, Lacha lakes, Svid and Onega rivers in June 2015

Водоем / Reservoir	Станция / Station	Сапробность / Saprobity	
		S_n	S_b
Воже / Vozhe	1B	1.26	1.42
	2B	2.14	1.66
	3B	1.03	1.46
	5B	1.35	1.38
	6B	1.36	1.56
	7B	1.46	1.50
	8B	1.11	1.41
	9B	1.33	1.07
	10B	1.34	1.34
	Средняя/Average	1.38±0.11	1.42±0.05
Свидь / Svid	11C	2.14	1.96
	1C	2.10	1.59
	2C	1.85	1.65
	Средняя / Average	2.03±0.09	1.73±0.11
Лача / Lacha	1Л	2.11	1.81
	2Л	1.97	1.62
	3Л	1.99	1.71
	4Л	2.42	1.77
	5Л	1.97	1.66
	6Л	1.89	1.58
	7Л	2.06	1.84
	8Л	2.11	1.52
	10Л	1.99	1.87
	Средняя / Average	2.06±0.05	1.71±0.04
Онега / Onega	9O	2.15	1.62

Примечание. S_n – индекс Пантле-Букк, рассчитанный по численности фитопланктона, S_b – индекс, Пантле-Букк, рассчитанный по биомассе фитопланктона.

Note. S_n – Pantle-Bukk index calculated by phytoplankton abundance, S_b – Pantle-Bukk index calculated by phytoplankton biomass.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в июне 2015 г. в альгофлоре планктона озер Воже и Лача, рек Свидь и Онега выявлено 249 таксонов рангом ниже рода: цианопрокариот – 67, золотистых – 7, диатомовых – 58, желтозеленых – 2, криптофитовых – 4, динофитовых – 5, эвгленовых – 6, зеленых – 100. Наибольшим видовым богатством характеризовались отделы зеленых водорослей и цианопрокариот, со значительным участием диатомовых. Из озер наибольшим флористическим богатством водорослей отличался планктон оз. Воже, степень зарастания которого макрофитами в 2.6 раз ниже и коэффициент условного водообмена в 2 раза выше, чем в оз. Лача. По сравнению с 1970-ыми в 2000-е годы в составе флоры в 4 раза снизилось число диатомовых видов цианопрокариот.

Средняя суммарная численность фитопланктона уменьшалась в ряду: р. Свидь (332 млн кл./л), оз. Лача (317 млн кл./л), р. Онега (152 млн кл./л) и оз. Воже (76 млн кл./л). Во всех водоемах общая численность фитопланктона

была сформирована в основном безгетероцистными цианопрокариотами. Средняя суммарная биомасса фитопланктона озер Воже и Лача и рек Свидь и Онега достигала величин, характерных водам мезотрофного типа. Во всех водоемах общая биомасса фитопланктона определялась главным образом диатомовыми водорослями.

Состав доминирующих видов фитопланктона в 2015 г. значительно отличался от такового в 1970-х годов. Численно стали лидировать цианопрокариоты *Aphanocapsa holsatica* и *Planktolyngbya limnetica*, по биомассе – диатомеи *Aulacoseira ambigua* и *Lindavia radiosa*.

Фитопланктон оз. Лача отличался самыми высокими численностью, уровнем доминирования и мелкими размерами клеток, что может быть обусловлено условиями светового лимитирования: более низкой прозрачностью и высокой степенью зарастания высшей водной растительностью. Снижение разнообразия диатомов и увеличение обилия безгетероцистных цианопрокариот в 2000-е годы в озе-

рах могут быть обусловлены увеличением содержания аммонийного азота в воде.

Средняя величина индекса сапробности Пантле-Букка во всех водоемах соответствовала олиго-β – мезосапробной зоне органического загрязнения. Более высокие значения индекса сапробности в оз. Лача (в 1.5 раза)

по сравнению с оз. Воже свидетельствовали о более высокой степени деструкционных процессов в этом озере. Это сопровождалось снижением уровня как флористического богатства планктона, так и разнообразия доминирующих комплексов альгоценозов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания №АААА-А18-118012690096-1 и при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-01069а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М., Росгидромет, 2014. 61 с.
- Гидробиология озер Воже и Лача (В связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. 276 с.
- Гидрология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1979. 288 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. 394 с.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Спб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 50–113.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Костяев В.Я. Биология и экология азотфиксирующих синезеленых водорослей пресных вод. Л.: Наука, 1986. 136 с.
- Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. Киев: Наукова Думка, 1981. 212 с.
- Макаренкова Н.Н. Состав и динамика доминирующих групп водорослей в фитопланктоне крупных озер вологодской области в 2009–2014 гг. // Актуальные проблемы биологии и экологии. Мат. XXII Всеросс. мол. конференции. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2015. С. 31–35.
- Макаренкова Н.Н. Состояние фитопланктона озера Воже в весенний период 2014–2015 гг. // Рыбохозяйственные исследования на внутренних водоемах. Мат. II Всерос. мол. Конф. Санкт-Петербург, 2016. С. 214–219.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 239 с.
- Михеева Т.М. Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Минск, 1992. 63 с.
- Озера Лача и Воже. Материалы комплексных исследований. Л.: Наука, 1975. 35 с.
- Отчет о выполнении научно-исследовательской работы на тему: Исследование состояния и разработка научно обоснованных рекомендаций по восстановлению уровня режима водной системы оз. Воже – р. Свидь – оз. Лача. Борок, 2015. 236 с.
- Растопчинова Е.С. Сравнительная характеристика современного состояния фитопланктона мелководного озера Воже и его притоков: первые результаты // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера. Мат. IV (XXVII) межд. Конф. Вологда, 2005. С. 83–85.
- Blomqvist P., Pettersson A., Hyenstrand P. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems // Arch. Hydrobiol. 1994. Vol. 132. № 2. P. 141–164.
- Coops H., Beklioglu M., Crisman T. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions // Hydrobiologia. 2003. Vol. 506–509. P. 23–27.
- Gibson C.E., Foy R.H., Lennox S.D. The rise and rise *Planktothrix agardhii* in Lough Neagh 1969–1997 [27 Congress of the Inter. Ass. of Theor. and Appl. Limnol. Dublin, 1998] // Int. Ver. Theor. and angew. Limnol. 2001. Vol. 27. № 5. P. 2913–2916.
- Havens K.E., Philips E.J., Cichra M.F., Li B.-L. Light availability as a possible regulator of cyanobacteria species composition in a shallow subtropical lake // Freshwater Biology. 1998. Vol. 39. № 3. P. 547–556.
- Hindak F., Trifonova I.S. Morphology and ecology of three *Limnothrix* species (Cyanophyta) from the hypolimnion of highly eutrophic lake in Latvia, USSR // Biologia (Bratislava). 1989. № 1. P. 1–11.
- Nõges P., Kõgu M., Nõges T. Role of climate and agricultural practice in determining matter discharge into large, shallow Lake Võrtsjarv, Estonia // Hydrobiologia. 2007. Vol. 581. P. 125–134.
- Reynolds C., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // J. Plankton Res. 2002. Vol. 24. P. 417–428.
- Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A., Mur L.R., Van Nes E.H. On the dominance of filamentous Cyanobacteria in shallow, turbid lakes // Ecology. 1997. Vol. 78 (1). P. 272–282.
- Sládeček V. System of Water Quality from the Biological Point of View // Arch. Hydrobiol. 1973. Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. H. 7. 218 s.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Band 26. 175 s.

REFERENCES

- Blomqvist P., Pettersson A., Hyenstrand P. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Arch. Hydrobiol.*, 1994, vol. 132, no. 2, pp. 141–164.
- Coops H., Beklioglu M., Crisman T. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. *Hydrobiologia*, 2003, vol. 506–509, pp. 23–27.
- Gibson C.E., Foy R.H., Lennox S.D. The rise and rise *Planktothrix agardhii* in Lough Neagh 1969–1997 [27 Congress of the Inter. Ass. of Theor. and Appl. Limnol. Dublin, 1998]. *Int. Ver. Theor. and angew. Limnol.*, 2001, vol. 27, no. 5, pp. 2913–2916.
- Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha* [Hydrobiology of Vozhe and Lacha lakes] (In connection with the forecast of the quality of water transferred to the south). Leningrad, Nauka, 1978. 276 p. (In Russian)
- Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha* [Hydrology of Vozhe and Lacha lakes]. Leningrad, Nauka, 1979. 288 p. (In Russian)
- Havens K.E., Philips E.J., Cichra M.F., Li B.-L. Light availability as a possible regulator of cyanobacteria species composition in a shallow subtropical lake. *Freshwater Biology*, 1998, vol. 39, no. 3, pp. 547–556.
- Hindak F., Trifonova I.S. Morphology and ecology of three *Limnothrix* species (Cyanophyta) from the hypolimnion of highly eutrophic lake in Latvia, USSR. *Biologia (Bratislava)*, 1989, no. 1, pp. 1–11.
- Kitaev S.P. Fundamentals of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists. Petrozavodsk, Karel'skiy nauch. tsentr RAN, 2007. 394 p. (In Russian)
- Korneva L.G. Current State of the Rybinsk Reservoir Ecosystem. *Fitoplankton Rybinskogo vodokhranilishcha: sostav, osobennosti raspredeleniya, posledstviya evtrofirovaniya* [Phytoplankton of the Rybinsk Reservoir: Composition, Distribution Features, Consequences of Eutrophication], Sankt-Peterburg, Gidrometeoizdat, 1993, pp. 50–113. (In Russian)
- Korneva L.G. Phytoplankton of reservoirs in the Volga basin. Kostroma, Kostromskoy pechatnyy dom, 2015. 284 p. (In Russian)
- Kostyaev V.Ya. Biology and ecology of nitrogen-fixing blue-green algae of fresh waters. Leningrad, Nauka, 1986, 136 p. (In Russian)
- Kuzmenko M.I. Mixotrophism of blue-green algae and its ecological significance. Kiev, Naukova Dumka, 1981, 212 p. (In Russian)
- Makarenkova N.N. Composition and dynamics of the dominant groups of algae in the phytoplankton of large lakes in the Vologda region in 2009–2014. *Aktual'nyye problemy biologii i ekologii. Mat. XXII Vseross. mol. konferentsii* [Actual problems of biology and ecology. Mat. XXII All-Russian. youth conf.]. Syktyvkar, Komi nauchnyy tsentr UrO RAN, 2015, pp. 31–35. (in Russian)
- Makarenkova N.N. The state of phytoplankton in Lake Vozhe in spring 2014–2015. *Rybokhozyaystvennyye issledovaniya na vnutrennikh vodoyemakh. Mat. II Vseros. mol. konf.* [Fisheries research in inland waters. Mat. II All-Russia. youth conf.]. St. Petersburg, 2016, pp. 214–219. (In Russian)
- Metodika izucheniya biogeocenoza vnutrennikh vodoemov [Methods for studying biogeocenoses of inland water]. Moscow, Nauka, 1975. 239 p. (In Russian)
- Mikheeva T.M. Structure and functioning of phytoplankton during eutrophication of waters. *Extended Abstract of Doct. Biol. Sci. Diss.* Minsk, 1992. 63 p. (In Russian)
- Nõges P., Kõgu M., Nõges T. Role of climate and agricultural practice in determining matter discharge into large, shallow Lake Võrtsjarv, Estoni. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 581, pp. 125–134.
- Ozera Lacha i Vozhe [Lacha and Vozhe lakes]. Comprehensive research materials. Leningrad, Nauka, 1975. 35 p. (In Russian)
- Report on the implementation of research work on the topic: Research of the state and development of scientifically grounded recommendations for the restoration of the level regime of the water system of Lake Vozhe – Svid River – Lake Lacha. Borok, 2015, 236 p. (In Russian)
- Reynolds C., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.*, 2002, vol. 24, pp. 417–428.
- Rostopchinova E.S. Comparative characteristics of the current state of phytoplankton of the shallow lake Vozhe and its tributaries: first results. *Biologicheskkiye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyemov yevropeyskogo Severa. Mat. IV (XXVII) mezhd. konf.* [Biological resources of the White Sea and inland water bodies of the European North. Mat. IV (XXVII) Int. Conf.]. Vologda, 2005, pp. 83–85. (In Russian)
- Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A., Mur L.R., Van Nes E.H. On the dominance of filamentous Cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*, 1997, vol. 78 (1), pp. 272–282.
- Second assessment Rosgidromet's report of climate change and its consequences on the territory of the Russian Federation. Executive summary. Moscow, Rosgidromet, 2014, 61 p. (In Russian)
- Sládeček V. System of Water Quality from the Biological Point of View. *Arch. Hydrobiol.*, 1973, Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. Heft. 7, 218 s.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität. *Wasser und Abwasser*, 1983, Band 26, 175 s.

**STRUCTURE AND DYNAMICS OF PHYTOPLANKTON
OF LARGE SHALLOW-WATER OVERGROWN LAKES
(VOZHE AND LACHA, VOLOGDA AND ARKHANGELSK REGIONS, RUSSIA)**

L. G. Korneva¹, I. V. Mitropolskaya¹, N. N. Makarenkova², A. I. Tsvetkov¹

¹ *Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia, e-mail: korneva@ibiw.ru*

² *Vologda laboratory of State Research Institute on Lake and River Fisheries, Russia*

A comparative analysis of the diversity, abundance, biomass, composition of dominant species, size characteristics of phytoplankton and saprobity of the waters of shallow large overgrown lakes Vozhe, Lacha, as well as the rivers Svid and Onega in June 2015 is presented. The data obtained are compared with the results of previous studies in the 1970s years. It was found that in the 2000s, there was a significant increase in the number of phytoplankton in lakes and a change in the composition of dominant species. Non-heterocyst cyanoprokaryotes (*Aphanocapsa holsatica*, *Planktolyngbya limnetica*) began to dominate in phytoplankton, which is associated with increase of ammonium concentration. The average biomass of phytoplankton in lakes (2.6 g/m³) has remained practically unchanged since the 1970s and was typical for mesotrophic type waters. In the Lacha Lake characterized by lower transparency, high degree of overgrowth, salinity and saprobity of waters, phytoplankton was distinguished by lower floristic diversity, higher abundance, dominance level, and the smallest cell sizes.

Keywords: Vozhe and Lacha lakes, phytoplankton diversity, dominant species, abundance, biomass, saprobity, eutrophication

Водные беспозвоночные

УДК 574.583. (285.2):591

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ) В ПЕРИОД ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

С. М. Жданова¹, В. И. Лазарева¹, Р. З. Сабитова¹, С. И. Сиделев²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: zhdanova@ibiw.ru,

² Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
150057, г. Ярославль, ул. Матросова, д. 9, e-mail: sidelev@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2021

Представлены сведения о численности и биомассе, составе доминантного комплекса зоопланктона мелководного гипертрофного оз. Неро (Ярославской области) в период с 2007 по 2017 гг. Проанализировано сезонное и пространственное распределение зоопланктона, сделано сравнение результатов с данными исследований до 2007 г. Озеро Неро характеризуется высоким видовым богатством зоопланктона (>100 видов в общем списке и до 22–27 видов в пробе). С 2007 по 2011 гг. отмечено низкое количество зоопланктона (в среднем <37.9 тыс. экз./м³ и 0.15 г/м³), при сравнительно высокой доле копепод (до 83% численности зоопланктона). С 2012 года обилие планктонных животных возрастало (в среднем 313 тыс. экз./м³ и 1.20 г/м³). В 2007–2017 гг. состав доминантов остался близким к таковому в предыдущие годы, в сообществе доминировали мелкие ракообразные (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*) и коловратки родов *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella*, *Trichocerca* и *Anuraeopsis*. В аномально теплые летние периоды складывались сообщества с доминированием коловраток (31–65% численности зоопланктона) с преобладанием теплолюбивого *Brachionus diversicornis*. Сезонный ход развития зоопланктона, как и ранее, сильно варьировал год от года. Выделены две сезонные группы видов: первая доминировала весной, ранним летом и осенью, вторая – во второй половине лета. Наибольшее количество зоопланктона (>5 млн. экз./м³ и 10 г/м³) отмечено в зарослях макрофитов, это в 8–9 раз выше, чем в открытой литорали и пелагиали. Сравнительно мало зоопланктона (в среднем <1 г/м³) в открытой литорали у г. Ростова вблизи западного берега озера, что может быть связано с локальным загрязнением, высокой концентрацией хлорофилла *a* и биомассой фитопланктона, представленного малоприспособленными для питания нитратными цианобактериями. Центр и прилегающая к нему открытая литораль озера по составу и обилию доминирующих видов отличались от занятых макрофитами южных заливов. Трофический статус экосистемы озера по зоопланктону с 1980-х годов гипертрофный. Обилие, состав и структуру сообщества в многолетнем аспекте можно характеризовать как стабильные с обычными для высокопродуктивного мелководного озера межгодовыми флуктуациями.

Ключевые слова: гипертрофное озеро, зоопланктон, состав, виды-индикаторы, структура, динамика, численность и биомасса.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-30-55

ВВЕДЕНИЕ

Потепление климата часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования в неглубоких водоемах [Adrian et al., 2009]. Структура зоопланктона служит хорошим индикатором воздействия динамики климата на водные сообщества, поскольку она быстро реагирует на прямые и косвенные последствия климатических изменений в экосистемах озер [Jeppesen et al., 2011; de Senerpont Domis et al., 2013]. Повышение температуры воды влечет за собой усиление пресса хищников (рыб) на зоопланктон, как следствие, наблюдается более высокая встречаемость мелких форм [Jeppesen et al., 2010; Meerhoff et al., 2012; Iglesias et al., 2011]. Механизмы такого отклика не до конца понятны [Vadadi-Fulop et al., 2012]. Рост температуры воды благоприятствует теплолюбивым видам, что также может изменять структуру зоопланктона [Wagner, Adrian, 2011]. Способ-

ность зоопланктона контролировать развитие фитопланктона, оцененная как соотношение биомассы зоо- и фитопланктона, может снижаться с повышением температуры или в направлении с севера на юг [Gyllstrom et al., 2005; Meerhoff et al., 2012]. Потепление климата, вероятно, усиливает развитие цианобактерий в эвтрофных озерах [Kostenet et al., 2012]. Это, в свою очередь, снижает рост крупных дафний из-за низкого качества пищи [DeMott et al., 2001]. Показано, что существуют обратные статистически значимые связи между биомассой токсигенных цианобактерий и обилием некоторых представителей ветвистоусых ракообразных [Сиделев и др., 2016 (Sidelev et al., 2016)]. Массовое развитие цианобактерий часто сопровождается увеличением численности мелкого зоопланктона. Гипотеза о том, что токсичные цианобактерии приводят к доминированию

мелкоразмерного зоопланктона, подтверждена путем изучения результатов конкуренции трех распространенных видов кладоцер *Daphnia pulex* Leydig, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller), *Bosmina longirostris*, анализа остатков ветвистых ракообразных в отложениях и выявления в них латентных яиц [Jiang et al., 2017]. Колебания уровня воды в озерах и реках, их масштаб, частота и продолжительность, являются важными факторами, контролирующими функционирование водных экосистем [Leira, Cantonati, 2008; Jeppesen et al., 2015; Špoljar et al., 2018; Adamczuk et al., 2020]. Реакция мелководных озер на колебания уровня может привести к сдвигу соотношения между состояниями “мутной воды с преобладанием фитопланктона без макрофитов” и “чистой воды с макрофитами” [Scheffer et al., 1993, Scheffer, van Nes, 2007].

Озеро Неро – уникальный водоем, находящийся на последней стадии эвтрофирования достаточно длительный период своего существования. Он может служить в качестве модельного водоема в исследованиях воздействия на водные экосистемы динамики климата. Интерес к структуре и функционированию экосистемы водоема поддерживается тем, что он служит источником водоснабжения г. Ростов Великий и имеет рекреационное значение. В современную эпоху оз. Неро находится в фазе обмеления, его котловина почти полностью заполнена озерными осадками [Козловская, 1956 (Kozlovskaya, 1956); Корде, 1956 (Korde, 1956)]. В истории озера отмечали периоды почти полного зарастания акватории макрофитами и преобладания фитопланктона

в чистом от макрофитов центральном участке. Показано [Babanazarova et al., 2018], что ключевым пусковым механизмом смены макрофитного типа функционирования оз. Неро фитопланктонным было повышение уровня воды в озере. В настоящее время северная часть водоема функционирует по “фитопланктонному” типу (примерно 70–75% акватории), а южная – по макрофитному (около 20–25% по площади) [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. В фитопланктоне озера в летний период доминируют цианобактерии (синезеленые водоросли) [Babanazarova et al., 2018; Ляшенко, Бабаназарова, 2008 (Lyashenko, Babanazarova, 2008), Корнева и др., 2020 (Korneva et al., 2020)], что оказывает значительное влияние на состав планктонных животных.

Зоопланктон озера Неро изучен достаточно хорошо, история исследования этого сообщества отражена во многих работах [Ривьер, Столбунова, 1991 (River, Stolbunova, 1991); Лазарева и др., 2007 (Lazareva et al., 2007); Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. В настоящее время данные о фауне зоопланктона водоема продолжают пополняться новыми находками видов [Zhdanova, 2018]. Длительный ряд (1987–2017 гг.) гидробиологических наблюдений, позволяет отследить изменения, происходящие в экосистеме озера.

Целью настоящей работы стало изучение современных (2007–2015, 2017 гг.) состава, структуры и обилия зоопланктона оз. Неро, а также анализ изменений в сообществе за последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Неро расположено в южной части Ростовской низины (Ярославская область) и принадлежит бассейну Горьковского водохранилища. Озеро мелководно, более 80% акватории составляют глубины 0.7–1.2 м. При среднемноголетнем уровне 93.75 м БС средняя глубина озера 1.6 м, максимальная – 4.7 м, площадь зеркала 57.8 км². Сезонные колебания уровня воды в озере превышают 0.3 м, межгодовые достигают 0.94 м [Состояние..., 2008 (Sostoyanie ..., 2008); Бикбулатов и др., 2003 (Bikbulatov et al., 2003)]. Озеро Неро – проточный водоем (годовой коэффициент водообмена – 2.44). Оно принимает сток р. Сары и еще около 20 небольших речек и ручьев (Ишня, Кучебеж, Ворженка, Глубокая, Серебрянка, и др.). Вытекает из озера одна р. Векса, которая после слияния с р. Устье образует р. Которосль, впадающую в Волгу в центре г. Ярославль.

В апреле–октябре 2007–2015 гг. изучена сезонная динамика зоопланктона на ст. 3, расположенной в акватории оз. Неро у Городского острова (рис. 1). Пространственное распределение планктонных животных исследовали на основной акватории озера и в устьевой области р. Сара в июле 2012 г. (11 станций) и июне – июле 2017 г. (21 станция). Глубины в точках отбора проб варьировали в пределах 0.4–4 м, прозрачность воды – 20–150 см. Часть исследованных участков (ст. 6а, 9а, 10а, 12, 12а, 12б) характеризовалась наличием макрофитов. На ст. 6а присутствовали тростник (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), рдесты плавающий (*Potamogeton natans* L.) и пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), ст. 9а – кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smit), ст. 10а – рогоз (*Typha angustifolia* L.), ст. 12 – рогоз и тростник, ст. 12а – камыш (*Scirpus lacustris* L.), ст. 12б – тростник и рогоз. Пробы отбирали

мерным ведром с поверхности с последующей фильтрацией через планктонное сито (размер ячеек 64 мкм), концентрировали 50 л воды. Также использовали вертикальное траление от дна до поверхности воды сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, размер ячеек 64 мкм). Пробы фиксировали 4%-формалином.

Лабораторную обработку сборов зоопланктона проводили в камере Богорова под микроскопом МБС-9, МС-2 и StereoDiscovery. V12 согласно методике [Методические..., 1984 (Metodicheskie ..., 1984)]. Для идентификации планктонных животных использовали работы [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Определитель..., 2010 (Opredelitel'..., 2010)]. Биомассу зоопланктона рассчитывали на основе уравнений зависимости массы

организмов от длины их тела [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg, 1979); Ruttner-Kolisko, 1977]. Численность популяций копепод устанавливали с учетом копеподитов и науплиусов, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием взрослых рачков. Относительное обилие рассчитывали отдельно для коловраток и ракообразных. Доминантными считали виды, образующие $\geq 5\%$ суммарного обилия группы [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. Для частотного анализа обилия некоторых видов ракообразных выделяли классы численности 0.1–1, 1.1–10, 10.1–50, 50.1–100, >100 тыс. экз./м³ [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)].

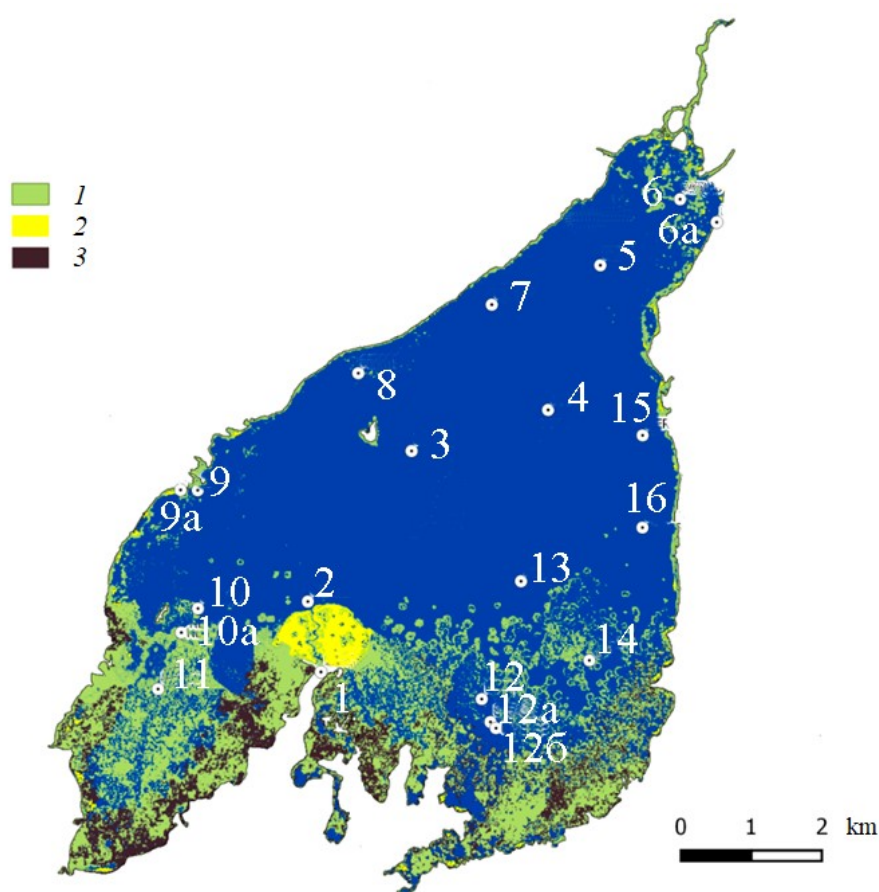


Рис. 1. Схема расположения гидробиологических станций на оз. Неро: 1 – воздушно-водная растительность; 2 – плавающая растительность; 3 – погруженная растительность.

Fig. 1. Scheme of hydrobiological stations on the Lake Nero: 1 – emergent (aero-aquatic) vegetation; 2 – floating vegetation; 3 – submersed vegetation.

Классификацию сообществ зоопланктона выполняли с использованием иерархического кластерного анализа на основе коэффициента сходства Брея-Кертиса методом попарного присоединения. Оценку трофического статуса экосистемы озера производили по фаунистическому индексу трофности

А.Х. Мязметса (1980): $E = k(x+1)/((A+Y) \times (y+1))$, где k – число видов Rotifera, A – число видов Copepoda; Y – число видов Cladocera; x – число видов, свойственных мезо- и эвтрофным озерам; y – число видов, свойственных олиго- и мезотрофным озерам. Значения индекса $E < 0.2$ соответствуют олиготрофно-

му статусу озера; 0.2–1.0 – мезотрофному; 1.0–4.0 – эвтрофному; >4.0 – гипертрофному. Значения показателей зоопланктона усредняли по четырем сезонам: весна (13 апреля–15 мая), первая половина лета (Лето-1, 9–16 июня), вторая половина лета (Лето-2, 11 июля–13 сентября) и осень (15 сентября–13 октября).

Концентрацию хлорофилла *a* определяли стандартным спектрофотометрическим методом [Сигарева, 1993 (Sigareva, 1993)], а биомассу фитопланктона и цианобактерий – счет-

но-объемным методом [Кузьмин, 1975 (Kuz'min, 1975)].

Для оценки статистических различий средних значений параметров использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни. Уровень связи биотических и абиотических параметров устанавливали вычислением коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Математическую обработку проводили в пакетах статистических программ Excel, Statistica 6.0 и Past 2.09.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Современный состав зоопланктона.

С 2007 по 2017 гг. в водоеме найдены 25 семейств, 54 рода и 105 видов зоопланктона, среди них Rotifera – 61 вид, Cladocera – 32, Copepoda – 12 (табл. 1). Не обнаружены 12 видов коловраток и 17 видов рачков, которые отмечены в списке за 2000–2006 гг. [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)], а также 30 видов, зарегистрированных в 1987–1989 гг. [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)] и 5 видов, известных из озера до конца 80-х годов XX века [Монаков, Экзерцев, 1970

(Monakov, Ekzertsev, 1970)]. Большинство из них зарослевые и бентосные формы. Среди пелагических видов не найдены ветвистоусые рачки *Bosmina coregoni*, коловратки *Trichocerca cylindrica* и *T. elongata*.

В современный период впервые для озера выявлены 14 таксонов коловраток и 4 вида ракообразных (табл. 1). Впервые обнаружены такие пелагические виды летнего зоопланктона, как коловратки *Ascomorphella volvocicola*, *Ascomorpha minina*, *A. saltans*, *Polyarthra euryptera* и *Asplanchna herricki*, а также кладоцера *Diaphanosoma mongolianum*.

Таблица 1. Список видов коловраток и ракообразных оз. Неро, обнаруженных в 2007–2015, 2017 гг.

Table 1. Species composition of rotifers and crustaceans in the Lake Nero in 2007–2015, 2017

Таксон/Taxon	Индикатор/ indicator of trophic conditions	2007–2011	2012–2015	2017
Rotifera				
Сем. Notommatidae				
<i>Notommata</i> sp.*		–	–	+
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg)*		–	–	+
Сем. Trichocercidae				
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. et Zachar.)	МЭ/ ME	–	+	–
<i>T. rattus carinata</i> (Ehrenberg)	МЭ/ ME	–	–	+
<i>T. mucosa</i> (Stokes)	МЭ/ ME	+	+	
<i>T. pusilla</i> (Lauterborn)	МЭ/ ME	++	++	++
<i>T. similis</i> (Wierz.)	МЭ/ ME	+++	+	+
<i>T. porcellus</i> (Gosse)	МЭ/ ME	–	+	+
<i>T. stylata</i> (Gosse)*	МЭ/ ME	–	–	+
Сем. Gastropodidae				
<i>Ascomorphella volvocicola</i> (Plate)*		–	–	+
<i>Ascomorpha minina</i> Hofsten*		–	–	+
<i>A. saltans</i> Bartsch*		–	–	++
Сем. Synchaetidae				
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	МЭ/ ME	++	+	+
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller)		+	+	+
<i>S. kitina</i> Rousselet	OM	+	–	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson		++	+	++
<i>P. vulgaris</i> Carlin		++	++	++
<i>P. major</i> Bruckhardt		–	–	++
<i>P. minor</i> Voigt		–	–	+
<i>P. longiremis</i> Carlin		–	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova	МЭ/ ME	+	++	++

Таксон/Taxon	Индикатор/ indicator of trophic conditions	2007–2011	2012–2015	2017
<i>P. euryptera</i> Wierzejski*		–	–	+
Сем. Dicranophoridae				
<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg)*		–	–	+
<i>D. forcipatus</i> (O.F. Müller)		–	+	–
Сем. Asplanchnidae				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse		++	+++	++
<i>A. girodi</i> Guerne		++	+++	++
<i>A. henrietta</i> Langhaus		+	++	+
<i>A. herrickii</i> de Guerne*	OM	–	+	++
Сем. Lecanidae				
<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller)		+	–	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>L. stenrossi</i> (Meissner)*		–	–	+
<i>L. cornuta</i> (Müller)*		–	–	+
<i>L. unguolata</i> (Gosse)*		–	–	+
Сем. Trichotriidae				
<i>Trichotria pocillum</i> (O.F. Müller)		–	+	+
<i>T. similis</i> (Stenroos)		–	–	+
Сем. Mytilinidae				
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>M. mucronata</i> (Müller)*		–	–	+
Сем. Colurellidae				
<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>L. ovalis</i> (O.F. Müller)*		–	–	+
Сем. Euchlanidae				
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg		+	++	+++
<i>E. lucksiana</i> Hauer		–	–	+
<i>E. lyra</i> Hudson		–	–	+
<i>E. deflexa</i> Carlin		–	+	++
<i>E. incisa</i> Carlin		–	–	+
<i>E. triquetra</i> Ehrenb.		–	–	+
<i>E. oropha</i> Gosse*		–	–	+
Сем. Brachionidae				
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	МЭ/ ME	++	+++	+++
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	МЭ/ ME	+++	+++	++
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	МЭ/ ME	+++	++	+
<i>B. quadridentatus</i> Herman	МЭ/ ME	+	+	++
<i>Platias quadricornis</i> (Ehrenberg)		–	+	+
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller)	МЭ/ ME	++	++	+++
<i>K. hiemalis</i> Carlin				+
<i>K. cochlearis cochlearis</i> Carlin		+++	+++	+++
<i>K. tecta</i> (Gosse)	МЭ/ ME	+++	+++	+++
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>N. squamula</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse)	МЭ/ ME	–	+	++
Сем. Conochilidae				
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	OM	++	+++	+++
Сем. Testudinellidae				
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)		–	+	+
Сем. Filiniidae				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	МЭ/ ME	++	+++	+++
<i>F. major</i> (Colditz)		+	+	+
Сем. Philodinidae gen. sp.		–	–	+
<i>Rotaria</i> sp.		–	+	++
Crustacea				
Сем. Sididae				
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)		–	–	++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	OM	–	+	++
<i>D. mongolianum</i> Ueno*		+	+	+
Сем. Daphniidae				

Таксон/Taxon	Индикатор/ indicator of trophic conditions	2007–2011	2012–2015	2017
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	ОМ	–	–	+
<i>D. galeata</i> Sars		+	+	+++
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars		–	–	+++
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)		+	–	+
<i>C. rotunda</i> (Straus)*		–	–	+
Сем. Ilyocryptidae				
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz		–	–	+
Сем. Chydoridae				
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>Pleuroxus adunctus</i> (Jurine)		–	–	+
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller)*		–	–	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)		–	–	++
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg)		–	+	–
<i>A. sp.</i>		+	+	
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	МЭ/ ME			+
<i>Chydorus sphaericus sphaericus</i> (Müller)		+++	+++	+++
<i>C. sphaericus alexandrovi</i> Pogg.		–	+	+
<i>C. gibbus</i> Sars		–	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz		–	–	+
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)		–	–	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars)		++	++	++
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>A. guttata</i> Sars		–	–	+
<i>A. costata</i> Sars		–	–	++
<i>A. affinis</i> (Leydig)		+	–	+
<i>Acroperus harpae</i> Baird		+	+	
<i>A. angustatus</i> Sars*		–	–	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)		–	–	+
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler)		–	–	+
Сем. Bosminidae	МЭ/ ME			
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)		+++	+++	+++
Сем. Polyphemidae				
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)		–	+	++
Сем. Leptodoridae				
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)		+++	+++	+++
Сем. Cyclopidae				
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine)		–	–	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)		–	–	+
<i>E. macrurus</i> Sars		–	+	+
<i>Paracyclops</i> sp.		+		+
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg		++	+	+
<i>C. strenuus</i> Fischer		–	–	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)		–	–	+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)		–	+	+++
<i>Microcylops</i> sp.		–	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	МЭ/ ME	+++	+++	+++
<i>Thermocyclops crassus</i> Sars		+	+++	+++
<i>T. oithonoides</i> Sars		–	–	++
Сем. Diaptomidae				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)		+	+	+++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)		–	+	+

Примечание. “*” – виды, впервые обнаруженные в 2007–2017 гг. ОМ – индикаторы олиго-мезотрофных условий, МЭ – индикаторы мезо-эвтрофных условий. Встречаемость: +++ – вид широко распространен (>50% проб), ++ – вид обычен (25–49% проб), + – вид редок (<24% проб).

Note. “*” – species, first noted for the lake in 2007–2017, ОМ – indicators of oligo-mesotrophic conditions, ME – indicators of meso-eutrophic conditions. Occurrence: +++ – the species is widespread (>50% of the samples), ++ – the species is common (25–49% of the samples), + – the species is rare (<24% of the samples).

Во все периоды исследования высокую встречаемость (>50%) имели коловратки *Keratella cochlearis*, *K. tecta* и ракообразные *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Leptodora kindtii* и *Mesocyclops leuckarti* (табл. 1). Начиная с 2012 г. заметно реже стали встречаться такие индикаторы мезо-эвтрофных условий как *Trichocerca similis* и *Synchaeta pectinata*. К 2017 г. возросла встречаемость индикатора эвтрофных условий *Anuraeopsis fissa* и олиготрофных условий – *Asplanchna herricki*. Так же следует отметить, что в 2017 г. По сравнению с более ранними исследованиями [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)] стали значительно чаще встречаться ветвистоусые ракообразные *Daphnia galeata* и веслоногие *Eudiaptomus graciloides* и *Megacyclops viridis* (табл. 1).

В целом, видовой состав зоопланктона озера характерен для водоемов Верхней Волги [Экологические..., 2001 (Ekologicheskie..., 2001)]. Большая часть видов – это представители прудового и прудово-озерного сообществ, а также эвритопные виды, широко распространенные во всей Палеарктике и Голарктике [Пидгайко, 1984 (Pidgaiko, 1984)].

Сезонная динамика зоопланктона. Весной (апрель–май) в открытой части озера число видов в пробе изменялось от 10 до 17 (табл. 2). Численность и биомасса сообщества обычно характеризовались очень низкими (<15 тыс. экз./м³ и <0.5 г/м³ соответственно) значениями (табл. 3), доминировали коловратки или веслоногие ракообразные (табл. 4). Среди Rotifera чаще всего преобладали представители семейств *Brachionidae* и *Synchaetidae* (табл. 5), среди ракообразных – *Cyclops kolensis* и *Mesocyclops leuckarti*. Только в мае 2014–2015 гг. отмечено большое количество зоопланктона (до 750 тыс. экз./м³ и 4.8 г/м³), вызванное массовым развитием коловраток *Asplanchna priodonta* (48–51% численности коловраток).

В первой половине лета (июнь – середина июля) число видов в пробе возрастало до 11–22 (табл. 2). Значения численности и биомассы зоопланктона обычно заметно возрастали (в 4–30 раз) относительно весенних показателей. Основной вклад в общую численность, как правило, вносили коловратки, в биомассу – ракообразные (табл. 4). Доминантный комплекс коловраток включал *Conochilus unicornis* и в отдельные годы типично летнего *Brachionus diversicornis* (в 2012–2013 гг. 72–82% численности коловраток) (табл. 5). Среди ракообразных были многочис-

ленны три вида *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti*.

Во второй половине лета (с середины июля до середины сентября) видовое богатство снижалось фактически до уровня весеннего (5–19 видов в пробе) (табл. 2). Численность и биомасса зоопланктона в 2009–2011, 2014 и 2017 гг. снижались относительно показателей начала лета в 2–50 и 1.5–2 раза соответственно. Напротив, в 2012–2013 и 2015 г. обилие зоопланктона возрастало в 3–10 раз (табл. 3). Основу численности и биомассы в 2007–2011, 2017 гг. чаще всего формировали веслоногие ракообразные, тогда как 2012–2015 гг. коловратки (табл. 4). Состав доминантных коловраток и ракообразных существенно трансформировался относительно весны и раннего лета (табл. 5). Среди коловраток преобладали *Brachionus diversicornis*, *Asplanchna girodi*, *A. henrietta*, *Trichocerca similis*, однако отмечены значительные вариации соотношения их обилия. Так, в июле 2007–2009 гг. была высокой (35–71%) доля *Trichocerca similis*, а в 2012–2015 гг. – *Brachionus diversicornis* (66–95%) (рис. 2). Свообразием отличались доминантные комплексы в 2010 и 2017 гг. В 2010 г. при очень низкой общей численности зоопланктона, в состав доминантов входили *Trichocerca similis*, *Polyarthra vulgaris* и *Brachionus quadridentatus*. В 2017 г. доминировали *Anuraeopsis fissa*, *Conochilus unicornis* и *Keratella cochlearis*+*K. tecta*. Среди ракообразных чаще преобладали особи разных возрастов копепода *Mesocyclops leuckarti* и кладоцера *Chydorus sphaericus*.

Осенние наблюдения на озере были редкими, число видов в пробе в этот период изменялось от 10 до 13 (табл. 2). Численность и биомасса в октябре в 3–6 раз возрастали относительно сентябрьских значений. Основу обилия сообщества формировали кладоцеры и коловратки (табл. 4). Состав доминантов был близок к весенне-летнему, но с другим соотношением их обилия (табл. 5).

В высокотрофных водоемах отмечают пильчатую кривую сезонных изменений обилия зоопланктона с пиками в летний период за счет развития короткоциклового вида [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В открытой части оз. Неро весенне-летний пик численности зоопланктона наблюдался в мае–июне 2009–2011, 2014–2015 гг. В 2007–2008, 2012–2013 и 2015 гг. отмечен максимум численности зоопланктона во второй половине лета.

Таблица 2. Сезонные изменения числа видов в пробе**Table 2.** Season changes of species richness (number of species in the sample) in the open part of the Lake Nero

Месяц Month	Год / Year									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
IV	17	13	—	—	—	—	—	—	—	—
V	—	—	14	17	10	12	15	15	15	—
VI	—	—	15	11	15	15	19	—	13	22
VII	17	7	7	5	—	15	9	10	9	19
VIII	7	9	11	—	10	18	12	7	10	—
IX	12	12	—	10	11	15	19	19	17	—
X	10	—	—	—	11	13	—	—	—	—

Примечание. “—” – данные отсутствуют.

Note. “—” – no data available.

Таблица 3. Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона**Table 3.** Season changes of density and biomass of zooplankton in the open part of the Lake Nero

Месяц Month	Год / Year									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
IV	<u>7.0</u> 0.02	<u>9.9</u> 0.04	—	—	—	—	—	—	—	—
V	—	—	<u>69.9</u> 0.30	<u>14.2</u> 0.07	<u>2.6</u> 0.03	<u>2.4</u> 0.03	<u>2.0</u> 0.01	<u>515.9</u> 2.14	<u>752.7</u> 4.79	—
VI	—	—	<u>311.5</u> 0.37	<u>51.6</u> 0.15	<u>33.6</u> 0.10	<u>75.7</u> 0.19	<u>342.6</u> 0.64	—	<u>186.0</u> 0.68	<u>579.5</u> 2.05
VII	<u>41.0</u> 0.40	<u>5.3</u> 0.04	<u>27.4</u> 0.22	<u>2.3</u> 0.02	—	<u>760.0</u> 2.42	<u>422.9</u> 0.78	<u>194.8</u> 0.58	<u>1047.3</u> 3.62	<u>221.8</u> 1.05
VIII	<u>43.5</u> 0.33	<u>34.7</u> 0.14	<u>24.3</u> 0.18	—	<u>18.9</u> 0.09	<u>367.0</u> 0.84	<u>203.6</u> 1.12	<u>190.8</u> 0.98	<u>202.1</u> 0.97	—
IX	<u>5.2</u> 0.02	<u>49.6</u> 0.19	—	<u>0.8</u> 0.01	<u>5.1</u> 0.05	<u>296.1</u> 0.69	<u>127.8</u> 0.47	<u>202.3</u> 0.79	<u>147.5</u> 0.33	—
X	<u>18.8</u> 0.08	—	—	—	<u>30.3</u> 0.21	<u>248.1</u> 0.92	—	—	—	—

Примечание. Над чертой – численность (тыс. экз./м³), под чертой – биомасса (г/м³).

Note. Above the line – the density (thous. ind./m³), below the line – biomass (g/m³).

Таблица 4. Относительная численность и биомасса основных таксономических групп зоопланктона в открытой части оз. Неро**Table 4.** Contribution (%) of Rotifera, Cladocera, Copepoda to abundance of total zooplankton in the open part of Nero Lake

Сезон Season	Показатель Indicator	Год / Year									
		2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
Весна Spring	$N_{rot}, \%$	78	86	92	76	30	53	19	70	97	—
	$N_{clad}, \%$	3	4	2	2	1	36	46	18	1	—
	$N_{cop}, \%$	19	10	6	22	69	11	35	12	2	—
	$B_{rot}, \%$	22	77	64	37	3	54	5	88	97	—
	$B_{clad}, \%$	18	7	5	2	1	4	27	11	0	—
	$B_{cop}, \%$	61	15	31	61	97	42	68	1	2	—
Лето-1 First half of summer	$N_{rot}, \%$	—	—	87	61	48	60	31	—	26	28
	$N_{clad}, \%$	—	—	4	7	50	34	59	—	7	47
	$N_{cop}, \%$	—	—	9	32	1	5	9	—	67	25
	$B_{rot}, \%$	—	—	12	4	20	46	39	—	2	2
	$B_{clad}, \%$	—	—	29	14	79	43	43	—	11	59
	$B_{cop}, \%$	—	—	59	82	1	11	18	—	86	39

Сезон Season	Показатель Indicator	Год/ Year									
		2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
Лето-2 Second half of summer	N_{rot} , %	3	22	13	12	22	31	39	31	38	8
	N_{clad} , %	15	13	9	4	33	10	24	14	28	13
	N_{cop} , %	82	66	77	83	45	25	37	55	34	79
	B_{rot} , %	0	31	3	1	5	66	34	19	36	1
	B_{clad} , %	8	14	8	9	43	10	18	31	29	16
	B_{cop} , %	92	55	89	91	52	24	49	50	35	83
Осень Autumn	N_{rot} , %	36	–	–	–	20	32	–	36	–	–
	N_{clad} , %	32	–	–	–	71	51	–	22	–	–
	N_{cop} , %	32	–	–	–	9	17	–	42	–	–
	B_{rot} , %	19	–	–	–	27	31	–	35	–	–
	B_{clad} , %	44	–	–	–	62	42	–	16	–	–
	B_{cop} , %	37	–	–	–	11	27	–	49	–	–

Примечание. N_{rot} , % – вклад коловраток в общую численность зоопланктона, N_{clad} , % – вклад ветвистоусых ракообразных в общую численность зоопланктона, N_{cop} , % – вклад веслоногих ракообразных в общую численность зоопланктона, B_{rot} , % – вклад коловраток в общую биомассу зоопланктона, B_{clad} , % – вклад ветвистоусых ракообразных в общую биомассу зоопланктона, B_{cop} , % – вклад веслоногих ракообразных в общую биомассу зоопланктона.

Note. N_{rot} , % – the contribution of rotifers to the total number of zooplankton, N_{clad} , % – the contribution of cladocerans to the total number of zooplankton, N_{cop} , % – the contribution of copepods to the total number of zooplankton, B_{rot} , % – the contribution of rotifers to the total biomass of zooplankton, B_{clad} , % – the contribution of cladocerans to the total biomass of zooplankton, B_{cop} , % – contribution of copepods to the total biomass of zooplankton.

Таблица 5. Вклад (%) доминантных видов в численность коловраток и ракообразных в оз. Неро в разные сезоны 2007–2015, 2017 гг.

Table 5. Contribution (%) of dominant species to abundance of rotifer and crustacean of Lake Nero in the different season 2007–2015, 2017

Таксон Taxon		Весна Spring	Лето-1 First half of summer	Лето-2 Second half of summer	Осень Autumn
Rotifera	<i>Keratella quadrata</i>	20	5	–	–
	<i>Asplanchna priodonta</i>	20	–	–	31
	<i>Brachionus calyciflorus</i>	15	–	–	15
	<i>Synchaeta pectinata</i>	6	–	–	–
	<i>Polyarthra dolichoptera</i>	6	–	–	–
	<i>Conochilus unicornis</i>	7	51	–	–
	<i>Brachionus diversicornis</i>	–	23	44	9
	<i>Asplanchna girodi</i>	–	–	13	–
	<i>Trichocerca similis</i>	–	–	10	–
	<i>Asplanchna henrietta</i>	–	–	7	8
	<i>Keratella cochlearis</i>	–	–	–	9
Crustacea	<i>Cyclops kolensis</i>	34	–	–	13
	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	28	40	70	22
	<i>Chydorus sphaericus</i>	22	19	16	33
	<i>Bosmina longirostris</i>	12	37	5	29
	<i>Megacyclops viridis</i>	7	–	–	–

Примечание. “–” – вид не доминирует.

Note. “–” – species is not dominant species.

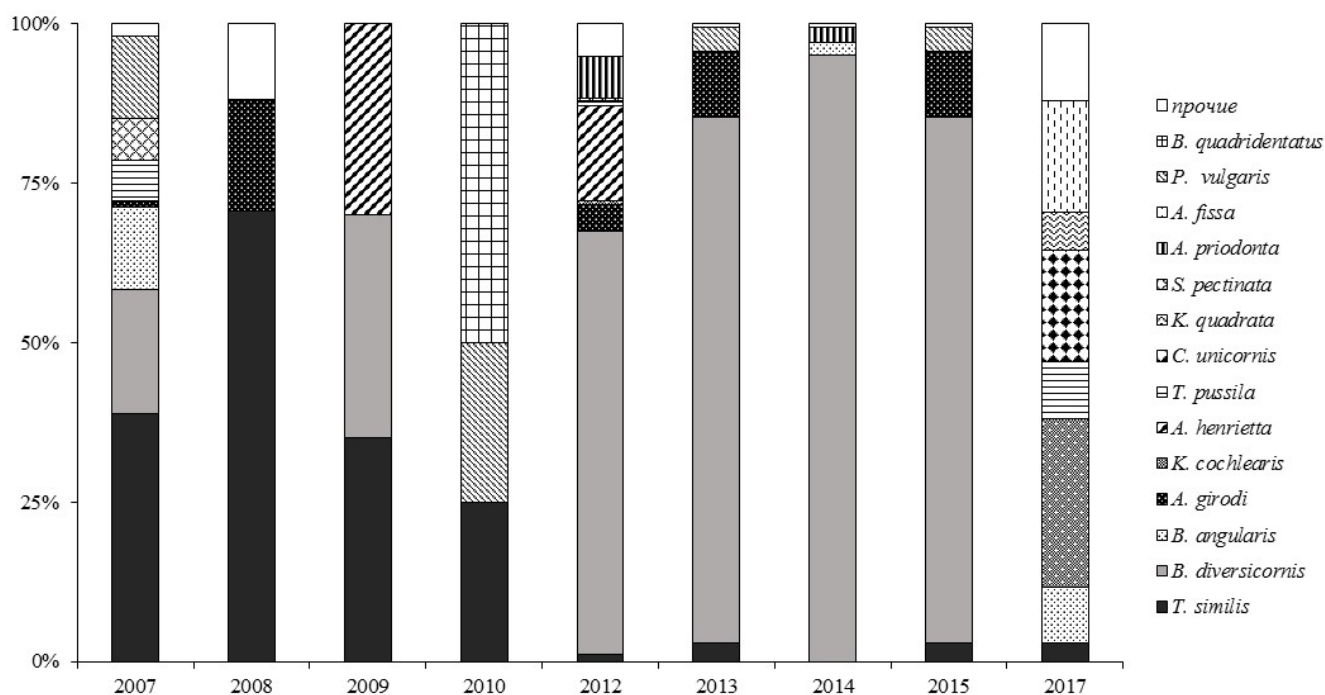


Рис. 2. Вклад (%) доминантных видов в общую численность коловраток в открытой части оз. Неро в июле 2007–2015 и 2017 гг.

Fig. 2. Contribution (%) of dominant species to abundance of rotifers in the open part of the Lake Nero in July 2007–2015, 2017.

В отдельные годы (2007, 2008 и 2011 гг.) регистрировали дополнительный осенний ее подъем (в сентябре–октябре). В 1987–1989 гг. регистрировали один–два пика его обилия: весенне-летний и осенний. Отмечали, что в середине лета численность и биомасса сообщества снижалась [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Как и ранее, в качестве особенности сезонной динамики зоопланктона озера отмечена быстрая смена состава доминантных коловраток и высокая вариация их численности в течение сезона и год от года. Это различие сезонного хода развития зоопланктона описано ранее [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. В целом для зоопланктона открытой части озера можно выделить две сезонные группировки: первую составляли весенние, раннелетние и осенние виды, вторую – летние виды. Значения численности представителей одного комплекса положительно коррелировали между собой, тогда как с видами другого комплекса выявлены отрицательные взаимосвязи (табл. 6–8).

В настоящее время регистрируют значительные изменения в функционировании водных экосистем умеренной зоны, вызванные глобальным потеплением. Важным его проявлением служит изменение ледового режима рек

и озер [Лазарева, 2014 (Lazareva, 2014)], что проявляется в более раннем вскрытии водоемов и/или в более позднем замерзании. Так в 2011 г. для Рыбинского водохранилища было характерно освобождение ото льда в сроки близкие к норме [Доклад об особенностях, 2012 (Doklad ob osobennostyakh, 2012)], тогда как в последующие годы отмечали его более раннее вскрытие [Доклад об особенностях, 2015 (Doklad ob osobennostyakh, 2015) и др.]. Характер сезонных изменений обилия и состава зоопланктона связывают со стартовыми условиями вегетационного периода (сроки вскрытия водоема ото льда, темп весеннего прогрева воды) и особенностями биологии доминантных видов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996); Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Стремительной весной и быстрым подъемом температуры воздуха отличались 2014 и 2015 гг. [Доклад о состоянии, 2015, 2017 (Doklad o sostoyanii, 2015, 2017)]. При интенсивном прогреве воды в мае (~17°C 14–15 мая) в эти годы в озере формировались сообщества с преобладанием коловраток *Asplanchna priodonta*. Подобное наблюдали также в очень раннюю и теплую весну 1989 г. [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)].

Таблица 6. Взаимосвязь численности основной части доминантов группировки 1 в открытой части оз. Неро в 2007–2015 и 2017**Table 6.** Relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans of the spring-autumn complex in the open part of Lake Nero in 2007–2015, 2017

Вид Species	<i>B. cal</i>	<i>C. uni</i>	<i>K. quad</i>	<i>S. pec</i>	<i>P. dol</i>	<i>A. priod</i>	<i>B. long</i>	<i>C. kol</i>
<i>B. ang</i>	0.35	0.27	0.47	0.46	0.49	0.34	0.34	0.41
<i>B. cal</i>	1.00	0.24	0.40	0.38	0.63	0.54	0.36	0.69
<i>C. uni</i>	0.24	1.00	0.49	0.09	0.29	0.37	0.48	0.41
<i>K. quad</i>	0.40	0.49	1.00	0.29	0.54	0.52	0.45	0.41
<i>S. pec</i>	0.38	0.09	0.29	1.00	0.48	0.51	0.15	0.33
<i>P. dol</i>	0.63	0.29	0.54	0.48	1.00	0.45	0.01	0.65
<i>A. priod</i>	0.54	0.37	0.52	0.51	0.45	1.00	0.47	0.43
<i>B. long</i>	0.36	0.48	0.45	0.15	0.01	0.47	1.00	0.28

Примечание. Группировка 1 – весенние, ранне-летние и осенние виды-доминанты. Жирным выделены значимые ($p < 0.05$) значения коэффициента корреляции Спирмена. *B. ang* – *Brachionus angularis*, *B. cal* – *B. calyciflorus*, *C. uni* – *Conochilus unicornis*, *K. quad* – *Keratella quadrata*, *S. pec* – *Synchaeta pectinata*, *P. dol* – *Polyarthra dolichoptera*, *A. priod* – *Asplanchna priodonta*, *B. long* – *Bosmina longirostris*, *C. kol* – *Cyclops kolensis*.

Note. Significant ($p < 0.05$) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

Таблица 7. Взаимосвязь численности основных доминантов группировки 2 (летний комплекс видов) в открытой части оз. Неро в 2007–2015, 2017 гг.**Table 7.** Relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans of the summer complex in the open part of Lake Nero in 2007–2015, 2017

Вид Species	<i>B. div</i>	<i>A. gir</i>	<i>M. leuck</i>	<i>Ch. sph</i>
<i>T. sim</i>	0.37	0.48	0.39	0.15
<i>B. div</i>	1.00	0.42	0.10	0.47
<i>A. gir</i>	0.42	1.00	0.15	0.15
<i>M. leuck</i>	0.10	0.15	1.00	0.71

Примечание. Жирным выделены значимые ($p < 0.05$) значения коэффициента корреляции Спирмена. *B. div* – *Brachionus diversicornis*, *T. sim* – *Trichocerca similis*, *A. gir* – *Asplanchna girodi*, *M. leuck* – *Mesocyclops leuckarti*, *Ch. sph* – *Chydorus sphaericus*.

Note. Significant ($p < 0.05$) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

Таблица 8. Взаимосвязь численности основных доминантов группировок 1 и 2 в открытой части оз. Неро в 2007–2015 и 2017 гг.**Table 8.** Relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans of different complexes in the open part of Lake Nero in 2007–2015, 2017

Вид Species	<i>B. cal</i>	<i>C. uni</i>	<i>K. quad</i>	<i>P. dol</i>	<i>A. priod</i>	<i>B. long</i>	<i>C. kol</i>
<i>T. sim</i>	-0.50	-0.35	-0.41	-0.28	-0.37	-0.34	-0.38
<i>B. div</i>	-0.37	-0.20	-0.13	-0.47	-0.08	0.13	-0.22
<i>A. gir</i>	-0.30	-0.31	-0.45	-0.43	-0.38	-0.03	-0.25
<i>M. leuck</i>	-0.44	0.05	-0.06	-0.32	-0.25	-0.02	-0.33
<i>Ch. sph</i>	-0.12	0.17	0.17	-0.19	0.17	0.39	-0.27

Примечания. Обозначения как к табл. 6–7.

Note. Designations as for tabl. 6–7.

Для ряда водоемов Верхней и Средней Волги показано, что в жаркое лето 2010 г. наблюдалась перестройка структуры зоопланктона, указывающая на усиление темпа эвтрофирования экосистем [Lazareva et al., 2014]. Летний зоопланктон оз. Неро в 2010 г. харак-

теризовался минимальными значениями видового богатства и обилия. Значительные изменения зафиксированы в фитопланктоне, в частности, наблюдалось массовое развитие цианобактерии *Cylindrospermopsis raciborskii* – потенциально токсичного вселенца из субтро-

пической зоны [Бабаназарова и др., 2016 (Babanazarova et al., 2016); Babanazarova et al., 2015]. В 2010–2016 гг. на территории Европейской России наблюдали ряд аномально теплых летних периодов [Доклад об особенностях, 2012 (Doklad ob osobennostyakh, 2012) и др.], что способствовало развитию теплолюбивых коловраток (*Brachionus diversicornis*). В 2007–2010 и в 2017 гг. в летнем зоопланктоне преобладали только мелкие копеподы (*Mesocyclops leuckarti*). Существенно отличался от предыдущих лет по климатическим параметрам 2017 г., когда весна (апрель и май) была очень холодной на всей территории Европейской России [Доклад об особенностях, 2018 (Doklad ob osobennostyakh, 2018)]. Это отразилось на составе доминантных видов коловраток, в летний период преобладали индикаторы олиготрофных условий *Conochilus unicornis* и ранее малочисленные *Anuraeopsis fissa* (индикатор эвтрофных условий). Кроме того, увеличился (до 79% общей численности и 83% общей биомассы) вклад в сообщество веслоногих рачков в летний период. Сходную картину с доминированием *Conochilus unicornis* летом отмечали холодным 1987 г. [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)].

Распределение состава и обилия зоопланктона по акватории. В течение летнего периода зоопланктон крайне неравномерно распределен по акватории озера, это обусловлено наличием плотных зарослей макрофитов и степенью их развития. Куртины зарослей отгораживают от центра озера небольшие участки чистой воды в устьях притоков, у истока р. Векса и два больших залива в южной части водоема (рис. 1).

В июне 2017 г. в озере зарегистрированы 73 вида зоопланктона. Чаще всего встречались коловратки *Conochilus unicornis* (95% проб), *Filinia longiseta* (90%), *K. quadrata* (90%), *Keratella cochlearis* (85%), *Brachionus diversicornis* (65%) и рачки *Mesocyclops leuckarti* (100%), *Bosmina longirostris* (95%), *Chydorus sphaericus* (95%), *Daphnia galeata* (90%), *Leptodora kindtii* (90%), *Ceriodaphnia pulchella* (85%), *Eudiaptomus gracilis* (85%), *Thermocyclops crassus* (70%), *Megacyclops viridis* (65%). Только в зарослях макрофитов найдены *Euchlanis lyra*, *E. oropha*, *Platias quadricornis*, *Polyarthra minor*, *Acroperus angustatus*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus truncatus* и *P. trigonellus*. Число видов в пробе в среднем по акватории озера было высоким (22 ± 1), максимальные значения (30–31) наблюдались на участках с зарослями макрофитов: кубышки желтой (ст. 9а), тростника и

рогоза (ст. 12б). Минимальные значения (8) видового богатства, а также индекса видового разнообразия (< 0.1) отмечены в зарослях макрофитов у истока р. Векса (ст. 6а) при массовом развитии *Bosmina longirostris* (> 36 млн. экз./м³) (табл. 9).

В июле 2012 г. в центральной части озера выявлено 44 таксона зоопланктона. Сравнительно низкое количество видов в списке относительно 2017 г. обусловлено отсутствием наблюдений в зарослях макрофитов. На свободной от зарослей акватории озера были широко распространены коловратки *Asplanchna girodi* (100%), *A. henrietta* (100%), *A. priodonta* (100%), *Brachionus diversicornis* (100%), *Keratella cochlearis* (100%), *Brachionus angularis* (91%), *Trichocerca similis* (91%), *Filinia longiseta* (91%), *Polyarthra luminosa* (82%), *Euchlanis dilatata* (72%), *Conochilus unicornis* (63%) и рачки *Mesocyclops leuckarti* (100%), *Bosmina longirostris* (100%), *Chydorus sphaericus* (100%), *Leptodora kindtii* (64%), *Thermocyclops crassus* (64%). Открытая литораль озера характеризовалась высокими показателями видового богатства и видового разнообразия (табл. 9, 10).

В июле 2017 г. число зарегистрированных таксонов в акватории озера достигало 93. Это обусловлено большим вкладом представителей литоральных, зарослевых форм коловраток и ракообразных, а также теплолюбивых планктонных животных. Среди коловраток чаще всего встречались *Anuraeopsis fissa* (95% проб), *Keratella tecta* (85%), *Conochilus unicornis* (81%), *Trichocerca pusilla* (76%), *Brachionus angularis* (71%), *Polyarthra luminosa* (71%), *Keratella quadrata* (67%), *Polyarthra major* (52%), а среди ракообразных – *Mesocyclops leuckarti* (95%), *Eudiaptomus gracilis* (95%), *Thermocyclops crassus* (90%), *Chydorus sphaericus* (90%), *Leptodora kindtii* (86%), *Bosmina longirostris* (71%), *Ceriodaphnia pulchella* (52%). Исключительно в зарослях макрофитов отмечены *Cephalodella forficula*, *Euchlanis lyra*, *Lecane cornuta*, *L. unguolata*, *Lepadella patella*, *Notomatta* sp., *Mytilina mucronata*, *M. ventralis*, *Platias quadricornis*, *Acroperus angustatus*, *Alona quadrangularis*, *Disparalona rostrata*, *Pleuroxus truncatus*, *Eucyclops serullatus*. В среднем число видов в пробе составляло 27 ± 2 , максимальные значения характерны для зарослей макрофитов (табл. 9, 10), минимальные – на открытых участках озера. Видовое разнообразие в разные месяцы было сходным на всех участках акватории озера.

Таблица 9. Структура и обилие зоопланктона оз. Неро в июле 2012, июне–июле 2017 гг.**Table 9.** Structure and abundance of zooplankton in Lake Nero in July 2012, June–July 2017

Станции Station	Месяц/Год / Month/year											
	VII/2012				VI/2017				VII/2017			
	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>H_n</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>H_n</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>H_n</i>
1	23	625.5	0.28	3.05		39.4	0.10	2.06	24	18.0	0.03	2.21
2	25	650.0	1.48	2.43	26	581.8	1.26	2.10	31	119.7	0.88	3.46
3	15	760.0	2.42	2.32	22	579.4	2.05	2.44	19	221.8	1.05	1.47
4	15	593.22	1.05	2.19	18	558.6	1.80	2.32	26	385.1	1.89	2.83
5	19	518.4	1.33	2.33	17	499.2	1.56	2.13	18	127.5	0.29	1.74
6	–	–	–	–	20	441.2	1.42	2.33	32	229.4	0.49	2.46
7	16	363.2	0.47	2.64	20	551.0	1.88	2.40	23	156.2	0.25	2.66
8	17	529.2	1.88	2.28	20	416.8	1.28	1.82	22	159.3	0.58	1.90
9	17	401.7	1.31	2.42	20	419.9	1.52	2.17	24	187.8	0.31	2.60
10	26	358.0	1.28	2.78	24	932.6	3.13	1.71	35	278.6	0.76	3.22
11	–	–	–	–	22	852.7	3.13	1.68	23	531.4	1.30	2.07
12	–	–	–	–	22	1570.9	4.40	1.67	27	318.8	0.93	1.97
13	23	1070.9	2.80	2.24	–	–	–	–	19	482.3	2.23	2.64
14	–	–	–	–	23	616.8	1.08	2.19	24	251.4	1.39	1.52
15	17	429.9	0.63	2.19	20	520.4	1.11	2.39	20	216.8	0.56	1.98
16	–	–	–	–	27	755.3	2.58	2.30	18	121.4	0.47	2.37
6a	–	–	–	–	8	36399.0	108.37	0.06	25	385.8	4.36	2.80
9a	–	–	–	–	30	517.9	5.96	2.77	39	266.4	6.24	3.38
10a	–	–	–	–	26	559.3	1.29	2.61	46	148.5	0.47	3.70
12a	–	–	–	–	25	1000.4	2.81	1.60	36	329.2	1.80	2.75
126	–	–	–	–	31	2866.6	8.67	1.16	36	357.1	1.50	2.23

Примечание. *S* – число видов в пробе, *N* – общая численность зоопланктона, тыс. экз./м³, *B* – биомасса зоопланктона, г/м³, *H_n* – индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по численности, бит/экз. Прочерк – данные отсутствуют.

Note. *S* – number of species in the sample, *N* – density, thous. ind./m³, *B* – biomass, g/m³, *H_n* – Shannon-Weaver index, bit/ind. Dash – no data available.

Таблица 10. Показатели зоопланктона на разных участках оз. Неро в 2012 и 2017 гг.**Table 10.** Indicators of zooplankton in different parts of the Lake Nero in 2012 and 2017

Месяц / год Month / year	Показатель Indicator	Заросли Thickets of macrophytes	Литораль без зарослей Littoral without macro- phyte thickets	Центр Center	Среднее Average
VI/ 2017	<i>S</i>	22±2.5*	21±1	19±2	22±1
	<i>N</i>	5262.4±4449.8	576.7±74.1	545.8±24.0	2516.5±1883.7
	<i>B</i>	16.04±13.20	1.85±0.28	1.80±1.40	7.72±5.60
	<i>H_n</i>	1.84±0.30	2.16±0.11	2.30±0.09	2.04±0.13
	<i>N_{rot}</i> %	27±7	46±4	35±9	35±4
	<i>N_{clad}</i> %	58±9	32±5	42±9	47±5
	<i>N_{cop}</i> %	15±3	22±2	23±1	18±2
	<i>B_{rot}</i> %	6±3	7±3	3±1	6±2
	<i>B_{clad}</i> %	74±8	52±3	59±5	64±4
	<i>B_{cop}</i> %	20±7	41±5	38±4	30±4
VII/ 2012	<i>S</i>	–	20±2	16±1	–
	<i>N</i>	–	543.3±96.3	623.9±71.41	–
	<i>B</i>	–	1.41±0.30	1.60±0.42	–
	<i>H_n</i>	–	2.43±0.08	2.28±0.05	–
	<i>N_{rot}</i> %	–	70±1	81±2	–
	<i>N_{clad}</i> %	–	10±7	1±0	–
	<i>N_{cop}</i> %	–	20±5	18±1	–
	<i>B_{rot}</i> %	–	84±3	91±0	–
	<i>B_{clad}</i> %	–	4±2	1±0	–
	<i>B_{cop}</i> %	–	12±2	8±0	–

Месяц / год Month / year	Показатель Indicator	Заросли Thickets of macrophytes	Литораль без зарослей Littoral without macro- phyte thickets	Центр Center	Среднее Average
VII/ 2017	<i>S</i>	33±2	24±2	21±3	27±2
	<i>N</i>	591.5±287.3	231.5±35.5	244.8±75.3	370.9±121.8
	<i>B</i>	2.91±0.96	0.78±0.21	1.07±0.46	1.66±0.45
	<i>H_n</i>	2.61±0.28	2.37±0.17	2.01±0.42	2.41±0.14
	<i>N_{rob}</i> , %	17±5	18±3	26±12	19±3
	<i>N_{clad}</i> , %	27±8	12±3	11±3	20±4
	<i>N_{cop}</i> , %		70±3	64±13	61±4
	<i>B_{rob}</i> , %	7±2	3±1	1±0	4±1
	<i>B_{clad}</i> , %	54±9	20±4	33±19	37±5
	<i>B_{cop}</i> , %	39±8	78±3	66±19	59±6

Примечание. “*” – среднее ± ст. ошибка. Обозначения показателей как в таблицах 4 и 10.

Note. “*” – mean ± standard error of mean. Indicator designations as in Tables 4 and 10.

Видовое богатство зоопланктона было достоверно выше (примерно в 1.5 раза) на участках с зарослями макрофитов, чем в открытой акватории озера. Значимые различия между участками с макрофитами и без них по численности, биомассе и видовому разнообразию планктонных животных за период исследований отсутствовали (табл. 10).

В июне 2017 г. наименьшие значения численности и биомассы зоопланктона зафиксированы в устье р. Сара. Обилие зоопланктона на разных участках озера изменялось от 417 до 36399 тыс. экз./м³ и от 0.1 до 108.4 г/м³ (табл. 9). Низкая концентрация планктонных животных была характерна для открытой литорали западного (ст. 8, 9) берега озера, наименьшую биомассу отмечали у восточного (ст. 14) берега. Максимальные значения численности и биомассы зафиксированы в смешанных зарослях макрофитов на глубине <1 м в районе истока р. Векса (ст. 6а). Кроме того, значительная плотность зоопланктона отмечена в Левском (ст. 10, 11) и Воржинском заливах (ст. 12, 12а, 12б), где рачок *Bosmina longirostris* формировал плотные скопления (до 2360 тыс. экз./м³). Ранее (1987–1989 гг. и 2000–2005 гг.) также отмечали массовое развитие босмин среди макрофитов южной части озера [Ривьер, Столбунова, 1991; Столбунова, 2006; Лазарева, Смирнова, 2008 (Riv'er, Stolbunova, 1991; Stolbunova, 2006; Lazareva, Smirnova, 2008)]. Высокие значения биомассы характерны для зарослей кубышки желтой (ст. 9а), где были многочисленны крупные рачки *Sida crystallina* (57% общей биомассы зоопланктона).

На акватории озера в июне формировались сходные комплексы видов коловраток (рис. 3а). Основу их численности образовывали главным образом *Conochilus unicornis* (60–93% численности коловраток) и *Filinia longisetata* (6–17%). Уникальные сообщества отмечены

в р. Сара (ст. 1), где преобладали *Brachionus angularis* (27%), *Notholca squamula* (15%), *Synchaeta tremula* (11%), и в Левском заливе (ст. 11) при доминировании *Asplanchna priodonta* (55%), *Keratella quadrata* (23%). У уреза воды вблизи истока р. Векса (ст. 6а) коловратки отсутствовали. Для июня характерен невысокий (<0.4) уровень сходства структуры сообщества ракообразных (рис. 3б), при этом выделялись две группы станций. Первая включала южные заливы озера, р. Сара и урез воды в районе истока р. Векса, где *Bosmina longirostris* формировала 61–93% численности ракообразных. Вторая группа охватывала открытую литораль и центр озера при доминировании *Mesocyclops leuckarti* (20–53%) и *Chydorus sphaericus* (17–44%).

В июле 2012 г. обилие зоопланктона на разных участках озера варьировало в широких пределах: от 358 до 1071 тыс. экз./м³ и от 0.5 до 3.5 г/м³ (табл. 9). Наименьшие значения численности и биомассы зарегистрированы в литорали у городского берега (ст. 7). Высокая концентрация планктонных животных характерна для открытой литорали юго-восточного берега (ст. 13) и устья р. Сара. На всех участках озера основу численности формировали коловратки (табл. 10), среди которых были многочисленны представители р. *Asplanchna*. В июле 2012 г. уровень сходства комплекса видов коловраток был высоким (>0.5), что обеспечивалось общими для всей акватории доминантными видами *Brachionus diversicornis* и *Asplanchna henrietta* (рис. 4а). Отдельный кластер за счет преобладания *Brachionus diversicornis* (51–66% численности коловраток) формировали центральные участки, открытая литораль вдоль северного и восточного берега. На других участках преобладали коловратки р. *Asplanchna* (38–52%). Уровень сходства группировок ракообразных по акватории был низким (<0.4). В южной части озера

среди рачков преобладали *Bosmina longirostris* (18–65%), *Thermocyclops crassus* (14–70%), *Me-*

socyclops leuckarti (3–24%), а на других участках – только *M. leuckarti* (55–98%) (рис. 4b).

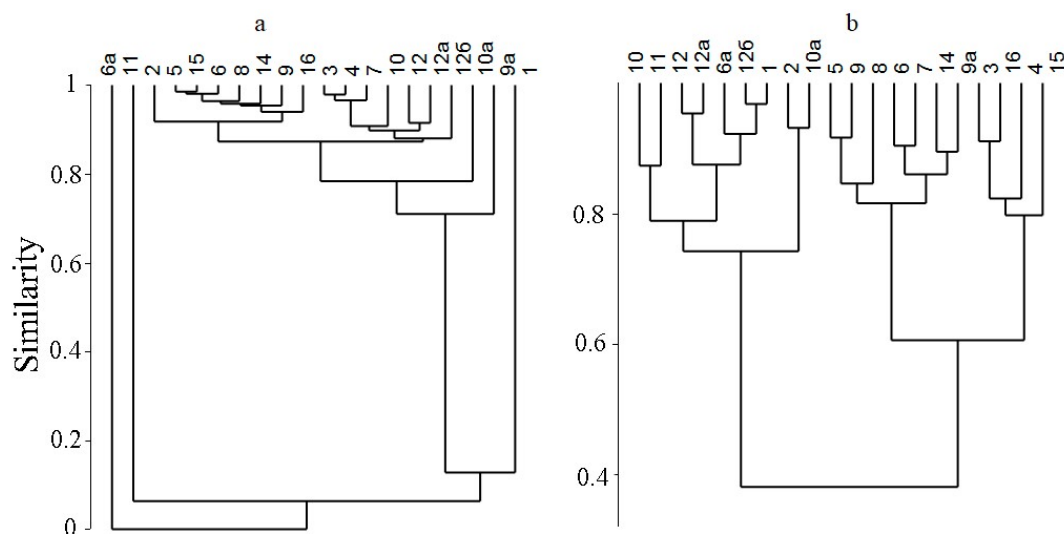


Рис. 3. Дендрограмма сходства структуры сообщества коловраток (а) и ракообразных (b) оз. Неро в июне 2017 г. по индексу сходства Брея-Кертиса.

Fig. 3. Dendrogram of the similarity of the structure of the community of rotifers (a) and crustaceans (b) of Lake Nero in June 2017 by the Brey-Curtis similarity index.

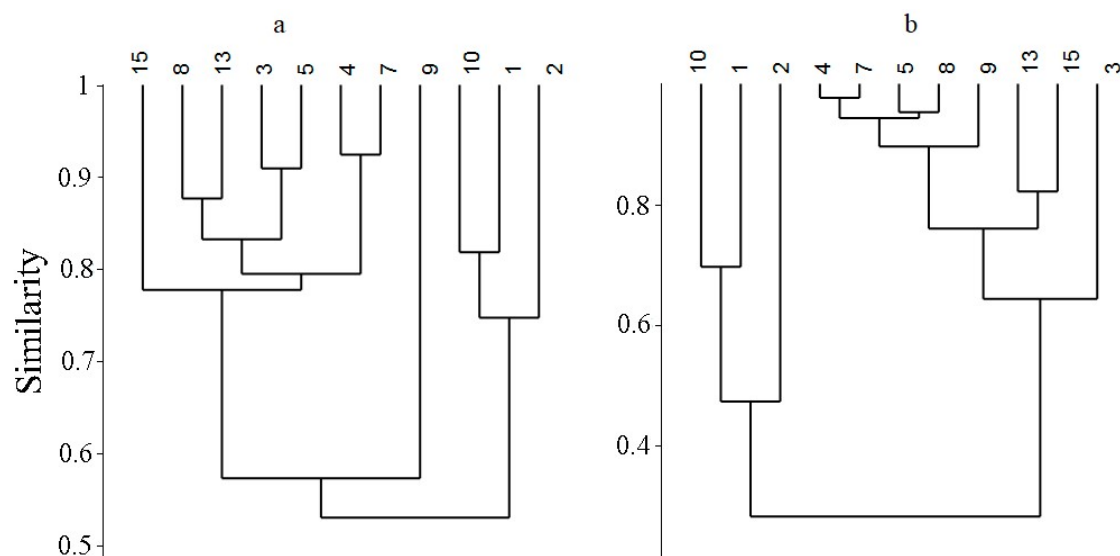


Рис. 4. Дендрограмма сходства структуры сообщества коловраток (а) и ракообразных (b) оз. Неро в июле 2012 г. по индексу сходства Брея-Кертиса.

Fig. 4. Dendrogram of the similarity of the structure of the community of rotifers (a) and crustaceans (b) of Lake Nero in July 2012 by the Brey-Curtis similarity index.

В июле 2017 г. минимальные значения обилия зоопланктона наблюдались в устье р. Сара. На акватории озера значения численности и биомассы изменялись от 120 до 531 тыс. экз./м³ и от 0.2 до 6.2 г/м³ соответственно (табл. 9). Низкая численность отмечена в районе устья р. Сара, минимальная биомасса – в литорали вдоль городского берега (ст. 7). Максимальные значения численности зарегистрированы в южной части Левского залива

(ст. 11), а биомассы – в зарослях кубышки желтой (ст. 9а). Кроме того, высокую плотность планктонных животных наблюдали в центральной части озера (ст. 4), в Воржинском заливе (станции 12, 12а, 12б, 13), в зарослях макрофитов в районе р. Векса (ст. 6а). Пятна высокой плотности формировали рачки *Mesocyclops leuckarti*, доля которых достигала 25–71% общей биомассы зоопланктона (станции 4, 12, 12а, 12б, 13), а также *Sida crystallina*

(станции 6а, 9а, 12а) – 33–55%. Отмечен очень низкий уровень сходства (0.2) структуры сообщества коловраток по акватории водоема (рис. 5а). Плотную группу формировали станции, расположенные в центре озера и в литорали без зарослей, где были многочисленны *Anuraeopsis fissa* (16–31%), *Trichocerca pusilla* (9–45%), *Keratella tecta* (8–21%). Другие участки озера были не однородны по составу доминантных коловраток, они различались распределением обилия между выше перечисленными видами, а также развитием представите-

лей родов *Polyarthra* и *Euchlanis*. На акватории озера формировались два комплекса ракообразных (рис. 5б). В первом основу численности составляли *Eudiaptomus gracilis* (13–57% численности ракообразных) и *Mesocyclops leuckarti* (21–51%). Во втором, включающем в основном открытую литораль и центр озера, – *M. leuckarti* (50–91%). Своеобразие сообщества уреза воды вблизи истока р. Векса обеспечивали *Chydorus sphaericus* (47%) и *Eucyclops macrurus* (24%), а р. Сапа – *Bosmina longirostris* (65%).

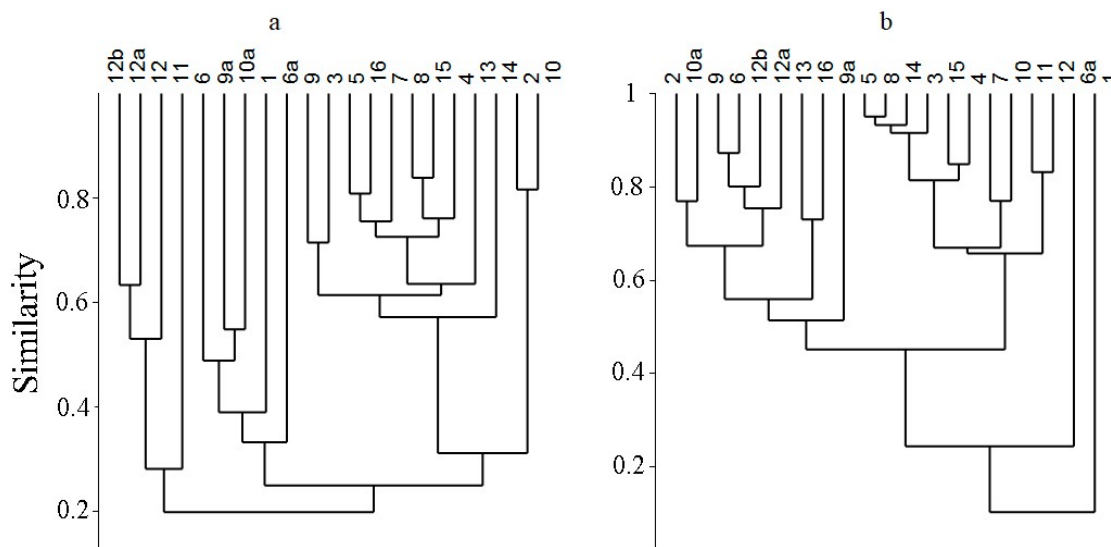


Рис. 5. Дендрограмма сходства структуры сообщества коловраток (а) и ракообразных (б) оз. Неро в июле 2017 г. по индексу сходства Брея-Кертиса.

Fig. 5. Dendrogram of the similarity of the structure of the community of rotifers (a) and crustaceans (b) of Lake Nero in July 2017 by the Brey-Curtis similarity index.

За период исследований отсутствовали значимые различия между участками с макрофитами и без них по численности и биомассе планктонных животных (табл. 10). Смешанные заросли макрофитов наиболее богаты зоопланктоном в прибрежье на малых глубинах в районе истока р. Векса (6а). В 1987–1989 гг. тоже отмечали увеличение концентрации зоопланктона в направлении от центра водоема к прибрежью, особенно на малых глубинах (0.5–0.7 м) [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], и указывали, что район вблизи истока р. Векса наиболее богат зоопланктоном [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Численность в зарослях воздушно-водной растительности в южных заливах озера на глубине 1–1.9 м была ниже по сравнению со смешанными зарослями макрофитов на глубине <1 м в районе истока р. Векса (табл. 6). Количество коловраток и ракообразных в зарослях рогоза и тростника, камыша Воржинского залива

(ст. 12, 12а, 12б) выше, чем в зарослях рогоза в Левском заливе (ст. 10а). В зарослях кувшины у западного берега озера (ст. 9а) при сравнительно небольшой численности планктонных животных отмечены высокие значения биомассы (табл. 6), что обеспечивалось развитием крупных фитофильных рачков *Sida crystallina*. В общем, наиболее богаты зоопланктоном оказались смешанные заросли на глубинах <1 м и чистые куртины рогоза в Левском заливе.

Особенностью распределения группировок доминантов коловраток и ракообразных по акватории озера являлось преобладание в центральной части и открытой литорали у городского берега индикаторов органического загрязнения и эвтрофных условий (*Brachionus diversicornis*, *Anuraeopsis fissa*, р. *Trichocerca*, *Chydorus sphaericus*). Это, вероятно, связано с локальным загрязнением данных участков, а также с высокой концентрацией хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона, представленного ма-

лопригодными для пищи ничатыми цианобактериями [Корнева и др., 2020 (Korneva et al., 2020), Сигарева и др., 2020 (Sigareva et al., 2020)] (табл. 11).

Таблица 11. Взаимосвязь численности некоторых видов коловраток и ракообразных с параметрами фитопланктона по данным пространственных съемок летом 2017 г.

Table 11. The relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans with the parameters of the phytoplankton according to spatial surveys in the summer of 2017

Вид Species	Хл <i>a</i> , мкг/л Chl <i>a</i> , µg/L	<i>B</i> phyto, г/м ³ <i>B</i> phyto, g/m ³	<i>B</i> cyano г/м ³ <i>B</i> phyto, g/m
<i>Anuraeopsis fissa</i>	0.49	0.48	0.44
<i>Keratella</i>	0.34	0.49	0.45
<i>tecta+cochlearis</i>			
<i>Trichocerca</i>	0.60	0.57	0.53
<i>pusilla</i>			
<i>T. similis</i>	0.49	0.50	0.48
<i>Bosmina</i>	-0.61	-0.54	-0.57
<i>longirostris</i>			
<i>Eudiaptomus</i>	-0.24	-0.34	-0.42
<i>gracilis</i>			

Примечание. Жирным выделены значимые ($p < 0.05$) значения коэффициента корреляции Спирмена.

Note. Significant ($p < 0.05$) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

Многолетние изменения численности и биомассы зоопланктона. Первые количественные данные о зоопланктоне оз. Неро приведены в работе [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. Из нее следует, что летом 1962 г. биомасса ракообразных и коловра-

ток была очень высокой и достигала в июне в среднем 3 г/м³ (максимально – до 10 г/м³), в июле – 2 г/м³. В 1980-х годах в озере тоже наблюдалось большое количество зоопланктона, сопоставимое с таковым в предшествующий период. Так, в 1987–1989 гг. средняя за вегетационный период биомасса составляла 4.0±0.9 г/м³ [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. В 2000–2005 гг. количество зоопланктона заметно снизилось. Средняя за вегетационный период биомасса в северной части озера составила всего 0.6±0.2 г/м³ [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Ее уровень соответствовал олиготрофии по шкалам [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007); Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В 2007–2011 гг. средняя биомасса в этой части акватории уменьшилась до 0.15±0.04 г/м³. Однако в 2012–2015 гг. она стала увеличиваться и в среднем за период составила 1.2±0.3 г/м³, что связано с возрастанием обилия всех таксономических групп.

В 2000–2006 гг. в зарослях на глубинах 1.1–1.4 м отмечены сравнительно низкие значения биомассы зоопланктона (<3.5 г/м³) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Ранее в 1987–1989 гг. она была выше в среднем в 4 раза (достигала >8 г/м³) [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Вновь высокие показатели обилия (>9 г/м³) планктонных животных в зарослях зарегистрированы в 2017 г. В целом, летняя биомасса зоопланктона в 2012–2015 и 2017 гг. на участках озера без зарослей и среди макрофитов оказалась выше таковой в 2002–2011 гг., но существенно ниже по сравнению с данными 1960-х и 1980-х годов (табл. 12).

Таблица 12. Средние значения численности *N*, тыс. экз./м³ и биомассы *B*, г/м³ зоопланктона оз. Неро летом в разные периоды исследования

Table 12. The average values of the density and biomass of zooplankton in Lake Nero in the summer at different periods of the study

Год Year	Открытые участки озера Open areas of the lake		Участки с зарослями Areas with thickets of macrophytes	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
1962	–	–	–	2.5±0.5
1987–1989 *	879±511	4.56 ±1.50	740±237	5.66±2.27
2002–2006**	121±50	0.61±0.21	258±151	1.44±0.51
2007–2011	47±19	0.18±0.06	–	–
2012–2015	309±47	0.99±0.15	–	–
2017	413±155	1.36±0.47	2931±2332	9.58±6.47

Примечание. Здесь и в табл. 13: “*” – данные из [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], “**” – данные из [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Прочерк – данные отсутствуют.

Note. Here and in table 13: “*” – data from (Rivier, Stolbunova, 1991; Stolbunova, 2006), “**” – data from (Lazareva, Smirnova, 2008). Dash – no data available.

Выделены несколько периодов изменения уровня воды озера, которые сопровождались трансформацией планктонных сообществ и макрофитов [Babanazarova et al., 2018]. До 1970-х гг. в период сравнительно низкого (93.7 м БС¹) уровня биомасса зоопланктона была достаточно высокой (табл. 12), а состав доминантов скорее отвечал зоофитосу, чем зоопланктону, что было сопряжено с обширным распространением растительности [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. Период повышения уровня воды (до 94 м БС) в 1970–1980-х годах привел к сокращению площади зарослей и их плотности [Довбня, 1991 (Dovbnya, 1991)]. Значения биомассы зоопланктона оставались на уровне предшествующих лет, но в структуре сообщества произошли значительные изменения: фитфильная фауна в центральной части озера была вытеснена пелагической [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. В 1999–2017 гг. уровень воды поднялся до 94.3 м БС [Babanazarova et al., 2018]. В этот период количество зоопланктона заметно снизилось, отмечены большие межгодовые колебания численности и биомассы.

Многолетние изменения доминантного комплекса зоопланктона. До 1980-х сведения о структуре доминантного комплекса коловраток оз. Неро отсутствовали. В 1962 г. указано, что коловратки многочисленны в некоторых зарослях макрофитов, иногда в качестве доминирующего отмечен *Brachionus diversicornis* [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. В последующих работах показано, что доминантный комплекс коловраток наиболее сильно изменился в период с 1987 по 2005 гг. [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Перераспределение обилия между видами-доминантами определялось в основном снижением численности *A. priodonta*, *Brachionus angularis*, *Keratella quadrata* и увеличением обилия *Asplanchna girodi*, *A. henrietta*, *Trichocerca pusilla* и *T. similis*. В период 2007–2017 гг. состав доминантных коловраток был близок к таковому в 2000–2005 гг., как и ранее он сильно варьировал год от года. Вариации доминантного комплекса во многом обусловлены климатическими изменениями.

Доминантный комплекс ракообразных озера сильно изменился, вероятно, еще до начала 1980-х годов. В начале 60-х годов по всей акватории водоема, сильно заросшего макрофитами, были распространены крупные непланктонные

виды *Sida crystallina*, *Alona quadrangularis*, составлявшие >20% численности кладоцер [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. В 1980-х годах макрофиты занимали не >20% акватории. В планктоне доминировали мелкие эвритопные кладоцеры *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и Cyclopoida [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. В этот период по составу ракообразных сообщество толщи воды стало типичным для зоопланктона мелководных озер и прудов. В 2000–2005 в состав доминантов ракообразных входили 3–5 видов (постоянно – *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, в отдельные годы – *Thermocyclops crassus*, *Paracyclops fimbriatus*) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Практически те же виды были массовыми в 2007–2017 гг. То есть, на протяжении 30 лет (1987–2017 гг.) в оз. Неро состав доминантных ракообразных фактически оставался постоянным.

Индикаторные виды и оценка трофического статуса экосистемы по зоопланктону. Соотношение числа видов индикаторов эвтрофных и олиготрофных условий во все периоды исследования соответствует гипертрофным условиям (>5) [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)], за исключением 2017 г., когда соотношение было ниже благодаря увеличению числа обнаруженных видов индикаторов олиготрофных вод. Число видов индикаторов эвтрофных условий в списке видов зоопланктона в 2007–2017 гг. ниже по сравнению с периодами 1987–1989 и 2002–2006 гг. (табл. 12), поскольку не были обнаружены коловратки *Trichocerca cylindrica*, *T. elongata*, *Pompholyx sulcata* и ветвистоусый рачок *Daphnia cucullata*. Наименьшее число индикаторов эвтрофных условий зарегистрировано в период 2007–2011 гг. – в пробах не были отмечены *Anuraeopsis fissa*, *Trichocerca porcellus*, *T. capucina*, *T. rattus*. Число видов индикаторов эвтрофных условий в доминантном комплексе было наименьшим в 2012–2015 гг., что обусловлено выпадением из числа доминантов *T. similis*, *T. pusilla*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra luminosa* и *Cyclops kolensis* и значительным возрастанием обилия *Brachionus diversicornis*, тогда как в остальные годы исследования их число было близким (9–12) (табл. 13). Представители р. *Trichocerca* имеют иной тип питания (всасывание) по сравнению с р. *Brachionus* [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970)], для которых характерна вертификация, и, вероятно, смена доминантных видов обусловлена изменением структуры пищевых ресурсов (фитопланктон, бактериальный детрит).

¹ Балтийская система высот.

Таблица 13. Оценка динамики трофического статуса экосистемы озера за 1987–2017 гг.**Table 13.** Assessment of the dynamics of the trophic status of the lake ecosystem in 1987–2017

Показатель Indicator	1987–1989 *	2000–2006**	2007–2011	2012–2015	2017
$S_{ИЭВ}/S_{ИО}$	22/4	22/4	16/2	19/3	20/5
$S_{ИЭВ}/S_{ИО}$					
$S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$	10/1	12/1	11/1	5/1	9/1
$S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$					
E	4.8	3.9	9.0	8.3	4.7
Трофический статус Trophic state	гипертрофный hypertrophic	высокоэвтрофный eutrophic	гипертрофный hypertrophic	гипертрофный hypertrophic	гипертрофный hypertrophic

Примечание. $S_{ИЭВ}/S_{ИО}$ – число видов-индикаторов эвтрофии/олиготрофии в списке зоопланктона, $S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$ – то же в доминантном комплексе.

Note. $S_{ИЭВ}/S_{ИО}$ – the number of species-indicators of eutrophy / oligotrophy in the zooplankton list, $S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$ – the same in the dominant complex.

Все виды р. *Brachionus* относятся к индикаторам эвтрофных условий [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В оз. Неро наиболее многочисленный представитель этого рода *Brachionus diversicornis* (табл. 5 и [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]). Вид в 2012–2015 гг. имел высокую встречаемость (44%) значений численности >60 тыс. экз./м³, по сравнению с 2000–2005 гг. [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)] и 2007–2011 гг. (0%). В 1988 г. отмечали массовое размножение этого вида, что связывали с жарким летом [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Аномально теплые летние пе-

риоды, начиная с 2010 г. способствовали массовому развитию теплолюбивого *B. diversicornis*. Обилие вида в 2007–2017 гг. положительно коррелировало с концентрацией хлорофилла *a*, биомассой цианобактерий и температурой воды, отрицательно – с прозрачностью воды (табл. 14). В 2017 г. зарегистрирована вспышка численности коловратки – индикатора мезо-эвтрофных вод *Anuraeopsis fissa* (<45 тыс. экз./м³ в центре водоема). Появление в составе зоопланктона или резкое увеличение численности видов-индикаторов свидетельствует об усилении процессов эвтрофирования [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Таблица 14. Взаимосвязь численности и относительного обилия некоторых видов коловраток и ракообразных с параметрами фитопланктона в открытой части озера в период 2007–2015 гг.**Table 14.** Relationship between the abundance, relative abundance of some species of rotifers and crustaceans with the parameters of the environment and phytoplankton in the open part of the lake in the period 2007–2015

Вид Species	Хл <i>a</i> , мкг/л Chl <i>a</i> , µg/L	<i>B</i> phyto, г/м ³ <i>B</i> phyto, g/m ³	<i>B</i> cyano г/м ³ <i>B</i> cyano, g/m ³	<i>T</i> , °C	O ₂ , мкг/л O ₂ , µg/L	Прозрачность, см Secchi depth, cm
<i>Brachionus diversicornis</i>	0.15	0.07	0.61	0.30	0.45	-0.76
% <i>B. diversicornis</i>	0.32	0.19	0.47	0.34	0.24	-0.63
<i>Conochilus unicornis</i>	-0.52	-0.53	-0.24	-0.21	0.32	0.03
% <i>C. unicornis</i>	-0.54	-0.55	-0.34	-0.26	0.25	0.10
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.10	0.11	0.39	0.49	0.37	-0.71
% <i>M. leuckarti</i>	0.37	0.27	0.29	0.57	-0.25	-0.02
<i>Chydorus sphaericus</i>	-0.02	0.03	0.54	0.14	0.42	-0.67
% <i>Ch. sphaericus</i>	-0.16	-0.12	0.06	-0.26	0.10	-0.24
<i>Bosmina longirostris</i>	-0.18	-0.14	0.25	-0.31	0.44	-0.29
% <i>B. longirostris</i>	-0.22	-0.19	0.03	-0.38	0.37	-0.11

Примечание. Жирным выделены значимые ($p < 0.05$) значения коэффициента корреляции Спирмена.

Note. Significant ($p < 0.05$) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

Bosmina longirostris включена в тепловодный комплекс умеренных широт [Пидгайко, 1984 (Pidgaiko, 1984)] и относится к индикаторам мезо- и эвтрофных вод [Мяэметс, 1980 (Mäeemets, 1980)]. Плотность рачка в 2007–2015 гг. северной части озера была невысока (до 166 тыс. экз./м³), тогда как в южной части озера могла достигать 313 тыс. экз./м³. В июне

2017 г. концентрация рачков в открытой части озера доходила до 229 тыс. экз./м³ и до 2360 тыс. экз./м³ в зарослях макрофитов. Это сопоставимо с данными, полученными в 2004 г. и 1987–1989 гг. Численность рачка в открытой части озера негативно связана с температурой воды.

Обилие рачка *Chydorus sphaericus*, индикатора мезо- и эвтрофных вод [Мяэметс, 1980 (Myaemets, 1980)], в июне – июле 2017 г. было значительно выше (до 112 тыс. экз./м³) по сравнению с наблюдаемой в летний период прошлых лет (в 1987–1989 гг. – до 89 тыс. экз./м³, в 2000–2005 гг. – до 50 тыс. экз./м³, 2007–2015 гг. – до 56 тыс. экз./м³). Следует отметить, что в 2007–2011 гг. отмечена большая встречаемость низких значений численности как *Bosmina longirostris*, так и *Chydorus sphaericus* (0.1–10 тыс. экз./м³) – 90% и 93% соответственно, тогда как в 2012–2015 гг. – высоких (10.1–50 тыс. экз./м³) 43% и 60% соответственно. Концентрация *Chydorus sphaericus* в открытой части озера положительно связана с биомассой цианобактерий и отрицательно с прозрачностью воды. Рачок часто обитает на живых и отмирающих водорослях, питается детритом, но водоросли также входят в его рацион [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)].

В 2007–2011 гг. численность рачка *Mesocyclops leuckarti* (ad. +juv.) в открытой северной части озера была невелика (<41 тыс. экз./м³), обычно встречались (53% проб с присутствием вида) значения от 10–50 тыс. экз./м³. В 2012–2015 гг. его обилие достигало 143 тыс. экз./м³, часто встречались высокие концентрации (50–100 тыс. экз./м³ – 39% и >100 тыс. экз./м³ – 26% проб). Это значительно выше его встречаемости в 1987–1989 гг. и 2000–2005 гг. В 2007–2015 гг. наблюдалась максимальная численность взрослых особей *M. leuckarti* во второй половине лета (конец июля – август), тогда как в предыдущие годы – в конце июня – июле [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. В открытой части озера обилие *M. leuckarti* положительно связано с температурой воды и концентрацией хлорофилла *a*, обратная зависимость отмечена с прозрачностью воды (табл. 13).

За многолетний период исследований (1987–2017 гг.) в озере выявлено пять индикаторов

олиготрофных условий – *Conochilus unicornis*, *Daphnia longispina*, *Synchaeta kitina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Asplanchna herricki*. Наименьшее число индикаторов характерно для 2007–2011 гг. (*Conochilus unicornis* и *Diaphanosoma brachyurum*). В 2012–2017 г. впервые зарегистрирована коловратка *Asplanchna herricki* – индикатор олиго-мезотрофных вод [Мяэметс, 1980 (Myaemets, 1980)]. Численность другого индикатора олиготрофии *Conochilus unicornis* возросла в 10 раз относительно 2000–2005 гг. и достигала 268 тыс. экз./м³ (в июне 2009 г.) и 360 тыс. экз./м³ (в июне 2017 г.), что сопоставимо с данными 1987–1989 гг. (до 530 тыс. экз./м³ в центре водоема). Для этого вида за период 2007–2017 гг. выявлена отрицательная взаимосвязь его плотности и вклада в численность коловраток с биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a* (табл. 13) в открытой части озера.

Начиная с 1987 г., для зоопланктона озера характерна низкая средняя индивидуальная масса особей (5.9±0.9 мкг) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)], ее значения близки к таковым для эвтрофных и гипертрофных озер [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В 2007–2017 гг. она составила 5.4±0.8 мкг, что свидетельствовало о преобладании мелкоразмерных видов и высоком трофическом статусе водоема. Соотношение биомассы зоопланктона и фитопланктона в период с 2007 по 2011 г. составило <0.01, в 2012–2017 гг. – 0.1±0.03, что также соответствует значениям характерным для эвтрофных и гипертрофных водоемов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Трофический фаунистический индекс *E* в 2007–2017 гг. составил 4.9, по периодам он изменялся от 4.7 до 9. Приведенные данные указывают на то, что в настоящее время по показателям зоопланктона экосистему озера можно отнести к гипертрофным водоемам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как и ранее оз. Неро характеризуется высоким видовым богатством зоопланктона (>100 видов в общем списке и до 22–27 в пробе). Сообщество составляют преимущественно мелкие коловратки и ракообразные. Состав доминантов и структура сообщества изменились на рубеже 1960–1980-х годов, когда фитфильная фауна на значительной части акватории была вытеснена пелагической. С конца 1980-х годов зоопланктон испытывает большие межгодовые флуктуации состава, структуры и обилия. Количество зоопланктона так-

же сильно различается по годам. С 2007 по 2011 гг. отмечено низкое количество зоопланктона, при относительно высокой доле веслоногих ракообразных. В 2007–2017 гг. состав доминантов остался близким к таковому в предыдущие годы, в сообществе доминировали мелкие ракообразные (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*) и коловратки родов *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella*, *Trichocerca* и *Anuraeopsis*. Вариации структуры сообщества год от года происходят в рам-

ках гипертрофных условий (доминантные виды представлены главным образом индикаторами эвтрофных вод) и обусловлены динамикой климатических характеристик, связанных с интенсивностью прогрева водной массы в весенний и ранне-летний периоды. Также они, вероятно, связаны с перестройками на нижнем трофическом уровне, и требуют более подробного изучения. В аномально теплые летние периоды складываются сообщества с доминированием коловраток при массовом развитии теплолюбивого *Brachionus diversicornis*. Ход сезонного развития зоопланктона, как и ранее, сильно варьирует год от года. Выделены две сезонные группы видов: первая – весенние, ранне-летние, осенние виды и вторая – летние виды. Наибольшее количество зоо-

планктона наблюдается в зарослях макрофитов (>5 млн. экз./м³ и 10 г/м³), это в 8–9 раз выше, чем в открытой литорали и пелагиали. Сравнительно мало зоопланктона (в среднем <1 г/м³) в открытой литорали вблизи западного берега у г. Ростова, что может быть связано с локальным загрязнением. Центр озера и прилегающая к нему открытая литораль по составу и обилию доминирующих видов отличаются от занятых макрофитами южных заливов. Трофический статус экосистемы озера по зоопланктону с 1980-х годов характеризуется как гипертрофный. Общее состояние сообщества (обилие, состав и структура) в многолетнем аспекте (с 1980-х годов до 2017 г.) можно характеризовать как стабильное с обычными для мелководного озера межгодовыми флуктуациями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН: Малину М.И., Цветкову А.И. за помощь в сборе материала. Отбор, обработка и анализ проб зоопланктона в 2017 г. выполнен в рамках государственного контракта “Комплекс мероприятий по анализу состояния озера Неро и необходимости проведения работ по его комплексной экологической реабилитации” и государственного задания ФАНО России (№ г/р ААААА181180126901067-7), Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-04-04030а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 186 с.
- Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Семенова А.С., Жданова С.М., Плигин Д.Н., Коровкина К.П. Структура фито- и зоопланктона высокоэвтрофного оз. Неро как фактор вселения пантропической токсичной цианобактерии *Cylindrospermopsis raciborskii* // Морские биологические исследования достижения и перспективы. Сб. мат. Всерос. научно-практ. конф. с междунар. уч., приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. Севастополь. 2016. С. 237–240.
- Балушкина Е.В. Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела у планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–79.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский дом печати”, 2003. 192 с.
- Довбня И.В. Высшая водная растительность оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск. 1991. С. 62–73.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ярославской области в 2014 году. Ярославль, 2015. 358 с. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> дата обращения 11.02.2021
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ярославской области в 2015–2016 гг. Ярославль, 2017. 250 с. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> дата обращения 11.02.2021
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. Москва, Росгидромет, 2016. 68 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 год. Москва, Росгидромет, 2012. 68 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. Москва, 2018. 69 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2007. 395 с.
- Козловская Л.С. История оз. Неро по данным изучения животных остатков // Тр. Лаб. сапропелевых отложений. 1956. Вып. 6. С. 173–180.
- Кордэ Н.В. История микрофлоры и микрофауны оз. Неро // Тр. Лаб. сапропелевых отложений. 1956. Вып. 6. С. 181–200.
- Корнева Л.Г., Митропольская И.В., Сиделев С.И., Соловьева В.В., Сахарова Е.Г., Макарова О.С. Фитопланктон озера Неро в летний период 2017 г. // Тр. Инст. биол. внутр. вод. 2020. Вып. 91(94). С. 61–74. DOI: 10.47021/0320-3557-2020-61-73
- Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73–87.

- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 181 с.
- Лазарева В.И. Потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги // Экологический мониторинг. Часть 3. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2014. С. 181–207
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток гипертрофного озера Неро (Ярославская область) // Биология внутренних вод. 2007. №1. С. 61–72.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М. Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века Москва: Наука, 2008. С. 175–211.
- Ляшенко О.А., Бабаназарова О.В. Фитопланктон // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. Москва: Наука, 2008. С. 71–89.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1984. 34 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Тип. Россельхозакадемии, 1998. 318 с.
- Монаков А. В., Экзерцев В. А. Сообщества прибрежных и водных растений оз. Неро и их фауна // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Яросл. гос. пед. ин-т; Яросл. геогр. о-во, 1970. С. 304–318.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 1. Зоопланктон. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 206 с.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Неро // Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 1991. С. 74–108.
- Сигарева Л.Е. Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 75–85.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Метелева Н. Ю. Содержание пигментов в фитопланктоне, эпифитоне и донных отложениях озера Неро // Тр. Инст. биол. внутр. вод. 2020. Вып. 91(94). С. 49–60. DOI: 10.47021/0320-3557-2020-49-60
- Сиделев С.И., Семенова А.А., Бабаназарова О.В., Жданова С.М. Зоопланктон и токсигенные цианобактерии: согласуются ли полевые данные с защитной гипотезой? // Международная научная школа-конференция “Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение”. Апатиты 5-9 сентября 2016 г. Тезисы докладов. Апатиты. 2016. С. 117–119.
- Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. Москва, Наука, 2008. 406 с.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. Москва: Наука, 2006. 152 с.
- Экологические проблемы верхней Волги. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2001. 427 с.
- Adamczuk M., Pawlik-Skowrońska B., Solis M. 2020. Do anthropogenic hydrological alterations in shallow lakes affect the dynamics of plankton? // Ecological Indicators. Vol. 114. 106312. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.106312.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Ocean. 2009. Vol. 54. № 6 (2). P. 2283–2297. DOI: 10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Fastner J. 2015. Northern Expansion of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) Observed in Shallow Highly Eutrophic Lake Nero (Russia) // International Journal on Algae. 2015. 17(2). P. 131–141. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v17.i2.20
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Zhdanova S.M. et al. 2018. Water Level in a Shallow Highly Eutrophic Lake: Development Factor by Macrophyte or Phytoplankton Type: Case Study of Lake Nero, Yaroslavl Oblast // Water Resour. Vol. 45. P. 897–907. DOI: 10.1134/S0097807818060027
- de Senerpont Domis L.N., Elser J.J., Gsell A.S., Huszar V.L.M., Ibelings B.W., Jeppesen E. et al. 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time // Freshwater Biology. Vol. 58. P. 463–482. DOI: 10.1111/fwb.12053
- DeMott W.R., Gulati R.D., Van Donk E. 2001 *Daphnia* food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria // Limnol Oceanogr. Vol. 46. P. 2054–2060. DOI: 10.4319/lo.2001.46.8.2054
- Gyllström M., Hansson L.-A., Jeppesen E., Garcia-Criado F., Gross E., Irvine K., Kairesalo T., Kornijow R., Miracle M.R., Nykänen M., Nöges T., Romo S., Stephen D., Donk E. van, Moss B. 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes // Limnology and Oceanography. Vol. 50. № 6. P. 2008–2021. DOI: 10.4319/lo.2005.50.6.2008
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J., Scasso F., Kruk C., Goyenola G., Garcia J., Amsinck S.L., Paggi J.C., Jose de Paggi, S., Jeppesen E. 2011. High predation is the key factor for dominance of small-bodied zooplankton in warm lakes—evidence from lakes, fish enclosures and surface sediment // Hydrobiologia. Vol. 667. P. 133–147. DOI: 10.1007/s10750-011-0645-0
- Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L., Papastergiadou E., Stefanidis K., Nöges T., Nöges P., Attayde J.L., Zohary T., Coppens J., Bucak T., Menezes R.F., Freitas F.R.S., Kernan M., Søndergaard M., Beklioglu M. 2015. Ecological

- impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and salinity // *Hydrobiologia*. Vol. 750. P. 201–227. DOI: 10.1007/s10750-014-2169-x
- Jeppesen E., Moss B., Bennion H., Carvalho L., DeMeester L., Feuchtmayr H., Friberg N., Gessner M.O., Hefting M., Lauridsen T.L., Liboriussen L., Malmquist H.J., May L., Meerhoff M., Olafsson J.S., Soons M. B., Verhoeven J.T.A. Interaction of Climate Change and Eutrophication // *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems* (Eds. Kernan M., Battarbee R. and Moss B.). Blackwell Publishing Ltd. 2010. P. 119–151. DOI: 10.1002/9781444327397.ch6
- Jeppesen E., Nøges P., Davidson T.A., Haberman J., Nøges T., Blank K. et al. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD) // *Hydrobiologia*. Vol. 676. P. 279–297.
- Jiang X., Xie J., Xu Y., Zhong W., Zhu X., Zhu Ch. 2017. Increasing dominance of small zooplankton with toxic cyanobacteria // *Freshwater Biology*. Vol. 62. № 2. P. 429–443. DOI: 10.1111/fwb.12877
- Kosten S., Huszar V.L.M., Becares E., Costa L.S., van Donk E., Hansson L.A. et al. 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes // *Global Change Biology*. Vol. 18. № 1. P. 118–126. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. 2014. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* Vol. 41. № 10. P. 869–878. DOI: 10.1134/S1062359014100070
- Leira M., Cantonati M. 2008. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography // *Hydrobiologia*. Vol. 613. P. 171–184. DOI: 10.1007/s10750-008-9465-2
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., González-Bergonzoni I., Pacheco J.P., Lacerot G., Arim M., Beklioglu M., Brucet S., Goyenola G., Iglesias C., Mazzeo N., Kosten S., Jeppesen E. 2012. Environmental Warming in Shallow Lakes: A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches // *Advances in Ecological Research*. Vol. 46. P. 259–349. DOI: 10.1016/B978-0-12-396992-7.00004-6.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1977. № 8. P. 71–76.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M-L., Moss B., Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 8. № 8. P. 275–279.
- Scheffer M., van Nes E.H. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // *Hydrobiologia*. Vol. 584. P. 455–466. DOI: 10.1007/s10750-007-0616-7
- Špoljar M., Dražina T., Lajtner J., Kovačević G., Pestić A., Matijašec D. & Tomljanović T. 2018. Impact of water level fluctuation in the shaping of zooplankton assemblage in a shallow lake // *Croatian Journal of Fisheries*. Vol. 76. № 1. P. 27–34. DOI: 10.2478/cjf-2018-0003.
- Vadadi-Fülöp C., Sipkay C., Mészáros G. et al. 2012. Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? // *Aquat. Ecol.* Vol. 46. P. 501–519. DOI: 10.1007/s10452-012-9418-8
- Wagner C., Adrian R. 2011. Consequences of changes in thermal regime for plankton diversity and trait composition in a polymictic lake: a matter of temporal scale // *Freshwater Biology*. Vol. 56. P. 1949–1961. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2011.02623.x
- Zhdanova S.M. 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia) // *Inland Water Biol.* Vol. 11. P. 145–152. DOI: 10.1134/S1995082918020207

REFERENCES

- Adamczuk M., Pawlik-Skowrońska B., Solis M. Do anthropogenic hydrological alterations in shallow lakes affect the dynamics of plankton? *Ecological Indicators*, 2020, vol. 114, 106312. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106312.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change. *Limnol. Ocean.*, 2009, vol. 54, no. 6 (2), pp. 2283–2297. doi: 10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283
- Andronikova I.N. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem* [Structural and Functional Organization of Zooplankton in Lacustrine Ecosystems]. St. Petersburg, Nauka, 1996. 186 p. (In Russian)
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Fastner J. Northern Expansion of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) Observed in Shallow Highly Eutrophic Lake Nero (Russia). *International Journal on Algae*, 2015, vol. 17(2), pp. 131–141. doi: 10.1615/InterJAlgae.v17.i2.20
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Semenova A.S., Zhdanova S.M., Pligin D.N., Korovkina K.P. *Struktura fito- i zooplanktona vysokoevtrófnogo oz. Nero kak faktor vseleniya pantropicheskoy toksichnoy tsianobakterii Cylindrospermopsis raciborskii* [The phyto- and zooplankton structures of high trophic lake Nero as the factor for invasion of pantropic cyanobacteria *Cylindrospermopsis raciborskii*]. *Morskiye biologicheskiye issledovaniya: dostizheniya i perspektivy: v 3-kh t.: sbornik materialov Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem, priurochennoy k 145-letiyu Sevastopol'skoy biologicheskoy stantsii* [Marine biological research: achievements and perspectives: in 3 vol.: Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station]. Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 237–240. (In Russian)

- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Zhdanova S.M., Litvinov A.S., Ovseenko A.S., Korovkina K.P. Water level in a shallow highly eutrophic lake: development factor by macrophyte or phytoplankton type: case study of lake Nero, Yaroslavl oblast. *Water Resources*, 2018, vol. 45, no 6, pp. 897–907. doi: 10.1134/S0097807818060027
- Balushkina E.V., Vinberg G.G. *Zavisimost' mezdu dlinoi i massoi tela planktonnykh rakoobraznykh* [The relationship between the length and body weight of planktonic crustaceans]. *Eksperimental'nyye i polevyye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer* [Experimental and field studies of the biological foundations of lake productivity]. Leningrad, ZIN AN SSSR, 1979, pp. 58–79. (In Russian)
- Bikbulatov E.S., Bikbulatova E.M., Litvinov A.S., Poddubnyj S.A. *Gidrologiya i gidrokhimiya ozera Nero* [Hydrology and hydrochemistry of lake Nero]. Rybinsk, Izd-vo OAO "Rybinskiy dom pečati", 2003, 192 p. (In Russian)
- de Senerpont Domis L.N., Elser J.J., Gsell A.S., Huszar V.L.M., Ibelings B.W., Jeppesen E. et al. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*, 2013, vol. 58, pp. 463–482. doi: 10.1111/fwb.12053
- DeMott W.R., Gulati R.D., Van Donk E. Daphnia food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. *Limnol. Oceanogr.*, 2001, vol. 46, pp. 2054–2060. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.2054
- Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Yaroslavskoy oblasti v 2014 godu* [A report on the state and protection of the environment of the Yaroslavl region in 2014]. Yaroslavl', 2015, 358 p. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> data obrashcheniya 11.02.2021 (In Russian)
- Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Yaroslavskoy oblasti v 2015–2016 gg* [A report on the state and protection of the environment of the Yaroslavl region in 2015–2016]. Yaroslavl', 2017, 250 p. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> data obrashcheniya 11.02.2021
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2011 god* [A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2011]. Moscow, Rosgidromet, 2012. 68 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god* [A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2015]. Moscow, Rosgidromet, 2016. 68 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2017 god* [A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2017]. Moscow, Rosgidromet, 2018. 69 p. (In Russian)
- Dovbnya I.V. *Vysshaya vodnaya rastitel'nost' oz. Nero* [Higher aquatic vegetation of the Lake Nero]. *Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy oz. Nero* [The current state of the ecosystem of the Lake Nero]. Rybinsk, Izd-vo IBVV RAN, 1991, pp. 62–73 (In Russian)
- Ekologicheskiye problemy verkhney Volgi* [Ecological Problems of the Upper Volga]. Yaroslavl, Yaroslav. Gos. Tekhn. Univ., 2001, 427 p. (In Russian)
- Gyllström M., Hansson L.-A., Jeppesen E., Garcia-Criado F., Gross E., Irvine K., Kairesalo T., Kornijow R., Miracle M.R., Nykänen M., Nöges T., Romo S., Stephen D., Donk E. van, Moss B. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 2005, vol. 50, no. 6, pp. 2008–2021. doi: 10.4319/lo.2005.50.6.2008
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J., Scasso F., Kruk C., Goyenola G., Garcí'a J., Amsinck S.L., Paggi J.C., Jose de Paggi, S., Jeppesen E. High predation is the key factor for dominance of small-bodied zooplankton in warm lakes—evidence from lakes, fish enclosures and surface sediment. *Hydrobiologia*, 2011, vol. 667, pp. 133–147. doi: 10.1007/s10750-011-0645-0
- Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L., Papastergiadou E., Stefanidis K., Nöges T., Nöges P., Attayde J.L., Zohary T., Coppens J., Bucak T., Menezes R.F., Freitas F.R.S., Kernan M., Søndergaard M., Beklioglu M. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and salinity. *Hydrobiologia*, 2015, vol. 750, pp. 201–227. doi: 10.1007/s10750-014-2169-x
- Jeppesen E., Moss B., Bennion H., Carvalho L., DeMeester L., Feuchtmayr H., Friberg N., Gessner M.O., Hefting M., Lauridsen T.L., Liboriussen L., Malmquist H.J., May L., Meerhoff M., Olafsson J.S., Soons M. B., Verhoeven J.T.A. Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems. *Interaction of Climate Change and Eutrophication*, Blackwell Publishing Ltd, 2010, pp. 119–151. doi: 10.1002/9781444327397.ch6
- Jeppesen E., Nöges P., Davidson T.A., Haberman J., Nöges T., Blank K. et al. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 2011, vol. 676, pp. 279–297. doi: 10.1007/s10750-011-0831-0
- Jiang X., Xie J., Xu Y., Zhong W., Zhu X., Zhu Ch. Increasing dominance of small zooplankton with toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology*, 2017, vol. 62, no. 2, pp. 429–443. doi: 10.1111/fwb.12877
- Kitaev S.P. *Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov* [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk, Karel. nauch. tsentr Ross. Akad. Nauk, 2007, 395 p. (In Russian)
- Korde N.V. *Istoriya mikroflory i mikrofauny oz. Nero* [The history of microflora and microfauna of Lake Nero]. *Trudy Laboratorii sapropelevykh otlozheniy* [Proceedings of the Laboratory of Sapropel Deposits], 1956, no. 6, pp. 181–200. (In Russian)
- Korneva L.G., Mitropolskaya I.V., Sidelev S.I., Solovyeva V.V., Sakharova E.G., Makarova O.S. *Fitoplankton ozera Nero v letniy period 2017 g* [Phytoplankton and water quality of Lake Nero in summer 2017]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 2020, vol. 91 (94), pp. 61–74. doi: 10.47021/0320-3557-2020-61-73 (In Russian)

- Kosten S., Huszar V.L.M., Becares E., Costa L.S., van Donk E., Hansson L.A. et al. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*, 2012, vol. 18, no. 1, pp. 118–126. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x
- Kozlovskaya L.S. *Istoriya oz. Nero po dannym izucheniya zivotnykh ostatkov* [History of the lake Nero according to the study of animal remains]. *Trudy Laboratorii sapropelevykh otlozheniy* [Proceedings of the Laboratory of Sapropel Deposits], 1956, no. 6, pp. 173–180. (In Russian)
- Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR* [Rotifer Fauna of the USSR (Rotatoria)]. Leningrad, Nauka, 1970. 744 p. (In Russian)
- Kuz'min G.V. *Fitoplankton. Vidovoy sostav i obilye* [Phytoplankton. Species composition and abundance]. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov* [Methods for studying biogeocenoses of inland water bodies]. M., Nauka, 1975, pp. 73–87. (In Russian)
- Lazareva V.I. Potepleniye klimata i yego vliyaniye na zooplankton vodokhranilishch Volgi [Climate warming and its influence on zooplankton in the Volga reservoirs] // *Ekologicheskii monitoring. Chast' 3. Sovremennyye problemy monitoringa presnovodnykh ekosistem* [Ecological monitoring. Part 3. Modern problems of monitoring freshwater ecosystems]. Nizhny Novgorod, Izd-vo Nizhegorodskogo gosuniversiteta, 2014, pp. 181–207. (In Russian)
- Lazareva V.I. *Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha* [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir]. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. 181 p. (In Russian)
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.*, 2014, vol. 41, no. 10, pp. 869–878. doi: 10.1134/S1062359014100070
- Lazareva V.I., Smirnova S.M., Phrolova A.N. *Dominantnyye komplekсы rakoobraznykh i kolovratok gipertrofnogo oze- ra Nero (Yaroslavskaya oblast')* [Dominant Complexes of Crustaceans and Rotifers in Hypertrophic Lake Nero (Yaroslavl Region, Russia)]. *Biol. Vnutr. Vod.* 2007, no. 1, pp. 61–72. (In Russian)
- Lazareva V.I., Smirnova, S.M. *Rakoobraznye i kolovratki* [Crustaceans and Rotifers]. *Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The State of Lake Nero Ecosystem in the Early XXI Century]. Moscow, Nauka, 2008, pp. 175–211. (In Russian)
- Leira M., Cantonati M. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography. *Hydrobiologia*, 2008, vol. 613, pp. 171–184. doi: 10.1007/s10750-008-9465-2
- Lyashenko O.A., Babanazarova O.V. *Fitoplankton* [Phytoplankton]. *Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of the Lake Nero in the beginning of XXI century]. Moscow, Nauka, 2008. pp. 71–89. (In Russian)
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., González-Bergonzoni I., Pacheco J.P., Lacerot G., Arim M., Beklioğlu M., Brucet S., Goyenola G., Iglesias C., Mazzeo N., Kosten S., Jeppesen E. Environmental Warming in Shallow Lakes: A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches. *Advances in Ecological Research*, 2012, vol. 46, pp. 259–349. doi: 10.1016/B978-0-12-396992-7.00004-6.
- Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya.* [Methodological Recommendations for the Collection and Processing of Data in Hydrobiological Studies in Freshwater Bodies. Zooplankton and Its Production]. Leningrad, Gos. Nauch.-Issled. Inst. Ozer. Rech. Ryb. Khoz., Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1984. 34 p. (In Russian)
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of Invertebrates]. Moscow, Tip. Rosselkhozacademii. 1998, 318 p. (In Russian)
- Monakov A.V., Ekhzertsev V.A. *Soobshchestva pribrezhnykh i vodnykh rasteniy oz. Nero i ikh fauna* [Communities of inshore and aquatic plants in the Lake Nero and their fauna]. *Ozera Yaroslavskoy oblasti i perspektivy ikh khozaystvennogo ispol'zovaniya* [Lakes of Yaroslavl oblast and prospects of their economic use]. Yaroslavl', Yarosl. gos. ped. in-t, Yarosl. geogr. o-vo, 1970, pp. 304–318. (In Russian)
- Myamets A.Kh. *Izmeneniya zooplanktona* [Changes in zooplankton]. *Antropogennoye vozdeystviye na малыye озера* [Anthropogenic Impact on Small Lakes]. Leningrad, Nauka, 1980. pp. 54–64. (In Russian)
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Yevropeyskoy Rossii* [Guide to identifying zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia]. vol. 1. Zooplankton. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. 495 p. (In Russian)
- Pidgaiko M.L. *Zooplankton vodoyemov yevropeyskoy chasti SSSR* [Zooplankton of Water Bodies in the European USSR]. Moscow, Nauka, 1984. 206 p. (In Russian)
- Rivier I.K., Stolbunova V.N. *Zooplankton озера Nero* [Zooplankton of the Lake Nero]. *Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy oz. Nero* [The current state of the ecosystem of the Lake Nero]. Rybinsk, Izd-vo IBVV RAN, 1991, pp. 74–108. (In Russian)
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 1977, no. 8. pp. 71–76.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M-L., Moss B., Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*. 1993, vol. 8, no. 8, pp. 275–279.
- Scheffer M., van Nes E.H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 584, pp. 455–466. doi: 10.1007/s10750-007-0616-7

- Sidelev S.I., Semonova A.A., Babanazarova O.V., Zhdanova S.M. *Zooplankton i toksigennyye tsianobakterii: soglasuyutsya li polevyye dannyye s zashchitnoy gipotezoy?* [Zooplankton and toxigenic cyanobacteria: do field data agree with the protective hypothesis?]. *Mezhdunarodnaya nauchnaya shkola-konferentsiya "Tsianoprokarioty (tsianobakterii): sistematika, ekologiya, rasprostraneniye"*. Apatity 5-9 sentyabrya 2016 g. Tezisy dokladov [International Conference and the Field Course "Cyanoprokaryota (Cyanobacteria): Systematics, Ecology, Distribution". Apatity, Murmansk Province 5-9th September 2016: Abstracts]. Apatity, 2016, pp. 117–119. (In Russian)
- Sigareva L.E. *Spektrofotometricheskii metod opredeleniya pigmentov fitoplanktona v smeshannom ekstrakte* [Spectrophotometric method for the determination of phytoplankton pigments in a mixed extract]. *Metodicheskiye voprosy izucheniya pervichnoy produktsii planktona vnutrennikh vodoyomov* [Methodological issues of studying the primary production of plankton in inland water bodies]. SPb, Gidrome-teoizdat, 1993, pp. 75–85. (In Russian)
- Sigareva L.E., Timofeeva N.A., Meteleva N.Yu. *Soderzhaniye pigmentov v fitoplanktone, epifitone i donnykh otlozheniyakh ozera Nero* [Pigment content in phytoplankton, epiphyton and bottom sediments of Lake Nero]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2020, vol. 91(94), pp. 49–60. doi: 10.47021/0320-3557-2020-49-60 (In Russian)
- Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [State of the lake Nero ecosystem at the beginning of the XXI century]. Moscow, Nauka, 2008. 406 p. (In Russian)
- Špoljar M., Dražina T., Lajtner J., Kovačević G., Pestić A., Matijašec D., Tomljanović T. Impact of water level fluctuation in the shaping of zooplankton assemblage in a shallow lake. *Croatian Journal of Fisheries*, 2018, vol. 76. no. 1. pp. 27–34. doi: 10.2478/cjf-2018-0003.
- Stolbunova V.N. *Zooplankton ozera Pleshcheyevo* [The Lake Pleshcheyevo zooplankton]. Moscow, Nauka, 2006. 152 p. (In Russian)
- Vadadi-Fülöp C., Sipkay C., Mészáros G. et al. Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? *Aquat. Ecol.*, 2012, vol. 46, pp. 501–519. doi: 10.1007/s10452-012-9418-8
- Wagner C., Adrian R. Consequences of changes in thermal regime for plankton diversity and trait composition in a polymictic lake: a matter of temporal scale. *Freshwater Biology*, 2011, vol. 56, pp. 1949–1961. doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02623.x
- Zhdanova S.M. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia). *Inland Water Biol.*, 2018, vol. 11. pp. 145–152. doi: 10.1134/S1995082918020207

FEATURES OF THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE ZOOPLANKTON IN LAKE NERO (YAROSLAVL REGION) DURING CLIMATE WARMING

S. M. Zhdanova¹, V. I. Lazareva¹, R. Z. Sabitova¹, S. I. Sidelev²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia e-mail: zhdanova@ibiw.ru

² Yaroslavl State University, Matrosova, 9, Yaroslavl, 150057, Russia

Data on the abundance, biomass, and composition of the dominant complex of zooplankton in the shallow hypertrophic lake Nero (Yaroslavl region) from 2007 to 2017 are present. The spatiotemporal distribution of zooplankton is analyzed. The high zooplankton species richness is characteristic of Lake Nero (>100 species in the general list and up to 22–27 species in the sample). 2007 to 2011, a low amount of zooplankton was noted (<37.9 thous. ind./m³ and 0.15 g/m³), with a relatively high proportion of copepods (up to 83%). Since 2012, the abundance of planktonic animals has increased (313 thous. ind./m³ and 1.20 g/m³). In 2007–2017 the composition of dominants remained close to that in previous years; small crustaceans (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*), rotifers (genera *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella*, *Trichocerca* and *Anuraeopsis*) dominated the zooplankton community. Rotifer-dominated communities (with a high abundance of thermophilic *Brachionus diversicornis*) formed during abnormally warm summers. Two species groups are determined: the first dominates in spring, early summer, and autumn, and the second in the second half of summer. The high abundance of zooplankton (>5 mil. ind./m³ and 10 g/m³) is in the thickets of macrophytes, which is 8–9 times higher than in the open littoral and pelagic zones. In the western littoral zone, the low abundance of zooplankton (<1 g/m³) may be associated with local pollution, high concentration of chlorophyll *a*, high phytoplankton biomass, represented by low food cyanobacteria. The center part and the adjacent open littoral zone differed in composition and abundance of dominant species from the southern bays occupied by macrophytes. The trophic status of the lake ecosystem in terms of zooplankton is hypertrophic since the 1980s. The abundance, composition and structure of the community in the long-term aspect are stable with interannual fluctuations common for a high-trophic shallow lake.

Keywords: hypertrophic lake, zooplankton, composition, indicator species, structure, dynamics, abundance and biomass

РАННЕ-ЛЕТНИЙ ЗООПЛАНКТОН ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова

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

152742 пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославской обл., e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2021

В июне 2015 г. исследован зоопланктон (Cladocera, Copepoda, Rotifera) озер Воже и Лача, р. Свидь и верховьев р. Онега (водосбор р. Онега, бассейн Белого моря). Установлено, что в сообществе доминировали ракообразные (в основном копеподы *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis*). Биомасса зоопланктона ($<1 \text{ г/м}^3$) указывала на низкую кормовую обеспеченность рыб (малокормные водоемы), по сравнению с началом 1970-х годов она снизилась в 4–10 раз. Состав и структура сообщества характеризовали статус экосистемы оз. Воже как эвтрофный, а оз. Лача – как мезотрофный. Изменения в структуре сообщества за 40 лет свидетельствовали об эвтрофировании экосистемы оз. Воже и стабилизации на уровне мезотрофии оз. Лача. В озерах выявлено расселение и сравнительно высокая численность некоторых теплолюбивых видов (*Polyarthra luminosa*, *Thermocyclops crassus*) – индикаторов эвтрофных условий, ранее отсутствовавших в сообществе. Продуктивность ($14\text{--}34 \text{ кал/м}^2 \times \text{сут}$) и интенсивность дыхания зоопланктона ($61\text{--}122 \text{ кал/м}^2 \times \text{сут}$) озер соответствовали уровню северных олиготрофных водоемов. Показано, что в начале лета значительную часть продукции зоопланктона потребляли планктонные хищники (в основном копеподы). Рыбам было доступно около 15% суточной продукции зоопланктона в оз. Воже и до 43% – в оз. Лача. Отмечена небольшая доля фильтраторов (30–60% общей биомассы) в современном зоопланктоне озер. Фильтрационная способность планктона озер Воже и Лача к 2015 г. снизилась на порядок по сравнению с таковой в 1980-х годах. Обсуждается низкая самоочищающая способность вод озер как основная причина растущего органического загрязнения и усиления илонакопления в их экосистемах.

Ключевые слова: озера Воже, Лача, реки Свидь, Онега, зоопланктон, состав, структура, обилие, пространственное распределение, оценка качества воды

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-56-76

ВВЕДЕНИЕ

Озера Воже ($60^{\circ}34' \text{ с.ш.}, 39^{\circ}06' \text{ в.д.}$) и Лача ($61^{\circ}19' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}44' \text{ в.д.}$) относятся к бассейну р. Онега, впадающей в Белое море. Котловины озер имеют ледниковое происхождение [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Озеро Воже (418 км^2) вытянуто с юго-востока на северо-запад на 48 км, в устьевой области его притоков – рек Елома и Модлона, расположены большие заливы. В его северной части находится исток р. Свидь, которая связывает оз. Воже с оз. Лача. Свидь впадает в южную часть оз. Лача и дренирует территорию в 6850 км^2 (57% бассейна озера). Оз. Лача (345 км^2) вытянуто с юга на север на 33 км и имеет выровненную береговую линию, из его северной части вытекает р. Онега. Общий водосбор двух озер, замыкаемый створом по истоку р. Онега, занимает 12130 км^2 [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)].

Последствия хозяйственного освоения водосборов особенно быстро вызывают изменения в мелководных озерах. Помимо соотношения площади угодий, большое значение в развитии этого процесса имеет структура природных и антропогенных ландшафтов на водосборе [Алябина, Сорокин, 1983; Коплан-Дикс и др., 1985 (Alyabina, Sorokin, 1983; Koplan-Diks et al., 1985)]. Л. А. Жако-

вым [1984 (Zhakov, 1984)] рассмотрена история формирования рыбной части биоты оз. Воже во взаимосвязи с этапами лимногенеза, ландшафтной структурой, климатом и их изменениями. Эту работу отмечают как попытку анализа процессов самоорганизации системы “водосбор–озеро” [Болотова, 1999, 2005 (Bolotova, 1999, 2005)].

Первые комплексные исследования экосистем озер Воже и Лача (1963–1973 гг.) выполнены Институтом озераведения РАН в рамках Программы переброски части стока северных рек в бассейн Волги [Гидробиология..., 1978; Гидрология..., 1979 (Gidrobiologiya..., 1978; Gidrologiya..., 1979)]. Было установлено, что термический режим водоемов характерен для мелководных озер Северного лимно-фаунистического региона [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Установлено, что по обилию зоопланктона оба озера относятся к средnekормным (мезотрофным) водоемам, средняя летняя биомасса зоопланктона в пелагиали $1.2\text{--}1.5 \text{ г/м}^3$ [Озера..., 1975 (Ozera..., 1975)]. Еще меньше ($<1 \text{ г/м}^3$) она была в зарослях макрофитов [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. С 1989 г. по настоящее время сотрудники ВологодНИ-

РО проводят регулярные наблюдения за зоопланктоном оз. Воже [Думнич, 1996; Болотова и др., 1998; Думнич, Лобуничева, 2011, 2014 (Dumnich, 1996; Bolotova i dr., 1998; Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014)]. Зоопланктон оз. Лача исследован существенно слабее [Озера..., 1975; Думнич, Лобуничева, 2014 (Ozera..., 1975; Dumnich, Lobunicheva, 2014)].

Современное исследование влияния изменений в системе озеро–водосбор на функционирование биотических сообществ и экосистемы в целом выполнено М.Я. Борисовым (2006) на примере многолетних (2001–2006 гг.) наблюдений с использованием обширных архивных данных Вологодского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВологодНИРО – ранее Вологодское отделение ГосНИОРХ) и различных региональных

служб мониторинга (1929–2006 гг.). Выявлено накопление в значительных количествах тяжелых металлов (11 элементов) в воде, донных отложениях, макрофитах и тканях рыб оз. Воже. Установлена высокая интенсивность потока биогенных элементов по трофической цепи экосистемы этого озера, о чем свидетельствуют показатели развития фитопланктона и сезонная динамика содержания биогенных элементов в воде. Анализ многолетних наблюдений позволил выявить заметное увеличение содержания в почвах, воде притоков и озера общего и минерального фосфора, всех форм азота и органического вещества.

Целью работы было изучение современного состояния зоопланктона озер Воже и Лача, а также ретроспективный анализ изменений в сообществе и их потенциальных причин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. Зоопланктон собирали в середине июня 2015 г. на 23 станциях, из которых 10 располагались на оз. Воже, 9 на оз. Лача, три на р. Свидь и одна на р. Онега выше г. Каргополь (табл. 1). Большинство точек отбора проб (65%) приурочены к акватории без зарослей в центральной части обоих озер, остальные – в зарослях макрофитов или на их границе. Наиболее сильно (проективное покрытие 90–100%) зарастали рдестами ст. 5В в южной части оз. Воже и ст. 4–6Л на западном побережье и в южной части оз. Лача. В устье Свидь (ст. 2Р) и северной части озера (ст. 8Л) макрофиты были представлены тростником с проективным покрытием 30–60%.

На момент отбора проб глубина на станциях в обоих озерах варьировала в пределах 1–3 м. Минимальные глубины (<2 м) в оз. Воже зарегистрированы в середине северного разреза и у восточного берега выше устья р. Кинема (ст. 4В и 7В), в оз. Лача самыми мелководными (<1.5 м) были участки по южному разрезу и у западного берега против устья р. Лекшма (ст. 3–6Л).

Методы отбора и лабораторной обработки проб. Зоопланктон на большинстве станций собирали мерным сосудом с горизонта 0–1 м, концентрировали 50 л воды через сачок из сита с ячейей 81 мкм. На отдельных участках (ст. 2Р, 9Л) с глубиной более 2 м выполняли тотальные ловы от дна до поверхности малой сетью Джеди (диаметр входного кольца 12 см) с тем же ситом. Сборы фиксировали 4%-формалином и просматривали в лаборатории в камере Богорова под микроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss) по схеме, опи-

санной в работе [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. В составе зоопланктона учитывали коловраток (Rotifera) и ракообразных (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida). Биомассу организмов зоопланктона рассчитывали по уравнениям связи индивидуальной массы с линейными размерами тела [Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977 (Balushkina, Vinberg, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977)]. Общую численность и биомассу сообщества оценивали в расчете на 1 м³ и в столбе воды под 1 м². Видовую принадлежность ракообразных определяли по работам [Монченко, 1974; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010 (Monchenko, 1974; Boruckij et al., 1991; Opredelitel'..., 2010)], коловраток по [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970)].

Расчетные характеристики сообществ. Видовое богатство зоопланктона оценивали по числу видов в пробе на каждой станции (видовая плотность, S) и общему числу видов ($S_{\text{общ}}$) в списке каждого водоема. Видовое разнообразие зоопланктона и зообентоса определяли по индексу Шеннона (H), рассчитанному по численности. Доминантные виды зоопланктона выделяли по их относительной численности, отдельно в таксоценозах ракообразных (>5% общего количества рачков) и коловраток (более 5% общего количества коловраток), а также по биомассе (более 5% общей биомассы зоопланктона). Встречаемость видов оценивали в процентах от общего количества проб в водоеме: +++ – вид встречается постоянно в большинстве проб (>80%), ++ – вид обычен (30–80% проб), + – вид редок (<30% проб), прочерк – вид не обнаружен.

Таблица 1. Описание станций отбора проб планктона и макрозообентоса на озерах Воже и Лача летом 2015 г.**Table 1.** Description of sampling stations for plankton and macrozoobenthos on lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Водоем Waterbody	Станция Station	Название Name	Координаты с.ш., в.д. Latitude, N Longitude, E	Привязка на местности/наличие зарослей Binding on the ground / presence of macrophytes
Воже	1В	Центральный разрез, ЛБ	60°33.891' 39°03.772'	У западного берега, без зарослей
Воже	2В	Центральный разрез, середина	60°34.359' 39°05.712'	Середина озера, без зарослей
Воже	3В	Центральный разрез, ПБ	60°34.658' 39°09.589'	У восточного берега, выше устья р. Вожега, без зарослей
Воже	4В	Оз. Еломское (Елом- ский залив)	60°36.332' 38°53.615'	1 км выше устья р. Елома, без зарослей
Воже	5В	Верхний разрез, ЛБ	60°25.620' 39°03.220'	Южная часть против устья р. Модлона, в за- рослях рдеста
Воже	6В	Верхний разрез, се- редина	60°26.010' 39°05.380'	Южная часть, середина без зарослей
Воже	7В	Верхний разрез, ПБ	60°25.930' 39°07.810'	Южная часть у восточного берега, без зарос- лей
Воже	8В	Нижний разрез, ЛБ	60°40.310' 38°55.420'	Северная часть у западного берега, без зарос- лей
Воже	9В	Нижний разрез, се- редина	60°41.190' 38°58.060'	Северная часть середина ниже о. Спасский, без зарослей
Воже	10В	Нижний разрез, ПБ	60°42.060' 38°00.360'	Северная часть у восточного берега, без за- рослей
р. Свидь	11В	Исток	60°46.230' 38°56.050'	Исток реки, без зарослей (тростник у берега)
р. Свидь	1Р	Среднее течение	61°00.220' 38°44.626'	Ниже с. Давыдово (30 км выше устья), русло у ЛБ, ширина ~30 м, без зарослей
р. Свидь	2Р	Устье	61°10.940' 38°45.190'	Край тростников, сплошные заросли рдеста
Лача	1Л	Центральный разрез, ЛБ	61°18.155' 38°40.486'	У западного берега ниже устья р. Тихманьга, в зарослях рдеста
Лача	2Л	Центральный разрез, середина	61°19.160' 38°44.130'	Середина озера, без зарослей
Лача	3Л	Верхний разрез, се- редина	61°14.250' 38°45.530'	Южная часть, без зарослей
Лача	4Л	Верхний разрез, ПБ	61°14.380' 38°51.790'	Южная часть у восточного берега выше устья р. Кинема, в зарослях рдеста
Лача	5Л	Верхний разрез, ЛБ	61°13.400' 38°39.580'	Южная часть у западного берега ниже устья р. Ухта, в зарослях рдеста
Лача	6Л	Нижний разрез, ЛБ	61°22.810' 38°42.931'	Северная часть у западного берега против устья р. Лекшма, в зарослях тростника
Лача	7Л	Нижний разрез, се- редина	61°22.430' 38°46.378'	Северная часть, середина без зарослей
Лача	8Л	Нижний разрез, ПБ	61°22.130' 38°49.626'	Северная часть у восточного берега на гра- нице зарослей тростника
р. Онега	9Л	Исток	61°29.012' 38°58.441'	~5 км ниже истока, без зарослей
Лача	10Л	Центральный разрез, ПБ	61°17.188' 38°48.896'	Подход к восточному берегу, без зарослей

Примечание. ПБ – правый, ЛБ – левый берега даны по направлению течения рек Свидь–Онега (с юга на север).

Note. ПБ – right, ЛБ – left banks are given in the direction of the Svid' – Onega rivers (from south to north).

Для оценки уровня эвтрофирования и загрязнения экосистем озер по зоопланктону на каждой станции определяли следующие показатели: S_{DN} – число видов-доминантов (5% и выше) по численности, S_{DB} – то же по биомассе;

S_E – число видов-индикаторов эвтрофирования, S_{Sb} – число видов альфа-мезосапробов + полисаробов; B_{cr}/B_{rot} – соотношение биомассы ракообразных и коловраток, B_{cycl}/B_{cal} – то же циклопидных и каляноидных копепод; N_{clad}/N_{cop} –

соотношение численности кладоцер и копепод, N_{cr}/N_{tot} – то же ракообразных и коловраток; $w_{cp} = B_{300}/N_{300}$ – средняя индивидуальная масса особи в сообществе; $B_{300}/B_{фито}$ – соотношение биомассы консументов и продуцентов. Отношение к сапробности приведено (по: [Унифицированные..., 1977 (Unificirovannye..., 1977)]). Индикаторы сапробности обозначены как: о – олигосапробы, о-β – олиго-бетамезосапробы, β – бетамезосапробы, β-о – бетамезо-олигосапробы. Трофический статус по зоопланктону оценивали согласно коэффициенту трофии (E) Мязметса [1980 (Mäemets, 1980)]:

$E = K(x+1)/P(y+1)$, где: K – число видов коловраток, P – то же ракообразных, x – число индикаторов мезо-эвтрофных условий (м-э), y – то же олиго-мезотрофных условий (о-м).

Индекс сходства видового состава зоопланктона (I_{CzS}) рассчитан по формуле Чекановского-Сьеренсена для качественных данных:

$I_{CzS} (K_s) = 2a/(b+c)$, где: a – число общих видов в сравниваемых списках, b+c – суммарное число видов в этих списках.

Сходство структуры зоопланктона и комплексов доминантов рассчитывали по формуле Чекановского-Сьеренсена для количественных данных (I_{CzSl}):

$I_{CzSl} = \sum \min p_i$, где p_i – доля вида в общей численности или биомассе.

Из функциональных характеристик зоопланктона оценивали суточную продукцию (P), траты на обмен (R) и рацион (C). Суточ-

ную продукцию рассчитывали для всех массовых видов по формуле:

$P = b \times p/b$, где b – средняя биомасса вида в озере (мг/м^3), p/b – средняя удельная суточная скорость продукции в июне (по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]).

Траты на обмен (R) рассчитывали по формуле: $R = P(1-k_2)/k_2$, где P – продукция, k_2 – коэффициент использования ассимилированной (усвоенной) пищи на рост. k_2 принимали для Cladocera – 0.35, для Cyclopoida – 0.15, для Calanoida – 0.20, для Rotifera – 0.4 [Иванова, 1985; Андроникова, 1996 (Ivanova, 1985; Andronikova, 1996)].

Рацион (C) хищников определяли по формуле: $C = P/k_1$, где P – продукция, k_1 – коэффициент использования потребленной пищи на рост. Для Copepoda k_1 принимали – 0.16, для Asplanchna – 0.28, для Leptodora, Bythotrephes, Polyphemus – 0.32 [Lazareva, Kopylov, 2011]. К облигатным хищникам относили копеподитов IV–V стадий развития и взрослых особей Cyclopoida (роды Mesocyclops, Thermocyclops, Megacyclops) и Heteroscope, все стадии развития кладоцер родов Leptodora, Bythotrephes и Polyphemus. Не учитывали Cyclops kolensis, поскольку в июне копеподиты IV–V стадий находятся в состоянии диапаузы и не питаются. К факультативным хищникам (всеядным) относили копеподитов I–III Cyclopoida и Heteroscope, все стадии развития копепод родов Paracyclops и Eucyclops, а также коловраток Asplanchna.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика водоемов. Оба озера мелководны (глубины менее 5 м) и характеризуются переменным режимом уровня воды, сезонная амплитуда колебаний уровня превышает 1 м. Это приводит к вариациям в широких пределах площади их акватории, максимальной и средней глубины. Так, уровень воды оз. Воже в мае–октябре изменяется от 120.9 до 121.8 м БС¹ (в среднем 121 м), максимальные значения наблюдаются в мае–июне (Отчет..., 2015). При среднемноголетнем уровне воды 121.06 м БС средняя глубина озера составляет 0.9 м, а максимальная – 5 м, площадь акватории озера в мае–июне (410–390 км²) больше таковой в августе–сентябре (300–275 км²) на 110–115 км² за счет изменения площади мелководий. В 1970-х годах средняя глубина озера была существенно выше и составляла 1.4 м в оз. Воже и 1.6 м в оз. Лача [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya...,

1978)], что указывает на сильное обмеление озера в современный период.

В июне 2015 г. температура воды озера у поверхности и дна почти не различалась и составляла 15.5–18.2°C (в среднем 16.2±1°C) в оз. Воже и 12.3–14.1°C (в среднем 13.2±0.3°C) в оз. Лача. В первом она была близка к норме для этого периода, а во втором на 2.5°C ниже нормы. Норма прогрева воды озера в июне по данным за 1951–1973 гг. составляет 15.8°C [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Фенологически термический режим озера соответствовал второй декаде развития летнего сообщества зоопланктона. Содержание растворенного кислорода на момент отбора проб было высоким во всем столбе воды (>85% насыщения) и благоприятным для развития гидробионтов.

В 2015 г. среди прибрежно-водных сообществ обоих озер массовыми были тростник южный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (43 км² в оз. Воже и 35 км² в оз. Лача) и камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.) (5 км²

¹ БС – Балтийская система высот.

в оз. Воже и 16 км² в оз. Лача) [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Тогда как, доминанты среди типично-водных сообществ почти не изменились. В обоих озерах в массе развивался рдест пронзеннолистный. Кроме этого вида в оз. Воже в состав доминантов входил рдест блестящий, а в оз. Лача – два вида урути. Погруженные растения занимали 67 км² (16% площади зарослей) в оз. Воже и 179 км² (55%) в оз. Лача [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. С начала 1970-х до 2015 г. общая площадь зарослей возросла в 1.5 раза, она составила 116 км² (27% акватории) в оз. Воже и 231 км² (71% акватории) в оз. Лача.

В 2015 г. основной вклад в численность фитопланктона вносили синезеленые водоросли (80–99% общей численности). В оз. Воже доминировали нитчатые безгетероцистные формы *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) G.Cronb. & Kom. и *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Komark.-Legn. & Cronb, в оз. Лача при вчетверо большей численности фитопланктона преобладала *Aphanocapsa holsatica* [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Средняя биомасса фитопланктона озер Воже и Лача, рек Свидь и Онега варьировала от 2.6 до 4.1 г/м³ и была характерна для мезотрофных вод. По среднему содержанию в донных отложениях хлорофилла *a* с продуктами его деградации трофическое состояние оз. Воже характеризовалось как мезотрофное, а оз. Лача – как эвтрофное [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)].

Длина р. Свидь 64 км, в 40–44 км от оз. Лача расположены Свидские пороги, образованные каменистой грядой [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Ниже порогов река испытывает подпор оз. Лача и при нагонах воды северными ветрами течет в обратную сторону. Река Онега – одна из крупнейших рек Севера, ее длина 416 км, площадь водосбора – 56900 км². Водный режим в верховьях реки регулируется воздействием озер Лача и Воже, это приводит к более равномерному внутригодовому распределению ее стока и меньшей амплитуде колебания уровня воды по сравнению с остальной частью реки [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Растительность в р. Свидь развита слабо, макрофиты развиваются прерывистым поясом в узкой (0.5–5 м) прибрежной полосе [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Более сильно зарастает тростником исток и устье р. Свидь, камышом – исток р. Онега.

Состав и структура зоопланктона. В зоопланктоне (Rotifera, Cladocera, Cyclopoida, Calanoida) исследованных водоемов обнаружено 44 вида, относящихся к 32 родам и 16 семействам. Среди них 26 ви-

дов относились к индикаторам сапробности и 21 – к индикаторам трофического статуса (табл. 2). В оз. Воже выявлено 36 видов: 16 – Rotifera, 13 – Cladocera и 7 – Copropoda. Несколько меньшее видовое богатство обнаружено в оз. Лача (26 видов, 8 – Rotifera, 9 – Cladocera и 9 – Copropoda) и реках Свидь и Онега (25 видов, 9 – Rotifera, 10 – Cladocera и 6 – Copropoda). По числу видов в оз. Воже преобладали коловратки (44%) и кладоцеры (36%), то же наблюдали в реках (36 и 40% соответственно). В оз. Лача наибольшее видовое богатство отмечено для ветвистоусых и веслоногих ракообразных (69%), что связано с более сильным развитием зарослей макрофитов. В обоих озерах и реках наиболее часто (50–80% проб и более) встречались 11 видов: коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra luminosa*, *Trichocera (Diurella) rousseleti* и ракообразные *Bosmina (Eubosmina) coregoni*, *Daphnia (Daphnia) cristata*, *D. (D.) cucullata*, *Limnospila frontosa*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*. Эти виды обычны для летнего планктона большинства северных мелководных мезотрофных и эвтрофных водоемов [Пидгайко, 1984 (Pidgajko, 1984)], например, оз. Белого [Современное..., 2002; Lazareva et al., 2013 (Sovremennoe..., 2002; Lazareva et al., 2013)] и оз. Кубенского [Озеро Кубенское, 1977 (Ozero Kubenskoe, 1977)].

В разных участках оз. Воже обнаруживали от 13 до 23 видов в пробе, в оз. Лача – от 14 до 19 видов, в среднем в обоих озерах по 17±1, что обычно для крупных высокопродуктивных водоемов [Лазарева, 1993 (Lazareva, 1993)]. Средние значения индекса разнообразия зоопланктона по Шеннону в обоих озерах были сопоставимы ($H = 2.43–2.49$). В оз. Воже максимальные значения S (23 вида) и H (3.24) регистрировали в центре озера (ст. 2В), минимальные ($S = 13$, $H = 1.83$) – в южной части (ст. 6В). Для оз. Лача характерно равномерное распределение по акватории видового богатства и разнообразия.

В озерах по численности доминировали 1–4 вида коловраток и 3–5 видов ракообразных, основную часть биомассы формировали 3–7 видов ракообразных (табл. 3). Суммарное количество видов-доминантов по численности в исследованных озерах составляло 4–8, что близко к наблюдаемому в крупных и достаточно благополучных в экологическом отношении мезо-эвтрофных водоемах, например, в оз. Белое (Шекснинское водохранилище) [Lazareva et al., 2013]. Численность зоопланктона обоих озер формировали в основном (бо-

лее 60%) копепоиды (табл. 4). В оз. Воже это *Mesocyclops leuckarti* (более 50% обилия ракообразных (N_{Cr})), в оз. Лача наряду с ним многочислен *Thermocyclops oithonoides* (~30% N_{Cr}), вместе они формировали ~70% количества рачков. Среди коловраток в обоих озерах доминировала *Kellicottia longispina* (50–90% численности группы). Все перечисленные доминанты характерны для весенне-летнего зоопланктона озер таежной зоны. Структура зоопланктона на акватории оз. Воже была сравни-

тельно однородной. Из-за большого количества макрофитов в оз. Лача различия структуры доминантных комплексов между отдельными участками акватории достигали 30%. Неравномерное пространственное распределение зоопланктона в этом озере определялось вариациями обилия коловраток (*Polyarthra luminosa*, *Keratella cochlearis*), и каляноидных копепоид (*Eudiaptomus gracilis*, *Heteroscope appendiculata*).

Таблица 2. Список видов зоопланктона озер Воже и Лача, рек Свидь и Онега с указанием их встречаемости, индикаторов сапробности и трофности летом 2015 г.

Table 2. List of zooplankton species of lakes Vozhe and Lacha, rivers Svid' and Onega with indication of their occurrence, indicators of saprobity and trophicity in summer 2015

Таксон Taxon	Индикаторы Indicators		Озера Lakes		Реки Rivers
	Сапробности Saprobity	Трофности Trophicity	Воже Vozhe	Лача Lacha	
Rotifera (Коловратки)					
Conochilus unicornis Rousselet, 1892	o	o-M	++	++	++
C. hippocrepis (Schrank, 1803)	o	o-M	—	—	+
Asplanchna priodonta Gosse, 1850	o-β	—	++	+	—
Brachionus quadridentatus Hermann, 1783	β	М-Э	+	—	—
Kellicottia longispina (Kellicott, 1879)	o	—	+++	+++	++
Keratella c. cochlearis (Gosse, 1851)	β-o	—	++	+++	+++
K. c. tecta (Gosse, 1851)	β-o	М-Э	+	+++	++
Notholca acuminata (Ehrenberg, 1832)	—	—	++	—	—
Lecane (s. str.) luna (O.F. Müller, 1776)	o-β	—	+	—	+
Polyarthra luminosa Kutikova, 1962	—	М-Э	+++	+++	+++
P. major Burckhardt, 1900	o	—	+	—	—
P. minor Voigt, 1904	—	—	++	—	++
Bipalpus hudsoni (Imhof, 1891)	o	o-M	+	—	—
Trichocerca (D.) porcellus (Gosse, 1886)	—	М-Э	++	—	—
T. (D.) taurocephala(Hauer, 1931)	—	М-Э	—	+	—
T. (D.) rousseleti (Voigt, 1901)	—	М-Э	++	++	+++
T. (s. str.) capucina (Wierzejski & Zacharias, 1893)	—	М-Э	+	—	—
T. (s. str.) pusilla (Lauterborn, 1898)	o	М-Э	+	—	—
Crustacea (Ракообразные)					
Bosmina (Bosmina) longirostris (O.F. Müller, 1785)	o-β	М-Э	—	—	+
Bosmina (Eubosmina) coregoni Baird, 1856	o	М-Э	+++	+++	+++
Bosmina (E.) longispina Leydig, 1860	o-β	o-M	—	+	—
Acroperus angustatus (Sars, 1863)	—	—	—	—	+
Alona affinis (Leydig, 1860)	o	—	+	+	—
Paralona pigra (Sars, 1862)	—	—	+	—	—
Disparalona rostrata (Koch, 1841)	—	—	+	—	—
Scapholeberis mucronata (O.F. Müller, 1776)	β	—	+	—	—
Daphnia (Daphnia) cristata Sars, 1862	—	o-M	+++	+++	+++
D. (D.) cucullata G.O. Sars, 1862	β-o	М-Э	+++	+++	+++
Simocephalus vetulus (O.F. Müller, 1776)	o-β	—	—	—	+
Ilyocryptus agilis Kurz, 1874	β	—	+	—	—
Sida crystallina (O.F. Müller, 1776)	o	—	+	+	++
Limnospira frontosa Sars, 1862	o	o-M	++	+++	++
Diaphanosoma brachyurum (Liévin, 1848)	o	o-M	++	++	+
Leptodora kindtii (Focke, 1844)	o-β	—	++	++	+
Polyphemus pediculus (Linne, 1761)	o	—	+	—	—
Heterocope appendiculata Sars, 1863	—	o-M	++	++	+
Eudiaptomus gracilis (Sars, 1863)	o	—	+++	+++	+++

Таксон Taxon	Индикаторы Indicators		Озера Lakes		Реки Rivers
	Сапробности Saprobity	Трофности Trophicity	Воже Vozhe	Лача Lacha	
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	о-β	—	—	+	—
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	о	—	+	+	+
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	—	М-Э	+	+	—
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	—	—	—	+	—
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	—	М-Э	++	++	+
<i>T. oithonoides</i> (Sars, 1863)	о	—	++	+++	++
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	о	—	+++	+++	++
Таксонов в ранге вида			36	26	25
Общее число видов/индикаторов	27	21		44	
Трофический коэффициент Е	—	—	1.24	0.51	0.64
			Э	М	М
Сапробность	—	—	1.40	1.35	1.40
			О	О	О

Примечание. Отношение к сапробности приведено по: [Унифицированные..., 1977 (Unifitsirovannyye..., 1977)]. Индикаторы трофности даны по: [Мяэметс, 1980; Андроникова, 1996 (Mäemets, 1980; Andronikova, 1996)]. Встречаемость: +++ – вид встречается постоянно в >80% проб, ++ – в 30–80% проб, + – в <30% проб), прочерк – вид не обнаружен. Трофический статус по зоопланктону: Э – эвтрофия, М – мезотрофия. Сапробность: О – олигосапробная зона.

Note. The relationship to saprobity is given by: [Unifitsirovannyye..., 1977]. Trophicity indicators are given by: [Mäemets, 1980; Andronikova, 1996]. Trophic status on zooplankton: E – eutrophy, M – mesotrophy. Saprobity: O – oligosaprobic zone.

Таблица 3. Структура доминантного комплекса зоопланктона озер Воже и Лача летом 2015 г.

Table 3. The structure of the zooplankton dominant complex in Lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Вид Species	Воже, Lake Vozhe			Лача, Lake Lacha		
	%N _{Cr}	%N _{Rot}	%B	%N _{Cr}	%N _{Rot}	%B
Верхний (южный) разрез, Upper (southern) section						
<i>Kellicottia longispina</i>	—	80	—	—	89	—
<i>Conochilus unicornis</i>	—	10	—	—	—	—
<i>Polyarthra luminosa</i>	—	7	—	—	5	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	55	—	32	38	—	13
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	—	—	—	37	—	12
<i>Daphnia cucullata</i>	12	—	23	6	—	12
<i>Limnospira frontosa</i>	—	—	13	—	—	21
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14	—	15	—	—	8
<i>Heterocope appendiculata</i>	—	—	—	—	—	27
<i>Daphnia cristata</i>	—	—	9	—	—	—
<i>Leptodora kindtii</i>	—	—	—	—	—	7
Центральный разрез, Middle section						
<i>Kellicottia longispina</i>	—	52	—	—	91	—
<i>Polyarthra luminosa</i>	—	15	—	—	—	—
<i>Conochilus unicornis</i>	—	11	—	—	—	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	50	—	26	38	—	18
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	24	—	35	—	—	—
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	—	—	—	26	—	10
<i>Daphnia cucullata</i>	7	—	13	6	—	7
<i>Thermocyclops crassus</i>	12	—	5	—	—	—
<i>Leptodora kindtii</i>	—	—	—	—	—	27
<i>Limnospira frontosa</i>	—	—	—	—	—	8
Нижний (северный) разрез, Lower (northern) section						
<i>Kellicottia longispina</i>	—	59	—	—	83	—
<i>Polyarthra luminosa</i>	—	11	—	—	6	—
<i>Conochilus unicornis</i>	—	17	—	—	—	—
<i>Keratella cochlearis</i>	—	7	—	—	7	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	63	—	46	48	—	23
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	15	—	21	9	—	12

Вид Species	Воже, Lake Vozhe			Лача, Lake Lacha		
	% N_{Cr}	% N_{Rot}	% B	% N_{Cr}	% N_{Rot}	% B
<i>Daphnia cucullata</i>	9	—	16	7	—	13
<i>Heterocope appendiculata</i>	—	—	—	7	—	28
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	—	—	—	20	—	11
<i>Limnospira frontosa</i>	—	—	—	—	—	5
	оз. Воже, Lake Vozhe			оз. Лача, Lake Lacha		
<i>Kellicottia longispina</i>	—	60±5	—	—	88±2	—
<i>Conochilus unicornis</i>	—	13±2	—	—	—	—
<i>Polyarthra luminosa</i>	—	11±2	—	—	—	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	56±4	—	35±6	41±3	—	18±3
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	18±3	—	24±6	—	—	7±4
<i>Daphnia cucullata</i>	8±1	—	17±3	6±1	—	11±2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	—	—	—	28±5	—	11±1
<i>Heterocope appendiculata</i>	—	—	—	—	—	18±9
<i>Leptodora kindtii</i>	—	—	—	—	—	11±8
<i>Limnospira frontosa</i>	—	—	—	—	—	11±5

Примечание. % N_{Cr} – доля в общей численности ракообразных, % N_{Rot} – доля в общей численности коловраток, % B – доля в общей биомассе зоопланктона.

Note. % N_{Cr} – share in the total number of crustaceans, % N_{Rot} – share in the total number of rotifers, % B – share in the total biomass of zooplankton.

Таблица 4. Численность, биомасса основных таксономических групп и их вклад в сообщество зоопланктона озер Воже и Лача летом 2015 г.

Table 4. Density, biomass of the main taxonomic groups and their contribution to the zooplankton community in Lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Показатель / Parameter	Воже / Lake Vozhe			Лача / Lake Lacha		
	Cladocera	Copepoda	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Rotifera
$N_{общ}$, тыс. экз./м ³	5.1±0.6	29.3±3.7	11.5±1.0	5.0±0.8	37.1±1.0	18.4±3.2
Вклад в $N_{общ}$, %	11±1	61±5	28±4	8±1	61±5	31±5
$B_{общ}$, г/м ³	0.08±0.02	0.16±0.04	<0.01	0.21±0.06	0.33±0.08	<0.01
Вклад в $B_{общ}$, %	32±4	63±5	5±4	37±7	62±7	<1

Примечание. $N_{общ}$ – общая численность, $B_{общ}$ – общая биомасса зоопланктона.

Note. $N_{общ}$ – total density, $B_{общ}$ – total biomass of zooplankton.

Обилие зоопланктона. Общая численность зоопланктона в оз. Воже варьировала от 20 до 60 тыс. экз./м³ (в среднем 46±4), а биомасса составляла 0.05–0.61 г/м³ (в среднем 0.24±0.05). Эти данные сопоставимы с зарегистрированными в водоеме в период с 1990 по 2011 гг. [Думнич, Лобуничева, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2014)]. В оз. Лача численность сообщества была выше в 1.3 раза (40–92 тыс. экз./м³, в среднем 61±6), а биомасса (0.08–1.0 г/м³, в среднем 0.54±0.11) – вдвое по сравнению с оз. Воже. В целом, биомасса в обоих озерах была очень низкой. В оз. Воже значения <0.5 г/м³ регистрировали на большинстве (90%) станций, в оз. Лача – на половине станций. Это объясняется преобладанием в планктоне молоди ракообразных (науплиусы и копепоиды циклопов длиной 0.2–0.5 мм, ювенильные клadoцеры 0.3–0.6 мм) и низкой численностью крупных коловраток рода *Asplanchna*.

По акватории озер биомасса зоопланктона варьировала более чем на порядок. На оз. Воже минимальные значения (<0.15 г/м³) отмечены в Еломском заливе, у восточного берега севернее устья р. Вожега и в южной части против устья р. Модлона (ст. 3–5В), максимальные (>0.3 г/м³) – на участках без зарослей на центральном разрезе у западного берега и в южной части озера у восточного берега (ст. 1В, 7В) (рис. 1а). В оз. Лача наибольшую биомассу (более 0.8 г/м³) регистрировали в середине озера и в зарослях у восточного берега южной части озера севернее устья р. Кинема, а также у западного берега ниже устья р. Ухта (ст. 2Л, 4–5Л) (рис. 1б). В первую половину лета по биомассе зоопланктона (<1 г/м³) оба озера были малокормными для рыб.

В реках Свидь и Онега сравнительно большое количество зоопланктона (численность 50–218 тыс. экз./м³ и биомасса более 0.15 г/м³) отмечено только вблизи истока (ст. 11В, 9Л) (табл. 5).

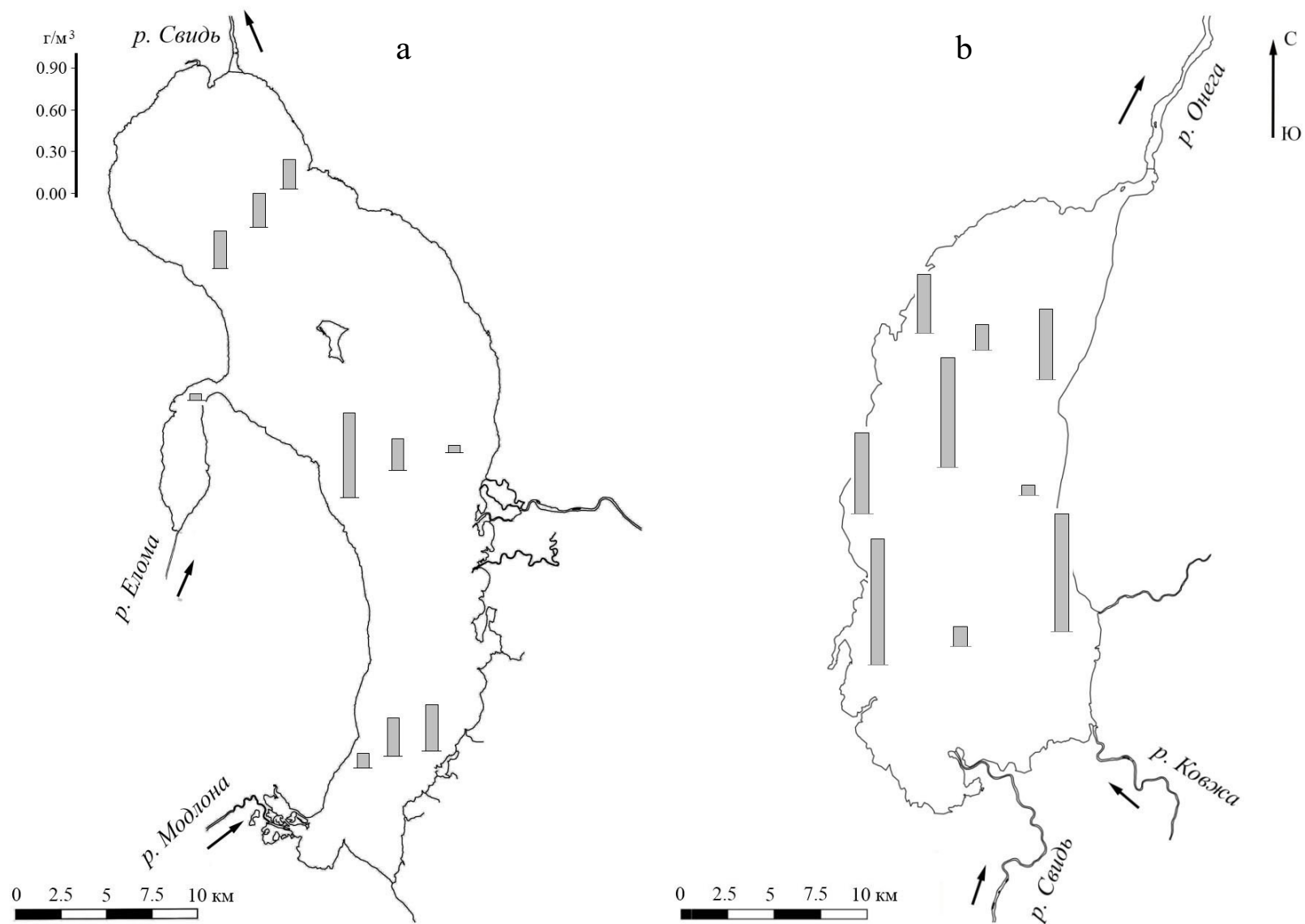


Рис. 1. Распределение биомассы зоопланктона по акватории озер Воже (а) и Лача (б) в июне 2015 г.

Fig. 1. Distribution of zooplankton biomass over the water area of Lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 2015.

Таблица 5. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) основных таксономических групп и их вклад (%) в сообщество зоопланктона рек Свидь и Онега летом 2015 г.

Table 5. Density (N , thous. ind. / m³) and biomass (B , g / m³) of the main taxonomic groups and their contribution (%) to the zooplankton community in Rivers Svid' and Onega in summer 2015

Участок реки (станция) River section (station)	N			B		
	Cladocera	Copepoda	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Rotifera
Исток р. Свидь (11В)	<u>5.9</u> 11	<u>36.0</u> 70	<u>9.7</u> 19	<u>0.06</u> 31	<u>0.13</u> 67	<u>0.003</u> 2
Среднее течение р. Свидь (1Р)	<u>0.5</u> 11	<u>1.7</u> 39	<u>2.2</u> 50	<u>0.01</u> 16	<u>0.05</u> 82	<u><0.001</u> 2
Устье р. Свидь (2Р)	<u>0.1</u> 1	<u>0.2</u> 2	<u>10.2</u> 97	<u>0.001</u> 8	<u>0.009</u> 75	<u>0.002</u> 17
5 км ниже истока р. Онега (9Л)	<u>8.7</u> 4	<u>86.7</u> 40	<u>122.9</u> 56	<u>0.13</u> 32	<u>0.25</u> 63	<u>0.020</u> 5
Среднее	<u>3.8±2.1</u> 7±3	<u>31.2±20.3</u> 38±14	<u>36.3±29.0</u> 55±16	<u>0.05±0.03</u> 23±6	<u>0.11±0.05</u> 50±4	<u>0.06±0.01</u> 27±4

Примечание. Над чертой – численность и биомасса, под чертой доля в % общей численности и биомассы.

Note. Above the line – the density and biomass, below the line – the share in % of the total density and biomass.

Таблица 6. Суточная продукция (P , мг/м³) зоопланктона в озерах Воже и Лача летом 2015 г.

Table 6. Daily production (P , mg / m³) of zooplankton in lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Таксон Taxon	P/B*	B_{cp} , mg / m ³			P_{cp} , mg / m ³ × day			P_{cp} , cal / m ² × day		
		Vozhe	Lacha	Rivers	Vozhe	Lacha	Rivers	Vozhe	Lacha	Rivers
Copepoda	0.07	153.0	328.3	109.5	10.7	23.0	7.7	7.5	18.4	10.8
Cladocera	0.09	75.1	207.9	51.0	6.8	18.7	4.6	4.8	15.0	6.4
Rotifera	0.27	4.0	2.2	6.2	1.1	0.6	1.7	1.3	0.8	4.0
Все группы	–	232.1	538.4	166.7	18.6	42.3	14.0	13.6	34.2	21.2

Примечание. P/B – средняя суточная скорость продукции в июне по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)].

Note. P/B – average daily production rate in June by: [Gidrobiologiya..., 1978].

Таблица 7. Суточная деструкция зоопланктона (R) в озерах Воже и Лача летом 2015 г.

Table 7. Daily destruction of zooplankton (R) in lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Таксон Taxon	R_{cp} , mg / m ³ × сут			R_{cp} , cal. / m ² × сут		
	Vozhe	Lacha	Rivers	Vozhe	Lacha	Rivers
Rotifera	1.3	0.8	2.7	1.8	1.1	3.7
Calanoida	25.2	81.3	14.4	20.4	56.9	10.1
Cyclopoida	32.7	61.0	27.5	26.2	42.7	19.3
Cladocera	15.1	31.0	21.1	12.1	21.7	14.8
Общая	74.3	174.1	65.7	60.5	122.4	47.9

Здесь состав и структура сообщества близки к таковым на соседних к истоку участках озер (северные разрезы) (табл. 3). Основную часть сообщества, как и в озерах, формировали копеподы (40–70% общей численности и 60–70% общей биомассы). В среднем течении и устье р. Свидь численность не превышала 10 тыс. экз./м³, а биомасса была совсем мизерной 0.01–0.06 г/м³. По численности преобладали коловратки и копеподы (90–95%), по биомассе – копеподы (75–80%). Собственно речных видов зоопланктона здесь не отмечали (табл. 2), сообщество представляло собой трансформированный зоопланктон оз. Воже.

Суточная продукция и дыхание зоопланктона. Интенсивность продукции органического вещества (ОВ) зоопланктоном в озерах невелика, что определяется северным расположением водоемов. В оз. Лача суточная продукция сообщества в июне составила 42.3 мг/м³ (табл. 6), что соответствует 2.1 мг С/м³ или 21 кал/м³. Это близко к продукции зоопланктона в мае в слабо эвтрофном Рыбинском водохранилище (40 мг/м³) [Lazareva, Korylov, 2011; Lazareva, Sokolova, 2015]. Почти всю продукцию сообщества формировали ракообразные: Copepoda 54% и Cladocera 45%. Продукция зоопланктона в столбе воды под 1 м² составила 67 мг/м² или 34 кал/м².

В оз. Воже и реках продукция зоопланктона была в 2–2.5 раза ниже, чем в те же сроки в Рыбинском водохранилище. В озере она составила всего 18.6 мг/м³ (табл. 6), это соответствует 1 мг С/м³ или 10 кал/м³ в сутки. Основу продукции здесь, как и в оз. Лача, образовывали рачки: *Copepoda* 58% и *Cladocera* 37%. Продукция зоопланктона в столбе воды составила 26 мг/м² или 14 кал/м².

В реках Свидь и Онега продуктивность зоопланктона в расчете на 1 м³ не велика (табл. 6). Однако под 1 м² при средней глубине в р. Свидь в период исследований 2 м, а в р. Онега 3.5 м суточная продукция достигала 28–49 мг/м² или 14–25 кал/м². Это сравнимо с отмеченным в оз. Воже и в 1.4–2 раза ниже по сравнению с наблюдаемым в оз. Лача.

Интенсивность дыхания зоопланктона в исследованных водоемах была небольшой. В озерах она варьировала от 61 до 122 кал/м² в сут, а в реках составляла менее 50 кал/м² в сут (табл. 7). Везде в деструкции ОВ зоопланктоном основную роль играли копеподы: в оз. Воже их вклад в общее дыхание сообщества составлял 77%, в оз. Лача – 81%, в реках – более 60%. В озерах Воже и Лача дыхание происходило в 1.5–2 раза более интенсивно, чем в более южном гипертрофном оз. Неро [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)], но существенно слабее (в 5–10 раз) по сравнению с мезотрофными озерами Карельского перешейка и сопоставимо с некоторыми неглубокими олиготрофными северными озерами [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Обычно в начале лета в мезотрофных и эвтрофных озерах дыхание зоопланктона составляет 25–30% общей деструкции ОВ [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)], в гипертрофных (мелководное оз. Неро) – ~1% [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. С учетом вклада зоопланктона в общую деструкцию порядка 25–30% мы сделали ориентировочную оценку общей деструкции ОВ (бактерии, фитопланктон, зоопланктон). Она варьировала в оз. Воже от 200 до 240 кал/м² в сут, а в оз. Лача – от 410 до 490 кал/м² в сут. Это сопоставимо с деструкцией ОВ осенью в эвтрофных условиях открытого мелководья Рыбинского водохранилища [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)], но существенно (почти на порядок) ниже, чем в июне в мезотрофных озерах запада Европейской России [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Трофические взаимодействия внутри сообщества. Суточный рацион хищников (хищные *Cladocera*, хищные и всеядные *Copepoda* и всеядные коловратки *Asplanchna*)

в оз. Воже составил 22.6 кал/м³ или 32 кал/м², в оз. Лача он был в 5–6 раз выше – 120.1 кал/м³ или 192 кал/м². Основную долю (80–90%) в нем составляло потребление пищи копеподами. Более высокий рацион хищников в оз. Лача определялся значительной численностью каляноидных копепод (*Heterocope appendiculata*). По данным работы [Lazareva, Kopylov, 2011], доля животной пищи в рационе молоди копепод (копеподиты 1–3 стадий) составляет в среднем 25%, а у взрослых – >60%. С учетом сказанного реальное потребление зоопланктона популяциями планктонных копепод составляло около 50% их рациона, а коловратками *Asplanchna* – 30%. Рацион хищных кладоцер полностью составляла животная пища.

По нашим оценкам в начале лета в оз. Воже хищные виды зоопланктона внутри сообщества выедали 16 кал/м² в сутки (116% продукции зоопланктона). В оз. Лача хищники потребляли еще больше 102 кал/м² в сут или ~300% суточной продукции зоопланктона. Напряженные пищевые отношения внутри зоопланктона в эвтрофных озерах и водохранилищах обычны весной и в начале лета [Состояние..., 2008; Lazareva, Kopylov, 2011 (Sostoyanie..., 2008)]. Это связано с преобладанием в планктоне циклопоидных копепод. Однако расчетный уровень потребления животной пищи хищным зоопланктоном в оз. Лача очень высок и указывает на тот факт, что одной продукции сообщества хищникам было недостаточно. К тому же, многие крупные животные планктона были им не доступны. Хищники потребляли другие ресурсы (детрит, простейшие, молодь мейобентосных животных), а также часть биомассы доступного по размеру зоопланктона. Последнее сдерживало рост популяций мирных животных и самих хищников, поскольку циклопоидным копеподам свойственен каннибализм. Отметим, что взрослые особи *Heterocope appendiculata* способны к фильтрации сестона [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)], при недостатке животной пищи они могут потреблять мелкие водоросли и детрит.

В озерах рыбам-планктофагам доступна часть продукции зоопланктона, представленная крупными взрослыми кладоцерами родов *Limnoscira*, *Sida*, *Leptodora* и *Polyphemus*, а также копеподами родов *Heterocope*, *Megacyclops* и *Mesocyclops*, которые слишком велики для беспозвоночных хищников. В оз. Воже основной поток энергии (~90%) от мирных животных к рыбам проходил через хищных Cyclopoida (в основном *Mesocyclops leuckarti*)

(рис. 2а). Рыбы получали около 15% суточной продукции крупных мирных кладоцер и хищных циклопов (2.0 кал/м^2). Вклад в их питание

ракообразных родов *Leptodora* и *Heteroscope*, имеющих максимальный размер тела (длина $>2 \text{ мм}$) был очень мал ($<2\%$).

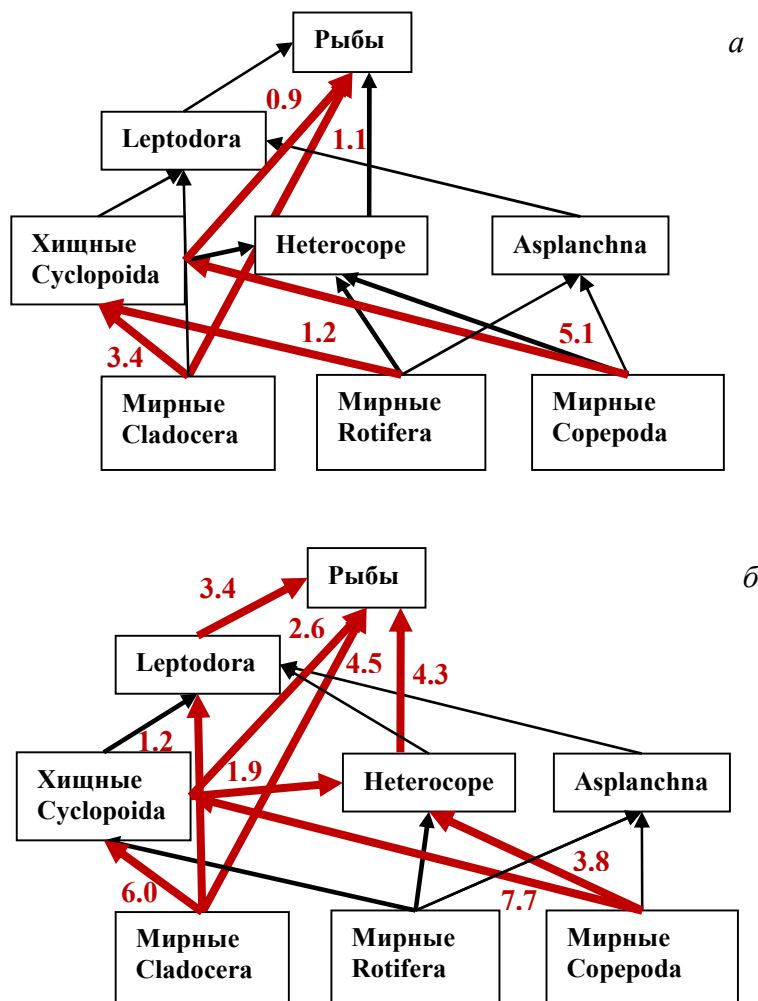


Рис. 2. Трофические взаимодействия в зоопланктоне озер Воже (а) и Лаца (б) в июне 2015 г. Красными стрелками показаны основные потоки энергии, $\text{кал/м}^2 \times \text{сут.}$

Fig. 2. Trophic interactions in zooplankton of lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 2015. Red arrows show the main energy fluxes, $\text{cal / m}^2 \times \text{day}$.

В оз. Лаца отмечены три основных направления переноса энергии от мирных животных к рыбам: через хищных Cyclopoida, каланоидную копеподу *Heteroscope* и напрямую от мирных кладоцер через *Leptodora* (рис. 2б). Однако, как и в оз. Воже, основным ($\sim 60\%$) блоком передачи энергии были хищные Cyclopoida (преимущественно *Mesocyclops leuckarti*). В этом озере количество крупных ракообразных в планктоне достигало 60% его биомассы и рыбам было доступно в 7 раз больше пищи, а именно: 43% суточной продукции зоопланктона или 14.8 кал/м^2 . Основу рациона рыб-планктофагов ($>80\%$) составляли крупные мирные кладоцер (30%), копеподы рода *Heteroscope* (29%) и хищная *Leptodora kindtii*

(23%). Таким образом, при небольших значениях биомассы и продукции зоопланктона оз. Лаца все же было более кормным для рыб по сравнению с оз. Воже.

Фильтрационная активность зоопланктона. В зоопланктоне обоих озер в период наблюдений была крайне мала доля организмов-фильтраторов и седиментаторов (менее 50% общей численности), участвующих в процессе самоочищения водоемов. В оз. Воже они составляли 63%, а в оз. Лаца – 31% общей биомассы. В абсолютном выражении их биомасса под 1 м^2 примерно одинакова и составляла 231–234 мг/м^2 . По данным обзора [Андроникова, 1986, 1996 (Andronikova, 1986, 1996)], скорость фильтрации озерного зоопланктона со-

ставляет в среднем 220 мл/мг биомассы в сутки. Исходя из этого, зоопланктон оз. Воже за сутки может отфильтровать $21.4 \times 10^6 \text{ м}^3$ воды, а в оз. Лача $-17.7 \times 10^6 \text{ м}^3$, это составляет 3–4% объема озера. Тем не менее, за лето (90 сут) зоопланктон способен профильтровать около $1560 \times 10^6 \text{ м}^3$ воды в каждом водоеме. Для сравнения, по расчетам И.Н. Андрониковой [1996 (Andronikova, 1996)] в 1980-х годах зоопланктон в этих двух водоемах отфильтровывал 20–30% объема воды озера в сутки в открытой части и 90–110% объема в зарослях. Это почти на порядок больше, чем в 2015 г. Однако даже при таком низком уровне развития фильтраторов в оз. Воже зоопланктон профильтровывал весь объем воды озера 2.5 раза за лето, а в оз. Лача – почти три раза. В настоящее время зоопланктон играет основную роль в самоочищении вод обоих во донных сообществах низкое [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Малая самоочищающая способность вод озер – одна из причин растущего органического загрязнения воды и усиления илонакопления.

Оценка уровня эвтрофирования экосистем озер по зоопланктону. Согласно шкале И.Н. Андрониковой [1996 (Andronikova, 1996)], уровень видового разнообразия сообщества по Шеннону (в среднем 2.43–2.49) в 2015 г. характеризовал экосистемы озер Воже и Лача как близкие к верхнему уровню мезотрофии. Анализ состава, встречаемости и обилия видов-индикаторов трофности и сапробности указывал на то, что оз. Воже в 2015 г. было эвтрофным олигосапробным водоемом (трофический коэффициент $E = 1.24$, индекс сапробности 1.4), а оз. Лача, реки Свидь и Онега в верхнем течении – мезотрофные и олигосапробные (трофический коэффициент $E = 0.51–0.64$, индекс сапробности 1.35–1.40) (табл. 2). Это заключение подтверждено также тем фактом, что в современном зоопланктоне обоих озер не выявлено видов-индикаторов сильно загрязненных вод (альфа-мезосапробных и полисапробных условий) (табл. 8).

Среднее количество видов-доминантов зоопланктона по численности (6–7) и биомассе (4–5) характеризовало сообщество как стабильно благополучное в экологическом отношении, его состояние соответствовало трофическому статусу экосистем озер. На различных участках обоих озер зарегистрировано по 3–9 (в среднем по 6) индикаторов эвтрофных условий (табл. 8), наибольшее их количество выявлено в более эвтрофированном оз. Воже. Из них в состав доминантов входили 4 вида в оз. Воже и только 3 вида в оз. Лача, что также указывает на более высокий трофический статус Воже. Отмечена

очень высокая встречаемость теплолюбивых индикаторов эвтрофии *Polyarthra luminosa* (100% проб в обоих озерах) и *Thermocyclops crassus* (55–60% проб) (табл. 2). Оба вида были многочисленны и локально доминировали в сообществе (табл. 3).

Соотношение биомассы ракообразных и коловраток (B_{cr}/B_{rot}), циклопидных и каляноидных копепоид (B_{cycl}/B_{cal}) было типичным для начала лета в мезотрофных и эвтрофных озерах с высокой степенью зарастания акватории макрофитами. По численности в обоих озерах преобладали ракообразные и среди них циклопидные копепоиды. Это также характерно для мезотрофных и слабоэвтрофных экосистем. Средняя масса особи в сообществе оз. Воже (5.1 мкг) соответствовала его эвтрофному статусу по шкале [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В оз. Лача этот показатель был выше (8.8 мкг), он соответствовал уровню мезотрофии, то есть был выше, чем в эвтрофных и ниже по сравнению с олиготрофными озерами (18.5 мкг). Степень взаимодействия между консументами и продуцентами (индекс $B_{зоо}/B_{фито}$) была низкой в обоих озерах и приближалась к таковой в крупных мезотрофных водоемах (озера Мясро и Ильмень) и эвтрофных озерах Баторин и Псковско-Чудское [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Таким образом, большинство проанализированных показателей зоопланктона указывают на умеренно-эвтрофный статус экосистемы оз. Воже и мезотрофный оз. Лача.

Многолетние изменения структуры и обилия зоопланктона. Многолетние изменения трофического коэффициента указывают на эвтрофирование оз. Воже и некоторую тенденцию к снижению трофности оз. Лача от верхней границы до уровня стабильной мезотрофии (табл. 9). Это, вероятно, вызвано увеличением степени зарастания акватории. Анализ сходства состава видов зоопланктона в 1972–1974 [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)] и 2015 гг. (табл. 2) показал, что в оз. Лача состав сообщества изменился сильнее (индекс сходства с 1970-ми годами 45%) по сравнению с оз. Воже (54%). Вероятно, это связано с большей (в 2.6 раза) степенью зарастания оз. Лача (71% акватории) по сравнению с оз. Воже (27%) [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)], а также с изменением состава макрофитов в современный период.

В 2015 г. средняя биомасса зоопланктона в зарослях макрофитов оз. Воже была крайне низкой по сравнению с отмеченной ранее, в оз. Лача она подобна или выше наблюдавшейся в 1970-х годах (табл. 9).

Таблица 8. Показатели уровня эвтрофирования экосистем озер Воже и Лача по зоопланктону**Table 8.** Indicators of the level of ecosystems eutrophication of lakes Vozhe and Lacha by zooplankton

Lake	S_{DN}	S_{DB}	S_{Sb}	S_E	B_{cr}/B_{rot}	B_{cycl}/B_{cal}	w_{cp} , мкг	N_{clad}/N_{cop}	N_{cr}/N_{rot}	$B_{зоо}/B_{фито}$
Воже	7±0.4	4±0.2	0	6±0.5	115±34	3.1±0.7	5.1±1.0	0.20±0.02	3.2±0.5	0.11±0.03
Лача	6±0.4	5±0.4	0	6±0.3	360±118	1.6±0.4	8.8±2.0	0.14±0.02	2.9±0.6	0.28±0.08

Примечание. S_{DN} – число видов-доминантов (5% численности и выше), S_{DB} – то же по биомассе; S_E – число видов-индикаторов эвтрофирования, S_{Sb} – число видов альфа-мезосапробов и полисаробов в составе доминантов; B_{cr}/B_{rot} – соотношение биомассы ракообразных и коловраток, B_{cycl}/B_{cal} – то же циклопидных и каляноидных копепоид; N_{clad}/N_{cop} – соотношение численности клadoцер и копепоид, N_{cr}/N_{rot} – то же ракообразных и коловраток; $w_{cp} = B/N$ – средняя индивидуальная масса особи в сообществе; $B_{зоо}/B_{фито}$ – соотношение биомассы консументов и продуцентов, $B_{фито}$ – по: [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)].

Note. S_{DN} is the number of dominant species (5% of abundance and more), S_{DB} is the same for biomass; S_E is the number of species-indicators of eutrophication, S_{Sb} is the number of species of alpha-mesosaprobies and polysaprobies in the composition of dominants; B_{cr}/B_{rot} is the ratio of the biomass of crustaceans and rotifers, B_{cycl}/B_{cal} is the same for cyclopoid and calanoid copepods; N_{clad}/N_{cop} is the ratio of the number of cladocerans and copepods, N_{cr}/N_{rot} is the same crustaceans and rotifers; $w_{cp} = B/N$ is the average individual weight in the community; $B_{зоо}/B_{фито}$ is the ratio of biomass of consumers and producers, $B_{фито}$ – according to: [Otchet..., 2015].

В пелагиали обоих озер в 2015 г. значения биомассы были в четыре раза ниже по сравнению таковыми в 1970-х годах. Биомасса сообщества пелагиали оз. Воже сопоставима с таковой летом 2007 г. [Думнич, Лобуничева, 2011, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014)]. Для изученных озер и других мелководных водоемов характерны большие колебания количества зоопланктона в течение сезона [Гидробиология..., 1978; Андроникова, 1996; Состояние..., 2008 (Gidrobiologiya..., 1978; Andronikova, 1996; Sostoyanie..., 2008)]. Поэтому более точное представление об его изменении дает сопоставление обилия доминантов и всего сообщества с учетом фенодат его развития. Сравнение июньской общей численности и биомассы зоопланктона показало, что к 2015 г. численность существенно (в 2–3 раза) снизилась (рис. 3а). Еще сильнее (в 4–10 раз) уменьшилась биомасса сообщества в столбе воды под 1 м² (рис. 3б).

В 1970-х годах в оз. Лача июньская численность массовых видов коловраток была как минимум вдвое больше, чем в оз. Воже (рис. 4), тогда как в 2015 г. их количество различалось не так заметно. В 2015 г. численность большинства доминантных видов коловраток оказалась значительно ниже, чем в 1970-х годах. Особенно сильно (в несколько десятков раз) снизилось количество *Asplanchna priodonta* повсеместно и *Conochilus unicornis* в оз. Лача. Отсутствие весенне-летнего пика аспланхны стало одной из главных причин низкой биомассы зоопланктона. Ранее в оз. Воже в мае–июне аспланхна формировала до 7 г/м³ или 80% биомассы сообщества [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)].

Обилие клadoцер в оз. Воже существенно выше, чем в оз. Лача, тогда как численность копепоид сопоставима (рис. 5 и 6).

Таблица 9. Изменение состава (индекс E) и биомассы ($B_{общ}$, г/м³) зоопланктона в озерах Воже и Лача в период 1972–2015 гг.**Table 9.** Changes in the composition (E -index) and biomass ($B_{общ}$, g/m³) of zooplankton in lakes Vozhe and Lacha in the period 1972–2015

Показатель Parameter	Годы, Years Участок, Part	Оз. Воже, Lake Vozhe			Оз. Лача, Lake Lacha	
		1972–1974	2007	2015	1972–1974	2015
$B_{общ}$, г/м ³	Все заросли	0.7	1.2	0.1	0.4	0.7
	Рдесты	0.6	10.0	0.1	1.0	0.8
	Открытая вода	1.2	0.3	0.25	1.1	0.3
Состав видов	Трофический индекс E	0.36	0.56	1.24	1.0	0.51

Примечание. Данные за 1972–1974 гг. приведены по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)], за 2007 г. – по: [Думнич, Лобуничева, 2011, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014)].

Note. Data for 1972–1974 are given by [Gidrobiologiya..., 1978], for 2007 – by [Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014].

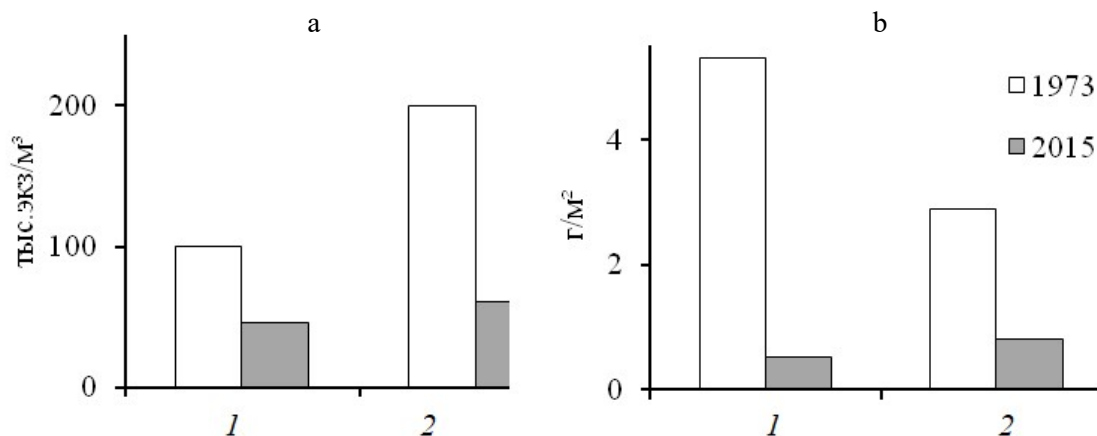


Рис. 3. Общая численность (а) и биомасса (б) зоопланктона озёр Воже (1) и Лача (2) в июне 1973 и 2015 гг.

Fig. 3. Total density (a) and biomass (b) of zooplankton in lakes Vozhe (1) and Lacha (2) in June 1973 and 2015.

В 2015 г. численность массовых видов клadoцер в оз. Воже снизилась в 1.4–4 раза (рис. 5а), а в оз. Лача возросла в 2.5–22 раза (рис. 5б). Количество копепоид в настоящее время заметно (в 3–6 раз) увеличилось в обоих озерах (рис. 6), за исключением *Mesocyclops leuckarti* в оз. Воже, численность которого снизилась почти в семь раз. Таким образом, численность зоо-

планктона в 2015 г. определялась развитием копепоид и мелких видов коловраток (в основном *Kellicottia longispina*), тогда как биомасса сообщества – количеством клadoцер и крупных видов копепоид, в первую очередь *Heteroscope appendiculata*. Общее количество зоопланктона в 2015 г. было существенно ниже по сравнению с таковым в начале 1970-х годов.

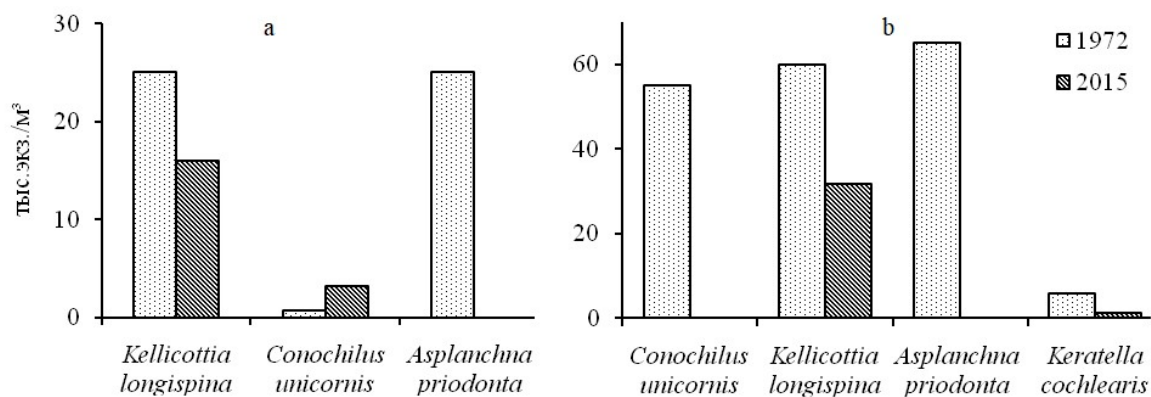


Рис. 4. Численность доминантных видов коловраток в озерах Воже (а) и Лача (б) в июне 1972 и 2015 гг.

Fig. 4. The number of dominant rotifer species in lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 1972 and 2015

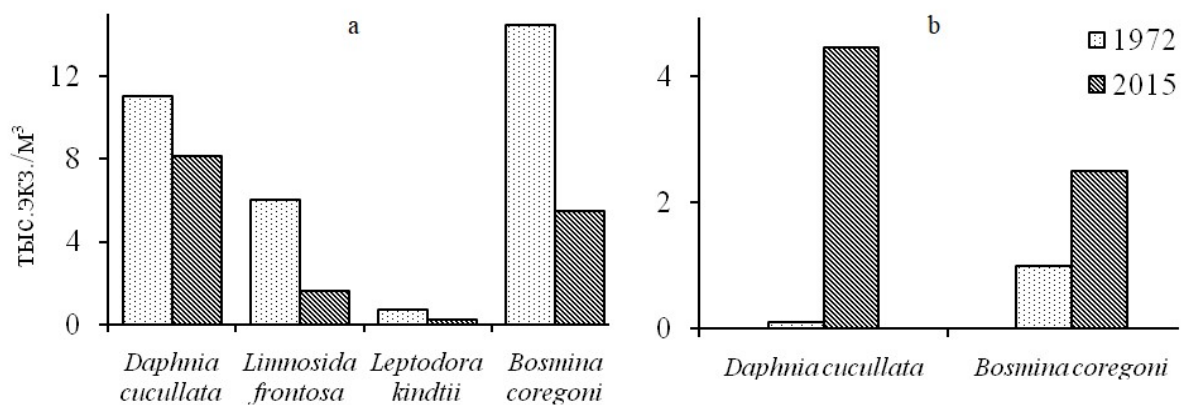


Рис. 5. Численность доминантных видов клadoцер в озерах Воже (а) и Лача (б) в июне 1972 и 2015 гг.

Fig. 5. The number of dominant cladoceran species in lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 1972 and 2015.

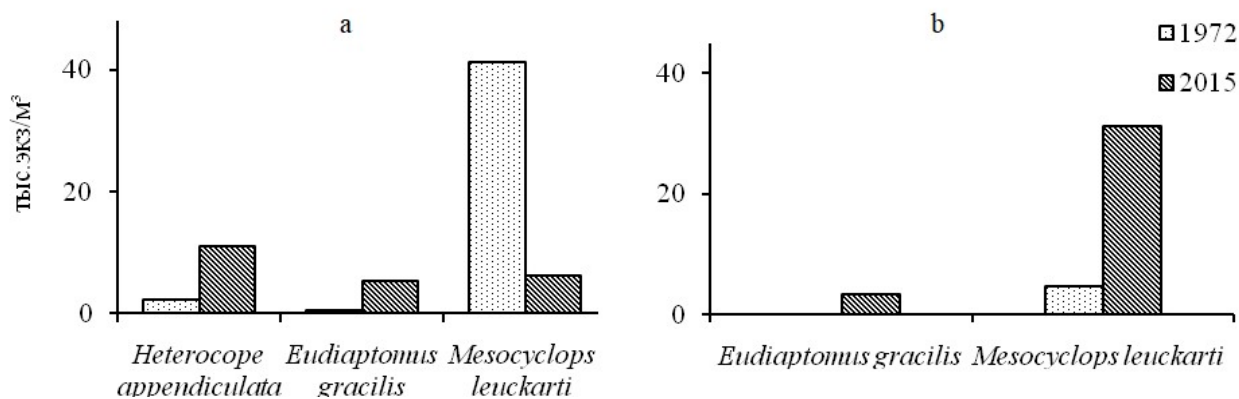


Рис. 6. Численность доминантных видов копепод в озерах Воже (а) и Лача (б) в июне 1972 и 2015 гг.

Fig. 6. The number of dominant copepods species in lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 1972 and 2015.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 1970-х трофический статус обоих озер оценивали как мезотрофный, продукцию органического вещества примерно в одинаковом соотношении формировали макрофиты, водоросли планктона и обрастаний [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. Сукцессия экосистем мелководных озер Вологодской области в настоящее время направлена в сторону эвтрофирования, которое вызвано потеплением климата и связанным с ним ростом внутренней биогенной нагрузки. На начало 2000-х годов трофический статус озер находился в пределах мезотрофии, однако оз. Воже приблизились к границе перехода в эвтрофное состояние [Болотова, 1999 (Bolotova, 1999)]. В этом водоеме изменения трофического статуса наиболее заметны, хотя он удален от центров хозяйственной деятельности. Высокие темпы эвтрофирования озера обусловлены ростом внутренней биогенной нагрузки вследствие увеличения площади и плотности зарослей. В 1990-х годах эвтрофирование регистрировали на всей акватории озера, в южной части слой жидкого ила достигал 4 м, отмечали периодическое цветение воды и образование заморных зон [Болотова и др., 1998 (Bolotova et al., 1998)]. В конце 1990-х годов прозрачность воды озера снизилась вдвое, содержание фосфора и азота возросло в 9 и 10 раз соответственно по сравнению с 1970-ми годами [Болотова и др., 1998; Болотова, 1999 (Bolotova et al., 1998; Bolotova, 1999)].

В 2015 г. средняя биомасса фитопланктона в обоих озерах соответствовала уровню мезотрофных вод [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Трофическое состояние оз. Воже по содержанию в донных отложениях хлорофилла *a* с продуктами его деградации характеризовалось как мезотрофное, а оз. Лача – как эвтрофное. Напротив, по зоопланктону оз. Воже было

эвтрофным олигосапробным водоемом, а оз. Лача – мезотрофным, что подтверждает оценку [Болотова, 1999 (Bolotova, 1999)]. Многолетние (1972–2015 гг.) изменения состава сообщества (по трофическому коэффициенту *E*) указывали на эвтрофирование оз. Воже. В оз. Лача отмечено снижение трофности от верхней границы до уровня стабильной мезотрофии, вероятно, это вызвано прогрессирующим зарастанием его акватории. Размерно-массовая структура зоопланктона оз. Воже соответствовала эвтрофному статусу по шкале [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)], средняя масса зоопланктона была низкой (5.1 мкг). В оз. Лача этот показатель достигал 8.8 мкг и был близок к типичному для мезотрофии. Степень взаимодействия между продуцентами и консументами (индекс $B_{\text{зоо}}/B_{\text{фито}}$) в обоих озерах была низкой. Ее уровень приближался к таковому мезотрофных (озера Мястро и Ильмень) и некоторых эвтрофных водоемов (озера Баторин и Псковско-Чудское) [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Таким образом, оценки трофности изученных озер по зоопланктону отличались от таковых по фитопланктону и его пигментам. Многолетняя динамика состава зоопланктона и его современная структура свидетельствовали об переходе от мезотрофного к эвтрофному статусу экосистемы южного оз. Воже и стабильной мезотрофии северного оз. Лача.

Северо-западный федеральный округ, к которому относятся озера Воже и Лача, представляет территорию, где потепление климата выражено наиболее сильно. Так, в 2015 г. годовое отклонение температуры воздуха от нормы составило +2.37°C, лето было холоднее обычного (-0.31°C), а весна и осень – теплее на 3.61 и 1.54°C, соответственно [Доклад..., 2016 (Doklad..., 2016)]. В другие

годы положительные аномалии температуры отмечены чаще всего летом и осенью, они достигают $+2.1...2.4^{\circ}\text{C}$, [Доклад..., 2013 (Doklad..., 2013)]. К 2015 г. отмечено увеличение продолжительности безледного периода на 2–3 недели в основном за счет запаздывания ледостава на 20–30 сут. Вкупе с потеплением это ведет к росту продукции водных макрофитов, а обмеление озер в засушливые годы сопровождается увеличением площади зарослей и накопления илов. В современный период потепление может быть важным фактором обмеления и эвтрофирования озер Воже и Лача.

Многолетний мониторинг зоопланктона оз. Воже показал [Думнич, Лобуничева, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2014)], что в 2000-х годах численность зоопланктона снизилась <50 тыс. экз./м³, биомасса – <0.5 г/м³. В начале 2010-х годов появилась тенденция к росту его количества, что указывает на периодические колебания обилия сообщества. В начале лета 2015 г. низкие значения численности и биомассы зоопланктона в озерах Воже и Лача, вероятно, определялись задержкой его развития из-за медленного прогрева воды холодной весной 2015 г. В сроки наблюдений температура воды озер составляла $13\text{--}16^{\circ}\text{C}$ и была близка к норме или ниже. Напротив, 1972–1973 гг. были аномально теплыми со средней температурой июня около 18°C [Гидрология..., 1978 (Gidrologiya..., 1978)]. В связи с этим по существующим данным фактически невозможно обсуждать какие-либо изменения количества зоопланктона, вызванные потеплением.

Влияние динамики климата можно выявить только по изменению структуры зоопланктона, а также появлению и/или увеличению обилия термофильных видов. Так, в 2015 г. в обоих водоемах выявлена высокая встречаемость теплолюбивых индикаторов эвтрофии коловратки *Polyarthra luminosa* и копеподы *Thermocyclops crassus*. Оба вида входили в состав доминантов зоопланктона оз. Воже, тогда как в оз. Лача доминировала только *Polyarthra luminosa* и ее доля в планктоне была 2.4 раза ниже, чем в оз. Воже

(табл. 3). Указанные два вида можно отнести к индикаторам потепления климата, выявлено увеличение их численности в последние 20 лет в оз. Неро и Рыбинском водохранилище [Состояние..., 2008; Лазарева, 2010; Лазарева, Сокколова, 2013 (Sostoyanie..., 2008; Lazareva, Sokolova, 2013)]. В 1970-х годах до начала потепления эти виды отсутствовали в сообществе обоих озер [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)].

В июне–августе 1973 г. средняя суточная продукция зоопланктона в глубоководной части оз. Воже достигала 113 кал/м² (расчет наш по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]). В июне 2015 г. уровень продуктивности сообщества был почти на порядок ниже (около 14 кал/м²). Продуктивность зоопланктона зависит от многих причин. В мезотрофных и эвтрофных водоемах она часто связана с сезонной динамикой пищевых ресурсов (фитопланктон, бактерии). Низкая продуктивность зоопланктона исследованных озер в июне, не соответствует трофности их экосистем, установленной по составу и структуре сообщества. Возможно, это связано с доминированием в фитопланктоне крупно-колониальных форм цианобактерий [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)], которые не доступны для прямого потребления фильтраторам. Косвенно о дефиците пищи свидетельствует низкая численность и продукция коловраток, которым для интенсивного развития необходима высокая концентрация доступных пищевых частиц. Кроме того, сказалось запаздывание развития летнего зоопланктона в холодном 2015 г. В целом, колебания год от года биомассы сообщества озер, а следовательно и продуктивности, очень велики. Так, в оз. Воже биомасса варьирует в 1.5–6 раза [Гидробиология..., 1978; Думнич, Лобуничева, 2014 (Gidrobiologiya..., 1978; Dumnich, Lobunicheva, 2014)]. В 2015 г. продукция зоопланктона обоих изученных озер была близка к таковой олиготрофных и слабо мезотрофных водоемов, например, озер Карельского перешейка [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

В 2015 г. состав и структура зоопланктона характеризовали статус экосистемы оз. Воже как эвтрофный, а Лача – как мезотрофный. Общий уровень развития зоопланктона в обоих водоемах (биомасса <1 г/м³) указывал на низкую кормовую обеспеченность рыб (малокормные водоемы), несмотря на преобладание в сообществе ракообразных. По сравнению с 1970-ми годами биомасса зоопланктона снизилась в 4–10 раз. Изменения в структуре

сообщества за 40 лет свидетельствовали об эвтрофировании экосистемы оз. Воже и стабилизации на уровне мезотрофии оз. Лача. Потепление климата нашло отражение в широком распространении и сравнительно высокой численности в озерах теплолюбивых видов зоопланктона – индикаторов эвтрофных условий, ранее отсутствовавших в сообществе. Вероятно, изменение трофического статуса озер во многом определялось динамикой климата.

Каких-либо иных радикальных изменений состава зоопланктона не установлено, что позволяет отнести колебания его обилия к естественным межгодовым вариациям, связанным с динамикой гидрологического и термического режима водоемов.

Продуктивность и интенсивность дыхания зоопланктона озер Воже и Лача были низкими и соответствовали уровню северных олиготрофных водоемов. В начале лета почти всю продукцию сообщества в оз. Воже, а в оз. Лача, а также часть биомассы выедали планктонные хищники (в основном копеподы). Рыбам оставалось доступно около 10% суточной продукции зоопланктона (крупные формы, недос-

тупные для копепод) в оз. Воже и до 40% – в оз. Лача. Доля фильтраторов в современном зоопланктоне озер была невелика (30–60% общей биомассы), следствием этого являлась крайне низкая самоочищающая способность вод. Фильтрационная способность планктона озер Воже и Лача к 2015 г. снизилась на порядок по сравнению с таковой в 1980-х годах. Однако в настоящее время зоопланктон играет основную роль в самоочищении вод обоих водоемов из-за слабого развития фильтраторов в донных сообществах. Низкая самоочищающая способность вод озер – одна из причин растущего органического загрязнения воды и усиления илонакопления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в соответствии с госзаданиями АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алябина Г.А., Сорокин И.Н. Запас веществ на водосборе, условия их реализации и поступления в озера // Изменения в системе “водосбор-озеро” под влиянием антропогенного фактора. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 62–69.
- Андроникова И.Н. Прогноз изменения зоопланктона, оценка продуктивных возможностей сообществ в измененных экологических условиях в озерах Лача и Воже при переброске вод из водохранилища Онежская губа // Отчет по теме 0.85.06. ГКНТ СССР задания 04.Н 7 (АН СССР институт Озероведения). Л., 1986. С. 136–151.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72.
- Болотова Н.Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области) // Дис. докт. биол. наук. СПб., 1999. 55 с.
- Болотова Н.Л., Думнич Н.В., Зуянова О.В. Влияние антропогенного эвтрофирования на состояние зоопланктоценоза озера Воже // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 58–64.
- Болотова Н.Л. Развитие экосистем мелководных озер на территории Вологодской области: природные и антропогенные факторы // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. СПб.: Наука, 2005. С. 105–112.
- Борисов М.Я. Особенности функционирования системы “Водосбор – озеро Воже” и ее влияние на рыбное население. Автореф. дис. канд. наук. Петрозаводск, 2006. 20 с.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1978. 275 с.
- Гидрология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1979. 288 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2012 г. М.: Росгидромет, 2013. 86 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 г. М.: Росгидромет, 2016. 68 с.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. Пространственное распределение зоопланктона озера Воже (Вологодская область) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды / Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. (12–17 сент. 2011 г., Минск–Нарочь). Минск: Изд. центр БГУ, 2011. С. 105.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. Структура и многолетняя динамика зоопланктона озера Воже (Вологодская обл.) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. Матер. Междунар. конф., посвященной 100-летию ГосНИОРХ. СПб: ГосНИОРХ, 2014. С. 293–303.
- Думнич Н.В. Современное состояние зоопланктоценоза озера Воже // Сб. науч. работ ВГПУ. Вып. IV. Вологда: Русь, 1996. С. 214–222.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с.
- Коплан-Дикс И.С., Назаров Г.В., Кузнецов В.К. Роль минеральных удобрений в эвтрофировании вод суши. Л.: Наука, 1985. 184 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища (Под ред. А.И. Копылова). М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.

- Лазарева В.И. Число видов и таксономическое разнообразие в сообществах зоопланктона малых озер, подверженных закислению // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия, СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–19.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 6. С. 564–574.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции, 1998. 321 с.
- Монченко В.І. Щелепнороти циклопоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка, 1974. 452 с.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Озера Лача и Воже: материалы комплексных исследований. Л.: Наука, 1975. 35 с.
- Озеро Кубенское. Ч. 1–3. Л.: Наука, 1977.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2010. 495 с.
- Отчет о выполнении научно-исследовательской работы на тему: Исследование состояния и разработка научно обоснованных рекомендаций по восстановлению уровня режима водной системы оз. Воже - р. Свидь – оз. Лача. Этап 2. Борок: Ин-т биологии внутренних вод РАН, 2015. 243 с.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2002. 368 с.
- Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. 406 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы гидробиологического анализа вод. Индикаторы сапробности. М.: Изд-во СЭВ, 1977. 91 с.
- Lazareva V.I., Kopylov A.I. Zooplankton productivity at the peak of eutrophication of the plain reservoir ecosystem: the role of invertebrate predators // Biology Bulletin Reviews. 2011. Vol. 1. № 6. P. 542–551. <https://doi.org/10.1134/S2079086411060041>
- Lazareva V.I., Stolbunova V.N., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Features of the Structure and Spatial Distribution of Plankton in the Sheksna Reservoir // Inland Waters Biology. 2013. Vol. 6. № 3. P. 211–219. <https://doi.org/10.1134/S1995082913030097>
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // Inland Water Biology. 2015. Vol. 8. № 3. P. 250–258. <https://doi.org/10.1134/S1995082915030098>
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd. 8. P. 71–78.

REFERENCES

- Alyabina G.A., Sorokin I.N. Zapas veshchestv na vodosbore, usloviya ikh realizatsii i postupleniya v ozera [The stock of substances in the watershed, the conditions for their implementation and entry into the lakes]. *Changes in the “watershed-lake” system under the influence of the anthropogenic factor*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1983, pp. 62–69. (In Russian)
- Andronikova I.N. Prognoz izmeneniya zooplanktona, otsenka produktivnykh vozmozhnostey soobshchestv v izmeneniykh ekologicheskikh usloviyakh v ozerakh Lacha i Vozhe pri perebroske vod iz vdokhranilischa Onezhskaya guba [Forecast of changes in zooplankton, assessment of the productive capacities of communities under changed ecological conditions in lakes Lacha and Vozhe during the transfer of water from the reservoir Onega Bay]. *Report on the topic 0.85.06. GKNT USSR assignments 04.N 7 (AN SSSR institut Ozerovedeniya)*. Leningrad, 1986, pp. 136–151. (In Russian)
- Andronikova I.N. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem* [Structural and Functional Organization of Zooplankton in Lacustrine Ecosystems]. St. Petersburg, Nauka, 1996. 186 p. (In Russian)
- Balushkina E.V., Vinberg G.G. Zavisiimost' mezhdu dlinoy i massoy tela planktonnykh rakoobraznykh [The relationship between the length and body mass planktonic crustaceans]. *Experimental and field studies of the biological bases of the productivity of lakes*. Leningrad, Zoologicheskii Institut AN SSSR, 1979, pp. 58–72. (In Russian)
- Bolotova N.L. Izmeneniya ekosistem melkovodnykh severnykh ozer v antropogennykh usloviyakh (na primere vodoyemov Vologodskoy oblasti) [Changes in ecosystems of shallow northern lakes in anthropogenic conditions (for example, reservoirs of the Vologda region)]. *Dis. ... dokt. biol. nauk*, St-Petersburg, 1999, 55 p. (In Russian)
- Bolotova N.L. Razvitiye ekosistem melkovodnykh ozer na territorii Vologodskoy oblasti: prirodnyye i antropogennyye faktory [The development of ecosystems of shallow lakes on the territory of the Vologda region: natural and anthropogenic factors]. *Ecological state of continental water bodies of the northern territories*. St-Petersburg, Nauka, 2005, pp. 105–112. (In Russian)
- Bolotova N.L., Dumnich N.V., Zuyanov O.V. Vliyaniye antropogennogo evtrofirovaniya na sostoyaniye zooplanktonosenoza ozera Vozhe [Influence of anthropogenic eutrophication on the state of zooplanktonocenosis of Lake Vozhe]. *Problems of ecological toxicology*. Petrozavodsk, KarNC RAN, 1998, pp. 58–64. (In Russian)
- Borisov M.Ya. Osobennosti funktsionirovaniya sistemy “Vodosbor – ozero Vozhe” i yeye vliyaniye na rybnoye naseleeniye [Features of the functioning of the system “Catchment – Lake Vozhe” and its impact on the fish population]. *Avto-ref. dis. ... kand. nauk*. Petrozavodsk, 2006, 20 p. (In Russian)
- Boruzkiy Ye.S., Stepanova L.A., Kos M.S. *Opredelitel' Calanoida presnykh vod SSSR* [Keys to Calanoida of USSR fresh waters]. Leningrad, Nauka, 1991, 504 p. (In Russian)

- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2012 g.* [A Report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2012]. Moscow, Rosgidromet, 2013, 86 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 g.* [A Report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2015]. Moscow, Rosgidromet, 2016, 68 p. (In Russian)
- Dumnich N.V. Sovremennoye sostoyaniye zooplanktotsenoza ozera Vozhe [The current state of the zooplanktocenosis of Lake Vozhe]. *Sbornik nauch. rabot Vologodskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Vyp. IV.* Vologda, Rus', 1996, pp. 214–222. (In Russian)
- Dumnich N.V., Lobunicheva Ye.V. Prostranstvennoye raspredeleniye zooplanktona ozera Vozhe (Vologodskaya obl.) [Spatial distribution of zooplankton of Lake Vozhe (Vologda region)]. *Ozernyye ekosistemy: biologicheskiye protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody. Tez. dokl. IV Mezhdunar. nauch. konf. (12–17 sent. 2011 g., Minsk–Naroch').* Minsk, Tsent Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta, 2011, p. 105. (In Russian)
- Dumnich N.V., Lobunicheva Ye.V. Struktura i mnogoletnyaya dinamika zooplanktona ozera Vozhe (Vologodskaya obl.) [The structure and long-term dynamics of zooplankton in Lake Vozhe (Vologda region)]. *Rybokhozyaystvennyye vodoyemy Rossii: fundamental'nyye i prikladnyye issledovaniya. Mater. Mezhdunar. konf., posvyashchennoy 100-letiyu GosNIORKH.* St-Petersburg, GosNIORKH, 2014, pp. 293–303. (In Russian)
- Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha* [Hydrobiology of Lakes Vozhe and Lacha]. Leningrad, Nauka, 1978, 275 p. (In Russian)
- Gidrologiya ozer Vozhe i Lacha* [Hydrology of Lakes Vozhe and Lacha]. Leningrad, Nauka, 1979, 288 p. (In Russian)
- Ivanova M.B. *Produktsiya planktonnykh rakoobraznykh v presnykh vodakh* [Production of planktonic crustaceans in fresh waters]. Leningrad, Zool. in-t AN SSSR, 1985, 222 p. (In Russian)
- Koplan-Diks I.S., Nazarov G.V., Kuznetsov V.K. *Rol' mineral'nykh udobreniy v evtrofirovanii vod sushi* [The role of mineral fertilizers in the eutrophication of land waters]. Leningrad, Nauka, 1985, 184 p. (In Russian)
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B. *Bakterioplankton vodokhranilishch Verkhney i Sredney Volgi* [Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs]. Moscow, Izd-vo Sovremennogo gumanitarnogo un-ta, 2008, 377 p. (In Russian)
- Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR* [Rotifers of the USSR fauna]. Leningrad, Nauka, 1970, 744 p. (In Russian)
- Lazareva V.I. Chislo vidov i taksonomicheskoye raznoobraziye v soobshchestvakh zooplanktona malykh ozer, podverzhennykh zakisleniyu [The number of species and taxonomic diversity in zooplankton communities of small lakes prone to acidification]. *Zootsenozy vodoyemov basseyna Verkhney Volgi v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya.* St-Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, pp. 3–19. (In Russian)
- Lazareva V.I. *Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha* [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir]. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 181 p. (In Russian)
- Lazareva V.I., Kopylov A.I. Zooplankton Productivity at the Peak of Eutrophication of a Plain Reservoir Ecosystem: The Role of Invertebrate Predators. *Biol. Bull. Rev.*, 2011, vol. 1, no. 6, pp. 542–551. doi: 10.1134/S2079086411060041
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Dinamika i fenologiya zooplanktona krupnogo ravninnogo vodokhranilishcha: otklik na izmeneniye klimata [Dynamics and phenology of Zooplankton in a large plain reservoir: a response to climate change]. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2013, vol. 133, no. 6, pp. 564–574. (In Russian)
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production. *Inland Water Biology*, 2015, vol. 8, no. 3, pp. 250–258. doi: 10.1134/S1995082915030098
- Lazareva V.I., Stolbunova V.N., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Features of the Structure and Spatial Distribution of Plankton in the Sheksna Reservoir. *Inland Waters Biology*, 2013, vol. 6, no. 3, pp. 211–219. doi: 10.1134/S1995082913030097
- Mäemets A.Kh. Izmeneniya zooplanktona [Changes in zooplankton]. *Antropogennoye vozdeystviye na malye ozera.* Leningrad, Nauka, 1980, pp. 54–64. (In Russian)
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater Invertebrates]. Moscow: Institut problem ekologii i evolyutsii, 1998. 321 p. (In Russian)
- Monchenko V.I. *Shchelepnoroti tsyklopodobni. Tsyklopy (Cyclopidae)* [Jaw-cyclopoids (Cyclopidae)]. Kyev, Naukova dumka, 1974, 452 p. [In Ukrainian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod yevropeyskoy Rossii. Zooplankton* [Guide to identifying zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia]. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, bd. 1, 495 p. (In Russian).
- Otchet o vypolnenii nauchno-issledovatel'skoy raboty na temu: Issledovaniye sostoyaniya i razrabotka nauchno osnovannykh rekomendatsiy po vosstanovleniyu urovennogo rezhima vodnoy sistemy oz. Vozhe – r. Svid' – oz. Lacha. Etap 2* [Report on the implementation of research work on the topic: Research of the state and development of scientifically grounded recommendations for the restoration of the level regime of the water system of the lake. Vozhe - r. Svid - lake. Lacha. Stage 2]. Borok, Institut biologii vnutrennikh vod RAN, 2015, 243 p.
- Ozera Lacha i Vozhe: materialy kompleksnykh issledovaniy* [Lacha and Vozhe lakes: materials of complex research]. Leningrad, Nauka, 1975, 35 p. (In Russian)
- Ozero Kubenskoye. Chast' 1–2* [Lake Kubenskoye. Part 1–2]. Leningrad, Nauka, 1977, 278 p. (In Russian)
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers. *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.*, 1977, bd. 8, pp. 71–78.

- Sostoyaniye ekosistemy oz. Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of the Lake Nero at the beginning of the XXI century]. Moscow, Nauka, 2008, 406 p. (In Russian)
- Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilishcha* [The current state of the ecosystem of the Sheksna reservoir]. Yaroslavl', Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 2002, 368 p. (In Russian)
- Unifitsirovannyye metody issledovaniya kachestva vod. CHast' 3. Metody gidrobiologicheskogo analiza vod. Indikatory saprobnosti* [Unified water quality research methods. Part 3. Methods of hydrobiological analysis of waters. Saprobity indicators]. Moscow, Izdatel'stvo SEV, 1977, 91 p. (In Russian)
- Zhakov L.A. *Formirovaniye i struktura rybnogo naseleniya ozer Severo-Zapada SSSR* [Formation and structure of the fish population of the lakes of the North-West of the USSR]. Moscow, Nauka, 1984, 144 p. (In Russian)

EARLY SUMMER ZOOPLANKTON OF LAKE VOZHE AND LACHA (VOLOGDA REGION)

V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

In June 2015, zooplankton (Cladocera, Copepoda, Rotifera) of lakes Vozhe and Lacha, Svid' River and the headwaters of the Onega River (catchment of the Onega River, White Sea basin) was examined. It was found that crustaceans (mainly the copepods *Mesocyclops leuckarti* and *Eudiaptomus gracilis*) dominated the community. The biomass of zooplankton ($<1 \text{ g} / \text{m}^3$) indicated a low food supply for fish (poorly fed water bodies), compared with the beginning of the 1970s, it decreased by 4–10 times. The composition and structure of the community characterized the ecosystem status of the Lake Vozhe as eutrophic, and Lake Lacha as mesotrophic. Changes in the structure of zooplankton over 40 years testified to the eutrophication of the ecosystem of Lake Vozhe and stabilization at the level of mesotrophy of Lake Lacha. In the lakes, the dispersal and relatively high abundance of some thermophilic species (*Polyarthra luminosa*, *Thermocyclops crassus*), indicators of eutrophic conditions that were previously absent in the community, were revealed. The productivity ($14\text{--}34 \text{ cal} / \text{m}^2 \times \text{day}$) and the respiration rate of zooplankton ($61\text{--}122 \text{ cal} / \text{m}^2 \times \text{day}$) of the lakes corresponded to the level of northern oligotrophic water bodies. It was shown that at the beginning of summer a significant part of the zooplankton production was consumed by planktonic predators (mainly copepods). Fishes had access to about 15% of the daily production of zooplankton in Lake Vozhe and up to 43% in Lake Lacha. A small proportion of filter feeders (30–60% of the total biomass) was recorded in the modern zooplankton of lakes. By 2015, the filtration capacity of plankton from lakes Vozhe and Lacha decreased by an order of magnitude compared to that in the 1980s. The low self-cleaning ability of lake waters is discussed as the main reason for the growing organic pollution and increased silt accumulation in their ecosystems.

Keywords: lakes Vozhe and Lacha, Svid' River, Onega River, zooplankton, composition, structure, abundance, distribution patterns, water quality assessment

МАКРОБЕНТОС ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА

Е. Г. Пряничникова

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

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

Поступила в редакцию 22.01.2021

Приведен таксономический состав макробентоса озер Воже и Лача, а также отдельных участков рек Свидь и Онега. Доминантный комплекс в озерах формировали представители хирономид. В реках в роли доминантов выступали два вида олигохет и брюхоногий моллюск. Индекс фаунистического сходства макробентоса между озерами был довольно высокий и составил 70%, между речным и озерным бентосом сходство было менее 30%. В озерах отмечены только две таксономические группы – олигохеты и хирономиды, формирующие основу обилия бентоса: 87–93% от средней численности и 92–95% средней биомассы в водоеме. В речных сообществах значительную роль играли олигохеты и моллюски, в сумме они формировали 76% общей численности и 98% биомассы. Трофическая структура макробентоса в озерах практически совпадала, за исключением появления в оз. Лача группы фитодетритофагов-фильтраторов. В речных сообществах преобладали детритофаги-глутатели. В предыдущих исследованиях озер видовое богатство бентоса как оз. Воже, так и оз. Лача было значительно выше. Для озера Воже нами отмечено сокращение числа таксономических групп, снижение их обилия. При этом сохранилась значительная роль хирономид в формировании бентоса в озере. В целом, изменения в таксономической структуре и обилии бентоса озер Воже и Лача могут быть вызваны комплексным воздействием факторов среды обитания и многолетней и внутригодовой динамикой доминантных (ценозообразующих) представителей основных групп макробентоса. Упрощение структуры донных сообществ, включение в них видов с широкими экологическими спектрами, преобладание среди доминантов эврибионтов, может свидетельствовать о загрязнении, эвтрофировании, токсификации водоемов озер. По индикаторным видам макробентоса оба озера можно отнести к мезосапробным водоемам.

Ключевые слова: донные сообщества, видовое богатство, встречаемость, количественные показатели, озеро.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-77-93

ВВЕДЕНИЕ

Озера Воже и Лача расположены на территории Вологодской и Архангельской областей. Они приурочены к пониженным участкам древнеозерных равнин, образовавшихся на месте обширных приледниковых озер, позднее преобразованных деятельностью ледника. Оба озера довольно мелководные, средняя глубина оз. Воже 1–2 м, а оз. Лача 1.6 м, для обоих озер наибольшая глубина равна 5 м. Для оз. Лача известно, что зимой из-за снижения уровня воды значительная часть озерной котловины покрывается осевшим на грунт льдом. Из оз. Лача берет начало р. Онега.

Река Свидь вытекает из северной части оз. Воже, течет на всем своем протяжении на север и впадает в южную часть оз. Лача двумя рукавами. Как и озера Воже и Лача, р. Свидь принадлежит бассейну Онеги. В верхнем и нижнем течении она течет в низких болотистых, лесных берегах, в среднем течении река пересекает каменистую гряду, образуя небольшие порожки. На этом участке в реке русло сужается до 10–15 м, течение ускоряется, берега становятся высокими, местами обрывистыми.

Наиболее подробно макробентос озер Воже и Лача изучали в 1963–1974 гг. [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. Вологодская лаборатория ФГБНУ “ГосНИОРХ” проводила мониторинг количественных показателей макробентоса оз. Воже с конца 1980-х гг. Изучение современного видового состава и составление общего таксономического списка бентосных организмов озера было проведено только в 2010–2012 гг. [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)]. Несмотря на большой объем материала, в этой работе отсутствовал такой показатель как встречаемость видов. В работе [Филоненко, Комарова, 2017 (Filonenko, Komarova, 2017)] указаны средние показатели обилия бентоса за 2010–2016 гг. Макробентос озера Лача изучали в 2003–2015 гг. [Новоселов и др., 2017 (Novoselov et al., 2017)]. Список видов бентоса, в данной работе приведен по предыдущим исследованиям [Фадеева, 1968 (Fadeeva, 1968); Новосельцев, 1968 (Novoseltsev, 1968); Новосельцев, 1973 (Novoseltsev, 1973); Новосельцев, 1974 (Novoseltsev, 1974)]. К сожалению, отдельных работ, посвященных изучению донной фауны

р. Свидь среди доступной авторам литературы не было.

Одна из задач нашей работы состояла в определении основных характеристик макробентоса озер Воже и Лача, а также соеди-

няющей их р. Свидь и проведении сравнительного анализа донных сообществ этих водоемов. А также сопоставление полученных данных с предыдущими работами по изучению бентоса данных водоемов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в июне 2015 г. на станциях, расположенных в озерах Воже, Лача и реках Свидь и Онега (табл. 1).

Отбор проб осуществляли при помощи модифицированного дночерпателя ДАК-100 (площадь захвата 0.01 м²) по 2 подъема на каждой станции. Глубина и тип грунта приведены в (табл. 2).

Грунт промывали через мешок из газа с размером ячеек 220 мкм. Всего было собрано 23 пробы макрозообентоса. Организмы фиксировали 8% формалином. После их выдержки в фиксаторе приступали к камеральной обработке. Выбранных животных, после наружного обсушивания с помощью фильтровальной бумаги, взвешивали на торсионных весах с точностью до 0.1 мг, затем измеряли их линейные размеры с точностью до 0.5 мм. У хирономид под биноклем измеряли ширину головной капсулы, что необходимо для определения их возраста и идентификации видов из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика изучения..., 1975 (Metodika izucheniya..., 1975); Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)]. Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность, N , экз./м², биомасса B , г/м², %, число видов в пробе S , индекс Шеннона-Уивера H_N , бит/экз. и H_B , бит/г, частота встречаемости P , %. При подсчете показателей обилия

не учитывали биомассу мегабентоса (сем. Unionidae, Mollusca). Комплексы доминирующих видов выделяли при помощи индекса плотности Арнольди [Арнольди, 1949 (Arnoldi, 1949)] в модификации [Щербина, 1993 (Shcherbina, 1993)]. Для оценки качества воды и грунтов по организмам макрозообентоса применен метод определения средней сапробности по Пантле-Букку [Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973; Макрушин, 1974 (Makrushin, 1974)] в модификации [Дзюбан, Кузнецова, 1981 (Dzyuban, Kuznetsova, 1981)]. Величины сапробности видов (s) взяты из работ [Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988; Щербина, 2010 (Shcherbina, 2010)]. Для выявления степени сходства видового состава между биоценозами использовали коэффициент общности видового состава Серенсена [Sørensen, 1948].

Видовую идентификацию представителей макрозообентоса проводили с использованием различных определителей [Чекановская, 1962 (Chekanovskaya, 1962); Определитель..., 1977 (Opredelitel'..., 1977); Панкратова, 1977, 1983 (Pankratova, 1977, 1983); Кикнадзе и др., 1991 (Kiknadze et al., 1991); Timm, 2009].

Представление данных в графическом виде и статистическая обработка были выполнены с использованием рекомендаций, изложенных в основополагающих работах [Методика изучения..., 1975 (Metodika izucheniya..., 1975); Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]. Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$.

Таблица 1. Описание станций отбора проб макрозообентоса

Table 1. Description of sampling stations of macrozoobenthos

Водоем Reservoir	№ ст. Station No	Название* Station Name	Координаты Coordinates	Описание станции Station description
Оз. Воже	1	Центральный разрез, ЛБ	N60°33.891' E39°03.772'	У западного берега
	2	Центральный разрез, середина	N60°34.359' E39°05.712'	Середина озера
	3	Центральный разрез, ПБ	N60°34.658' E39°09.589'	У восточного берега, выше устья Вожеги
	5	Верхний разрез, ЛБ	N60°25.629' E39°03 3.22'	Южная часть против устья р. Модлоны,
	4	Оз. Еломское (Еломский залив)	N60°36.332' E38°53.615'	1 км выше устья р. Еломы
	6	Верхний разрез, середина	N60°26.015' E39° 05.383'	Южная часть, середина

Водоем Reservoir	№ ст. Station No	Название* Station Name	Координаты Coordinates	Описание станции Station description
Р. Свидь	7	Верхний разрез, ПБ	N60°25.934' E39°07.814'	Южная часть у восточного берега
	8	Нижний разрез, ЛБ	N60°40.312' E38°55.423'	Северная часть у западного берега
	9	Нижний разрез, середи- на	N60°41.200' E38°58.067'	Северная часть середина ниже о. Спас- ский
	10	Нижний разрез, ПБ	N60°42.064' E38°0.368'	Северная часть у восточного берега
	11	Исток	N60°46.234' E38°56.059'	Исток реки
	12	Среднее течение	N61°00.220' E38°44.626'	У д. Лавровское, русло у ЛБ, ширина ~30 м
	13	Устье	N61°10.941' E38° 45.199'	Край тростников
Оз. Лача	14	Центральный разрез, ЛБ	N61°18.155' E38°40.486'	У западного берега ниже устья Тихмань- ги
	15	Центральный разрез, середина	N61°19.168' E38°44.136'	Середина озера
	16	Верхний разрез, середи- на	N61°14.259' E38°45.536'	Южная часть
	17	Верхний разрез, ПБ	N61°14.387' E38°51.799'	Южная часть у восточного берега выше устья Кинемы
	18	Верхний разрез, ЛБ	N61°13.406' E38°39.583'	Южная часть у западного берега ниже устья р. Ухты
	19	Нижний разрез, ЛБ	N61°22.810 E38°42.931	Северная часть у западного берега про- тив устья р. Лекшмы
	20	Нижний разрез, середи- на	N61°22.430 E38°46.378	Северная часть, середина
	21	Нижний разрез, ПБ	N61°22.130 E38°49.626	Северная часть у восточного берега на границе зарослей
	22	Центральный разрез, ПБ	N61°17.188 E38°48.896	Подход к восточному берегу
Р. Онега	23	Исток	N61°29.012 E38°58.441	~5 км ниже истока

Примечание. “*” – правый (ПБ)/левый (ЛБ) берега, верхний/нижний разрез – относительно направления течения рек Свидь-Онега (с юга на север).

Note. “*” – right (PB) / left (LB) banks, upper/lower section – relative to the direction of the flow of the Svid-Onega rivers (from south to north).

Таблица 2. Основные характеристики станций отбора проб макрозообентоса

Table 2. Main characteristics of macrozoobenthos sampling stations

Показатель Parameters	Станции / Station					
	1	2	3	4	5	6
Глубина, м / Depth, m	2.5	2.8	2.4	1.9	2.0	2.9
Температура, °C: Temperature, °C:						
Поверхность Upper layer	15.8	15.6	16.0	17.2	16.9	16.2
Дно / Bottom layer	15.7	15.4	16.0	17.1	6.8	16.2
Кислород, мг/л: Oxygen, mg/l						
Поверхность Upper layer	10.53	9.84	9.84	8.8	9.71	9.72
Дно / Bottom layer	8.68	9.93	9.87	8.85	9.78	4.46

Показатель Parameters	Станции / Station					
Тип грунта Bottom sediments	Серая глина с наилком	Серая глина с черным наилком	Серая глина с песчаным наилком	Заиленный песок с камнями и торфом	Раститель- ные остатки, торф	Раститель- ные остат- ки, торф
Примечание Note	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S			
	7	8	9	10	11	12
Глубина, м Depth, m	1.0	2.2	2.2	2.2	1.5	0.5
Температура, °C: Temperature, °C:						
Поверхность Upper layer	18.1	15.5	15.5	15.8	15.7	
Дно / Bottom layer	18.2	15.0	14.8	15.1	15.8	14.7
Кислород, мг/л: Oxygen, mg/l						
Поверхность Upper layer	9.41	10.85	10.34	10.32	10.29	
Дно / Bottom layer	9.43	10.25	10.11	10.2	10.28	10.24
Тип грунта Bottom sediments	Детрит, торф	Серая глина с песком и наилком	Серая глина с песком и наилком	Серая глина с наилком	Заиленный песок	Заиленный песок
Примечание Note		Запах H ₂ S	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S		
	13	14	15	16	17	18
Глубина, м Depth, m	4.0	1.5	1.5	1.3	1.0	1.2
Температура, °C: Temperature, °C:						
Поверхность Upper layer	14.0	13.3	13.2	12.9	12.3	13.0
Дно / Bottom layer	14.4	13.2	13.2	12.9	12.4	13.1
Кислород, мг/л: Oxygen, mg/l						
Поверхность Upper layer	9.55	10.35	10.35	11.63	10.38	10.28
Дно / Bottom layer	9.88	9.45	9.45	10.54	10.39	10.31
Тип грунта Bottom sediments	ил	черный ил	черный ил	черный ил	черный ил	черный ил
Примечание Note	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S	Запах H ₂ S	
	19	20	21	22	23	
Глубина, м Depth, m	1.0	1.5	3.1	2.5	3.5	
Температура, °C: Temperature, °C:						
Поверхность Upper layer	13.6	13.1	13.3	14.1	13.3	
Дно / Bottom layer	13.4	13.0	12.5	12.7	13.1	
Кислород, мг/л: Oxygen, mg/l						
Поверхность Upper layer	10.66	10.46	10.47	10.41	9.95	
Дно / Bottom layer	10.61	10.51	10.06	9.94	10.32	
Тип грунта Bottom sediments	черный ил	черный ил	черный ил	черный ил	черный заи- ленный пе- сок, галька	
Примечание Note	Запах H ₂ S					

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Воже. В июне 2015 г. макрозообентос озера Воже был представлен 9 таксонами рангом ниже рода, большую часть которых составляли хирономиды (табл. 3). Олигохеты присутствовали только на двух станциях и представлены двумя видами. Другие группы бентоса (пиявки, моллюски, ручейники, по-

денки) на исследованных участках водоема отсутствовали. На двух станциях (ст. 5 и 6) организмы бентоса не были обнаружены. Наибольшая встречаемость отмечена для танипиды *Procladius choreus*, обитающей на четырех станциях из восьми.

Таблица 3. Таксономический состав и встречаемость (P,%) макрозообентоса

Table 3. Taxonomic composition, saprobity, and occurrence (P,%) of macrozoobenthos

Таксон Taxon	Класс сапроб- ности Class of saprobity	Р, %		
		Воже Vozhe	Лача Lacha	Реки River area
Тип MOLLUSCA				
Класс Gastropoda				
Сем. Valvatidae				
<i>Cincinna depressa</i> Pfeiffer	β			25
Сем. Bithynidae				
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	β			25
Класс Bivalvia				
Сем. Unionidae				
<i>Unio pictorum</i> L.	β			25
Тип ANNELIDA				
Класс Clitellata				
Подкл. Oligochaeta				
Сем. Tubificidae				
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel	α			25
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède	поли	10		50
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen)	α	10	11	
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	β			25
<i>Tubifex newansis</i> (Michaelsen)	β		11	25
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	поли		11	
Тип ARTHROPODA				
Класс Insecta				
Отряд Diptera				
Сем. Chironomidae				
<i>Natarsia punctata</i> (Meigen)	β			50
<i>Procladius choreus</i> (Meigen)	α	50	22	25
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	β	10		
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i>	α	10	22	
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	β	10	11	
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker)	β	20	22	
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen)	β		11	
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	β	20	44	25
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> Malloch	олиго			25
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	β	30	22	
<i>Cladotanytarsus</i> гр. <i>mancus</i>	β		11	

Доминантный комплекс был сформирован только хирономидами и в него вошли пять видов хирономид из семи, обнаруженных в водоеме (табл. 4). Наибольший индекс доминирования Арнольди отмечен для личинки хирономид *Polypedilum bicrenatum*. На станциях, где он был обнаружен, этот вид формировал от 50 до 83% численности и 30 до 46% биомассы бентоса.

Большая часть выявленных таксонов (56%) – это индикаторы β-мезосапробной зоны (табл. 3). Виды, которые сформировали доминантный комплекс, это практически в равной мере индикаторы α и β-мезосапробных участков водоема (табл. 3, 4).

Количественный уровень развития макробентоса озера крайне невелик (табл. 5). Все станции озера Воже по обилию макрозообен-

тоса в соответствии с классификацией [Пидгайко и др., 1968 (Pidgaiko et al., 1968)] можно отнести к малокормным. Наименьшие показатели бентоса отмечены в южной части озера, где, бентос присутствовал только на одной станции (7) из трех и был представлен двумя экземплярами хирономид *Polypedilum bicrenatum* и *Cladopelma viridula*.

Основной группой были хирономиды, формируя численность и биомассу макробентоса в озере (рис. 1, 2). В трофической структуре бентоса преобладала группа фитодетритофагов-фильтраторов+собираателей (рис. 3). Менее всего были представлены детритофаги-глутатели, основными представителями которых являются олигохеты.

Таблица 4. Количественные характеристики доминантных видов макрозообентоса оз. Воже

Table 4. Quantitative characteristics of dominant species of macrobenthos of the Vozhe Lake

Таксон / Taxon	Станция / Station							
	1	2	3	4	7	8	9	10
<i>Procladius choreus</i>		$\frac{100}{0.3}$	$\frac{50}{0.1}$			$\frac{50}{0.03}$	$\frac{50}{0.1}$	
<i>Chironomus plumosus</i>				$\frac{100}{0.8}$				
<i>Cryptochironomus obreptans</i>		$\frac{50}{0.4}$						$\frac{50}{0.2}$
<i>Microchironomus tener</i>			$\frac{200}{0.2}$			$\frac{50}{0.02}$		
<i>Polypedilum bicrenatum</i>			$\frac{250}{0.2}$		$\frac{50}{0.1}$			$\frac{250}{0.1}$

Примечание. Над чертой численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м².

Note. Above the line – abundance, ind./m², below the line – biomass, g/m².

Таблица 5. Основные характеристики макрозообентоса оз. Воже

Table 5. Main characteristics of macrobenthos of the Vozhe Lake

Показатель / Parameters	Станции / Station									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
N , экз./м ² (ind./m ²)	50	150	500	150	0	0	100	100	100	300
B , г/м ² (g/m ²)	0.1	0.6	0.4	1.0	0.0	0.0	0.3	0.1	0.1	0.3
S , число видов (number of species)	1	2	3	2	0	0	2	2	2	2
H_N , бит/экз. (bit/ind.)	0.00	0.92	1.36	0.92	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.65
H_B , бит/г (bit/g)	0.00	0.98	1.51	0.63	0.00	0.00	0.89	0.95	1.00	0.92
Сапробность / Saprobity	2.7	2.4	2.2	3.2	0.0	0.0	2.2	2.4	2.4	2.1

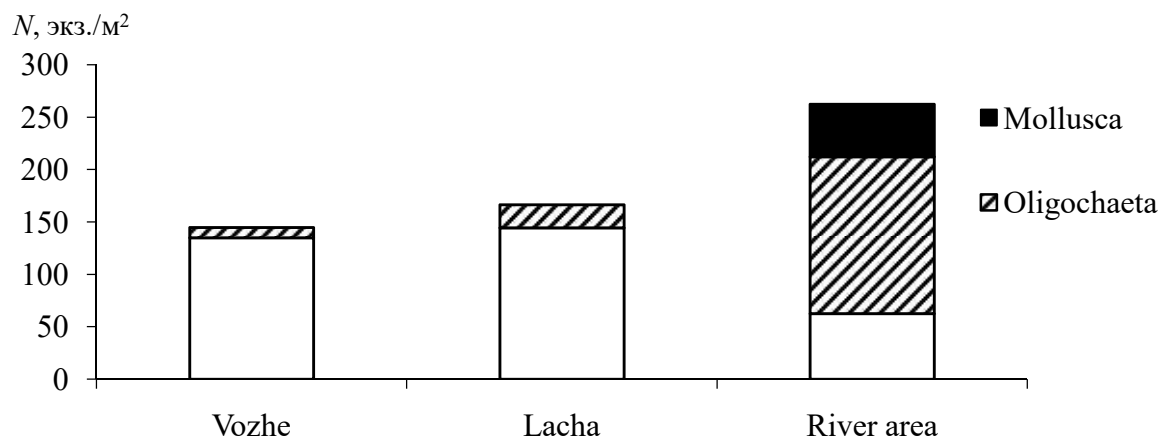


Рис. 1. Численность (N) основных таксономических групп макробентоса оз. Воже, Лача, и прилегающих речных участков рек Свидь и Онега.

Fig. 1. Abundance (N) of the main taxonomic groups of macrobenthos of Vozhe and Lacha Lake, and river area (Svid and Onega).

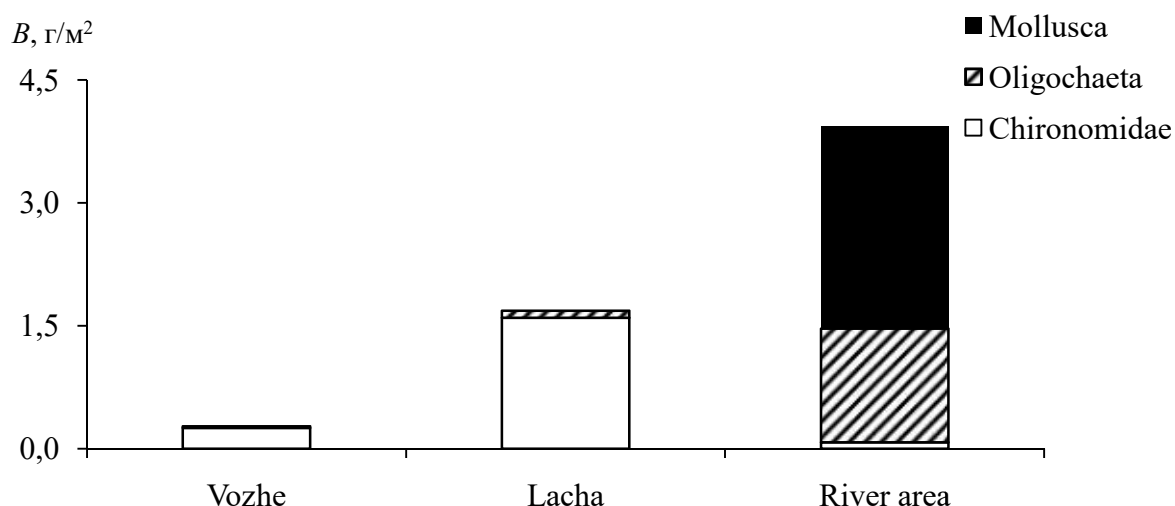


Рис. 2. Биомасса (B) основных таксономических групп макробентоса оз. Воже, Лача, и прилегающих речных участков рек Свидь и Онега.

Fig. 2. Biomass (B) of the main taxonomic groups of macrobenthos of Vozhe Lake and Lacha Lake, and river area (Svid and Onega).

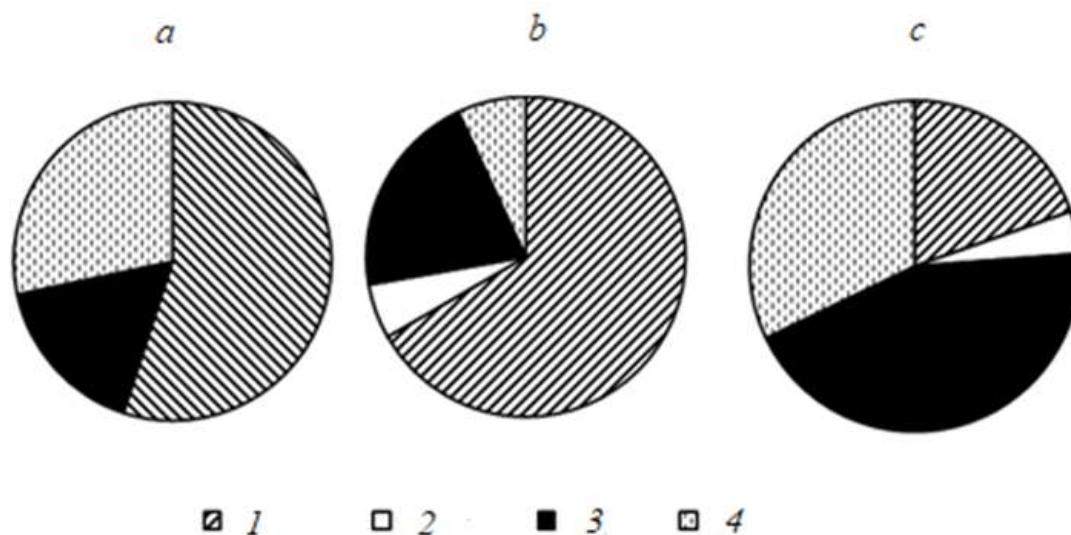


Рис. 3. Относительная численность (N) трофических групп макробентоса оз. Воже (a), оз. Лача (b) и речных участков (c). 1 – фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, 2 – фитодетритофаги-фильтраторы, 3 – детритофаги-глотатели, 4 – хищники-активные хвататели.

Fig. 3. The abundance (N) of the main trophic groups of macrobenthos of Vozhe Lake (a), Lacha Lake (b) and river sections (c). 1 – phytodetritophages-filtrators+collectors, 2 – phytodetritophages-filtrators, 3 – detritophages-gatherers, 4 – predators-active captors.

Озеро Лача. В макрозообентосе оз. Лача было отмечено 11 таксонов рангом ниже рода, большую часть которых составили хирономиды (табл. 3). Олигохеты присутствовали только на трех станциях. Другие группы макробентоса не были отмечены. На станции 15 макробеспозвоночные отсутствовали. Наибольшая встречаемость отмечена для представителя хирономид *Microchironomus tener*, обнаруженного в бентосе на четырех станциях.

Доминантный комплекс полностью был сформирован из хирономид. Из восьми выявленных таксонов рангом ниже рода, в него вошли три (табл. 6). Наибольшее значение индекса Арнольди получено для *Chironomus* f. l. *plumosus*. Большие экземпляры этого вида на ст. 21 при небольшой численности сформировали 99.5% биомассы, которая стала максимальной для водоема (10.0 г/м²) (табл. 7).

Таблица 6. Количественные характеристики доминантных видов макрозообентоса оз. Лача**Table 6.** Quantitative characteristics of dominant species of macrobenthos of the Lacha Lake

Таксон / Taxon	Станции Station							
	14	16	17	18	19	20	21	22
<i>Procladius choreus</i>			<u>100</u> 0.1		<u>100</u> 0.6			
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plummosus</i>							<u>200</u> 10.0	<u>50</u> 2.0
<i>Microchironomus tener</i>				<u>50</u> 0.04	<u>50</u> 0.1	<u>50</u> 0.1	<u>50</u> 0.04	

Примечание. Над чертой численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м².

Note. Above the line – abundance, ind./m², below the line – biomass, g/m².

Видовое богатство на отдельных станциях (17 и 19), расположенных в противоположных участках водоема, со сходными типом грунта и глубиной (табл. 2), было максималь-

ным и составило 4 и 5 видов в пробе соответственно (табл. 7). Индекс видового разнообразия на большинстве исследованных участках составил единицу и менее.

Таблица 7. Основные характеристики макрозообентоса оз. Лача**Table 7.** Main characteristics of macrobenthos of the Lacha Lake

Показатель / Parameters	Станции Station								
	14	15	16	17	18	19	20	21	22
N , экз./м ² (ind./m ²)	50	0	200	500	50	300	100	250	50
B , г/м ² (g/m ²)	0.03	0.00	0.2	1.1	0.04	1.3	0.5	10.0	2.0
S , число видов (number of species)	1	0	2	4	1	5	2	2	1
H_N , бит/экз. (bit/ind.)	0.00	0.00	1.00	1.85	0.00	2.25	1.00	0.72	0.00
H_B , бит/г (bit/g)	0.00	0.00	1.00	0.99	0.00	1.60	0.79	0.05	0.00
Сапробность Saprobity	3.7	0.0	2.5	2.3	2.2	2.3	2.1	2.8	3.0

Индикаторы β -мезосапробных участков водоема составляли 64% от общего списка обнаруженных таксонов. При этом, два из трех видов, входящих в доминантный комплекс – индикаторы α -мезосапробной зоны (табл. 5, 6). Две станции (14 и 22) в средней части озера по показателям макрозообентоса были отнесены к α -мезосапробным участкам.

Хирономиды как по численности (50–100%), так и по биомассе (47–100%) формировали основу макробентоса оз. Лача (рис. 1, 2). Другие таксономические группы макробентоса обнаружены не были.

В оз. Лача по способу питания было отмечено четыре трофические группы макробентоса (рис. 3). Группа фитодетритофагов-фильтраторов присутствовала на одной станции (17), с единственным представителем *Endochironomus albipennis*. В целом, преобладали фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, основные представители которых – большая часть личинок хирономид.

Реки Свидь и Онега. В макрозообентосе речных участков выявлено 11 таксонов рангом

ниже рода, 7 из них в р. Свидь и 5 в истоке р. Онега. Распределение числа выявленных видов по таксономическим группам было практически равным (табл. 3). Наибольшая встречаемость была отмечена для двух видов-олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и таниподины *Natarsia punctata*. В бентосе отсутствовали такие группы как пиявки, ручейники, поденки и др.

В отличие от макробентоса озер Воже и Лача, в доминантном комплексе бентоса речных участков отсутствовали представители хирономид. В роли доминантов здесь были два представителя олигохет и брюхоногий моллюск (табл. 8). Максимальный индекс Арнольди отмечен для брюхоногого моллюска *Bithynia tentaculata*, высокая биомасса которого отмечена на ст. 12.

На ст. 11 (исток р. Свидь) был обнаружен только один вид, на прочих станциях число видов в пробе составляло от 3 до 5 (табл. 9). Наибольшее видовое богатство и видовое разнообразие были отмечены для станции 23 (исток р. Онега).

Таблица 8. Количественные характеристики доминантных видов макрозообентоса участков р. Свидь и р. Онега**Table 8.** Quantitative characteristics of dominant species of macrobenthos of the river Svid and Oнега

Таксон / Taxon	Станции / Station			
	12	13	11	23
<i>Bithynia tentaculata</i>	<u>100</u> 8.8			
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>		<u>200</u> 0.7		<u>100</u> 0.4
<i>Tubifex newaensis</i>		<u>100</u> 4.0		

Примечание. Над чертой численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м².

Note. Above the line – abundance, ind./m², below the line – biomass, g/m².

Таблица 9. Основные характеристики макрозообентоса участков р. Свидь и р. Онега**Table 9.** Main characteristics of macrobenthos of the river area Svid and Oнега

Показатель / Parameters	Станции / Station			
	12	13	11	23
<i>N</i> , экз./м ² (ind./m ²)	350	350	50	300
<i>B</i> , г/м ² (g/m ²)	9.6	4.7	0.01	1.5
<i>S</i> , число видов (number of species)	4	3	1	5
<i>H_N</i> , бит/экз. (bit/ind.)	1.84	1.38	0.00	2.25
<i>H_B</i> , бит/г (bit/g)	0.50	0.71	0.00	1.01
Сапробность Saprobity	2.4	3.0	2.6	2.6

В списке таксонов речных участков представлены все индикаторы различных сапробных зон водоема (табл. 3). Основу списка составляли виды-β-мезосапробы – 64%, α-мезосапробов было 18%, олиго- и полисапробов по 9% соответственно.

Основу макрозообентоса составляли олигохеты и моллюски (рис. 1, 2). Олигохеты составляли от 33 до 86% численности и от 23 до 99% биомассы. Моллюски на тех участках, где были обнаружены, привносили значительный вклад в биомассу бентоса, от 73 до 92%. Хирономиды присутствовали на всех исследован-

ных участках, их доля в среднем 40% численности и 27% биомассы.

В трофической структуре макрозообентоса речных участков на большинстве биотопов преобладали детритофаги-глутатели и фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (рис. 3). Это соответствует соотношению основных представителей этих групп-олигохет и хирономид в бентосе. Единственным представителем фитодетритофагов-фильтраторов был двусторчатый моллюск *Unio pictorum*, обнаруженный в р. Онега (ст. 23).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В целом, в озерно-речной системе было зарегистрировано 20 видов и форм бентоса, 13 из них – в озерах Воже и Лача (табл. 3). Основу макрозообентоса в озерах формировали хирономиды (9 видов и форм), олигохеты были представлены всего 4 видами. Индекс фаунистического сходства макрозообентоса между озерами был довольно высокий и составил 70%. В речных сообществах, помимо хирономид и олигохет, были зарегистрированы моллюски. Индекс сходства между речным и озерным бентосом менее 30%. Значительные отличия отмечены между комплексами доминантных видов в озерах и речных участках. В макрозообентосе озер доминировали только представители хирономид (табл. 4, 6), а в реках – олигохеты и

брюхоногий моллюск *Cincinna depressa* (табл. 8). В речных сообществах значительную роль играли олигохеты и моллюски, в сумме они формировали 76% общей численности (рис. 4) и 98% биомассы бентоса (рис. 5).

В озерах олигохеты были зарегистрированы только на отдельных станциях, и их вклад в среднем составлял 7–13% средней численности и 5–8% средней биомассы бентоса в водоеме. Наибольший вклад в показатели обилия бентоса озер вносили хирономиды: 87–93% от средней численности и 92–95% средней биомассы бентоса в водоеме. Большая часть исследованных биотопов в озерах может быть отнесена к β-мезосапробной зоне.

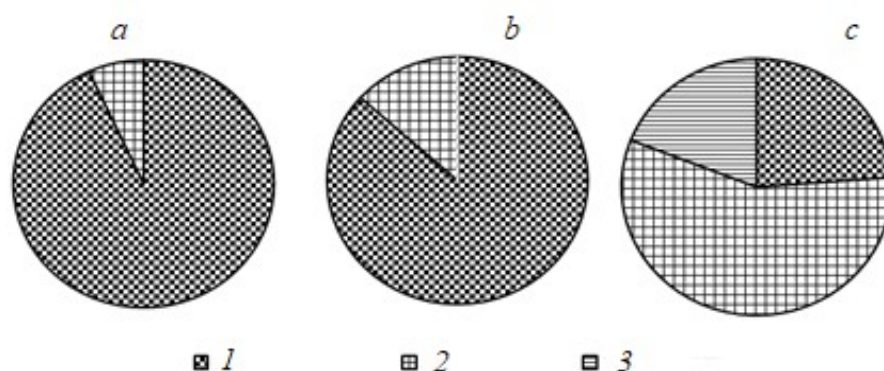


Рис. 4. Относительная численность основных таксономических групп макробентоса оз. Воже (а), оз. Лача (b) и участков р. Свидь и р. Онега (с). 1 – Chironomidae, 2 – Oligochaeta, 3 – Molluska.

Fig. 4. The relative abundance of the main taxonomic groups of macrobenthos of Vozhe Lake (a), Lacha Lake (b) and the river area Svid and Onega (c). 1 – Chironomidae, 2 – Oligochaeta, 3 – Molluska.

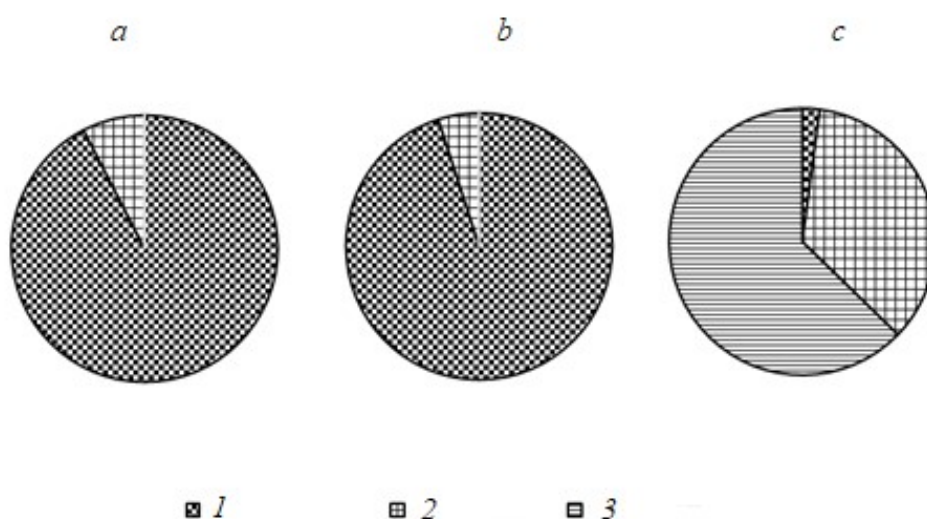


Рис. 5. Относительная биомасса основных таксономических групп макробентоса оз. Воже (а), оз. Лача (b) и реки Свидь и Онега (с). Обозначения как на рис. 4.

Fig. 5. The relative biomass of the main taxonomic groups of macrobenthos of Vozhe Lake (a), Lacha Lake (b) and the river Svid and Onega (c). Symbol as fig. 4.

Исключение составили станции, на которых обитали олигохеты. Они были отнесены к α -мезосапробным участкам. Три станции из четырех, расположенные в реках, так же были отнесены к α -мезосапробной зоне водоема. На них так же присутствовали олигохеты. Вероятно, это связано с большими значениями сапробной валентности олигохет, обитающих в бентосе данных водоемов. В целом, все средние показатели сапробности исследованных водоемов находятся на границе между α - и β -мезосапробными показателями (табл. 10). По показателям обилия донные сообщества в озерах так же отличаются от таковых в реках.

Трофическая структура макробентоса в озерах практически совпадала, за исключением появления в оз. Лача группы фитодетритофагов-фильтраторов и сокращения доли хищников-активных хватателей (рис. 3).

В речных сообществах преобладали детритофаги-глотатели (44%) и хищники-активные хвататели (33%). Доля фитодетритофагов-фильтраторов+собирателей по сравнению с озерами сократилась с 55–67% до 20%.

В предыдущих исследованиях озер видовое богатство бентоса как оз. Воже, так и оз. Лача было значительно выше [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. Для оз. Воже всего зарегистрировано 185 видов и форм, из них хирономид – 73 вида и формы, а олигохеты и моллюски представлены 26 и 33 видами в каждой группе. Из них в 2010-2012 гг. отмечено 117 видов и форм, из них 55 – хирономиды, олигохеты и моллюски представлены равным числом видов – 19 [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978); Ивичева, Филоненко, 2015 (Filonenko, Ivicheva, 2015)].

Таблица 10. Основные характеристики макрозообентоса озера Воже и Лача и участков р. Свидь и р. Онега**Table 10.** The main characteristics macrozoobenthos of lakes Vozhe and Lacha and the river area Svid and Onega

Показатель / Parameters	Озера / Lakes		Реки / River area
	Воже / Vozhe	Лача / Lacha	
N , экз./м ² (ind./m ²)	145±51	167±54	263±83
B , г/м ² (g/m ²)	0.3±0.1	1.7±1.1	3.9±2.4
S , число видов (number of species):			
в пробе (in sample)	1.6±0.3	2.0±0.5	3.3±1.0
в водоеме (total)	9	11	11
H_N , бит/экз. (bit/ind.)	0.86±0.15	0.85±0.32	1.37±0.57
H_B , бит/г (bit/g)	0.86±0.16	0.55±0.21	0.39±0.27
Сапробность / Saprobity	2.5±0.1	2.6±0.2	2.7±0.1

В 1973–1974 гг. в южной и центральной частях озера, был отмечен биоценоз *Chironomus f. l. plumosus*, характеризующийся ограниченным видовым составом, выявлено десять видов и форм зообентоса [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. В 2010–2012 гг. представителей р. *Chironomus*, приводившихся в качестве доминантов ранее не было отмечено [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)]. В 2015 г. на данных участках водоема *Chironomus f. l. plumosus* также отсутствовал. Как в 2010–2012 гг., так и в 2015 г. число видов в пробе было несколько меньше чем в предыдущих работах, вплоть до полного отсутствия организмов на отдельных участках (табл. 11). Как и ранее, основу макробентоса на данном участке водоема продолжали составлять хирономиды (рис. 1, 2). Относительная численность хирономид (52%) и олигохет (19%) практически совпадает с таковой в 2010–2012 гг., когда хирономиды и олигохеты формировали 57% и 27% общей численности соответственно. В целом, количественные показатели бентоса, полученные нами для южной и центральной частей озера Воже, сопоставимы с таковыми после вылета *Chironomus f. l. plumosus* в августе 1972 г. [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)], но численность бентоса все же ниже чем в 2010–2012 гг. [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)] (табл. 11).

В 1972–1973 гг. в северной части озера доминировали хирономиды *Cladotanytarsus* гр. *mancus* и представители р. *Cryptochironomus*, в биоценозе которых отмечено 40 видов и форм беспозвоночных [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. В 2010–2012 гг. в бентосе продолжал доминировать *Cladotanytarsus* гр. *mancus*, а на отдельных станциях в число субдоминантов входил *Cryptochironomus* гр. *defectus* и представители р. *Endochironomus* [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)]. Несмотря на снижение показателей обилия в 2010–2012 гг., хи-

рономиды продолжали формировать значительную часть численности и биомассы бентоса. В июне 2015 г. в северной части озера Воже доминировали представители хищных танипозид р. *Procladius*. Кроме хирономид не были отмечены представители других групп бентоса. Нами отмечено значительное снижение численности и биомассы бентоса относительно предыдущих работ (табл. 11).

В целом, в озере нами отмечено сокращение числа таксономических групп, снижение их количественной представленности (табл. 12). При этом сохранилась значительная роль хирономид в формировании бентоса в озере. Относительно предыдущих исследований в оз. Воже существенно изменились показатели обилия бентоса (табл. 13). Вероятно, одной из причин такого снижения, может быть отбор проб бентоса в июне, а в одной из предыдущих работ минимальные показатели обилия бентоса были отмечены именно для этого месяца [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)]. Но, подобные показатели, как упоминалось выше, могут быть связаны и с вылетом ценозообразующего вида хирономид *Chironomus f. l. plumosus*. А также в нашей работе мы очень мало исследовали биотопы ассоциированные с высшей водной растительностью. По данным [Филоненко, Комарова, 2017 (Filonenko, Komarova, 2017)], представители прочих таксонов помимо олигохет и хирономид (различные амфибиотические насекомые и моллюски) приурочены в основном к сообществам высшей водной растительности.

В бентосе оз. Лача – по данным различных авторов – выявлено от 120 до 217 видов и форм и отмечено, что биотоп ила оз. Лача богаче чем таковой в оз. Воже. Для него указано от 33 до 50 видов и форм [Новосельцев, 1974 (Novoseltsev, 1974); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. В нашей работе на илах выявлено только 11 видов и форм (табл. 3). Несмотря на высокую межгодовую

изменчивость количественных показателей бентоса в озере [Новосельцев, 1973 (Novoseltsev, 1973)], в нашей работе зарегистрировано заметное снижение обилия бентоса за счет от-

сутствия моллюсков в пробах, а так же из-за низкой численности и биомассы хирономид и олигохет (табл. 14).

Таблица 11. Сравнительный анализ отдельных показателей макробентоса оз. Воже

Table 11. Comparative analysis of several parameters of macrobenthos of Vozhe Lake

Показатель Parameters	1972–1973 гг. *			2010–2012 гг. **		Июнь (June) 2015 г.	
	Северная часть озера Northern part of the lake	Южная и центральная части озера South and Central parts of the lake		Северная часть озера Northern part of the lake	Южная часть озера South parts of the lake	Северная часть озера Northern part of the lake	Южная и центральная части озера South and Central parts of the lake
			Август (August) 1972 г.				
N , экз./м ² (ind./m ²)	2700	960	60	1800	600	163	133
B , г/м ² (g/m ²)	2.5	17.7	0.6	1.2	0.25	0.4	0.2
S , число видов (number of species):							
в пробе (in sample)	2–3	-	—	7	0–3	2	0–3
Всего (total)	10	40	—	28	10	5	6

Примечание. “*” – данные по [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)], “***” – данные по [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)], “—” – нет данных.

Note. “*” – data from [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)], “***” – data from [Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015)], “—” – data absent.

Таблица 12. Численность (N) и биомасса (B) основных групп макробентоса озера Воже в 2011 и в 2015 гг.

Table 12. Abundance (N) and biomass (B) of the main groups of macrobenthos in Vozhe Lake in 2011 and 2015

Таксономическая группа Taxonomic groups	2011 г	2015 г.
Chironomidae	<u>1097±258</u> 2.1±0.8	<u>135±48</u> 0.3±0.1
Oligochaeta	<u>402±79</u> 0.4±0.1	<u>10±6</u> 0.02±0.02
Mollusca:		
Gastropoda	<u>32±15</u> 1.3±0.8	<u>0</u> 0
Bivalvia	<u>69±17</u> 0.2±0.1	<u>0</u> 0
Varia	<u>133±29</u> 0.7±0.3	<u>0</u> 0
Всего Total	<u>1732±335</u> 4.7±1.7	<u>145±51</u> 0.3±0.1

Примечание. Над чертой численность, экз./м², под чертой биомасса, г/м². Данные из [Материалы..., 2012 (Materialy..., 2012)].

Note. Above the line – abundance, ind./m², below the line – biomass, g/m². Data from [Materialy..., 2012].

Таблица 13. Средняя численность (N) и биомасса (B) макробентоса оз. Воже в период открытой воды в 2007–2016 гг.

Table 13. Average abundance (N) and biomass (B) of macrobenthos of Vozhe Lake during the open water period in 2007–2016

Год / Year	N , экз./м ² (ind./m ²)	B , г/м ² (g/m ²)
2007	1221	0.9
2008	925	3.5
2009	309	1.9
2010	2208	1.6
2011	1732	4.6
2010–2016	1534 ± 209	2.34 ± 0.3

Примечание. Данные из [Материалы..., 2012 (Materialy..., 2012); Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko, 2015); Филоненко, Комарова, 2017 (Filonenko, Komarova, 2017)].

Note. Data from [Materialy..., 2012; Ivicheva, Filonenko, 2015; Filonenko, Komarova, 2017].

Таблица 14. Многолетняя динамика численности и биомассы основных групп макробентоса на биотопе ила в оз. Лача

Table 14. Long-term dynamics of the abundance and biomass of the main groups of macrobenthos in the silt biotope in Lacha Lake

Таксономическая группа Taxonomic groups	Май (May) 1963 г.	Май (May) 1965 г.	Август (August) 1965 г.	Июнь (June) 1966 г.	Май (May) 1973 г.	Июнь (June) 1973 г.	Май (May) 1974 г.	Июнь (June) 2015 г.
Chironomidae	<u>110</u> 4.06	<u>280</u> 1.43	<u>1389</u> 1.7	<u>5860</u> 6.12	<u>2390</u> 10.24	<u>2390</u> 8.72	<u>2500</u> 2.83	<u>144</u> 1.61
Oligochaeta	<u>130</u> 2.10	<u>50</u> 0.90	<u>49</u> 0.5	<u>120</u> 0.12	<u>20</u> 0.03	<u>10</u> 0.29	<u>200</u> 0.57	<u>22</u> 0.08
Mollusca	<u>210</u> 4.70	<u>230</u> 2.32	<u>278</u> 1.8	<u>1060</u> 2.8	<u>660</u> 2.69	<u>170</u> 2.65	<u>1730</u> 7.15	–
Среднее Mean	<u>450</u> 10.86	<u>596</u> 4.83	<u>1731</u> 4.2	<u>9860</u> 10.52	<u>3490</u> 13.13	<u>2720</u> 3.71	<u>5530</u> 12.02	<u>167</u> 1.69
Количество проб Number of samples	6	24	24	2	7	4	11	9

Примечание. Над чертой численность, экз./м², под чертой биомасса, г/м². Данные 1963–1974 гг. из [Фадеева, 1968 (Fadeeva, 1968); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)].

Note. Above the line – abundance, ind./m², below the line – biomass, g/m². Data 1963–1974 from [Фадеева, 1968 (Fadeeva, 1968); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)].

В мае 1965 г. в бентосе оз. Лача как доминанты были отмечены моллюски и личинки хирономид (р. *Procladius* и р. *Cryptochironomus*) [Фадеева, 1968 (Fadeeva, 1968)]. В августе того же года доминировали уже только личинки хирономид. В 1967–1968 гг. в иловой зоне доминировали *Chironomus* f. l. *semireductus* и представители олигохет *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus*

hoffmeisteri [Новосельцев, 1973 (Novoseltsev, 1973)]. В целом, результаты нашего исследования согласуются с данными, полученными в августе 2015 г. [Новоселов и др., 2017 (Novoselov et al., 2017)], которые показывают, что в данный год обилие бентоса оказалось ниже среднеемноголетних значений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структурные изменения в сообществах организмов происходят под воздействием ряда причин, которые условно можно разделить на две группы: 1) изменение факторов среды обитания и 2) многолетняя и внутригодовая динамика доминантных (ценообразующих) представителей основных групп макробентоса. В первую группу входят такие взаимосвязанные факторы: изменения уровня режима водоема, микробиологических процессов

в донных отложениях (усиление процессов метаногенеза и сульфатредукции), изменение процессов накопления органического вещества, образование и размыв наносов при ветровых волнах, климатические изменения, увеличение площади зарослей, изменения газового режима (снижение содержания растворенного кислорода в придонном слое) и т.д.

Изменения второй группы связаны с цикличностью развития популяции доми-

нантных видов сообществ, таких как *Chironomus f. l. plumosus*, даже при стабильном воздействии факторов первой группы. К тому же, для данного вида характерны “урожайные” и «неурожайные» годы.

В целом, изменения в таксономической структуре и обилии бентоса озер Воже и Лача могут быть вызваны комплексным воздействием всех этих факторов.

Высокое значение для водоема имеют фильтраторы, которые осаждают из сестона значительно большее количество органического вещества, чем потребляют в пищу. Особенно донных фильтраторов является то, что неусвоенная часть взвеси целиком осаждается на дно. По сравнению с предыдущими исследованиями следует отметить сокращение организмов-фильтраторов (фитодетритофагов-фильтраторов + собирателей и фитодетритофагов-фильтраторов) за счет основных представителей – хирономид и моллюсков. В озерном бентосе моллюски не были обнаружены, видовое богатство и обилие хирономид резко сократилось относительно предыдущих исследований.

Сокращение основных фильтраторов в водоеме, уменьшение проточности при увеличении “цветения” воды могут приводить к изменению накопления органического вещества в водоеме. На окисление органических веществ расходуется значительное количество кислорода, что может привести к его дефици-

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

Разнообразие сообществ бентоса может служить мерой сложности их структуры. Снижение индекса разнообразия показывает, что структура становится менее однородной и возрастает доминирование ее отдельных элементов. Однородность структуры связана со степенью ее сложности, при снижении однородности структура упрощается [Алимов, 2000 (Alimov, 2000)]. Упрощение структуры донных сообществ, включение в них видов с широкими экологическими спектрами, преобладание среди доминантов эврибионтов, может свидетельствовать о загрязнении, эвтрофировании, токсификации водоемов. Несмотря на вышеизложенные изменения макробентоса озер, по индикаторным видам макробентоса оба озера можно отнести к мезосапробным водоемам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. станции. М.; Л.: 1949. Т. 7. С. 127–192.
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всес. конф. Л.: Наука, 1981. С. 117–136.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. Зообентос озера Воже // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. №. 4-4. С. 705–711.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е и др. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1991. 115 с.
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1974. 60 с.
- Материалы, обосновывающие общий допустимый улов водных биологических ресурсов в озерах Белом, Кубенском, Воже, Шекснинском водохранилище (речная часть) и малых водоемах Вологодской области на 2013 год (с оценкой воздействия на окружающую среду). Вологда: ГосНИОРХ, 2012. 148 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.
- Новоселов А.П., Студенов И.И., Козьмин А.К., Дворянкин Г.А., Завиша А.Г., Студенова М.А., Левицкий А.Л. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Часть 2. Зообентос // Arctic Environmental Research. 2017. Т. 17. № 3. С. 233–244. DOI: 10.17238/issn 2541-8416.2017.17.3.233
- Новосельцев Г.Е. Донная фауна оз. Лача // Конференция молодых биологов Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1968. С. 5–6.
- Новосельцев Г.Е. Донная фауна оз. Лача. Бентос больших озер Архангельской области (Лача, Лекшмозеро и Кенозерская группа) // Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск: Вышэйшая школа, 1973. С. 82–84.
- Новосельцев Г.Е. Макрозообентос озер западной части Архангельской области и использование его рыбами. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 20 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 512 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 154 с.

- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 296 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.
- Пряничникова Е.Г. Таксономический состав макробентоса озера Плещеево // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2019. №. 86 (89). С. 57–71. DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10011
- Слепухина Т. Д., Фадеева Г.В. Зообентос и фитопланктонная фауна озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 131–178.
- Фадеева Г.В. Бентос озера Лача (по материалам 1965 г.) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск: Кар. отд-е ГосНИОРХ, 1968. С. 72–73.
- Филоненко И.В., Комарова А.С. Степень развития макрозообентоса различных участков акватории озера Воже как показатель состояния кормовой базы рыб // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи. Череповец: 2017. С. 163–169.
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Гидрометеоздат, 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных водоемов вод: сб. науч. работ, посвященный 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Махачкала, 2010. С. 426–466.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96. H. 18. 640 p.
- Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd. 7. 218 p.
- Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. 1948. № 4. P. 1–34.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of northern and central Europe // Lauterbornia. 2009. Vol. 66. 235 p.
- Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. Indicator value of Freshwater Oligochaeta // Acta hydrobiol. 1988. Vol. 16. №. 2. P. 173–186.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 p.

REFERENCES

- Alimov A.F. Elements of the Theory of Aquatic Ecosystem Functioning. St. Petersburg, Nauka, 2000. 147 p. (In Russian)
- Arnoldi L.V. Materials on the quantitative study of the zoobenthos of the Black Sea. Karkinitzky Bay. *Tr. Sevast. biol. stancii*, 1949, vol. 7, pp. 127–192. (In Russian)
- Chekanovskaya O.V. 1962. Aquatic small worm fauna of the USSR. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. 411 p. (In Russian)
- Dzyuban N.A., Kuznetsova S.P. On hydrobiological control of water quality by zooplankton. *Nauchnyye osnovy kontrolya kachestva vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam: Tr. Vses. konf.* [Scientific foundations of water quality control by hydrobiological indicators: Proceedings of the Union Conference]. L., Nauka. 1981, pp. 117–136. (In Russian)
- Fadeeva G.V. Benthos of Lake Lacha (based on materials from 1965) *Biologicheskiye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyemov Karelii* [Biological resources of the White Sea and inland water bodies of Karelia]. Petrozavodsk, Kar. Otd-e of GosNIORKh, 1968, pp. 72–73.
- Filonenko I.V., Komarova A.S. The degree of development of macrozoobenthos in various parts of the water area of Lake Vozhe as an indicator of the state of the fish food base. *Evolutsionnyye i ekologicheskiye aspekty izucheniya zhivoy materii* [Evolutionary and ecological aspects of the study of living matter]. Cherepovets, Cherepovetskiy gosudarstvennyy universitet, 2017. pp. 163–169. (In Russian)
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. Zoobenthos of Lake Vozhe. *Izv. Sam.nauch. tsentra RAN*, 2015, vol. 17, no. 4–4. pp. 705–711. (In Russian)
- Kiknadze I.I., Shilova A.I., Kerkis I.E., Shobanov N.A., Zelentsov N.I., Grebenyuk L.P., Istomina A.G., Prasolov V.A. *Karyotypes and morphology of the larvae of the tribe Chironomini. Atlas*. Novosibirsk, Nauka, Sib. Otd-niye, 1991, 115 p. (In Russian)
- Makrushin A.V. *Biological Analysis of Water Quality*. L., Nauka, 1974, 60 p. (In Russian)
- Materialy, obosnovyuyushchie obshchij dopustimyy ulov vodnykh biologicheskikh resursov v ozerakh Belom, Kubenskom, Vozhe, Sheksninskom vodohranilishche (rechnaya chast') i mal'nykh vodoemakh Vologodskoy oblasti na 2013 god (s ocenok vozdeystviya na okruzhayushchuyu sredu)* [Materials justifying the total allowable catch of aquatic biological resources in the lakes Beloye, Kubenskoye, Vozha, Sheksna reservoir (river part) and small reservoirs of the Vologda region in 2013 (with the environmental impact assessment)]. Vologda, GosNIORKh, 2012. 148 p. (In Russian)

- Metodika izucheniya biogeocenzov vnutrennih vodoemov* [The method of biogeocenose studying of inland waterbodies]. Moscow, Nauka, 1975, 254 p. (In Russian)
- Novoselov A.P., Studenov I.I., Kozmin A.K., Dvoryankin G.A., Zavisha A.G., Studenova M.A., Levitsky A.L. Species diversity and dynamics of indicators of fish food supply in Lake Lacha. Part 2. Zoobenthos. *Arctic Environmental Research*, 2017, vol. 17, no. 3, pp. 233–244. DOI: 10.17238/issn 2541-8416.2017.17.3.233 (In Russian)
- Novoseltsev G.E. Macrozoobenthos of lakes in the western part of the Arkhangelsk region and its use by fish. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss. L.*, 1974. 20 p. (In Russian)
- Novoseltsev G.E. The bottom fauna of the lake. Lacha. Benthos of large lakes of the Arkhangelsk region (Lacha, Lekshmozero and Kenozero group) *Biologicheskoye issledovaniya na vnutrennikh vodoyemakh Pribaltiki* [Biological research in inland water bodies of the Baltic]. Minsk, Vysheyskaya shkola, 1973, pp. 82–84. (In Russian)
- Novoseltsev G.E. The bottom fauna of the lake. Lacha. *Konferentsiya molodykh biologov Karelii* [Conference of young biologists of Karelia]. Petrozavodsk, Kar. otd. AN SSSR, 1968, pp. 5–6. (In Russian)
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Evropejskoj chasti SSSR* [Key to freshwater invertebrates of the European part of the USSR]. L., Gidrometeoizdat, 1977, 511 p. (In Russian)
- Pankratova V.Y. Larvae and pupae of mosquitoes of subfamilies Podonominae and Tanypodinae of USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). *Opredelitel po faune SSSR* [Keys to the fauna of the USSR]. L., Nauka, 1977, 154 p. (In Russian)
- Pankratova V.Y. Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Chironominae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). *Opredelitel po faune SSSR* [Keys to the fauna of the USSR]. L.: Nauka, 1983, 295 p. (In Russian)
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. *Gas- und Wasserfach*, 1955, vol. 96, no. 18, 640 p.
- Pesenko Y.A. *Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunistic Research*. Moscow: Nauka, 1982, 285 p. (In Russian)
- Pidgaiko M.L., Aleksandrov B.M., Ioffe T.I., et al. Brief biological production characteristic of reservoirs of the northeastern part of Soviet Union. *Izv. GosNIORKH*, 1968, vol. 67, pp. 205–228. (In Russian)
- Pryanichnikova E.G. Taxonomic composition of macrobenthos of Lake Pleshchevo. *Transactions of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2019, no. 86 (89), pp. 57–71. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10011 (In Russian)
- Shcherbina G.Kh. Annual dynamics of macrozoobenthos in open shallows of the Volga reaches of the Rybinsk reservoir. *Zootsenozy vodoyemov basseyna Verkhney Volgi v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya* [Zoocenoses of water bodies in the Upper Volga basin under conditions of anthropogenic impact]. St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, pp. 108–144. (In Russian)
- Shcherbina G.Kh. Taxonomic composition and saprobiological significance of benthic macroinvertebrates of various freshwater ecosystems of the Northwest of Russia. *Ekologiya i morfologiya bespozvonochnykh kontinental'nykh vodoyemov vod: sb. nauch. rabot, posvyashchenny 100-letiyu so dnya rozhdeniya F. D. Mordukhai-Boltovskoy* [Ecology and morphology of invertebrates in continental water bodies: collection of articles. scientific. works dedicated to the 100th anniversary of the birth of F.D. Mordukhai-Boltovsky]. Makhachkala, Nauka Dagestan. Nauch. Tsentra, 2010, pp. 426–466. (In Russian)
- Sladeček V. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol.*, 1973, vol. 7, 218 p.
- Slepukhina, T. D., Fadeeva G.V. Zoobenthos and phytophilic fauna of lakes Vozhe and Lacha. *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha (v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvayemykh na yug)* [Hydrobiology of lakes Vozhe and Lacha (in connection with the forecast of the quality of waters transferred to the south)]. L., Nauka, 1978. pp. 131–178. (In Russian)
- Sörensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter*. 1948. vol. 5, no. 4. pp. 1–34.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of northern and central Europe. *Lauterbornia*, 2009. vol. 66. 235 p.
- Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. Indicator value of Freshwater Oligochaeta. *Acta hydrobiol.*, 1988, vol. 16, no. 26, pp. 173–186.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität. *Wasser und Abwasser*, 1983, vol. 26. 175 p.

MACROBENTOS OF VOZHE AND LACHA LAKES

E. G. Pryanichnikova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

e-mail: pryanichnikova_e@ibiw.yaroslavl.ru

The taxonomic composition of macrozoobenthos in lakes Vozhe and Lacha and in some sections in the Svid and Onega rivers is presented. The dominant complex in the lakes was formed by representatives of chironomids. Two species of oligochaetes and a gastropod were dominant in the rivers. The index of faunal similarity of macrobenthos between the lakes was rather high and amounted to 70%, while the similarity between the river and lake benthos was less than 30%. In the lakes, only two taxonomic groups were recorded, oligochaetes and chironomids that formed the basis of the benthos abundance: 87–93% of the average abundance and 92–95% of the average biomass in the lake. Oligochaetes and mollusks played a significant role in the river communities; in total, they formed 76% of the total abundance and 98% of the biomass. The trophic structure of macrobenthos in the lakes was almost similar, except the appearance of the group of phytodetritophages- filter-feeders in Lake Lacha. Detritophages-swallowers dominated in the river communities. In the previous studies of the lakes, the species richness of benthos both in Lake Vozhe and Lake Lacha was much higher. A decrease in the number of taxonomic groups and decrease in their abundance were observed in Lake Vozhe. At the same time, the role of chironomids in the formation of benthos in the lake was still significant. In general, changes in the taxonomic structure and abundance of benthos in lakes Vozhe and Lacha may be caused by a complex effect of environmental factors and long-term and intra-annual dynamics of dominant (cenose-forming) representatives of the main groups of macrobenthos. The simplification of the structure of the bottom communities, the inclusion of species with wide ecological spectra, the predominance of eurybionts among the dominants, may indicate pollution, eutrophication, and contamination of water bodies. According to the indicator species both lakes may be regarded as mesosaprobic water bodies.

Keywords: bottom communities, species richness, frequency of occurrence, quantitative parameters, lake

СООБЩЕСТВА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЗАРОСЛЕЙ МАКРОФИТОВ РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

К. Н. Ивичева¹, А. С. Комарова², Е. В. Угрюмова¹, И. В. Филоненко¹

¹ Вологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии
160012, г. Вологда, ул. Левичева, д. 5, e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: komarova.as90@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.10.2020

В августе 2018 г. на озерах Кубенское, Воже и реке Молога проведены исследования фауны макро-беспозвоночных, приуроченной к зарослям *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, *Butomus umbellatus* L. и *Potamogeton perfoliatus* L., с целью сравнить фитофильную и донную фауну в разнотипных водных объектах. Проводились смывы с макрофитов и отбирались пробы грунта в зарослях (всего проанализировано 37 проб). Отмечено 68 видов водных беспозвоночных, в том числе 49 видов – оз. Кубенское, 41 – р. Молога, 31 – оз. Воже. Преобладали хирономиды (20 видов) и олигохеты (14). В зарослях трех видов макрофитов отмечено менее трети всех зафиксированных в исследованных водных объектах видов макробеспозвоночных. Наибольшая встречаемость отмечена для *Endochironomus albipennis* Meig., *Glyptotendipes gripekoveni* Kief., *Cricotopus* gr. *sylvestris*. Эти же виды доминируют в сообществах по численности. С использованием кластерного анализа фауна всех биотопов разделилась на зоофитосы и донные. Численность и биомасса беспозвоночных в зоофитосах в большинстве случаев в 3–15 раз выше, чем в бентосе. В озерах видовое разнообразие в зоофитосах в 1.5–5 раз ниже, чем в грунте. В р. Молога видовое разнообразие зоофитосов, наоборот, несколько выше. В озерах в трофической структуре преобладают собиратели-фильтраторы. В оз. Воже также отмечена высокая доля хищников в биомассе. В р. Молога трофическая структура более разнообразна: наряду с фильтраторами представлены соскребатели, измельчители и хищники. При сравнении с исследованиями 1970-х гг. структура сообществ зоофитосов и зообентоса в оз. Воже практически не изменилась. В оз. Кубенское отмечено доминирование *E. albipennis*, который ранее для этого водоема не указывался. Видовой состав и обилие водных макро-беспозвоночных определяется типом субстрата (грунт или растение), тогда как структура сообществ – в первую очередь типом водоема, а не типом зарослей.

Ключевые слова: зообентос, зоофитосы, водные беспозвоночные, макрофиты, фитофильная фауна.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-94-104

ВВЕДЕНИЕ

Заросли высшей водной растительности являются одним из биотопов обитания водных макробеспозвоночных. Они создают специфическую среду с определенными физическими и химическими характеристиками, а также формируют архитектуру биотопа [Dibble et al., 2006]. В водной среде именно в зарослях наблюдаются наибольшие количественные показатели живых организмов. Заросли служат укрытием от хищников [Crowder, Cooper, 1982] и субстратом для колонизации водорослями и микроорганизмами, используемыми беспозвоночными в пищу. Структура сообществ и количественные показатели организмов на плавающих и погруженных растениях различаются [Dvořák, Bestz, 1982]. Обилие беспозвоночных также зависит от степени расчлененности листьев [Cheruvilil et al., 2000]. Плотность населения в зоофитосах, особенно хирономид, увеличивается с ростом трофического статуса водоема [Pieczyńska et al., 1998]. Виды беспозвоночных, специфичных для определенных видов растений, практически не выявлены [Dvořák, Bestz, 1982; Kornijów, 1989; Hann, 1995; Pieczyńska et al., 1998]. Л. Н. Зимбалева

[1981 (Zimbalevskaya, 1981)] указывает, что для зарослей характерно небольшое (по сравнению с другими биотопами) видовое богатство макробеспозвоночных.

Макробеспозвоночные это один из основных кормовых объектов для рыб. Обитатели зарослей также успешно используются рыбами в пищу. Степень выедания рыбами зависит от плотности зарослей [Crowder, Cooper, 1982]. Период наибольшего развития высшей водной растительности совпадает с периодом активного питания рыб. Беспозвоночные населяют растения только в период их активной вегетации. В зимний период все организмы мигрируют в грунт. Интенсивное заселение растений беспозвоночными связано с периодом размножения насекомых – поэтому основу зоофитосов составляют гетеротопные организмы [Pieczyńska et al., 1998]. В подзонах средней и южной тайги период активной вегетации макрофитов длится 4 месяца, наибольшего развития высшая водная растительность и связанные с ней зоофитосы достигают в августе [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972)]. Зарослевая фауна во многом формирует

бентосные сообщества под растениями, поскольку гидробионты свободно перемещаются между двумя биотопами. Интерес представляет общность фауны беспозвоночных, обитающих на самом растении и в грунте под растением.

Озера Кубенское и Воже являются крупными промысловыми водными объектами. В настоящее время активный промысел ведется также на р. Молога. Для озер характерно интенсивное зарастание высшей водной растительностью: оз. Воже зарастает на 18% [Распопов, 1978 (Rasporov, 1978)], Кубенское – на 30% [Распопов, 1977 (Rasporov, 1977)]. Исследования фитофильной фауны проводились в 1970-х гг. на оз. Кубенское [Слепухина, 1977 (Slepukhina, 1977)] и на оз. Воже [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. При этом за последние 40 лет степень зарастаемости оз. Воже

практически не изменилась [Филоненко, Комарова, 2015 (Filonenko, Komarova, 2015)]. Особый интерес представляет выявление изменений, произошедших в фитофильной фауне озер Кубенское и Воже за этот период. В 1950-е гг. исследовалась фитофильная фауна Рыбинского водохранилища [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972)], притоком которого является р. Молога. В то же время данные о растительности и донной фауне р. Молога крайне скудны [Филиппов, 2010 (Philippov, 2010); Левашов, Романовский, 2014 (Levashov, Romanovskiy, 2014)].

Цель работы – сравнить фитофильную и донную фауну макробеспозвоночных, ассоциированную с разными видами растений в разнотипных водных объектах Вологодской области между собой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования выполнены на трех крупных водных объектах. На всех них активно ведется промысел, а также процветает любительское рыболовство.

Река Молога – это крупная река, впадающая в Рыбинское водохранилище, частично образованное на затопленной пойме нижнего течения реки. До затопления Рыбинского водохранилища река входила в состав Тихвинской водной системы. Длина реки после затопления Рыбинского водохранилища составляет 433 км, площадь бассейна – 29.7 тыс. км². В нижнем

течении (от места впадения р. Чагодыша) на р. Мологу распространяется подпор от Рыбинского водохранилища и на этом участке она становится судоходной [Шестакова, 2007 (Shestakova, 2007)]. Пробы отбирались в районе д. Ванское в 65 км до устья (Моложский плес Рыбинского водохранилища) (рис. 1). Средняя глубина на исследованном участке составила 3 м, максимальная – 6 м. Скорость течения на данном участке составила 0.07 м/с. Заросли макрофитов отмечаются в широких мелководных излучинах реки.

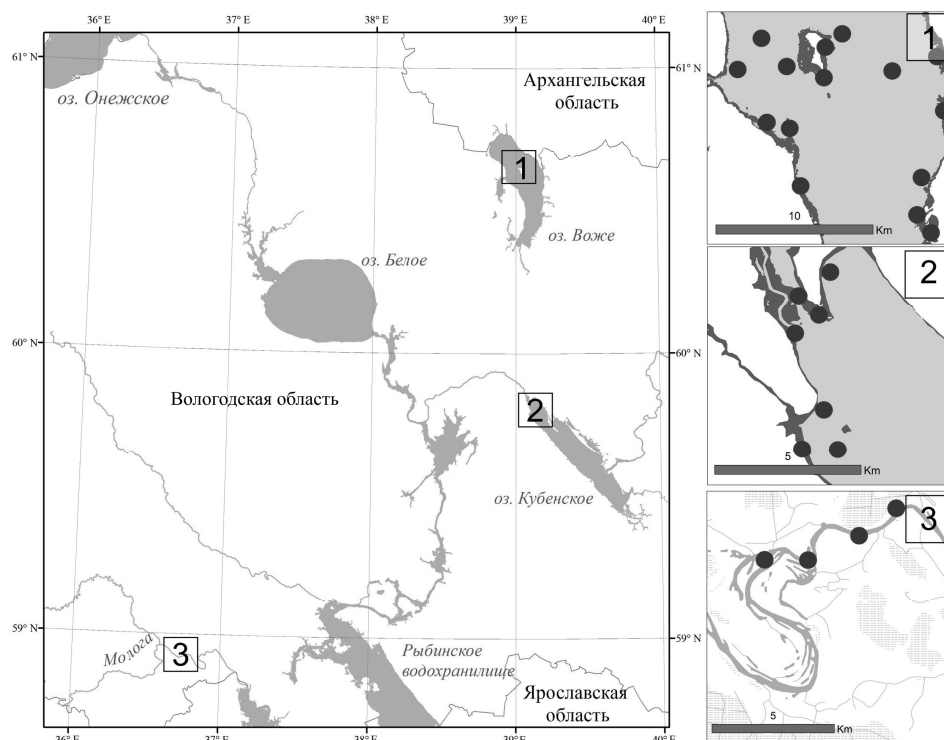


Рис. 1. Территория исследования и места отбора проб.

Fig. 1. Study area and sampling locations.

Кубенское озеро – одно из наиболее крупных на территории Вологодской области. Оно является частью Северо-Двинской водной системы, реконструированной в последнее десятилетие. Плотины в истоке р. Сухоны, реконструированные в 2014 г., стабилизировали уровень воды в озере. Площадь акватории составила 407 км², площадь водосбора – 14440 км². Озеро мелководное, средняя глубина составляет 2.5 м, максимальная – 4 м [Веселова, 1977 (Veselova, 1977)]. Пробы отбирались в северо-западной части озера в прибрежье. Заросли макрофитов встречаются равномерно вдоль всего берега.

Озеро Воже самое северное из изученных водных объектов. Оно единственное из крупных водных объектов области не является судоходным. Площадь оз. Воже составляет 416 км², площадь водосбора – 6260 км². Оно также является мелководным: средняя глубина составляет 0.9 м, максимальная – 5 м [Веселова, 1979 (Veselova, 1979)]. Пробы отбирались в прибрежье, а также в центре северной части озера.

Полевые исследования проводились во второй половине августа 2018 г. в период наибольшего развития высшей водной растительности. Исследовались зоофитос и зообентос в сообществах трех видов макрофитов: горец земноводный *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L., рдест

пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L. Фитоценозы этих видов сосудистых растений указываются как наиболее продуктивные [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972); Слепухина, 1977 (Slepukhina, 1977); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978); Зимбалева, 1981 (Zimbalevskaya, 1981)].

Отбор проб осуществлялся с лодки, в зарослях на глубине 0.5–1.5 м. Осуществлялись смывы с растений и отбор проб грунта. Для смывов использовался сачок площадью 0.08 м² из газа с ячейей 250 мкм. Смыв проводился с площади зарослей равной площади рамки сачка. На заросли сверху надевался сачок, на глубине 20 см растения срезались, переворачивали сачок и тщательно промывали листья и стебли. В этих же зарослях при помощи дночерпателя отбирались пробы грунта. Каждая проба зообентоса состояла из трех повторностей. Пробы грунта также промывались через газ 250 мкм. Пробы фиксировались формалином. Всего было отобрано 20 проб зоофитоса и 17 – зообентоса.

Построение кластерного анализа (на основании индекса Брея–Кертиса) и расчет индексов видового разнообразия (Шеннона, Симпсона) осуществлялись в программе PAST v. 3.17. Латинские названия видов приводятся по GBIF [GBIF, 2020].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в зарослях трех видов макрофитов было отмечено 68 видов и таксонов более высокого ранга бентосных организмов (табл. 1). Самая многочисленная по видовому богатству группа – хирономиды (20 видов). Также отмечено 14 видов олигохет, 8 – моллюсков, 5 – ручейников, по 4 – пиявок, поденок, стрекоз, 2 – бабочек, 1 – бокоплавов и не определенные до вида гидры, клещи, жуки, клопы, мокрецы и лимониды. Больше всего видов – 49 – отмечено в оз. Кубенское. В р. Молога отмечен 41 вид, в оз. Воже – 31. Наибольшее число видов амфибиотических насекомых (28) отмечено в р. Молога. Максимальное число видов олигохет (12) и моллюсков (8) – в оз. Кубенское.

Наибольшая встречаемость отмечена для вида *Endochironomus albipennis* – 95% проб. *Glyptotendipes gripekoveni* и *Cricotopus* gr. *sylvestris* зафиксированы в 56% проб. Отдельные виды беспозвоночных тяготеют к определенному биотопу. Так, пиявка *Helobdella stagnalis* найдена исключительно в зарослях сусака, олигохета *Ripistes parvipes* – в зарослях рдеста в оз. Воже. Однако оба эти вида встречаются и в других биотопах.

Кластерный анализ (рис. 2) показывает, что все исследованные биотопы как по численности, так и по биомассе делятся на 2 группы. В одну группу попадают практически все зоофитосы, во вторую – все бентосные биотопы. Можно сделать вывод, что ключевым фактором является биотопическое распределение.

Численность и биомасса макробеспозвоночных в зоофитосах выше, чем в грунте. Исключение составили только заросли *B. umbellatus* в р. Молога. Во всех зоофитосах и в бентосе по численности преобладают хирономиды (рис. 3). Среди хирономид доминируют 3 вида: *E. albipennis*, *G. gripekoveni* и *C. gr. sylvestris*. При этом *E. albipennis* доминирует в большинстве биотопов озер Кубенское и Воже как по численности, так и по биомассе. Относительная численность данного вида в зоофитосах выше, чем в бентосе. Трофическая структура в большинстве биотопов характеризуется преобладанием фильтраторов (рис. 4), к которым Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)] относит доминирующий вид *E. albipennis*. Грунтозаглатыватели, к которым относятся олигохеты Tubificidae, отмечены исключительно в бентосе.

Таблица 1. Видовой состав макробеспозвоночных зоофитосов (z) и бентоса (b) в р. Молога, озерах Кубенское и Воже в зарослях *Persicaria amphibia* (Pa), *Butomus umbellatus* (Bu), *Potamogeton perfoliatus* (Pp)**Table 1.** Species of macroinvertebrates of zoophytoses (z) and benthos (b) in Mologa river, Kubenskoe and Vozhe lakes in *Persicaria amphibia* (Pa), *Butomus umbellatus* (Bu), *Potamogeton perfoliatus* (Pp)

Виды Species	Молога Mologa						Кубенское Kubenskoe						Воже Vozhe					
	Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp	
	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Hydrozoa																		
<i>Hydra</i> sp.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Bivalvia																		
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Gastropoda																		
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Cincinna</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. palustris</i> (O.F. Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
Planorbidae gen. sp.	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta																		
Enchytraeidae gen. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nais barbata</i> Müller, 1774	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. communis</i> Piguët, 1906	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>N. pseudobutusa</i> Piguët, 1906	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ophidonais serpentina</i> (O.F. Müller, 1773)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguët, 1906)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Uncinaxis uncinata</i> (Ørsted, 1842)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
Hirudinea																		
<i>Erpobdella</i> sp.	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
Hydracarina																		
Gen. spp.	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Amphipoda																		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing, 1899	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Insecta																		
Odonata																		
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythromma viridulum</i> Charpentier, 1840	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ischnura elegans</i> Vander Linden, 1820	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Ephemeroptera																		
Baetidae gen. sp.	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera																		
<i>Acentria ephemerella</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Parapoynx stratiotata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Coleoptera																		
Gen. spp.	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-

Виды Species	Молога Mologa						Кубенское Kubenskoe						Воже Vozhe					
	Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp	
	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Heteroptera																		
Gen. spp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Trichoptera																		
Limnephilidae gen. sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Molanna</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius, 1783	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Setodes viridis</i> (Fourcroy, 1785)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diptera																		
Ceratopogonidae gen. sp.	+	-	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Limoniidae gen. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> (Kieffer, 1913)	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nanocladius bicolor</i> (Zetterstedt, 1838)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthocladius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paralauterborniella nigrohalterale</i> (Malloch, 1915)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus</i> sp.	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polypedilum convictum</i> (Walker, 1856)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. scalaenum</i> (Schränk, 1803)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Polypedilum sordens</i> (Wulp, 1874)	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Procladius</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>Psectrocladius</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rheocricotopus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stictochironomus</i> sp.	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+
<i>Tanytarsus</i> sp.	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>clavicornis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ВСЕГО	24	13	18	19	18	7	6	24	15	13	27	6	12	9	10	6	12	16

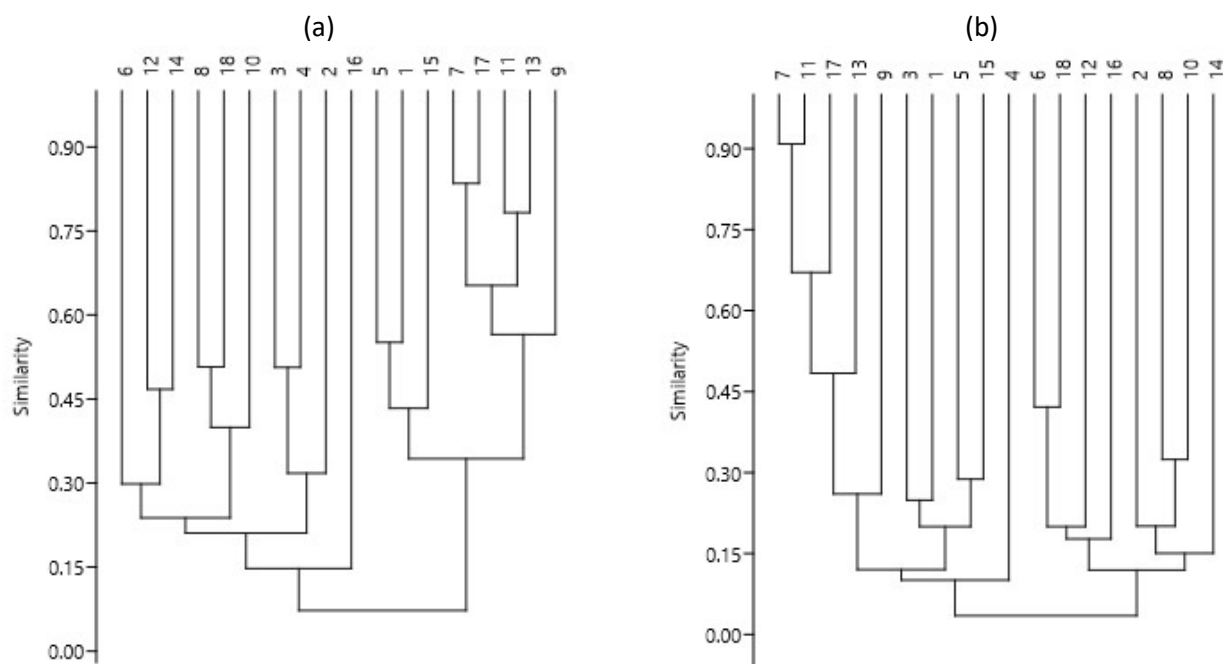


Рис. 2. Кластерный анализ биотопов на основании индекса Брея-Кертиса по численности (а) и биомассе (б).

Fig. 2. Cluster analysis of biotops by Brey-Curtis Index by abundance (a) and biomass (b).

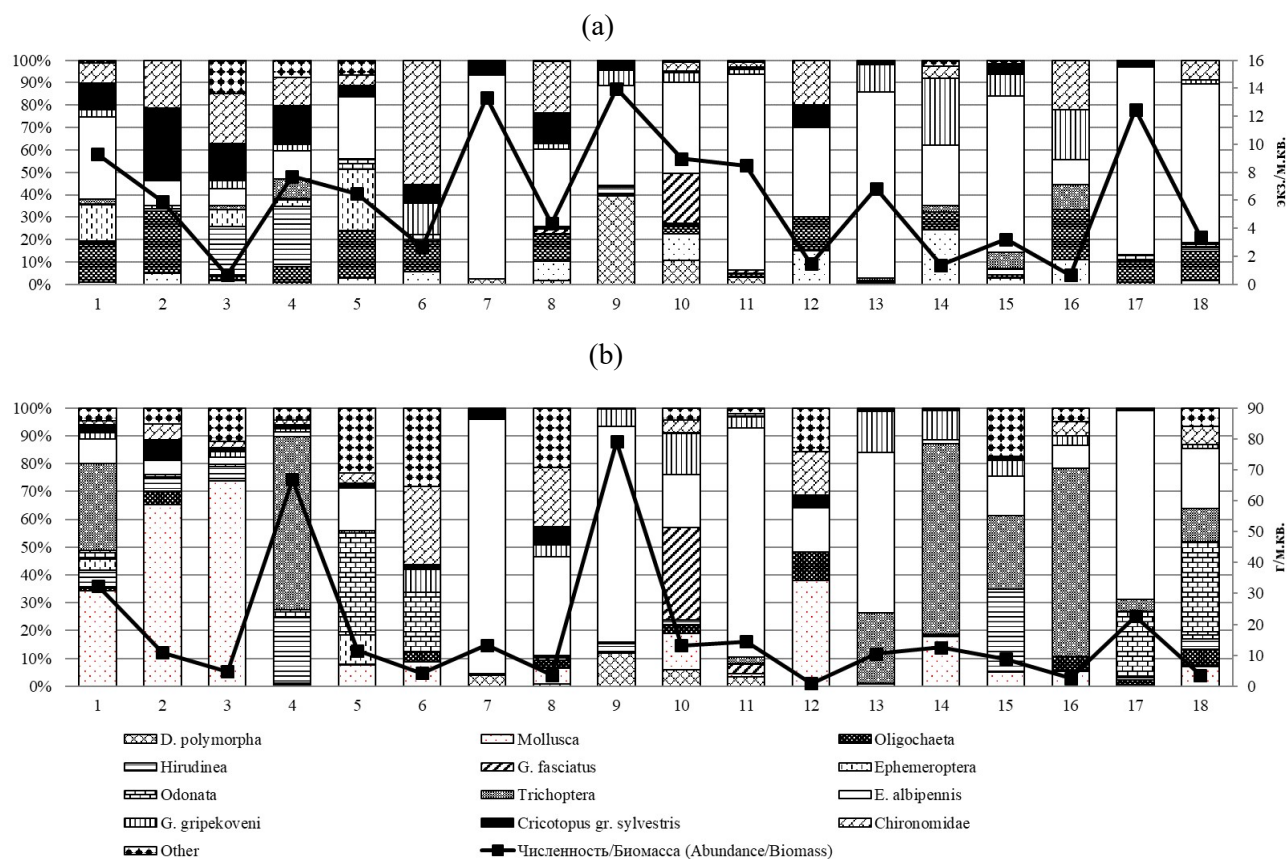


Рис. 3. Численность (а), биомасса (б) и структура сообществ зоофитосов и зообентоса.

Fig. 3. Abundance (a), biomass (b) and structure of zoophytes and benthic communities.

В р. Мологе доля хирономид в сообществах зоофитосов и бентоса ниже, чем в озерах. Здесь отмечена наибольшая доля олигохет в численности и моллюсков в биомассе. Первые представлены семейством Naididae (*S. lacustris*, *N. communis*), вторые – родом *Lymnaea*. Только здесь поденки являются важными компонентами сообществ. Наряду с поденками, важную роль в сообществах играют ручейники и стрекозы. Только в зообентосе в *P. perfoliatus* из хирономид доминирует *Stictochironomus* sp. *B. umbellatus*, единственный воздушно-водный вид, отличается наличием пиявок как в бентосе, так и в зоофитосе. Трофическая структура сообществ в р. Молога наиболее специфична (рис. 4). Доля фильтраторов не превышает 50% численности и биомассы. Здесь отмечена наибольшая доля хищников и собирателей-глотателей.

Сообщества зоофитосов и зообентоса оз. Кубенское отличаются присутствием двух инвазионных видов: *Dreissena polymorpha* и *Gmelinoides fasciatus*. Оба эти вида в массе отмечены только в *B. umbellatus*. Вероятно, привлекают эти виды жесткие стебли растений. Наибольшая численность *D. polymorpha* отме-

чена в зоофитосе *B. umbellatus*, наибольшая биомасса *G. fasciatus* – в бентосе (рис. 3). Во всех биотопах хирономиды составляют более 50% численности, доминирует *E. albipennis*. В зоофитосах *P. amphibia* и *P. perfoliatus*, оба из которых являются погруженно-водными, данный вид составляет более 90% численности и биомассы. Трофическая структура (рис. 4) биотопов Кубенского озера наиболее простая: более 50% численности и биомассы во всех биотопах составляют фильтраторы.

В оз. Воже ключевую роль в сообществах зоофитосов и зообентоса также составляют хирономиды (рис. 3). Доля *E. albipennis* в численности в зоофитосах превышает 50%, в бентосе его доля ниже. Численность вида *G. gripekoveni* в оз. Воже наибольшая. В зообентосе *P. amphibia* и *B. umbellatus* отмечена высокая численность моллюсков, по биомассе доминируют ручейники. В зарослях *P. perfoliatus* оз. Воже, как и в р. Молога, отмечена высокая биомасса стрекоз. Трофическая структура зообентоса более разнообразна, чем в оз. Кубенское (рис. 4) и характеризуется высокой биомассой хищников (вплоть до доминирования).

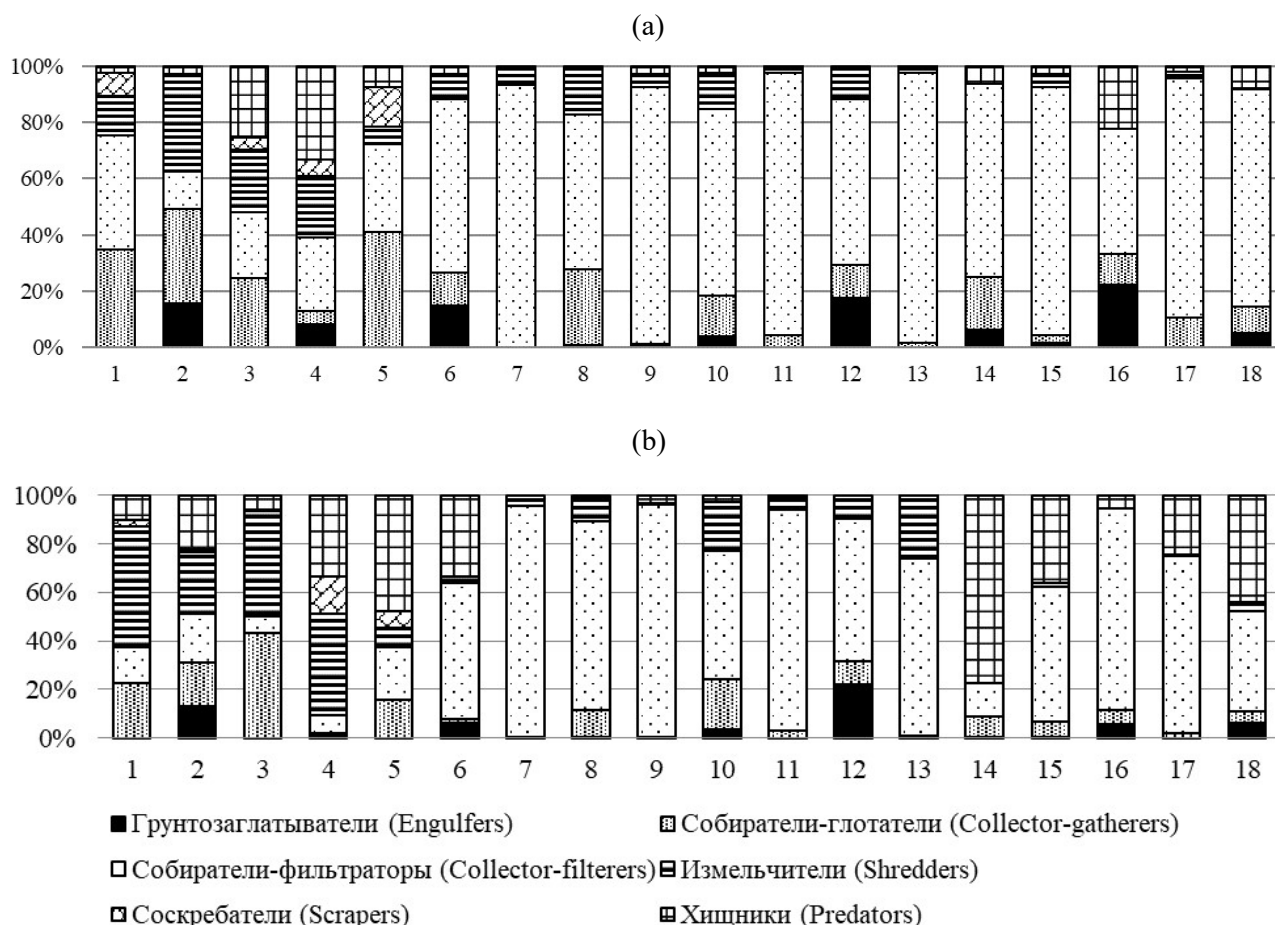


Рис. 4. Трофическая структура сообществ зоофитосов и зообентоса.

Fig. 4. Trophical structure of zoophytoses and benthic communities.

Таблица 2. Индексы видового разнообразия зоофитосов и зообентоса

Table 2. Biodiversity indexes of zoophytoses and zoobenthos

Индекс Index	Станция / Sample plot																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
H_N	2.01	2.12	2.59	2.39	2.20	1.89	0.36	1.65	1.13	1.31	0.60	1.70	0.80	1.41	1.16	1.89	0.71	1.48
S_N	0.80	0.83	0.90	0.86	0.85	0.79	0.18	0.68	0.55	0.58	0.25	0.77	0.36	0.73	0.49	0.84	0.37	0.68
H_B	2.07	1.27	1.06	1.98	1.88	1.77	0.35	1.23	0.79	1.25	0.70	1.54	1.14	1.01	1.73	1.09	0.90	1.31
S_B	0.79	0.51	0.42	0.81	0.78	0.78	0.16	0.53	0.39	0.60	0.32	0.72	0.60	0.55	0.79	0.48	0.48	0.64

Примечания. H_N – индекс Шеннона по численности, H_B – индекс Шеннона по биомассе, S_N – индекс Симпсона по численности, S_B – индекс Симпсона по биомассе.

Note. H_N – Shannon Index by abundance, H_B – Shannon Index by biomass, S_N – Simpson Index by abundance, S_B – Simpson Index by biomass.

В р. Молога значение индекса Шеннона по численности и по биомассе (табл. 2) в зоофитосах выше, чем в сообществах зообентоса. Исключение составляют заросли *B. umbellatus*, где по биомассе преобладают моллюски. В озерах Кубенское и Воже значение индексов видового разнообразия в сообществах макробеспоз-

воночных тех же видов растений ниже. Для озер характерно увеличение значений индекса Шеннона в зообентосе по сравнению с зоофитосом. На растениях доминирование отдельных видов (в частности хирономид) выражено гораздо ярче, что негативно отражается на видовом разнообразии.

ОБСУЖДЕНИЕ

На трех видах растений в озерах Кубенское и Воже зафиксировано менее трети всего видового богатства макробеспозвоночных озер

[Слепухина, 1977 (Slepukhina, 1977); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978); Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko,

2015)]. На низкое видовое богатство фитофильной фауны также обращала внимание Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)]. Т. Д. Слепухина в оз. Кубенское в зарослях *P. perfoliatus* в качестве доминирующих видов указывает *C. gr. sylvestris* и *Lymnaea*, в зарослях *P. amphibia* *C. gr. sylvestris* и *Naidia*. В нашем случае эти виды присутствуют, *Lymnaea* в *P. amphibia* доминирует по биомассе. Принципиальным отличием современных сборов является доминирование *E. albipennis*, который Т. Д. Слепухиной не указывается доминирующим ни для одного из биотопов оз. Кубенское. Для оз. Воже Т. Д. Слепухина в качестве доминирующего на *P. perfoliatus* и *P. amphibia* указывала биоценоз *E. gr. tendens* (в которую включался *E. albipennis*) – *C. gr. sylvestris*, который составлял более 50% численности и биомассы. Таким образом, сообщества зоофитосов в оз. Воже за последние 40 лет практически не изменились, в сообществах макробеспозвоночных оз. Кубенское отмечен новый доминирующий вид.

Зоофитосы р. Молога имеют общие черты с таковыми Рыбинского водохранилища [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972)]: присутствие поденок, стрекоз, брюхоногих моллюсков и олигохет-наидид в зоофитосах.

Доминирование хирономид в зоофитосах подчеркивается и другими авторами в разных типах зарослей: в *P. amphibia* [Bogut et al., 2007], *Potamogeton* [Hargeby et al., 1994; Pieczyńska et al., 1998]. В ряде работ комплекс доминирующих видов на тех же видах растений совпадает: показано доминирование *E. albipennis* и *Glyptotendipes* в зарослях *P. amphibia* [Dvořák, Bestz, 1982], *E. albipennis* и *C. gr. sylvestris* в зарослях *Potamogeton* [Kornijów, 1989]. Массовое развитие трех видов хирономид на растениях влияет на то, что все исследован-

ные нами биотопы поделились на группы зоофитосов и дна как по численности, так и по биомассе. Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)] отмечает приуроченность трех основных видов хирономид к типу зарослей: *E. albipennis* указывается как обитатель погруженных зарослей с развитой листовой поверхностью, *G. gripekoveni* и *C. gr. sylvestris* обозначаются обитателями воздушно-водной растительности. В то же время, в работе [Dvořák, Bestz, 1982] виды рода *Glyptotendipes* указываются как обитатели погруженно-водных растений. Личинка *E. albipennis* относится разными авторами к разным трофическим группам. Так, Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)] указываются *E. albipennis* и *Glyptotendipes* как фильтраторы. В. Я. Яковлев [2005 (Yakovlev, 2005)] относит эти виды к факультативным фильтраторам, собирающим пищу с поверхности. Dvořák и Bestz [1982] указывают *Glyptotendipes* в качестве минеров, *E. albipennis* – в качестве соскреба-телей. Мы придерживаемся точки зрения Л. Н. Зимбалева – соответственно, в нашем случае именно фильтраторы являются доминирующей трофической группой.

Все три исследованные нами вида растений имеют сходную архитектуру с точки зрения субстрата для обитания беспозвоночных. Сообщества макробеспозвоночных на разных видах растений практически не различаются. Только в оз. Кубенское в зарослях *B. umbellatus* в массе отмечены инвазионные виды *D. polymorpha* и *G. fasciatus*. Отсутствие *D. polymorpha* в зарослях *P. amphibia* отмечается также в статье [Bogut et al., 2007]. Состав сообществ беспозвоночных в зоофитосе определяется в первую очередь типом водоема, а не видом растений, что подтверждается и в ряде исследований [Hann, 1995; Pieczyńska et al., 1998].

ВЫВОДЫ

Видовой состав и обилие водных макробеспозвоночных определяется типом субстрата (грунт или растение) благодаря доминированию трех видов хирономид. Приуроченности видов зообентоса к определенному виду растений не выявлено. В реке доля амфибиотических насекомых (не хирономид) выше, чем в озерах. Трофическая структура в разнотипных водных

объектах отличаются: в реке преобладает комплекс измельчители-хищники-собиратели, в озерах доминируют фильтраторы. Видовое разнообразие в реке на растениях выше, чем в грунте, в озерах – наоборот. Структура сообществ определяется в первую очередь типом водоема, а не видом растений, формирующим заросли.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН (АААА-А18-118012690106-7). Авторы благодарят Д. А. Филиппова (ИБВВ РАН) за ценные советы при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселова М. Ф. Природные условия бассейна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. I. Гидрология. Л.: Наука, 1977. С. 5–15.

- Веселова М.Ф. Природные условия бассейна озер // Гидрология озер Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). Л.: Наука, 1979. С. 5–17.
- Зимбалевская Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). Киев: Наукова думка, 1981. 216 с.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. Зообентос озера Воже // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17, № 4–4. С. 705–711.
- Левашов А.Н., Романовский А.Ю. Флора и растительность долины реки Мологи и примыкающих участков водораздела // Устюжна: Краеведческий альманах. Вып. 8. Вологда: ВГПУ, 2014. С. 373–422.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна зарослей высших водных растений // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 209–217.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. II. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л.: Наука, 1977. С. 68–88.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 12–27.
- Слепухина Т.Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. III. Зоология. Л.: Наука, 1977. С. 51–86.
- Слепухина Т.Д., Фадеева Г.В. Зообентос и фитофильная фауна озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 131–178.
- Филиппов Д.А. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. 217 с.
- Филоненко И.В., Комарова А.С. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже // Принципы экологии. 2015. № 4. С. 63–72. DOI: 10.15393/jl.art.2015.4622
- Шестакова Л.Г. Река Молога // Природа Вологодской области. Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. С. 144–145.
- Яковлев В.А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч. 2. Апатиты: Изд-во КНИЦ РАН, 2005. 145 с.
- Bogut I., Vidakovic J., Palijan G., Cerba D. Benthic macroinvertebrates associated with four species of macrophytes // *Biologia*. 2007. Vol. 62, No. 5. P. 600–606. DOI: 10.2478/s11756-007-0118-0
- Cheruvilil K.S., Soranno P.A., Serbin R.D. Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: Sample size and power to detect effects // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 441, is. 1. P. 133–139. DOI: 10.1023/A:1017514824711
- Crowder L.B., Cooper W.E. Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey // *Ecology*. 1982. Vol. 63, No. 6. P. 1802–1813. DOI: 10.2307/1940122
- Dibble E.D., Thomaz S.M., Padial A.A. Spatial complexity measured at a multiscale in three aquatic plant species // *Journal of Freshwater Ecology*. 2006. Vol. 21, No. 2. P. 239–247. DOI: 10.1080/02705060.2006.9664992
- Dvořák J., Bestz E.P.H. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 95, is. 1. P. 115–126. DOI: 10.1007/bf00044479
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [20 January 2020].
- Hann B.J. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland // UFS (Delta Marsh) Annual Report. 1995. Vol. 30. P. 78–84.
- Hargeby A., Andersson G., Blindow I., Johansson S. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 279, is. 1. P. 83–90. DOI: 10.1007/BF00027843
- Kornijów R. Seasonal changes in the macrofauna living on submerged plants in two lakes of different trophy // *Archiv für Hydrobiologie*. 1989. Vol. 117. S. 49–60.
- Pieczynska E., Kolodziejczyk A., Rybak J.I. The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 391, is. 1–3. P. 9–21. DOI: 10.1023/A:1003503731720

REFERENCES

- Bogut I., Vidakovic J., Palijan G., Cerba D. Benthic macroinvertebrates associated with four species of macrophytes. *Biologia*, 2007, vol. 62, no. 5, pp. 600–606. doi: 10.2478/s11756-007-0118-0
- Cheruvilil K.S., Soranno P.A., Serbin R.D. Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: Sample size and power to detect effects. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 441, is. 1, pp. 133–139. doi: 10.1023/A:1017514824711
- Crowder L.B., Cooper W.E. Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey. *Ecology*, 1982, vol. 63, no. 6, pp. 1802–1813. doi: 10.2307/1940122
- Dibble E.D., Thomaz S.M., Padial A.A. Spatial complexity measured at a multiscale in three aquatic plant species. *Journal of Freshwater Ecology*, 2006, vol. 21, no. 2, pp. 239–247. doi: 10.1080/02705060.2006.9664992
- Dvořák J., Bestz E.P.H. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia*, 1982, vol. 95, is. 1, pp. 115–126. doi: 10.1007/bf00044479
- Filonenko I.V., Komarova A.S. Mnogoletnjaja dinamika ploschadi zarastanija pribrezhno-vodnoj rastitel'nost'ju oz. Vozhe [Long-term dynamics of overgrowing area with coastal aquatic vegetation in the Lake Vozhe]. *Printsipy ekologii*, 2015, no 4, pp. 63–72. doi: 10.15393/jl.art.2015.4622 (In Russian)
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [20 January 2020].

- Hann B.J. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland. *UFS (Delta Marsh) Annual Report*, 1995, vol. 30, pp. 78–84.
- Hargeby A., Andersson G., Blindow I., Johansson S. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 1994, vol. 279, is. 1, pp. 83–90. doi: 10.1007/BF00027843
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. Zoobentos ozera Vozhe [The species richness of the benthic macroinvertebrates of Vozhe Lake]. *Izvestija Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk*, 2015, vol. 17, no 4–4, pp. 705–711. (In Russian)
- Kornijów R. Seasonal changes in the macrofauna living on submerged plants in two lakes of different trophy. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1989, vol. 117, pp. 49–60.
- Levashov A.N., Romanovskiy A.Yu. Flora i rastitel'nost' doliny reki Mologi i primykayuschikh uchastkov vodorazdela [Flora and vegetation of the Mologa River valley and adjacent sections of the watershed]. *Ustyuzhna: Krayevdedcheskij al'manakh* [Ustyuzhna: local history almanac]. Vologda, VGPU, 2014, vol. 8, pp. 373–422. (In Russian)
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. Fauna zaroslej vysshih vodnyh rastenij [The fauna of the thickets of higher aquatic plants]. *Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'* [The Rybinsk reservoir and its life]. Leningrad, Nauka, 1972, pp. 209–217. (In Russian)
- Philippov D.A. Rastitelnyj pokrov, pochvy i zhivotnyj mir Vologodskoj oblasti (retrospektivnyj bibliograficheskij ukazatel') [Plants, soils and animals of the Vologda Region (retrospective bibliographical index)]. Vologda, Izd-vo "Sad-Ogorod", 2010, 217 p. (In Russian)
- Pieczynska E., Kolodziejczyk A., Rybak J.I. The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities. *Hydrobiologia*, 1998, vol. 391, is. 1–3, pp. 9–21. doi: 10.1023/A:1003503731720
- Raspopov I.M. Vysshaja vodnaja rastitel'nost' oz. Kubenskogo [Higher aquatic vegetation of Kubenskoe Lake]. *Ozero Kubenskoe. Ch. II. Gidrokhimija, donnye otlozhenija, rastitel'nye soobshhestva* [Kubenskoe Lake. Part II. Hydrochemistry, bottom sediments, plant communities]. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 68–88. (In Russian)
- Raspopov I.M. Vysshaja vodnaja rastitel'nost' ozer Vozhe i Lacha [Higher aquatic vegetation of Vozhe Lake and Lacha Lake]. *Gidrobiologija ozer Vozhe i Lacha (v svjazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)* [Hydrology of Lakes Vozhe and Lacha (due to the transfer of northern waters to the Volga river basin)]. Leningrad, Nauka, 1978, pp. 12–27. (In Russian)
- Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn' [Rybinsk Reservoir and its life]. Leningrad, Nauka, 1972, 364 p. (In Russian)
- Shestakova L.G. Reka Mologa [Mologa River]. *Priroda Vologodskoj oblasti* [Nature of the Vologda Region]. Vologda, Izd. Dom Vologzhanin, 2007, pp. 144–145. (In Russian)
- Slepukhina T.D. Zoobentos i fitofil'naja fauna oz. Kubenskogo [Zoobenthos and phytophilic fauna of Kubenskoe Lake]. *Ozero Kubenskoe. Ch. III. Zoologija* [Kubenskoe Lake. Part III. Zoology]. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 51–86. (In Russian)
- Slepukhina T.D., Fadeeva G.V. Zoobentos i fitofil'naja fauna ozer Vozhe i Lacha [Zoobenthos and phytophilic fauna of Vozhe Lake and Lacha Lake]. *Gidrobiologija ozer Vozhe i Lacha (v svjazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)*. Leningrad, Nauka, 1978, pp. 131–178. (In Russian)
- Veselova M.F. Prirodnye usloviya bassejna oz. Kubenskogo [Natural conditions of the Kubenskoe Lake basin]. *Ozero Kubenskoe. Chast' I. Gidrologija* [Kubenskoe Lake. Part I. Hydrology]. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 5–15. (In Russian)
- Veselova M.F. Prirodnye usloviya bassejna ozer [Natural conditions of the lakes basin]. *Gidrologija ozer Vozhe i Lacha (v svjazi s perebraskoj severnyh vod v bassejn r. Volgi)* [Hydrology of Lakes Vozhe and Lacha (due to the transfer of northern waters to the Volga river basin)]. Leningrad, Nauka, 1979, pp. 5–17. (In Russian)
- Yakovlev V.A. Presnovodnyj zoobentos severnoj Fennoskandii (raznootobrazie, struktura i antropogennaja dinamika). Ch. 2. [Freshwater zoobenthos of Northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamics). Part 2]. Apatity, Izd-vo KNTs RAN, 2005, 145 p. (In Russian)
- Zimbalevskaya L.N. Fitofil'nye bespozvonochnye ravninnyh rek i vodokhranilishh (ekologicheskij ocherk) [Phytophilic invertebrates of lowland rivers and reservoirs (environmental profile)]. Kiev, Naukova dumka, 1981, 216 p. (In Russian)

MACROPHYTE-ASSOCIATED MACROINVERTEBRATES OF HETEROGENEOUS WATER BODIES OF THE VOLOGDA REGION, RUSSIA

K. N. Ivicheva¹, A. S. Komarova², E. V. Ugryumova¹, I. V. Filonenko¹

¹ Russian Federal Research Institute Of Fisheries and Oceanography, Vologda department
160012, Vologda, Levicheva, 5, Russia, e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: komarova.as90@yandex.ru

In August 2018, fauna of aquatic macroinvertebrates from *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, *Butomus umbellatus* L. and *Potamogeton perfoliatus* L. was studied in Kubenskoe Lake as well as in Vozhe Lake and Mologa River in order to compare the phytophilic and bottom fauna of heterogeneous water bodies. Macrophyte-associated invertebrates and samples of zoobenthos in thickens (in total 37 samples were analyzed) were col-

lected. 68 species of aquatic invertebrates were recorded, including 49 species from Kubenskoe Lake, 41 from Mologa River, and 31 from Vozhe Lake. In the thickets of three macrophyte species, less than a third of all macroinvertebrate richness from the investigated water bodies is recorded. The most abundant species were *Endochironomus albipennis* Meig., *Glyptotendipes gripekoveni* Kief., *Cricotopus* gr. *sylvestris*. By using cluster analysis, the fauna of all biotopes was divided into macrophyte-associated and bottom-associated. The abundance and biomass of invertebrates in zoophytos in most cases is 3–15 times higher than in zoobenthos. In lakes, species diversity in zoophytos is 1.5–5 times lower than in soil. In the Mologa River the species diversity of zoophytos, on the contrary, is slightly higher. In lakes in the trophic structure, filter-collectors predominate. In the Vozhe Lake a high proportion of predators in the biomass is also recorded. In the Mologa River the trophic structure is more various: along with the collector-filterers, scrapers, shredders and predators are represented. In comparison with research of the 1970s, community structure of macrophyte-associated invertebrates in Vozhe Lake has not practically changed. The dominance of *E. albipennis* was detected in the Kubenskoe Lake and that was not previously indicated for this reservoir. The species composition and abundance of aquatic macroinvertebrates is determined by the type of substrate (soil or plant), while the structure of communities depends primarily on a type of reservoir, and not on a type of thicket.

Keywords: zoobenthos, zoophytoses, aquatic invertebrates, macrophytes, phytophilic fauna

Структура и функционирование водных экосистем

УДК 574.5

СОВРЕМЕННАЯ ГИДРОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ, ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОСТОЯНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ОЗЕР ГАЛИЧСКОЕ И ЧУХЛОМСКОЕ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Е. Минин, Р. К. Катаев, В. В. Логинов, Л. М. Минина, Е. Л. Воденеева, Т. В. Лаврова,
Е. А. Фролова, Т. В. Кривдина

Нижегородский филиал ФГБНУ "ВНИРО"

603116 г. Нижний Новгород, Нижегородская обл., e-mail: nnovniro@vniro.ru

Поступила в редакцию 11.09.2020

Проведены гидрохимические, гидробиологические и ихтиологические исследования двух крупнейших озер Костромской области – Галичского и Чухломского за период 2005–2019 гг. Проведен анализ современного состояния рыбного населения в сравнении с предыдущими периодами. Актуализированы по данным географических информационных систем за 2017–2019 гг. площади водоемов. Установлено, что оба исследуемые озера в настоящее время, как и ранее, являются высокопродуктивными водоемами. По концентрации хлорофилла "а" имеют β-эвтрофный статус, по количественным показателям развития фитопланктона соответствуют высокоэвтрофному уровню. По количественному развитию зоопланктона Галичское озеро – малокормный водоем (0.37 г/м^3), а Чухломское – средnekормный (2.12 г/м^3). По количественным характеристикам зообентоса Галичское озеро относится к средnekормным вооемам, а Чухломское – повышенной кормности. По индикаторным видам зообентоса вода обоих озер классифицируется как α-мезосапробная зона, загрязненная (IV класс качества).

Видовое богатство рыб на Галичском озере – 16 видов, на Чухломском озере – 12 видов, ихтиомасса соответственно – 221.9 и 176.5 кг/га. Отмечено, что в водоемах в последние два десятилетия произошли серьезные изменения в структуре рыбного населения. В обоих озерах происходило замещение окуневых рыб карповыми, что связано с процессом эвтрофикации. В Галичском озере после резкого снижения промысловой нагрузки с 2005 г. значительно увеличилась численность мелкочастиковых видов рыб, что вызвало в дальнейшем повышение запасов хищных видов (щуки и судака). В Чухломском озере экологическую нишу карася занял лещ, который был акклиматизирован в водоеме почти столетие назад.

Ключевые слова: озера, Костромская область, географические информационные системы, фитопланктон, зоопланктон, зообентос, рыбное население, ихтиомасса.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-105-131

ВВЕДЕНИЕ

В Костромской области находятся два высокопродуктивных озера – Галичское и Чухломское. При площадях в несколько тысяч гектар их средняя глубина составляет около двух метров, что обеспечивает их высокий трофический статус. Данное обстоятельство обеспечивало большое рыбопромысловое значение как для региона, так и для всего Верхне-Волжского бассейна.

Промышленные уловы на протяжении более чем столетнего периода достигали сотен тонн, а промысловая рыбопродуктивность составляла 30–100 кг/га. Для сравнения в Горьковском водохранилище максимальная величина ее достигает лишь 4.5 кг/га.

После принятия Федерального закона о рыболовстве ("О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов" №166-ФЗ от 20.12.2004 г.), предусматривающем разработку общего допустимого улова (ОДУ) промышленная добыча рыбы с 2005 г. на Галичском озере сократилась в несколько раз, а на Чухломском практически прекратилась.

В последние 5 лет добыча водных биоресурсов на обоих озерах ведется в незначительных объемах. Резкое снижение промысловой нагрузки на водоемы сказалось на структуре их экосистем и прежде всего ихтиоценозов.

Ранее площади озер Галичское и Чухломское принимались по данным литературных источников [Баранов, Терешин, 1981 (Baranov, Tereshin, 1981); Лебедев, 1958 (Lebedev, 1958)]. Учитывая современные возможности географических информационных систем (ГИС), целесообразно уточнить эти площади. ГИС позволяет, в частности, проводить пространственную привязку границ объектов, определение площадей объектов и их сравнение в разное время.

Цель данной работы – представить современное гидробиологическое состояние и уровень продуктивности Галичского и Чухломского озер, оценить современное состояние рыбного населения, выявить тенденции развития их экосистем в сравнении с данными предыдущих исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Определение площадей Галичского и Чухломского озер проведено на основе 9 космических снимков Landsat на их акваторию за 2017–2019 гг.

Для обоих озер были определены площади в июне, июле и августе каждого года. Материалами послужили космические снимки со спутников Landsat из каталога данных Геологической службы США (USGS Global Visualization Viewer, 2019). Космические снимки Landsat из данного источника являются свободно распространяемыми мультиспектральными изображениями со средним разрешением каналов видимого спектра (30 м/пиксель).

Границы водных объектов оцифровывались и привязывались к географической сети координат с помощью геоинформационных систем по космическим снимкам Landsat. В результате были созданы векторные слои полигонального типа и автоматически определены площади объектов.

Отбор проб воды на гидрохимический анализ осуществлялся батометром Руттнера (объем 1 л) с поверхностного горизонта (0.5 м) по сетке станций, установленной для акватории каждого озера (рис. 1, 2) в 2008 и 2012–2019 гг.). В отобранных пробах определялись основные гидрохимические показатели: pH, мутность, цветность, электропроводность, жесткость, кальций, магний, гидрокарбонаты, хлориды, сульфаты, железо общее, биогены (азот минеральный, фосфор минеральный). Минерализация воды в мг/л рассчитывалась как сумма основных ионов. Гидрохимические ана-

лизы проводились по общепринятым методикам [Лурье, 1971 (Lur'e, 1971; Семенова, 1977 (Semenova, 1977)]. Активная реакция воды измерялась pH метром – pH-121 до 2000 г и pH-410 в последующие годы. Определение электропроводности осуществлялось с помощью кондуктометра DIST 3 фирмы Hanna Instrument. Определение хлорофилла проводили спектрофотометрическим методом [ГОСТ (GOST 17.1.04.02.90)] на спектрофотометре СФ-2000.

Определение концентрации хлорофилла “а” фитопланктона проводилось в соответствии с методическими рекомендациями [SCOR-UNESCO, 1966; ГОСТ 17.1.04.02.90, 1990 (GOST 17.1.04.02.90, 1990; Руководство..., 1992 (Rukovodstvo..., 1992)]. Уровень трофности водных объектов на основании концентрации хлорофилла “а” оценивался по шкале, приводимой С.П. Китаевым [2007 (Kitaev, 2007)] (табл. 1). Кроме зеленых пигментов в фитопланктоне водохранилища содержится большой набор каротиноидов. Для суждения о вкладе этих пигментов в поглощение света водорослями фитопланктона используют отношение D_{430}/D_{663} – пигментный индекс Маргалефа, отношение оптической плотности экстракта в синей и красной областях спектра [Talling, 1966]. В экологических исследованиях соотношение желтых и зеленых пигментов служит показателем состояния фитопланктонного сообщества. Значение пигментного индекса установленного Маргалефом для нормально функционирующего фитопланктона (физиологическая норма) составляет от 1.25 до 4.0 ед. [Бульон, 1983 (Bul'on, 1983)].

Таблица 1. Шкала для оценки трофности водоемов по содержанию хлорофилла “а” (мг/м³)

Table 1. Scale for assessing the Trophic Status of water bodies according to the concentration of chlorophyll “a” (mg/m³)

Ультра-олиготрофный Ultra-oligotrophic	Олиготрофный Oligotrophic	α-мезотрофный α-mesotrophic	β-мезотрофный β-mesotrophic	α-эвтрофный α-eutrophic	β-эвтрофный β-eutrophic	Полиотрофные Poliotrophic
<1.5	1.5–3	3–6	6–12	12–24	24–48	>48

Отбор и обработка проб фитопланктона осуществлялись общепринятыми в гидробиологии методами [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975)]. Пробы отбирались с поверхностного горизонта, по сетке станций, установленной для акватории каждого озера. Фиксацию отобранного материала производили йодно-формалиновым раствором. Концентрирование фитопланктона до 5 мл осуществлялось сочетанием седиментационного и фильтрационного методов [Okhapkin et al., 2014] с применением отечественных мембран-

ных фильтров марки “МФАС-СПА” (фирма “Владипор”) с диаметром пор 1.5–3.0 мкм. Просмотр альгологического материала осуществлялся с применением световой микроскопии (микроскопы PZO (Польша) при 600-кратном увеличении и MEIJI Techno, масляная иммерсия, увеличение ×1000). Перечень руководств, используемых при идентификации видового состава фитопланктона, указывался ранее [Воденеева, Кулизин, 2019 (Vodeneeva, Kulizin, 2019)].

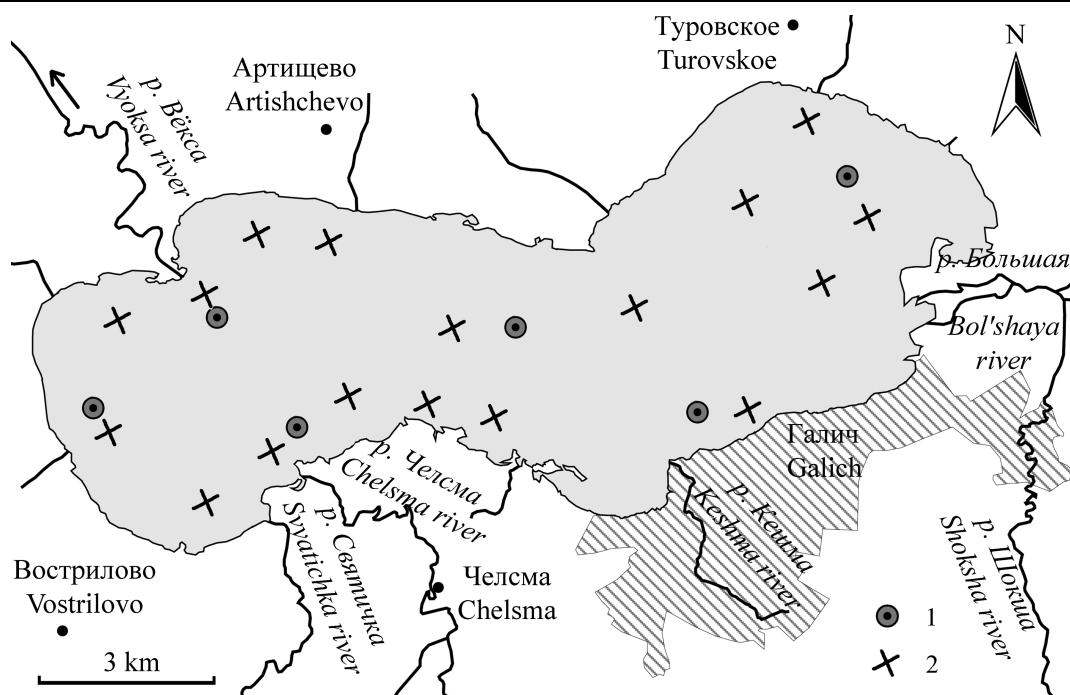


Рис. 1. Схема расположения гидробиологических и ихтиологических станций наблюдений на оз. Галичское. Обозначения: 1 – станции отбора гидрохимических и гидробиологических проб, 2 – места ихтиологических съемок.

Fig. 1. The scheme of hydrobiological and ichthyological sampling stations on the lake Galichskoye. Designation: 1 – hydrochemical and hydrobiological stations, 2 – ichthyological sampling stations.

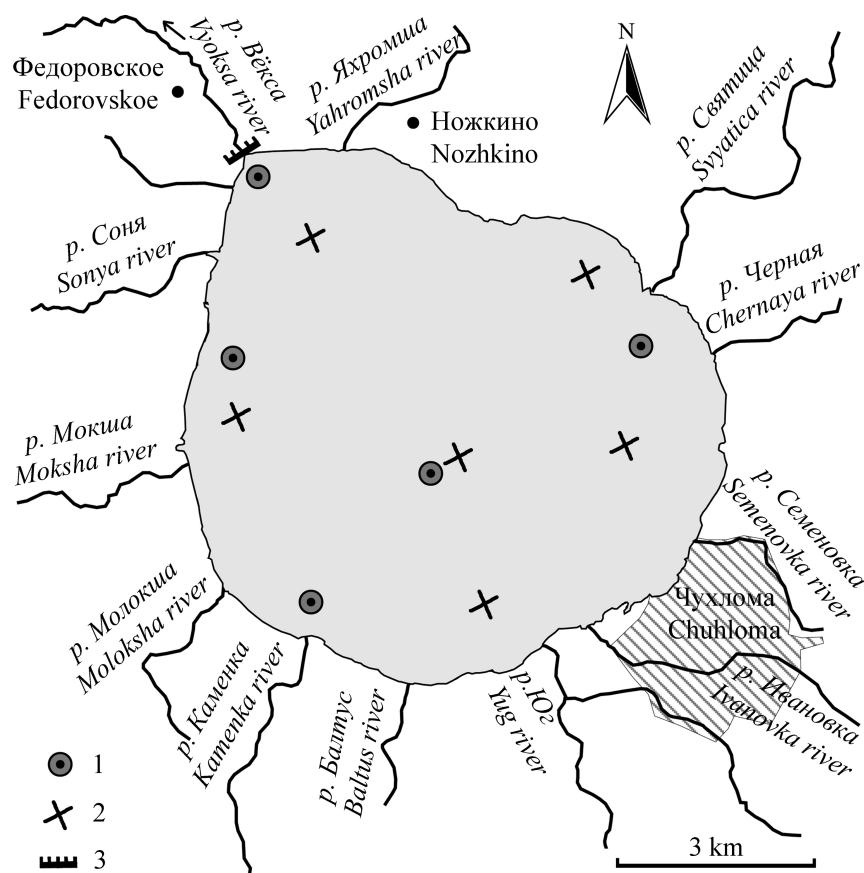


Рис. 2. Схема расположения гидробиологических и ихтиологических станций наблюдений на оз. Чухломское. Обозначения: 1 – станции отбора гидрохимических и гидробиологических проб, 2 – места ихтиологических съемок, 3 – плотина.

Fig. 2. The scheme of hydrobiological and ichthyological sampling stations on the lake Chukhlomskoye. Designation: 1 – hydrochemical and hydrobiological stations, 2 – ichthyological sampling, 3 – dam.

В списке видов водорослей в отделах таксоны водорослей располагаются по алфавиту без учета принадлежности к классам, порядку и семействам.

Определение, подсчет и измерение водорослей проводили в камере типа “Нажотта”, объемом 0.01 мл. Биомасса фитопланктона была вычислена счетно-объемным методом [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975)]. Объемы водорослей приравнивались к объемам соответствующих геометрических фигур; удельный вес водорослей принимался равным 1. К доминирующим отнесены виды, численность или биомасса которых составляла не менее 10% от общей величины, к субдоминантам – виды с численностью (биомассой) равной от 5 до 10% [Охапкин, 1997 (Okhapkin, 1997)].

По средним за сезон значениям биомассы фитопланктона определялась трофность водоема, при этом использовалась классификация И. С. Трифоновой [1990 (Trifonova, 1990)]: биомасса $<1 \text{ г/м}^3$ – олиготрофный тип водоема; $1\text{--}5 \text{ г/м}^3$ – мезотрофный; $5\text{--}10 \text{ г/м}^3$ – эвтрофный; $>10 \text{ г/м}^3$ – высокоэвтрофный водоем.

Сбор и обработка проб зоопланктона проводилась согласно стандартным методикам [Методические рекомендации..., 1982 (Metodicheskie rekomendatsyi..., 1982)]. Отбор проб проводился с использованием планктонной сети Джеди с мельничным газом №74 и входным диаметром 18 см. Идентификация видов, определение их размерных характеристик и подсчет осуществлялись под бинокулярным микроскопом МБС-10 в Рэндом-камере [Медников, Старобогатов, 1961 (Mednikov, Skorobogatov, 1961)].

Отбор проб организмов зообентоса проводился с помощью дночерпателя Экмана-Берджа площадью захвата 0.025 кв.м. Материал

фиксирувался 4%-ным раствором формалина. Обработка материала осуществлялась согласно Методическим рекомендациям [1984 (Metodicheskie rekomendatsyi..., 1984)]. Определение организмов зообентоса проводилось при помощи Определителей пресноводных беспозвоночных [1977; 1994, 1995; 1997 (Opredelitel'..., 1977; 1994, 1995; 1997)]. Трофность на исследуемых станциях определялась по классификации С. П. Китаева [2007 (Kitaev, 2007)].

Сбор ихтиологических материалов проводился по общепринятым методикам [Правдин, 1966; Пахорук, 1980; Котляр, 2004 (Pravdin, 1966; Pakhorukov, 1980; Kotliar, 2004)]. В ходе неводных съемок использовались: мальковая волокуша длиной 10 м с шагом ячеи 3.6 мм и мелкоячеистый невод с шагом ячеи от 6 мм длиной 30 м (мальковый) и 400 м (промысловый).

Данные по численности и видовой структуре рыбного населения Чухломского озера были получены в ходе полевых исследований за период 2009–18 гг. с применением мальковой волокуши длиной 10 м с шагом ячеи 3.6 мм и малькового невода с шагом ячеи 6 мм.

Ввиду заболоченности береговой линии места тоней были ограничены, и основной материал был собран в ходе сетепостановок набором ставных сетей с шагом ячеи 18–70 мм.

Всего проведено 81 притонение и 311 сетепостановок.

Ихтиомасса рассчитывалась, исходя из площади водоема, на Галичском озере – по данным неводных съемок [Печников, Терешенков, 1986; Сечин, 1990, 2010 (Pechnikov, Tereshenkov, 1986; Sechin, 1990, 2010)] на Чухломском озере – по трофическому статусу водоема и среднему соотношению видов в уловах [Руденко, 2014, 2015 (Rudenko, 2014, 2015)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Галичское озеро. *Гидроморфологическая характеристика озера Галичское.* Галичское – крупнейшее озеро Костромской области и 154-е озеро России по площади водного зеркала (по данным Государственного водного реестра).

Озеро ледниково-тектонического происхождения. Ранее на его месте было тектоническое понижение, к концу последнего оледенения заполненное водами тающего ледника.

Озеро овальной формы, вытянуто с запада-юго-запада на восток-северо-восток. Расположено в низменной равнине, окаймленной двумя рядами холмов. Берега в большинстве плоские, заболоченные, лишь в западной части котловины – крутые. Озеро мелководно: 70% площади составляет область с глубинами до

2 м. Дно сравнительно ровное, лишь в двух местах оно переходит в сильно вытянутые вдоль основной оси озера борозды, являющиеся как бы продолжением старинных русел рек.

Урез воды расположен на высоте 101 м над уровнем моря. Площадь водного зеркала согласно данным Государственного водного реестра – 75.4 км^2 , согласно различным литературным источникам – от 7.11 до 7.76 тыс. га. Ранее для рыбохозяйственных расчетов площадь озера принималась по литературным данным в летнее время – около 7200 га [Баранов, Терешин, 1981 (Baranov, Tereshin, 1981)]. Проведенные современные исследования с помощью ГИС-технологий дают среднюю площадь озера в летний период $7124.3 \pm 57.5 \text{ га}$

(табл. 2). Длина озера 16.7 км, ширина – 6.4 км. Средняя глубина 1.3 м, максимальная – 4.5 м.

Площадь водосбора, согласно данным Государственного водного реестра – 872 км², согласно литературным данным – 762 км².

С восточной стороны в озеро впадают реки Едомша и Средняя, с южной – Кешма, Челсма и Святчика; кроме того, имеется ряд мелких притоков.

Таблица 2. Динамика площади Галичского озера в 2017–19 гг.

Table 2. Dynamics of the Lake Galichskoye area in 2017–19

Год Year	Дата Date	Площадь, га Area, ha
2017	18.06.2017	7236.6
	20.07.2017	7051.8
	21.08.2017	7052.9
2018	22.06.2018	7509.3
	23.07.2018	7057.9
	01.08.2018	7053.4
2019	08.06.2019	7118.1
	26.07.2019	6886.2
	12.08.1019	7152.1
Среднее Average		7124.3±57.5

Из озера берет начало р. Векса, правый приток р. Костромы, впадающей в Костромской залив Горьковского водохранилища. Однако часто в весенний паводковый период наблюдается обратное течение, связанное с поднятием уровня воды в р. Костроме. Из озера берет начало р. Векса, правый приток р. Костромы, впадающей в Костромской залив Горьковского водохранилища. Однако часто в весенний паводковый период наблюдается обратное течение, связанное с поднятием уровня воды в р. Костроме. Значительную роль в питании озера играют грунтовые воды, выходы которых в виде отдельных ключей наблюдаются по берегам и на дне озера и рек его бассейна.

Озеро представляет собой большой по площади мелководный слабопроточный водоем с типичными глубинами 1.0–1.5 м. В силу этого оно характеризуется высокой степенью открытости и перемешиваемости водных масс. Поэтому для него не характерны резкие перепады физико-химических показателей с глубиной. Однако в придонных горизонтах наблюдается заметное понижение концентрации кислорода, величины рН и редокс-потенциала (Eh) (табл. 3).

Таблица 3. Распределение физико-химических показателей в водной толще и придонном горизонте оз. Галичское (июль 2004 г.).

Table 3. Distribution of physicochemical parameters in the water column and the upper layer of silt of Lake Galich (July 2004)

Глубина, м Depth, m	Температура воды, °С Water temperature, °C	Насыщение кислородом, % Saturation with oxygen, %	Концентрация кислорода, мг/л Oxygen concentration, mg/l	pH	Eh	Электропроводность, мкСм/см Conductivity, µS / cm
0.0	23.0	131	11.2	8.80	140	240
0.5	21.7	126	11.2	8.63	143	235
1.0	19.8	102	9.2	8.58	20	285
Ил Silt	–	–	–	–	-100	–

Гидрохимический режим озера Галичское. Активная реакция воды в озере в течение всех лет исследований колеблется от слабо щелочной до щелочной (табл. 4). Наиболее высокие значения рН зафиксированы у г. Галич и в северном районе озера. Мутность воды меняется в очень широких пределах: от 1.1 мг/л до 30.0 мг/л и зависит от погодных условий. В последние четыре года она увеличивается. Величины цветности также сильно меняются как по акватории озера, так и по сезонам. Максимальные значения отмечались ближе к г. Галич в летнее время, здесь же отмечались и более высокие концентрации растворенных солей железа.

Вода озера по всей акватории в летнее и осеннее время мягкая. Наиболее высокие значения жесткости фиксировались в районе города Галич, в середине озера и у северного берега. Зимой вода озера становится довольно жесткой (влияние грунтовых вод). Среди катионов в зимнее время преобладают ионы кальция, в летнее время на многих станциях увеличивается содержание солей магния. Хлоридов и сульфатов мало по всей акватории озера. По классификации О. А. Алекина [1970 (Alekin, 1970)] вода озера в течение всех лет исследований относится к гидрокарбонатному классу, кальциево-магниевой группе, тип воды колеблется от II до IIIа.

Таблица 4. Гидрохимический режим оз. Галичское. Средние данные за 2012–2019 гг. (“—” – нет данных)**Table 4.** Hydrochemical regime of the Lake Galichskoye. Average data for 2012–2019 (“—” – no data)

Показатели / Годы Indicators / Years	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Мутность, мг/л Turbidity, mg / l	7.1	22.5	9.7	2.1	9.3	10.5	18.5	7.5
pH	7.9	7.0	8.9	7.0	7.7	7.4	7.4	16.2
Цветность, град. Color, degrees	120.5	181.8	119.8	46.2	66.7	104.1	118.1	99.1
Железо общ., мг/л Fe _{total} , mg/l	0.148	0.230	0.088	0.069	0.104	0.255	0.304	0.120
Жесткость, мг-экв/л Stiffness, mg-eq / l	2.6	2.3	2.7	3.4	2.7	2.5	2.9	3.1
Кальций, мг/л Ca ²⁺ , mg/l	30.8	24.0	26.5	38.4	27.1	32.2	28.6	31.2
Магний, мг/л Mg ²⁺ , mg/l	12.2	12.7	16.2	18.0	15.6	8.9	17.0	18.0
Гидрокарбонаты, мг/л HCO ₃ ⁻ , mg/l	126.7	100.3	123.2	151.6	129.2	140.8	144.2	176.5
Хлориды, мг/л Cl ⁻ , mg/l	10.8	11.6	15.5	16.2	17.1	5.9	10.6	13.8
Сульфаты, мг/л SO ₄ ²⁻	12.2	6.8	14.6	9.7	8.2	16.1	9.9	11.0
Минерализация, мг/л Mineralization, mg / l	192.7	155.4	196.0	233.7	197.3	213.8	219.1	250.5
Электропроводность, мкСм/см Conductivity, μSim / cm	267.2	215.8	292.3	363.9	220.6	274.3	314.8	357.7
Аммонийный азот, мг/л NH ₄ ⁺ , mg / l	0.404	0.544	0.374	0.481	0.427	0.788	0.536	0.645
Нитраты, мг/л NO ₃ ⁻ , mg / l	—	—	—	—	0.195	0.418	0.623	0.400
Минеральный азот, мг/л Mineral nitrogen, mg / l	—	—	—	—	0.663	1.237	1.182	1.073
Фосфор минеральный, мг/л Mineral phosphorus, mg / l	—	—	—	—	0.098	0.126	0.065	0.080
Соотношение N:P ratio N:P	—	—	—	—	7.2:1	12.0:1	18.6:1	13.4:1
Перманганатная окисляе- мость, мгO ₂ /л Permanganate oxidation, mgO ₂ / l	—	—	19.2	9.7	10.7	12.7	12.9	11.1

Как правило, наиболее высокие концентрации минерального азота отмечались у южного берега, на входе р. Челсма и на выходе р. Векса. С 2017 по 2019 годы концентрации минерального азота и минерального фосфора стали выше, чем в предыдущие периоды, но не превышали допустимых нормативов [ОСТ 15-372-87 (OST 15-372-87)]. Повышение концентраций минерального азота в основном произошло за счет нитратов. При этом соотношение минерального азота и минерального фосфора стало более благоприятным для развития гидробионтов [Баранов, 1982 (Baranov, 1982)].

В целом гидрохимический режим озера Галичское за период 2012–2019 гг. довольно стабильный. Исключением являются значения цвет-

ности: в 2012–2014 и в 2017–2019 гг. Они значительно выше, чем в 2015 и 2016 гг., что, вероятно, связано с погодными условиями. При выпадении частых дождевых осадков происходит поступление значительного количества окрашенных органических веществ с берегов озера, что приводит к увеличению цветности воды, также на ряде станций увеличивается и перманганатная окисляемость до значительных величин 17.6–21.6 мгO₂/л. Кроме того пополнение биогенных и органических веществ происходит в период ветрового волнения из иловых отложений озера, где по данным М. Н. Соловьева [1932 (Solov'yev, 1932)] содержится 44–52% органического вещества. Однако средние значения всех гидрохимических показателей не превышают рыбохозяйст-

венные нормативы. Кроме того, цветность воды не является лимитирующим показателем для развития гидробионтов [Рыбоводно-биологические нормы..., 1985 (Rybovodno-biologicheskiye normy..., 1985)].

*Гидробиологическая характеристика озера Галичское. Хлорофилл *a*.* В вегетационные периоды 2007–2019 гг. в поверхностных водах оз. Галичское средние концентрации хлорофилла *a* (Хл *a*) изменялись в пределах 8.97–64.33 мг/дм³ при среднем значении за период наблюдений 42.65±9.35 (табл. 5), что соответствует β-эвтрофному статусу водоема [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007)].

Таким образом, полученные данные показывают очень значительные межгодовые флуктуации концентраций Хл *a* с разбросом трофического статуса от β-мезотрофного до политрофного, что может быть связано с гидрохимическими и гидрологическими особенностями, которые требуют отдельного исследования.

Пигментный индекс, или индекс Маргалефа варьировал в пределах 1.21–2.11 при среднем значении 1.74±0.07 ед. Считается, что повышение этого индекса свидетельствует об ухудшении “физиологического” состояния фитопланктона и увеличении его пигментного разнообразия [Бульон, 1983 (Bul'on, 1983); Ермолаев, 1989 (Ermolaev, 1989); Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)]. Таким образом, по пигментному индексу состояние фитопланктона озера находится в оптимальных нормальных условиях.

Таблица 5. Динамика трофического статуса озера Галичское за 2007–2019 гг.

Table 5. Trophic Status Dynamics of the Lake Galichskoye for 2007–2019

Годы Years	Хлорофилл <i>a</i> , мг/м ³ Chlorophyll <i>a</i> , mg /m ³	Трофический статус Trophic status
2007	34.81	β-эвтрофный
2008	24.33	α-эвтрофный – β-эвтрофный
2009	8.97	β-мезотрофный
2012	52.54	политрофный
2013	27.66	β-эвтрофный
2015	26.84±7.78	α-эвтрофный – β-эвтрофный
2016	64.33±14.80	политрофный
2017	17.66±6.15	α-эвтрофный
2018	60.87±3.22	политрофный
2019	108.49±14.88	политрофный

Фитопланктон. В фитопланктоне озера Галичское за период исследований с 2012 по 2019 гг. было обнаружено 204 таксона водорос-

лей рангом ниже рода из 10 отделов. Наибольшим таксономическим богатством отличались зеленые и харовые водоросли (в совокупности 87 видовых и внутривидовых таксонов), далее следовали синезеленые и диатомовые (по 36), а также эвгленовые (22) водоросли. Таксономическое разнообразие других отделов представлено беднее: золотистые – 11, динофитовые – 6, криптофитовые – 4, желтозеленые и рафидофитовые – по 1.

За весь период исследования развитие фитопланктона в оз. Галичское было высоким, соответствуя уровню эвтрофных-гипертрофных вод (рис. 3). Наиболее высокие показатели развития (уровень “гиперцветения”) планктонных водорослей, как правило, отмечались в летний или ранний осенний сезон, когда средние (в разные годы) по акватории водоема значения численности изменялись от 346 млн кл./л до >1 млрд клеток в литре, биомассы – от 22 до 52 г/м³, минимальная из зарегистрированных биомасс составляла 2.53 г/м³, максимальная – 89 г/м³. Основу альгоценозов озера формировали цианобактерии (до 96% и 55% общих численности и биомассы соответственно), доля других отделов (диатомовые и зеленые водоросли) в сложении биомассы фитопланктона была более значимой весной (до 49 и 44% соответственно), снижаясь в период активного цианобактериального “цветения” почти в два раза (20 и 17% соответственно).

Комплекс ценозообразующих видов отличался постоянством и характеризовался наиболее высоким видовым богатством в летний сезон (табл. 6). Состав доминирующих по численности видов полностью определяли цианобактерии: *Snowella lacustris*, *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon elenkinii*, *Anabaena lemmermanii*, в том числе и безгетероцитные представители “осцилляториевого” комплекса – *Limnothrix planctonica*, *L. redekei*, *Planktolyngbya contorta*, *P. limnetica*. Перечень массовых форм по биомассе (всего за период исследований отмечено 21 видовых и внутривидовых таксонов) (табл. 6) дополняли центрические диатомовые, зеленые хлорококковые и иногда (в период слабого прогрева водных масс) жгутиковые водоросли из отделов эвгленовых (*Trachelomonas* spp., *Euglena* spp.) и рафидофитовых (*Vacuolaria* sp.).

За весь период исследования развитие фитопланктона в вегетационный сезон в оз. Галичское было высоким, соответствуя уровню эвтрофных-гипертрофных вод (рис. 3).

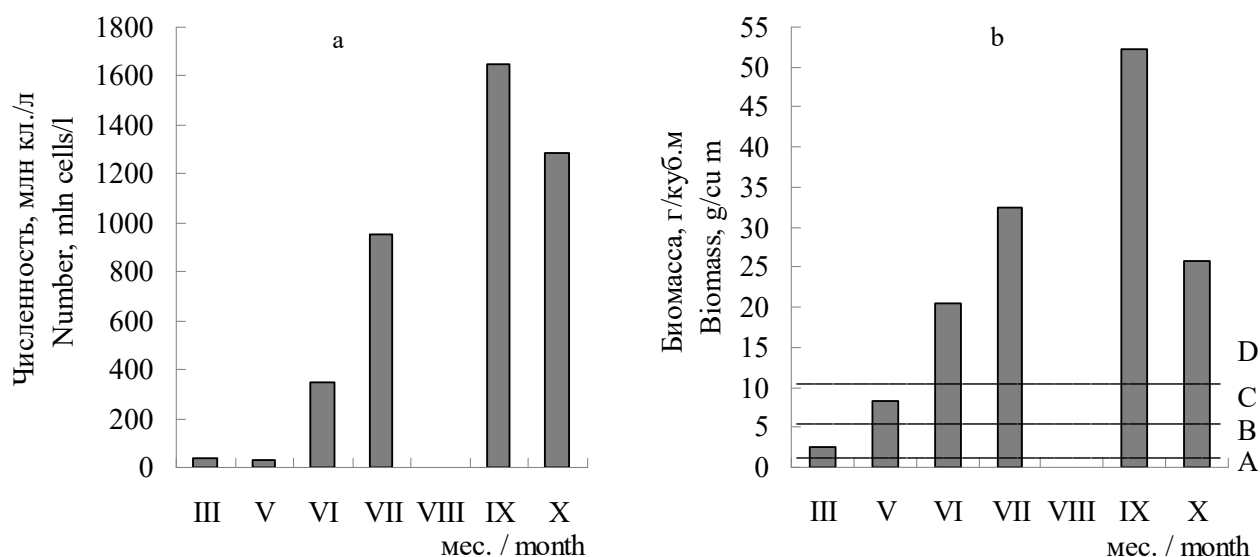


Рис. 3. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) фитопланктона в оз. Галичское по данным многолетних исследований). Трофический статус: А – олиготрофный, В – мезотрофный, С – эвтрофный, D – гипертрофный.

Fig. 3. Seasonal dynamics of abundance (a) and biomass (b) of phytoplankton in Lake Galich (according to many years research). Trophic status: A – oligotrophic, B – mesotrophic, C – eutrophic, D – hypertrophic.

Таблица 6. Обобщенная схема сукцессии массовых видов фитопланктона в оз. Галичское

Table 6. A generalized succession scheme of mass phytoplankton species in the Lake Galichskoye

Сезон года / Season of the year	Состав фитопланктона / Phytoplankton Composition
Зима Winter	Центрические диатомовые (<i>Aulacosira ambigua</i>), синезеленые безгетероцитные (<i>Limnothrix redekei</i>), зеленые хлорококковые (<i>Scenedesmus</i> spp.)
Весна Spring	Центрические диатомовые (<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A.ambigua</i>), пенистые диатомовые (<i>Synedra</i> sp.), фитофлагелляты (<i>Trachelomonas</i> spp., <i>Euglena</i> spp.), зеленые хлорококковые (<i>Pediastrum boryanum</i> , <i>Scenedesmus</i> spp.)
Лето Summer	Зеленые хлорококковые (<i>Pediastrum boryanum</i> , <i>P. duplex</i> , <i>Scenedesmus</i> sp.), центрические диатомовые (<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A.ambigua</i>), пенистые диатомовые (<i>Cymatopleura solea</i> , <i>Staurosira triangoexigua</i>) фитофлагелляты (<i>Vacuolaria</i> sp.), синезеленые хлорококковые (<i>Snowella lacustris</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>), синезеленые гетероцитные (<i>Aphanizomenon elenkinii</i> , <i>Anabaena lemmermannii</i>), синезеленые безгетероцитные (<i>Limnothrix planctonica</i> , <i>L. redekei</i> , <i>Planktolyngbya contorta</i> , <i>P. limnetica</i>)
Осень Autumn	Синезеленые безгетероцитные (<i>Limnothrix redekei</i> , <i>L. planctonica</i> , <i>Planktolyngbya contorta</i> , <i>P. limnetica</i>), центрические диатомовые (<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A.ambigua</i>), зеленые хлорококковые (<i>Pediastrum boryanum</i>)

Зоопланктон. Общий видовой состав зоопланктона оз. Галичское с 2004 по 2019 гг. включал в себя 43 вида. Среди них 19 видов коловраток, 20 видов ветвистоусых ракообразных, 4 вида веслоногих ракообразных с их копеоподитными и науплиальными стадиями.

В целом зоопланктонный комплекс представлен, преимущественно, эупланктонными формами, относящимися к эврибионтам и космополитам, составляющими основу зоопланктона в большинстве небольших озер средней полосы.

В составе зоопланктона оз. Галичского в различные годы отмечалось от 7 до 25 видов (табл. 7).

Основной группой чаще всего являлись копеоподитные стадии веслоногих ракообразных. Доминантом среди ветвистоусых рачков выступают *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*. Коловратки обычно доминируют в отдельные сезоны (весной и осенью), преобладает среди них *Asplanchna priodonta*.

Суммарная численность зоопланктона в различные годы составляет от 9 до 315 тыс. экз./м³, биомасса 0.04 до 1.9 г/м³. (табл. 8). Таким образом, основываясь на количественных показателях, трофический статус можно определить как мезотрофный. По уровню индекса сапробности водоем можно отнести к мезосапробным (умеренно-загрязненным водам).

Таблица 7. Общая характеристика видового состава и доминирующих видов зоопланктона оз. Галичское (Ns – число видов; D – доминирующий вид); “*” – индекс доминирования вида >0.5, “–” – виды с индексом доминирования >0.5 отсутствуют)

Table 7. General characteristics of the species composition and dominant zooplankton species of the Lake Galichskoye (Ns – number of species; D – dominant species); “*” – species dominance index >0.5, “–” – species with a dominance index >0.5 are absent)

Вид / годы Species / Years	2004		2008		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018		2019	
	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D
Коловратки Rotifers	0	–	10	–	5	–	10	–	2	–	8	–	9	–	7	–	10	–	10	–
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	–	–	*	–	*	–	*	–	–	–	*	–	*	–	*	–	*	–	–
<i>Keratella quadrata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*
<i>Keratella cochlearis</i>	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Brachionus diversicornis</i>	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ветвистоусые Cladocera	6	–	10	–	9	–	9	–	5	–	6	–	13	–	8	–	12	–	7	–
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	–	*	–	*	–	*	–	*	–	–	–	*	–	–	–	*	–	*
<i>Bosmina longispina</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i>	–	–	–	*	–	*	–	*	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Daphnia cucullata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Daphnia galeata</i>	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alonella sp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alona affinis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Leptodora kindtii</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Веслоногие Copepods	1	–	1	–	2	–	4	–	2	–	2	–	3	–	2	–	3	–	2	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	*	–	–	–	*	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего видов: Total species:	7	–	21	–	16	–	25	–	9	–	16	–	25	–	17	–	25	–	19	–

Однако, принимая во внимание общий анализ комплекса видов и индикаторы сапробности, данный водоем следует отнести к эвтрофным, поскольку низкие величины биомассы и численности обычно связаны с периодами массового “цветения” сине-зелеными водорослями, подавляющими развитие зоопланктона.

Этот же вывод о высоком трофическом статусе водоема косвенно подтверждает и сезонная динамика за период исследований, имеющая, преимущественно, двухпиковый характер с весенним и позднелетним подъемами численных показателей.

Еще одним аргументом в пользу эвтрофного статуса являются низкие значения индекса видового разнообразия Шеннона, величины которого в разные периоды составляют 1.6–

2.34 бит/экз. и никогда не превышают 2.5 бит/экз.

В целом, на основании анализа многолетних характеристик зоопланктона озера можно говорить о следующих его особенностях: видовой состав, преобладающие виды и структурные характеристики позволяют оценить озеро как эвтрофное, предположительно, находящееся на стадии продолжающегося эвтрофирования.

Бентофауна оз. Галичское, в зоне открытых грунтов, была достаточно богата в качественном отношении. В периоды многолетних исследований (2009–2014 гг. и 2015–2019 гг.) зафиксировано 94 таксона макробеспозвоночных. Таксономический состав представлен, в основном, личинками хирономид (31 таксон) и моллюсками (32 таксона, боль-

шинство видов моллюсков идентифицированы по пустым раковинам). У пиявок отмечено 6 таксонов, клопов и личинок цератопогонид – 5 таксонов, олигохет – 4 таксона, личинок поденок и стрекоз – по 3 таксона; ракообразные,

личинки хаборид, стратиомид, жуков и бабочек включали по одному таксону. Наибольшее число таксонов макрозообентоса (61%) выявлено в период с мая по первую декаду июня.

Таблица 8. Многолетние количественные показатели зоопланктона оз. Галичское (N – численность, тыс. экз./м³; B – биомасса, г/м³; “–” – нет данных)

Table 8. Long-term quantitative indicators of zooplankton of the Lake Galichskoye (N – abundance, thousand ind./m³; B – biomass, g/m³; “–” – no data)

Год / Year	2004		2008		2012		2013		2014	
Вид / Species	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Коловратки</i> <i>Rotifers</i>	0.0	0.00	39.5	0.09	–	–	4.9	0.07	3.1	0.01
<i>Ветвистоусые</i> <i>Cladocera</i>	0.5	0.01	50.5	0.39	–	–	1.4	0.70	1.4	0.35
<i>Веслоногие</i> <i>Copepods</i>	8.6	0.05	78.1	0.61	–	–	6.3	0.74	4.2	0.11
Общая: Total:	9.1	0.05	161.0	1.10	180.0	1.90	12.5	1.50	10.5	0.45
Год / Year	2015		2016		2017		2018		2019	
Вид / Species	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Коловратки</i> <i>Rotifers</i>	130.2	1.09	93.1	0.05	15.9	0.01	32.3	0.26	18.5	0.02
<i>Ветвистоусые</i> <i>Cladocera</i>	11.8	0.23	1.0	0.01	4.9	0.03	20.7	0.19	15.5	0.12
<i>Веслоногие</i> <i>Copepods</i>	173.6	0.39	132.1	0.69	0.2	0.00	5.8	0.03	70.9	0.47
Общая: Total:	315.6	1.73	226.3	0.75	21.0	0.04	59.9	0.47	105.2	0.62

Основную долю численности донных сообществ водоема, в оба периода наблюдений, составляли личинки хирономид (51–55%) и олигохеты сем. Tubificidae (38–39%). Более распространены личинки *Chironomus f. l. plumosus* L. (частота встречаемости – 67–47%) и олигохета *Potamothenis hammoniensis* Michaelson (частота встречаемости – 44–34%). Число находок остальных видов и форм донных макробеспозвоночных не превышало 15–18%. Значения среднемноголетней биомассы донных организмов, в исследуемые периоды, находились практически на одном уровне (5.69–6.05 г/м²) и соответствовали, согласно классификации С. П. Китаева [2007 (Kitaev, 2007)], условиям в β-мезотрофных водоемах (среднекормным для бентосоядных рыб). В кормовой биомассе преобладали крупные личинки р. *Chironomus* (72–73%). Весной и осенью биомасса кормового бентоса была несколько выше (в среднем 9–10 г/м²), летом и зимой снижалась до 3–4 г/м². В весенний период биомасса обеспечивалась, преимущественно, мотылем и моллюсками, в остальные сезоны доминировал мотыль.

Многолетние показатели индекса видового разнообразия донных сообществ в водоеме имели низкие значения (в среднем 0.96–

0.66 экз./бит и 0.55–0.38 г/бит), из-за явного доминирования на подавляющем большинстве станций (91%) отдельных представителей: в численности – среди личинок хирономид и олигохет (преимущественно *Ch. f. l. plumosus* и *P. hammoniensis*), в биомассе – личинок хирономид (главным образом *Ch. f. l. plumosus*). Высоким разнообразием бентос, как по численности, так и по биомассе, отличался в мае-июне (2.12–3.32 экз./бит и 1.62–2.58 г/бит), в остальные сезоны, на большинстве станций, показатели индекса не превышали 1.

Значения индекса сапробности придонного слоя воды в озере, по развитию макрозообентоса, в оба периода наблюдений, соответствовали α-мезосапробной зоне (2.66–2.78), что характеризовало водоем как загрязненный (IV класс качества) (табл. 9).

Рыбное население. Высокая трофность Галичского озера обеспечивает его высокую рыбопродуктивность. Издавна водоем славился богатством своих рыбных запасов. Одно из первых научных исследований об обилии рыбной продукции озера приведено в работе С. Г. Вальмуса и И. Ф. Правдина [1923 (Valmus, Pravdin, 1923)] со ссылками на еще более ранние свидетельства. По данным этого источника в начале 1920-х гг. промысловую ры-

бопродуктивность можно оценить в 150 кг/га, что значительно превосходило показатели большинства озер Центральной зоны европейской части России.

Современная оценка рыбопродуктивности водоема проведена профессором Г. П. Руденко (2000) [Rudenko, 2000]. По его данным ихтиомасса в Галичском озере составляет 368 кг/га, фактическая, а не промысловая рыбопродукция – 286 кг/га, а биологически обоснованный вылов – 93 кг/га, или 700 т с водоема.

денко (2000) [Rudenko, 2000]. По его данным ихтиомасса в Галичском озере составляет 368 кг/га, фактическая, а не промысловая рыбопродукция – 286 кг/га, а биологически обоснованный вылов – 93 кг/га, или 700 т с водоема.

Таблица 9. Среднегодовое количество макрозообентоса оз. Галичское (N – численность, экз./м²; B – биомасса, г/м²; “–” – нет данных)

Table 9. Long-term average quantitative characteristic of macrozoobenthos of Lake Galich (N – abundance, ind./m²; B – biomass, g/m²; “–” – no data)

Группы животных Groups of animals	2004, 2008 гг.				2010–2014 гг.				2015–2019 гг.			
	N		B		N		B		N		B	
	экз./м ² ind./m ²	%	г/м ² g/m ²	%	экз./м ² ind./m ²	%	г/м ² g/m ²	%	экз./м ² ind./m ²	%	г/м ² g/m ²	%
Олигохеты Oligochaetes	24	14.8	0.13	8.6	349	39.0	0.31	5.4	210	38.7	0.59	9.8
Хирономиды Chironomids	105	66.0	0.97	66.1	460	51.3	4.51	79.3	297	54.7	4.50	74.3
Прочие Other	31	19.2	0.37	25.3	78	8.7	0.87	15.3	35	6.5	0.96	15.9
Всего: Total:	159	100	1.46	100.0	896	100	5.69	100.0	542	100	6.05	100.0
Трофический статус Trophic status of lake	олиготрофный (малокормный)				β-мезотрофный (средне-кормный)				β-мезотрофный (средне-кормный)			
Общее число таксонов Total number of taxa	7				47				59			
Индекс Шеннона экз./бит / г/бит Shannon Index ind./bit / g / bit	0.91/0.75				0.96 / 0.55				0.66 / 0.38			
Индекс сапробности, зона сапробности, класс качества Saprobity index, saprobity zone, quality class	2.77, α-мезосапробная, IV класс качества				2.66, α-мезосапробная, IV класс качества				2.78, α-мезосапробная, IV класс качества			

С течением времени в структуре рыбного сообщества нередко происходили существенные изменения [Печников, 1981; Терещенко, 2005 (Pechnikov, 1981; Tereshchenko, 2005)]. Они были связаны, как с зимними заморными явлениями, так и с интенсивностью промысла. Изменения состава доминирующих видов представлено в таблице 10.

В первой половине 20 века объем добычи с Галичского озера превышал 1000 т [Вальмус, Правдин, 1923 (Valmus, Pravdin, 1923)]. Количество использованных неводов на лову составляло 20–28. В 1940–1970-е гг. с помощью в среднем 7 неводов добывалось около 600 т рыбы (рис. 4). С 1978 г. на озере ввели ограничения на количество работающих

бригад. Число рыболовецких бригад ограничили до 4. В результате годовые уловы снизились до 260–340 т/год, что составило промысловую рыбопродуктивность 34–47 кг/га. В 1989 г. введен запрет на использование мелкочейных неводов и в этот год выловлено минимальное количество рыбы – 140 т. Далее в 90-е годы на озере был введен годовой лимит вылова – 300 т, который в 1997 г. по рекомендации Института Биологии Внутренних вод РАН был увеличен до 400 т. С 1999 по 2003 гг. на Галичском озере добывалось в среднем 420 т 5–6 неводами.

С принятием Федерального Закона о рыболовстве [О рыболовстве..., 2004 (O rybolovstve..., 2004)] и проведением ре-

форм по организации промысла неводной промысел с 2004 по 2012 гг. практически не велся. Среднегодовой вылов за этот период составил 57 т. С 2013 г. начался более интенсивный лов и среднегодовой улов за последние три года достиг 140 т. Однако используется один невод, а существенная часть добычи на водоеме в настоящее время осуществляется ставными сетями.

Резкое сокращение неводного промысла с 2004 г. привело к увеличению численности мелкокастовых рыб, в частности плотвы, уловы которой значительно росли вплоть до 2008 г. Данное обстоятельство в свою очередь вызвало вспышку численности хищных видов – щуки и судака (рис. 5).

Состав рыбного населения за современный период наблюдений с 2009 по 2018 гг. озера Галичское включает 16 видов рыб, относящихся к 4 семействам, в том числе сом – отмеченный по опросным данным промысловыми

ков (табл. 11). Всего за весь период исследований с 1920-х гг. по настоящее время зарегистрировано 22 вида рыб [Катаев и др., 2016 (Kataev et al., 2016)], из которых в настоящее время не отмечены верховка, вьюн, голец, сазан, пескарь и щиповка. Однако, учитывая связь озера с бассейном р. Волга, возможна встреча любого вида Волжско-Каспийского бассейна.

Ввиду того, что озеро Галичское является, по сути, огромным нерестилищем и зоной нагула молоди, как для аборигенных, так и для мигрирующих видов рыб [Оценка современного состояния..., 1996, 1997 (Otsenka sovremennoy sostoyanya..., 1996, 1997)], исторически сложилось применять для промысла мелкоячейные невода (шаг ячеи от 6 мм). Значительную часть уловов при этом занимают особи различных видов возрастов 1+–3+ с размером 5–15 см – доля данной группы достигает 80% уловов [Катаев и др., 2016 (Kataev et al., 2016)].

Таблица 10. Состав доминирующих в промысловых уловах видов рыб озера Галичское

Table 10. Dynamics of dominant fish species in commercial fish catches on the Lake Galichskoye

Данные ИБВВ РАН, ГосНИОРХ Data from IBIW RAS, GosNIORKh						Данные НижегородНИРО Nizhny NovgorodNIRO data
1940-е гг.	1950-е гг.	1960-е гг.	1970-е гг.	1980-е гг.	1990-е гг.	2008–18 гг.
Плотва	Плотва	Ерш	Ерш	Плотва	Лещ	Лещ
Ерш	Ерш	Окунь	Плотва	Окунь	Плотва	Плотва
Окунь	Окунь	Плотва	Густера	Лещ		Щука
Лещ	Густера	Густера	Лещ			

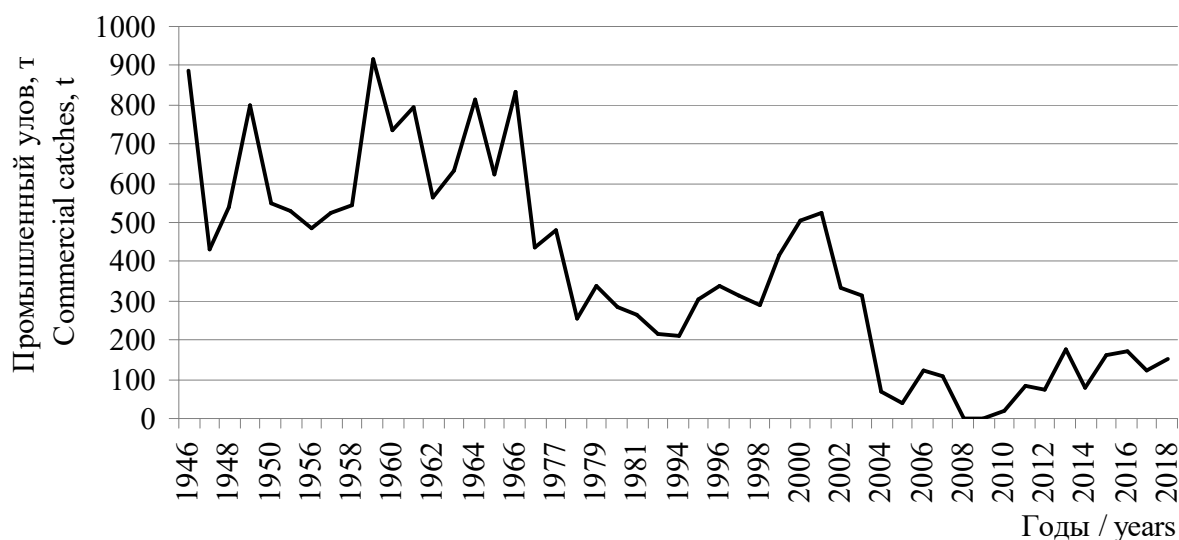


Рис. 4. Динамика промышленного вылова рыбы на озере Галичское в 1946–18 гг.

Fig. 4. Dynamics of commercial fish catches on the Lake Galichskoye in 1946–18.

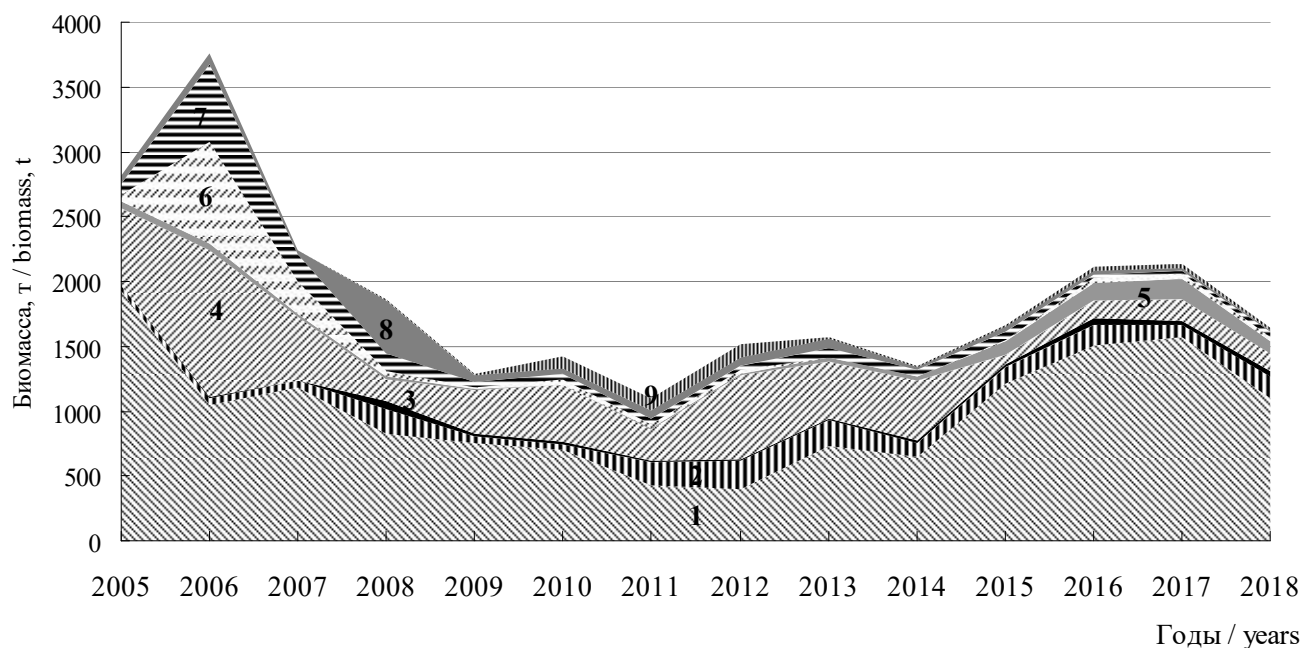


Рис. 5. Динамика биомассы рыб озера Галичское в 2005–18 гг. по данным неводных съемок: 1 – лещ, 2 – щука, 3 – судак, 4 – плотва, 5 – густера, 6 – окунь, 7 – ёрш, 8 – уклея, 9 – прочие виды (карась, линь, язь, красноперка).

Fig. 5. Dynamics of fish biomass on the Lake Galichskoye in 2005–18 according to seine surveys: 1 – Bream, 2 – Pike, 3 – Pikeperch, 4 – Roach, 5 – White bream, 6 – Perch, 7 – Ruffe, 8 – Common bleak, 9 – other species (crucian, tench, ide, rudd).

Таблица 11. Видовой состав ихтиофауны оз. Галичское за период исследований 2009–18 гг.

Table 11. The species composition of the Lake Galichskoye fish population for 2009–18

Семейство Щуковые Esocidae	
1	Щука (<i>Esox lucius</i> L.)
Семейство Карповые Cyprinidae	
2	Густера (<i>Blicca bjoerkna</i> L.)
3	Жерех (<i>Aspius aspius</i> L.)
4	Карась обыкновенный (<i>Carassius carassius</i> L.)
5	Карась серебряный (<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch)
6	Красноперка (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L.)
7	Лещ (<i>Abramis brama</i> L.)
8	Линь (<i>Tinca tinca</i> L.)
9	Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)
10	Уклея (<i>Alburnus alburnus</i> L.)
11	Чехонь (<i>Pelecus cultratus</i> L.)
12	Язь (<i>Leuciscus idus</i> L.)
Семейство Сомовые Siluridae	
13	Сом (<i>Silurus glanis</i> L.)*
Семейство Окуневые Percidae	
14	Ёрш (<i>Gimnocephalus cernua</i> L.)
15	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)
16	Судак (<i>Stizostedion lucioperca</i> L.)

Примечание. “*” – по опросным данным.

Note. “*” – according to survey data.

Структура рыбного населения по результатам исследований с использованием ставных сетей и неводов различается, в первую очередь

по причине отличия размерных групп, облавливаемых данными орудиями рыболовства (табл. 12). Кроме того, по данным сетепостановок высокие численные показатели имеют густера, карась, линь, окунь и судак, а по неводным – ерш и уклея. Можно отметить достаточно высокую численность леща и плотвы и биомассу щуки, как в сетных, так и неводных уловах.

В целом, структура сообщества по данным сетных уловов более разнообразна и выровнена. Лишь в данном виде орудия лова отмечена чехонь – вид, не имеющий оформленной популяции в озере. Поэтому, при рассмотрении динамики изменений в структуре рыбного населения анализ следует производить отдельно по сетям и неводам.

По данным сетепостановок основу численности и биомассы рыбного населения озера Галичское составляют 10 видов рыб. Графические отображения динамики численности и биомассы, в целом, носят сходный характер (рис. 6). Так до 80% по численности и 70% по биомассе занимают 5 видов – лещ, щука, судак, плотва и густера. Обращает на себя внимание увеличение в период 2015–18 гг. численных показателей таких “речных” видов как судак, язь, густера, и снижение “лимнофильных” – линь, карась. Значительно увеличилась доля красноперки в последние три года. Отмечается снижение численности леща

при достаточно постоянной биомассе, что может свидетельствовать об увеличении средних размеров особей в популяции. После относи-

тельного пика в 2015–16 гг. в современный период снизилась доля окуня и плотвы.

Таблица 12. Структура (%) научно-исследовательских уловов рыбы на оз. Галичское за период 2009–18 гг.

Table 12. Structure (%) of research fish catches on the Lake Galichskoye for the period 2009–18

Виды рыб Fish species	Сети / Nets		Невода / Seines	
	% численности % of number	% биомассы % of biomass	% численности % of number	% биомассы % of biomass
Густера / White bream	13.2	6.6	3.3	3.6
Ерш / Ruffe	0.3	0.0	10.0	2.8
Карась / Crucian	17.5	29.5	0.1	0.4
Лещ / Bream	27.0	18.8	36.3	56.7
Линь / Tench	5.3	13.2	–	–
Окунь / Perch	8.7	3.7	2.7	1.6
Плотва / Roach	13.2	4.7	37.3	19.0
Судак / Pikeperch	5.3	5.3	0.4	1.6
Щука / Pike	6.7	15.0	0.2	9.5
Язь / Ide	1.1	2.2	0.1	0.1
Уклея / Common bleak	0.8	0.0	7.4	2.6
Чехонь / Sabrefish	0.0	0.0	–	–
Жерех / Asp	0.0	0.0	0.0	0.0
Красноперка / Rudd	0.9	1.0	2.2	2.1
Индекс Шеннона Shannon Index	2.95	2.82	2.17	2.05
Индекс Пиелу Pielu Index	0.77	0.74	0.59	0.55

По данным неводных съемок до 70% общей биомассы дает лещ (см. рис. 5). За период с 2005 г. наблюдается значительное снижение доли плотвы, как и других мелко-частиковых видов в рыбном сообществе. Доля хищных видов, судака и, особенно, щуки наоборот значительно поднялась. Из мелкого частика, только густера увеличила свои численные показатели. Скорее всего, это объясняется ранним выходом из-под пресса хищников ввиду высокоспинности вида.

В целом, по данным неводных съемок общая биомасса рыб озера Галичское в настоящее время находится в пределах 1100–2100 т при среднем значении 1581 ± 106 т (рис. 5). Данные значения весьма близки к результатам, получаемым на основании продукционного метода оценки биомассы [Руденко, 2014 (Rudenko, 2014)] по трофическому статусу водоема (для эвтрофного водоема с учетом молоди – 1944 т).

Чухломское озеро. Гидроморфологическая характеристика озера Чухломское. Водоем расположен в северной части Костромской области во впадине района водораздела р. Костромы и р. Унжи и находится на высоте 160 м над уровнем моря. Водосборная площадь – 239.3 км².

Наибольшая длина озера – 8.6 км, ширина – 7.5 км. Озеро имеет форму овала несколько вытянутого в направлении с юго-востока на северо-запад и суженного в северо-западной части. Направление наибольшей оси идет от города Чухломы на исток реки Вексы. Во время весеннего разлива вода залиывает современные берега почти на всем их протяжении, от 100 до 1500 м. Наибольшая глубина озера 5 м, а средняя 1.7 м. Объем озера составляет 71.8 млн м³ воды. На дне озерной котловины залегают сапропелевые отложения мощностью до 10 метров.

Водоем имеет ледниковое происхождение. Образовавшись в Днепровско-Московский межледниковый период, озеро существует и до настоящего времени, имея возраст около 75–100 тысяч лет [Лебедев, 1958; История озер..., 1992; Квасов, 1975 (Lebedev, 1958; Istoriya ozer..., 1992; Kvasov, 1975)]. В связи с заболачиванием площадь зеркала значительно сократилась и в настоящее время по литературным источникам составляет 4748.68 га [Ковальский, 2005 (Kovalskiy, 2005)], по нашим данным, полученных с использованием ГИС-технологий в вегетационный период равна 4862.7 ± 14.7 га (табл. 13).

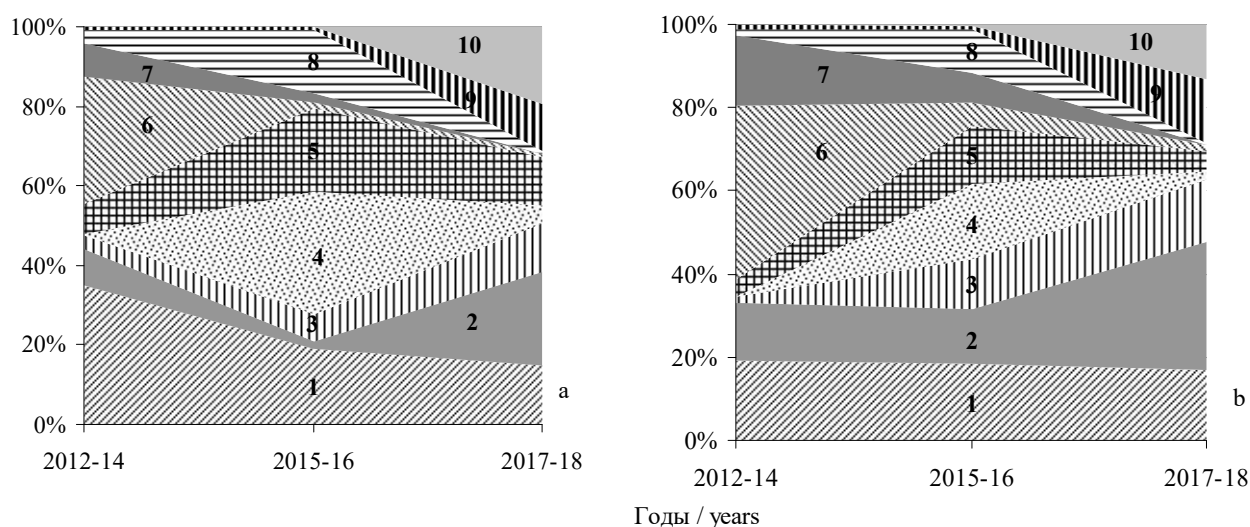


Рис. 6. Доля видов рыб в сообществе оз. Галичское по показателям относительной численности (а) и биомассы (б) в различные годы исследований по данным сетепостановок: 1 – лещ, 2 – щука, 3 – судак, 4 – плотва, 5 – густера, 6 – карась, 7 – линь, 8 – окунь, 9 – язь, 10 – красноперка.

Fig. 6. The proportion of fish species in the community of Lake Galichskoye in terms of relative abundance (a) and biomass (b) in different years of research according to net sets: 1 – Bream, 2 – Pike, 3 – Pikeperch, 4 – Roach, 5 – White bream, 6 – Crucian, 7 – Tench, 8 – Perch, 9 – Ide, 10 – Rudd.

Таблица 13. Динамика площади Чухломского озера в 2017–19 гг.

Table 13. Dynamics of the Lake Chukhlomskoye area in 2017–19

Год Year	Дата Date	Площадь, га Area, ha
2017	18.06.2017	4894.6
	20.07.2017	4844.4
	21.08.2017	4850.0
2018	22.06.2018	4916.8
	23.07.2018	4852.2
	01.08.2018	4821.5
2019	08.06.2019	4897.4
	26.07.2019	4783.2
	12.08.2019	4904.4
Среднее Average		4862.7±14.7

Заболоченные берега покрыты мелким лесом и кустарником. Коренной берег имеется на небольшом протяжении у п. Арино и п. Чухлома. Почва на коренных берегах суглинистая, местами песчано-галечно-валунная. Новые берега торфянистые.

Характерной чертой строения Чухломского озера является мелководность, 3541 га или 81.9% общей площади озера занято глубинами до 2 метров и 88.6% всего объема приходится на слой до 1,5 метровой глубины. Глубины от 1 до 2 метров являются основными. Естественным следствием такой мелководности является то, что озеро сильно зарастает водной растительностью – более 50% площади акватории [Ковальский, 2005 (Kovalskiy, 2005)].

Озеро принимает в себя следующие притоки: реки Юг, Ивановку, Дудинку, Балтус, Каменку, Молокшу, Пенку, Мокшу, Соню, Копь, Чернавку, Харламовку, Яхромшу, Ари-нинские ключи, Святицу, Черную, Тарасовку, Семеновскую, Никеровку и Сандебу.

Большая часть притоков в своей нижней части протекает по болотам. Через р. Святицу, часто протекающей под сплавиной, озеро соединяется с Глухим и Черным озерами, расположенными в Мирохановском болоте на расстоянии 8–9 км от Чухломского озера.

Из Чухломского озера вытекает одна река Векса Чухломская, впадающая на территории Солигаличского района через р. Вочу в реку Кострому, с помощью которой Чухломское озеро соединяется с рекой Волгой.

Естественный гидрологический режим оз. Чухломского изменен. Несколько десятилетий назад (1963 г.) на р. Вексе (единственной из вытекающих рек) была построена плотина, которая подняла уровень озера на 1.5 м. Однако, периодически в озере возникают заморы, вызванные сочетанием плохого газового режима озера из-за разложения органического вещества и низкого уровня воды в осенне-зимний период.

Ледостав обычно начинается в ноябре, хотя в 1992 г. покрылось льдом 14 октября, в 2002 г. – 25 октября. Почти ежегодно наблюдаются заморные явления, с которыми был связан специфичный для озера вид добычи рыбы “ловами”, при котором рыбаки специально снижают уровень воды в озере.

Большие заморы наблюдались и в старые времена, например в 1775 г. [Лебедев, 1958 (Lebedev, 1958)]. Незначительная глубина озера и обилие гниющего органического материала являются причиной того, что зимой быстро расходуется запас кислорода. Вода насыщается сероводородом и происходит типичный замор. Рыба задыхается и ищет выхода из озера, идя на струю свежей воды в реки и ключи. Начало зимних заморов наблюдалось обычно во второй половине декабря – первой половине января, конец – недели за 3 до вскрытия озера (конец апреля – начало мая).

Однако искусственные заморные явления создавали и в летний период за счет спуска воды через плотину. Один из наиболее сильных заморов наблюдался в 1992 г. (июль–август). После этого в водоеме критически сократилась численность чухломской популяции золотого карася – местной достопримечательности.

С 2015 г. гидрологический режим озера изменился. Новые арендаторы водоема постоянно держат максимально возможный уровень.

Данное обстоятельство отразилось на гидрохимических показателях за последние три года.

В связи с небольшой глубиной озеро прогревается до дна и температурной стратификации не наблюдается. Наиболее высокая температура воды отмечается в июле и первой половине августа.

Гидрохимический режим озера Чухломское. Средние величины рН воды озера за период 2012–2019 гг. были слабощелочными и лишь в 2014 г. – щелочными (табл. 14). Средние значения цветности воды в 2012–2014 гг. достигали 2.6–4.0 ПДК. После поднятия уровня воды в 2015 г. величины цветности воды значительно снизились (до 36.6°–67.2°). При этом в течение всего исследуемого периода содержание растворенных солей железа было ниже нормы. Мутность воды до 2015 года составляла (11.9–21.4) мг/л, с 2015 года наблюдалось снижение до (2.9–11.0) мг/л. и лишь в 2017 г. она вновь достигла значительной величины – 17.0 мг/л (влияние дождей).

Таблица 14. Средние гидрохимические показатели оз. Чухломское за 2012–2019 гг. (“–” – no data)

Table 14. Average hydrochemical indicators of the Lake Chukhlomskoye for 2012–2019 (“–” – no data)

Показатели / Годы Indicators / Years	2008	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Мутность, мг/л Turbidity, mg / l	–	17.0	21.4	11.9	6.4	2.9	17.0	9.9	11.0
рН	7.14	7.5	7.1	7.9	6.8	7.3	7.2	7.1	7.3
Цветность, град. Color, degrees	271	204.3	192.0	129.0	36.6	53.1	67.2	64.7	62.7
Железо общ., мг/л Fe _{total} , mg/l	0.39	0.198	0.592	0.195	0.203	0.384	0.121	0.146	0.067
Жесткость, мг-экв/л Stiffness, mg-eq / l	1.87	1.9	2.5	2.4	2.9	2.5	1.8	2.3	2.3
Кальций, мг/л Ca ²⁺ , mg/l	15.7	24.8	34	21.5	31.8	31.3	23.9	26.0	22.3
Магний, мг/л Mg ²⁺ , mg/l	13.3	8.4	9.4	15.9	15.3	10.8	8.4	11.8	13.8
Гидрокарбонаты, мг/л HCO ₃ ⁻ , mg/l	103.7	107.4	116.2	101.2	121	123.2	103.1	118.8	127.9
Хлориды, мг/л Cl ⁻ , mg/l	2.8	10.0	11.6	14.5	15.0	15.7	11.2	11.0	10.9
Сульфаты, мг/л SO ₄ ²⁻	3.5	11.6	8.4	13.0	6.6	6.9	12.8	6.8	10.2
Минерализация, мг/л Mineralization, mg / l	139.9	162.2	179.8	166.1	189.7	187.9	168.3	178.1	185.0
Электропроводность, мкСм/см Conductivity, μSim / cm	148	214.6	229.2	235.5	286.4	201.2	199.1	249.5	222.8
Аммонийный азот, мг/л NH ₄ ⁺ , mg / l	0.41	0.454	0.824	0.810	0.425	0.552	0.545	0.378	0.265
Нитраты, мг/л NO ₂ ⁻ , mg / l	0.08	0.190	0.152	0.160	0.191	0.595	0.871	0.616	0.614
Минеральный азот, мг/л Mineral nitrogen, mg / l	0.5	0.644	0.976	0.970	0.604	1.194	1.448	0.985	0.887
Фосфор минеральный, мг/л	0.02	0.100	0.111	0.12	0.090	0.094	0.125	0.053	0.066

Показатели / Годы Indicators / Years	2008	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Mineral phosphorus, mg/l									
Соотношение N:P ratio N:P	25.0:1	6.4:1	8.8:1	8.1:1	6.7:1	12.7:1	12.2:1	19.3:1	13.4:1
Перманганатная окис- ляемость, мгО ₂ /л Permanganate oxidation, mgO ₂ /l	13.2	16.7	16.2	19.8	15.6	13.7	14.7	13.5	14.1

Вода озера на большинстве станций летом и осенью мягкая (1.9–2.9 мг-экв/л). Наиболее низкие величины жесткости (1.8–2.3 мг-экв/л) отмечались в 2017–2019 гг. В зимнее время жесткость воды может увеличиваться до умеренно жесткой (3.6 мг-экв/л), а на юго-востоке озера до 6.2 мг-экв/л, так как здесь в озеро поступают родниковые воды. На ряде станций среди катионов преобладают ионы кальция, на некоторых ионы магния. Хлоридов и сульфатов мало.

Минерализация воды в целом по озеру малая (166.1–185.0) мг/л. По классификации О. А. Алекина [1970 (Alekin, 1970)] вода водоема относится к гидрокарбонатному классу, кальциево-магниевого группы, тип воды меняется от II до IIIa.

В течение вегетационного периода в воде озера содержалось достаточное для развития гидробионтов количество минерального азота. Причем до 2015 года преобладал аммонийный азот, а после подъема уровня воды отмечено значительное увеличение нитратов, то есть процесс окисления аммонийного азота стал проходить более интенсивно. А вот концентрации минерального фосфора несколько снизились. При этом соотношение минераль-

ного азота и минерального фосфора хоть и снизилось, но все же осталось в пределах оптимальных значений [Баранов, 1982 (Baranov, 1982)]. Перманганатная окисляемость также стала немного меньше. В целом пополнение биогенных и органических веществ происходит в период ветрового волнения из иловых отложений озера, где по данным М. Н. Соловьева [1932 (Solov'yev, 1932)] содержится 44–52% органического вещества.

Таким образом, поднятие уровня воды в 2015 г. оказало положительное влияние на гидрохимический режим озера Чухломское.

Гидробиологическая характеристика озера Чухломское. Хлорофилл *a*. Трофический статус озера Чухломское в многолетнем аспекте варьирует от эвтрофного до политрофного (табл. 15). Среднегодовое значение концентрации составляет 41.0 ± 8.8 мг/дм³ при разбросе значений от 8.63 до 87.31 мг/дм³, что соответствует β-эвтрофному статусу водоема. Пигментный индекс – варьировал в пределах 1.39–2.00 при среднем значении 1.69 ± 0.04 ед. Как известно, значение пигментного индекса Таким образом состояние фитопланктона озера находится в оптимальных нормальных условиях.

Таблица 15. Динамика трофического статуса озера Чухломское за 2009–2019 гг.

Table 15. Trophic State Index Dynamics of the Lake Chukhlomskoye for 2009–2019

Годы Years	Хлорофилл "a", мг/м ³ Chlorophyll "a", mg / m ³	Трофический статус Trophic status
2009	13.61±3.18	α-эвтрофный
2010	30.65	β-эвтрофный
2012	67.46±11.59	политрофный
2013	36.55±13.17	β-эвтрофный
2015	8.63±3.05	β-мезотрофный
2016	87.31±13.92	политрофный
2017	23.03±2.45	α-эвтрофный
2018	39.93±19.74	β-эвтрофный
2019	61.54±6.76	политрофный

Фитопланктон. В фитопланктоне озера Чухломское за период исследований с 2012 по 2019 гг. было обнаружено 198 таксонов водорослей рангом ниже рода из 9 отделов (табл. 16). Наибольшим таксономическим богатством отличались зеленые и харовые водоросли (в совокупности 102 видовых и внутри-видовых таксонов), далее следовали синезеле-

ные (40), диатомовые (26) и эвгленовые (13) водоросли. Таксономическое разнообразие других отделов представлено беднее: динофитовые – 7, золотистые – 5, криптофитовые – 3, желтозеленые – 2. Удельное видовое богатство (число видов в пробе) варьировало от 21 до 63. Самое низкое количество таксонов отмечалось в подледный период, резкое увеличение отме-

чалось весной (<35–45), достигая максимальных значений летом и осенью.

Количественное развитие фитопланктона в оз. Чухломское всегда характеризовалось высокими показателями, которые соответствовали уровню эвтрофных-гипертрофных вод за исключением подледного периода, когда степень трофии определялась слабо мезотрофным уровнем (рис. 7). Максимальные величины численности (>1–2 млрд кл./л) и биомассы (<76.7 г/м³) отмечались в альгоценозах, развивающихся в период ранней осени (сентябрь). По числу клеток летом и осенью в альгоценозах

озера отмечалось четкое преобладание цианобактерий (89–94%), их доля в биомассе была ниже и оказалась равной вкладу зеленых (27–34%) и диатомовых водорослей (23–27%). В отдельные годы (например, в 2015 г.) заметных показателей обилия могли достигать динофитовые водоросли, преимущественно виды рода *Gymnodinium*, их вклад в биомассу составлял 13%. В период незначительного прогрева водных масс (зима, весна) роль цианопрокариот, выступающих практически единственными доминантами по численности, в сложении биомассы была незначительной, составляя 6–15%.

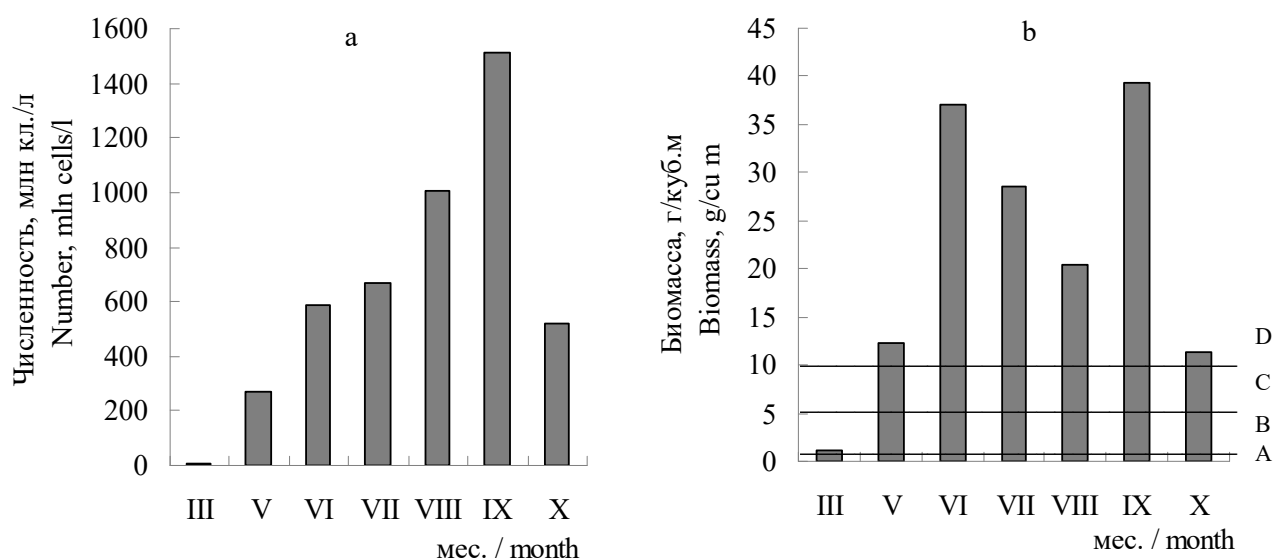


Рис. 7. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) фитопланктона в оз. Чухломское (по данным многолетних исследований). Трофический статус: А – олиготрофный, В – мезотрофный, С – эвтрофный, D – гипертрофный.

Fig. 7. Seasonal dynamics of phytoplankton abundance (a) and biomass (b) in the Lake Chukhlomskoye (according to many years research). Trophic status: A – oligotrophic, B – mesotrophic, C – eutrophic, D – hypertrophic.

Таблица 16. Обобщенная схема сукцессии массовых видов фитопланктона в оз. Чухломское

Table 16. The generalized scheme of mass species of phytoplankton succession of in the Lake Chukhlomskoye

Сезон года / Season of the year	Состав фитопланктона / Phytoplankton Composition
Зима Winter	Центрические диатомовые (<i>Stephanodiscus minutulus</i>), фитофлагеллята (<i>Chlamydomonas</i> spp., <i>Euglena</i> spp.)
Весна Spring	Зеленые хлорококковые (<i>Pediastrum boryanum</i> , <i>P. boryanum</i> var. <i>longicorne</i> , <i>P. duplex</i> , <i>P. tetras</i> , <i>Tetraedron minimum</i>), центрические диатомовые (<i>Aulacoseira</i> (<i>A. ambigua</i> , <i>A. granulata</i>), пеннат- ные диатомовые (<i>Fragilaria</i> sp., <i>Nitzschia paleaceae</i>), фитофлагеллята (<i>Trachelomonas</i> spp.), си- незеленые хроококковые (<i>Aphanocapsa</i> sp.), синезеленые безгетероцитные (<i>Planktolyngbya lim- netica</i>)
Лето Summer	Зеленые хлорококковые (<i>Pediastrum boryanum</i> , <i>P. boryanum</i> var. <i>longicorne</i> , <i>P. duplex</i> , <i>P. tetras</i> , <i>Tetraedron minimum</i>), центрические диатомовые (<i>Aulacosira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Cyclotella</i> <i>meneghiniana</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i>), пеннатные диатомовые (<i>Nitzschia paleaceae</i>), фитофла- геллята (<i>Gymnodinium</i> sp.), синезеленые хроококковые (<i>Snowella lacustris</i> , <i>Microcystis aerugino- sa</i> , <i>Woronichinia compacta</i>), синезеленые гетероцитные (<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Anabaena</i> <i>planctonica</i>), синезеленые безгетероцитные (<i>Planktolyngbya limnetica</i>)
Осень Autumn	Зеленые хлорококковые (<i>Pediastrum boryanum</i> , <i>P. tetras</i>), центрические диатомовые (<i>Cyclotella</i> <i>meneghiniana</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i>), синезеленые хроококковые (<i>Snowella lacustris</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>)

Ценозообразующий комплекс видов достаточно постоянный во все годы исследования. В комплекс доминирующих по численности видов входили представители безгетероцитных форм цианобактерий: *Planktolyngbya contorta*, *P. limnetica*, а также мелкоклеточные представители хроококковых цианопрокариот – виды родов *Arphanocapsa* и *Snowella*. В число массовых видов по биомассе фитопланктона за период 2012–2019 гг. входило 26 таксонов (табл. 17). Из них наибольшей встречаемостью и частотой доминирования в течение всех лет исследования обладали 8 таксонов из отделов *Chlorophyta* (ценобиальные виды: *Pediastrum boryanum*, *P. boryanum* var. *longicorne*, *P. duplex*, *P. tetras*), *Cyanobacteria* (*Microcystis aeruginosa*), *Bacillariophyta* (*Aulacoseira ambigua*, *A. granulata*, *Nitzschia paleaceae*) (табл. 17).

Таким образом, во все годы исследования (2012–2019 гг.) в оз. Чухломское происходило сильное “цветение” воды, обусловленное

развитием цианопрокариот, зеленых и диатомовых водорослей. Состав доминирующих по численности и биомассе видов во все сроки наблюдений оставался схожим, трофический статус водоема по величинам биомассы водорослей устойчиво соответствовал гипертрофному уровню.

Зоопланктон. Общий видовой состав зоопланктона оз. Чухломское за годы исследования включал 39 видов: среди них 17 видов коловраток, 16 видов ветвистоусых ракообразных, 6 видов веслоногих ракообразных, а также их копепоидные и науплиальные стадии (табл. 17).

В целом зоопланктонный комплекс представлен эврибионтами, составляющими основу зоопланктона в большинстве озер средней полосы. При этом следует отметить тенденцию смещения видового состава зоопланктонного комплекса в сторону более мелководных, мелкоразмерных видов.

Таблица 17. Общая характеристика видового состава и доминирующих видов зоопланктона оз. Чухломское (Ns – число видов; D – доминирующий вид); “*” – индекс доминирования вида >0.5; “–” – виды с индексом доминирования >0.5 отсутствуют)

Table 17. General characteristics of the species composition and dominant zooplankton species of the Lake Chukhlomskoye (Ns – number of species; D – dominant species); “*” – species dominance index >0.5; “–” – species with a dominance index >0.5 are absent)

Годы / Years	2004		2008		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018		2019	
Группы. Виды Groups. Species	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D	Ns	D
Коловратки Rotifers	5	–	4	–	11	–	5	–	2	–	13	–	7	–	8	–	9	–	7	–
<i>Euchlanis dilatata</i>	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Synchaeta perctin- nata</i>	–	–	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Asplanchna pri- odonta</i>	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Kellikottia longis- pina</i>	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ветвистоусые Cladocera	8	–	4	–	5	–	12	–	2	–	7	–	9	–	8	–	9	–	8	–
<i>Bosmina longiro- stris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*	–	*	–	–	–
<i>Chydorus sphaeri- cus</i>	–	*	–	–	–	*	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Daphnia cucullata</i>	–	*	–	–	–	–	–	*	–	–	–	*	–	*	–	–	–	–	–	–
<i>Daphnia hyalina</i>	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Daphnia cristata</i>	–	–	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*
<i>Sida cristallina</i>	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Веслоногие Copepods	4	–	2	–	1	–	5	–	2	–	6	–	4	–	3	–	5	–	3	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	–	*	–	–	*	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*	–	–	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*
Итого / Total	17		10		17		22		6		26		20		19		23		18	

В различные годы в оз. Чухломское отмечалось от 6 до 26 видов. Преобладающие группы как по численности, так и по биомассе менялись в разные годы, что свидетельствует об общей нестабильности состояния зоопланк-

тонного комплекса в озере (табл. 18). То же можно сказать и о доминирующих видах, которые меняются на протяжении всего периода исследования.

Таблица 18. Многолетние количественные показатели зоопланктона оз. Чухломское (N – численность, тыс. экз/м³; B – биомасса, г/м³; “–” – нет данных)

Table 18. Long-term quantitative indicators of zooplankton of the Lake Chukhlomskoye (N – abundance, thousand ind./m³; B – biomass, g/m³; “–” – no data)

Год Year	2004		2008		2012		2013		2014	
Вид Species	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Коловратки</i> <i>Rotifers</i>	–	–	–	–	–	–	7.10	0.02	0.62	0.01
<i>Ветвистоусые</i> <i>Cladocera</i>	–	–	–	–	–	–	18.10	0.31	4.40	0.42
<i>Веслоногие</i> <i>Copepods</i>	–	–	–	–	–	–	27.60	0.59	0.97	0.08
Общая: Total:	83.8	1.20	16.20	0.61	163.10	4.70	52.80	0.00	5.99	0.51
Год Year	2015		2016		2017		2018		2019	
Вид Species	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Коловратки</i> <i>Rotifers</i>	122.60	1.62	1.30	0.00	30.10	0.61	71.80	0.82	16.72	0.21
<i>Ветвистоусые</i> <i>Cladocera</i>	42.80	0.36	114.80	1.35	35.40	0.59	73.60	0.68	29.49	0.45
<i>Веслоногие</i> <i>Copepods</i>	94.20	0.21	32.50	0.17	36.70	0.77	77.90	1.46	31.89	0.78
Общая: Total:	259.60	2.19	148.60	1.52	102.20	1.97	223.30	2.96	78.10	1.44

Количественные показатели колеблются в широких пределах, однако чаще всего находятся на уровне средне- или высокотрофных, в отдельные промежутки времени достигая крайне высоких показателей (<10 г/м³). То же относится и к уровню сапробности (свидетельствующем об α-мезосапробном статусе водоема) и величинам индекса Шеннона (не превышающим 2.0 бит/экз.).

Вывод о высоком трофическом статусе водоема подтверждается характером сезонных изменений количественных показателей – с двумя подъемами в начале и конце сезона открытой воды.

Таким образом, несмотря на то, что сезонные количественные показатели свидетельствуют в пользу среднего трофического статуса водоема, оценить его статус как мезотрофный нельзя. Это связано, в первую очередь, с тем, что численность и биомасса зоопланктона крайне нестабильны и подвержены резким колебаниям.

В целом, на основании анализа многолетних характеристик зоопланктона озера можно

говорить о следующих его особенностях: видовой состав, преобладающие виды и структурные характеристики позволяют оценить озеро как эвтрофное, находящееся на стадии продолжающегося интенсивного эвтрофирования. Можно с уверенностью предположить, что этот процесс продолжится и в дальнейшем.

Бентофауна. За годы исследований с 2009 по 2019 гг. в зоне открытых грунтов оз. Чухломское выявлен 31 таксон донных макробеспозвоночных, из них 12 – личинок хирономид, 6 – моллюсков (отмечены в основном по пустым раковинам), 4 – олигохет; 3 – личинок цератопогонид, 2 – личинок хаоборид; пиявки, ракообразные и личинки поденок включали по одному таксону (приложение).

Донные сообщества, практически на всех исследуемых станциях водоема, в разные сезоны характеризовались значительным сходством и однообразием, и состояли, в основном, из личинок хирономид и олигохет сем. Tubificidae. В многолетние периоды наблюдений (2009–2014 гг. и 2015–2019 гг.) число таксонов бентосных организмов на 80–90% станций ко-

лебалось от 1 до 3, либо организмы отсутствовали. По частоте встречаемости доминировали личинки *Chironomus f. l. plumosus* L. (62–83%) и олигохета *Potamotheix hammoniensis* Michaelson (33–48%), в последний период в бентосе увеличилась встречаемость личинок хаборуса *Chaoborus flavicans* Meigen (с 5 до 30%) – обитателей стоячих водоемов, свойственных биотопам с сильным дефицитом кислорода в придонных слоях воды. Живые моллюски практически отсутствовали, по их единичным фрагментам раковин были отмечены р. *Viviparus*, р. *Cincinna*, р. *Anisus*, семейство Sphaeriidae; периодически встречались створки *Anodonta zellensis* (Gmelin).

Интересна находка в районе стока озера (р. Векса) волжской гаммариды *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, обнаруженной осенью 2015 г. в количестве 5 эк-

земпляров, вероятно проникшей в водоем из Горьковского водохранилища через речную систему.

В количественном отношении бентофауна озера имела достаточно высокий уровень развития. В исследуемые нами периоды среднемноголетние показатели численности и биомассы донных организмов находились в пределах 1646–1150 экз./м² и 19.5–14.3 г/м², биомасса соответствовала, согласно классификации С. П. Китаева [2007 (Kitaev, 2007)], уровню в α-эвтрофных водоемах (повышенной кормности для бентосоядных рыб), ее основу создавали крупные личинки р. *Chironomus* (80–90%). Предыдущий период характеризовался высокой численностью хирономид (табл. 19), за счет которых уровень биомассы был несколько выше последних лет.

Таблица 19. Среднемноголетняя количественная характеристика макрозообентоса оз. Чухломское (N – численность, экз./м²; B – биомасса, г/м²)

Table 19. Long-term average quantitative characteristic of macrozoobenthos of the Lake Chukhlomskoye (N – abundance, ind./m²; B – biomass, g/m²)

Группы животных Animal groups	2009–2014 гг.				2015–2019 гг.			
	N		B		N		B	
	экз./м ² ind./m ²	%	г/м ² g/m ²	%	экз./м ² ind./m ²	%	г/м ² g/m ²	%
Олигохеты Oligochaetes	148	9.1	0.18	0.9	718	62.1	1.10	7.7
Хирономиды Chironomids	1409	85.6	19.08	98.0	367	32.2	13.05	91
Прочие Other	88	5.3	0.20	1.1	66	5.7	0.18	1.3
Всего / Total	1646	100.0	19.46	100.0	1150	100.0	14.33	100.0
Трофический статус Trophic status	α-эвтрофный (повышенной кормности)				α-эвтрофный (повышенной кормности)			
Общее число таксонов Total number of taxa	26				19			
Индекс Шеннона экз./бит / г/бит Shannon Index ind./bit / g / bit	0.75 / 0.35				0.55 / 0.20			
Индекс сапробности, зона сапробности, класс качества Saprobity index, saprobity zone, quality class	2.71, α-мезосапробная (IV класс качества)				2.74, α-мезосапробная (IV класс качества)			

Значения индекса сапробности придонного слоя воды в озере, по развитию макрозообентоса, в оба периода наблюдений, соответствовали α-мезосапробной зоне (2.71–2.74), что характеризовало водоем как загрязненный (IV класс качества).

Таким образом, донные сообщества в оз. Чухломское в период исследований с 2009 по 2019 гг. во все сезоны характеризовались значительным сходством и однообразием, и состояли, в основном, из личинок хирономид и олигохет сем. Tubificidae. Наиболее широко распространены личинки *Ch. f. l. plumosus* и олигохета *P. hammoniensis*, в послед-

ние годы в бентосе существенно увеличилась частота встречаемости личинок *Ch. flavicans* – показателей стоячих водоемов.

Среднемноголетние значения биомассы бентоса соответствовали уровню в α-эвтрофных водоемах (повышенной кормности для бентосоядных рыб), ее основу, в разные периоды наблюдений, создавали крупные личинки хирономид р. *Chironomus*.

Показатели сапробиологического индекса, по развитию макрозообентоса, соответствовали α-мезосапробной зоне, что характеризовало водоем как загрязненный.

Рыбное население. Чухломское озеро, наряду с Галичским, издревле было одним из важнейших рыбопромысловых водоемов Костромской области. Ранее в 1930–1980-х годах в Чухломском озере уловы рыбы составляли ежегодно 150–300 т ежегодно (максимально – 393 т в 1938 г.), из них 40–80% составляла рыбная “мелочь”. Остальные 20–60% приходилось на щуку, карася, язя, линя, леща и карпа. Особенностью озера с давних пор был крупный чухломской карась – в отдельные годы вылов его составлял более 100 т (60% уловов). Значительную часть уловов занимала щука – до 70 т (10–50%). Основная добыча данных видов происходила летом неводами и существовала до начала 1990-х гг. В зимнее время промысел велся так называемыми “ловами”. Для этого на втекающих в озеро речках создавались плотинки, перетекая через которые вода падает, создавая в данном месте улучшение кислородного режима, на которое и скапливается заморная рыба. Выборка ее производилась сачками. В основном это были 1–3-летки плотвы, окуня, ерша.

Первое резкое снижение уловов карася отмечается Ковальским Н. Г. [2005 (Koval'skiy, 2005)] с 1963 по 1967 гг. Этот период совпадает со временем постройки плотины на р. Векса, что подтверждает версию об искусственно вызываемых заморах на водоеме. Летом 1992 г. в жаркую погоду (июль–август), по словам очевидцев, был произведен длительный спуск воды для отлова рыбы. После этого произошла вторая массовая гибель карася на Чухломском озере и с 1993 г. был введен запрет на вылов данного вида рыб.

С середины 1990-х годов основу сетных уловов составляли плотва, окунь и щука, но основную статью добычи давали все те же “лова”. Видовой состав был представлен “мелочью” – молодью плотвы, окуня, ерша и верховкой. Общее количество добываемой рыбы к началу 2000-х гг. снизилось до 6 т.

С 2004 по 2014 гг. промышленный лов на Чухломском озере отсутствовал. За это время в структуре рыбного населения и, соответственно, видового состава промысла произошли существенные изменения. Так экологическую нишу золотого карася занял лещ, который до 2009 года встречался единично в виде прилова.

После возобновления промысла в 2014 г. вылов рыбы достиг 50–60 т. Основу уловов составляют лещ (24–40 т) и щука (17–23 т). Добыча проводится крупнейшими сетями (60–80 мм). Следует отметить, что промысел направлен исключительно на лов этих двух

видов (освоение ОДУ достигает 95%). Виды рекомендованного вылова (РВ) (плотва, окунь) практически не отлавливаются. Освоение РВ находится на уровне 1–%.

Всего за период ихтиологических исследований в 2009–18 гг. озера Чухломское насчитывается 12 видов рыб, относящихся к 4 семействам (табл. 20). Единично встречены линь и сазан, а язь и налим, по опросным данным, встречаются в притоках, исследования на которых не проводились. В литературных источниках отмечена поимка карася серебряного [Ковальский, 2005 (Koval'skiy, 2005)].

Таблица 20. Видовой состав ихтиофауны оз. Чухломское за период исследований 2005–18 гг.

Table 20. Species composition of ichthyofauna of the Lake Chukhlomskoye for the period 2005–18

сем. Щуковые Esocidae	
1	Щука (<i>Esox lucius</i> L.)
сем. Карповые Cyprinidae	
2	Верховка (<i>Leucaspis delineatus</i> Heck.)
3	Карась обыкновенный (<i>Carassius carassius</i> L.)
	Карась серебряный (<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch, 1782) **)
4	Лещ (<i>Abramis brama</i> L.)
5	Линь (<i>Tinca tinca</i> L.)
6	Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)
7	Сазан (<i>Cyprinus carpio</i> L.)
8	Язь (<i>Leuciscus idus</i> L.) *
сем. Окуневые Percidae	
10	Ерш (<i>Gimnocephalus cernua</i> L.)
11	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)
сем. Тресковые Gadidae	
12	Налим (<i>Lota lota</i> L.) *

Примечание. “*” – по опросным данным; “**” – по данным Ковальского Н.Г. [2005 (Koval'skiy, 2005)].

Note. “*” – according to survey data; “**” – according to Koval'skiy N.G. [2005].

Интересен тот факт, что два современных доминирующих в Чухломском озере вида (лещ и плотва) в свое время были акклиматизированы в 1930-х гг. [Веселов, 1958 (Veselov, 1958)].

Плотва заселена с 1 октября 1938 года в количестве 2001 экземпляр, а лещ в Чухломское озеро впервые выпущен в 1938 году. На 1 октября 1938 года выпущено 1076 экземпляров леща, а в 1939 г. – 1030 особей. Кроме них искусственно вселялся линь – был выпущен в 1933–1940 годах в количестве 3729 особей. В настоящее время данный вид встречается единично.

Лещ, по сведениям бывших сотрудников рыбоохраны, впервые был отмечен на нересте в 2000 г. В научно-исследовательских уловах, проводимых с 2005 г., впервые был отмечен в 2009 г. Таким образом, за последнее десятилетие

тие данный вид из редкого превратился в доминирующий. Этому способствовала высокая кормовая база за счет обилия мотыля и отсутствие сильных заморозов в последние годы (гидроузел обеспечивает оптимальные условия).

В целом за весь период исследований, как по численности, так и по биомассе доминирует плотва, занимая более 80% по численности и более 60% по биомассе (табл. 21, рис. 8).

Таблица 21. Структура рыбного населения оз. Чухломское по данным сетных уловов 2009–2019 гг.

Table 21. The structure of fish population of the Lake Chukhlomskoye according to net catches 2009–2019

Годы / years	Ерш / Ruffe	Карась / Crucian	Лещ / Bream	Окунь / Perch	Плотва / Roach	Щука / Pike
Индексы численности, экз./сеть Abundance indices, individuals/net						
2009–12	3.6	0.6	0.5	41.2	211.3	0.6
2013–18	3.6	0.8	8.0	22.2	213.3	1.7
Индексы биомассы, кг/сеть Biomass indices, kg/net						
2009–12	0.1	0.3	0.1	1.7	8.3	0.3
2013–18	0.2	0.2	4.7	1.7	12.6	1.4

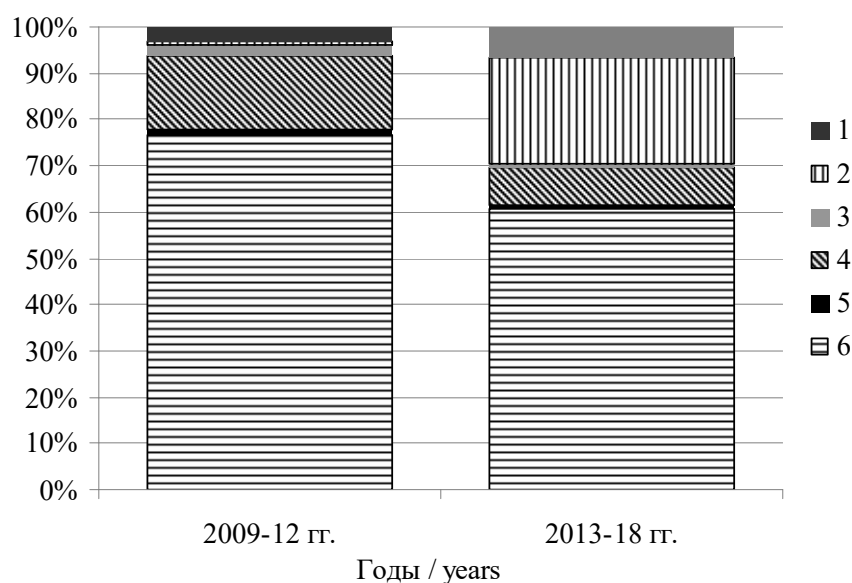


Рис. 8. Структура рыбного населения оз. Чухломское по индексам биомассы в 2009–2018 гг.: 1 – щука, 2 – лещ, 3 – карась, 4 – окунь, 5 – ерш, 6 – плотва.

Fig. 8. Fish population structure of the Lake Chukhlomskoye by biomass indices in 2009–2018: 1 – Pike, 2 – Bream, 3 – Crucian, 4 – Perch, 5 – Ruffe, 6 – Roach.

На фоне постоянства показателей численности и биомассы 4 видов рыб, выделяется увеличение роли в сообществе щуки и, особенно, леща. Так если для щуки увеличение индексов относительно периода 2009–12 гг. произошло в 3–4 раза, то для леща в 16 раз по численности и в 47 раз – по биомассе. В целом, такие изменения объясняются доступностью кормовой базы для вида, например, такие как значительное количество мелкого частика (плотва, верховка) для щуки и запасы кормового бентоса (хинономид) для леща.

Расчет ихтиомассы на Чухломском озере проводился на основе продукционных свойств данного водоема, из-за физической невозможности проведения эффективных съемок активными орудиями лова. По среднегодовым показателям содержания хлорофилла “а” был определен трофический статус озера, как эвтрофный с признаками гипертрофии. Для озер данного типа ихтиомасса составляет 176.5 кг/га [Руденко, 2014, 2015 (Rudenko, 2014)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследований установлено, что уточненные с помощью ГИС-технологий площади Галичского и Чухломского озер состав-

ляют в вегетационный период соответственно 7124.3 ± 57.5 и 4862.7 ± 14.7 га.

Галичское и Чухломское озера Костромской области являются высокопродуктивными водоемами и по концентрации хлорофилла “а” имеют β-эвтрофный статус, по количественным показателям развития фитопланктона соответствуют высокоэвтрофному уровню. По количественному развитию зоопланктона Галичское озеро – малокормный водоем (0.37 г/м^3), Чухломское – средnekормный (2.12 г/м^3). По количественным характери-

кам зообентоса Галичское озеро относится к средnekормным водоемам, Чухломское – повышенной кормности. По индикаторным видам зообентоса вода обоих озер классифицируется как α-мезосапробная зона, загрязненная (IV класс качества).

Видовое богатство рыб на Галичском озере – 16 видов, на Чухломском озере – 12 видов, ихтиомасса соответственно – 221.9 и 176.5 кг/га.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. С. 120–121.
- Баранов И.В. Основы биопродукционной гидрохимии. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 112 с.
- Баранов И.В., Терешин А.Б.. Гидрохимический режим Галичского и Чухломского озер (Костромская обл.) по результатам исследований 1979 г. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1981. Вып. 164. С. 58–67.
- Бульон В.В. Зависимость рыбопродуктивности водоемов от первичной продукции // Методы изучения состояния кормовой базы рыбохозяйственных водоемов. Л.: Промрыбвод. 1983. С. 3–11.
- Вальмус С.Г., Правдин И.Ф. Материалы по обследованию Галичского озера. // Труды Галичского отделения Костромского научного общества по изучению местного края. 1923. 36 с.
- Воденеева Е.Л., Кулизин П.В. Водоросли Мордовского заповедника (аннотированный список видов). М. 2019. 62 с. [Флора и фауна заповедников. Вып. 134]
- Ермолаев В.И. Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. Новосибирск: Наука. 1989. 96 с.
- Иванов А.П. Рыбоводство в естественных водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 367 с.
- История озер Восточно-Европейской равнины. Л.: Наука, 1992. 263 с.
- Катаев Р.К., Минин А.Е., Вандышева В.В. Динамика рыбного населения озера Галичское, его продукционные возможности и состояние в современный период // Рыбохозяйственные исследования на внутренних водоемах: Материалы II Всероссийской молодежной конференции 2016 г. СПб.: “ГосНИОРХ”, 2016. С. 120–129.
- Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Ковальский Н.Г. Современное состояние популяции золотого карася *Carassius carassius* L. Чухломского озера Костромской области: Дисс. ... канд. биол. наук. Кострома. 2005. 116 с.
- Лебедев Г.Т. Чухломское озеро и его исследователи. Чухлома, 1958. 707 с.
- Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа вод. М.: Химия, 1971. 376 с.
- Медников Б.М., Старобогатов Я.И. Рэндом-камера для подсчета мелких биологических объектов // Труды ВГБО. 1961. Вып. 11. С. 426–428.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1982. 33 с.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде Волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- ОСТ-15-372-87. Охрана природы. Гидросфера. Вода для рыбоводных хозяйств. Общие требования и нормы. М., 1988. 18 с.
- Охупкин А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Дисс. ... докт. биол. наук. СПб, 1997. 280 с.
- Оценка современного состояния основных промысловых рыб оз. Галичского, его значение в воспроизводстве рыбных запасов Горьковского водохранилища. // Отчет НИР промежуточный. Борок: ИБВВ РАН. 1996. 66 с.
- Оценка современного состояния основных промысловых рыб оз. Галичского, его значение в воспроизводстве рыбных запасов Горьковского водохранилища. // Отчет НИР заключительный. Борок: ИБВВ РАН. 1997. 74 с.
- Печников А.С. Ихтиомасса как показатель биопродукционных возможностей озер Галичского и Чухломского. // Сб. науч. тр. “ГосНИОРХ”. 1981. Вып. 164. С. 75–83.
- Печников А.С., Терешенков И.И. Методические указания по сбору и обработке ихтиологического материала в малых озерах. Л.: “ГосНИОРХ”. 1986. 65 с.
- Постнов Д.И. Состояние популяции леща и других промысловых рыб Галичского озера Костромской области // Природноресурсный потенциал, экология и устойчивое развитие регионов России: сборник материалов IV Международной научно-практической конференции. Пенза: РИО ПГСХА. 2005. С. 193–194.
- Руденко Г.П. Продукционные особенности ихтиоценозов малых и средних озер Северо-Запада и их классификация. СПб.: “ГосНИОРХ”. 2000. С. 82–83.
- Руденко Г.П. Численность рыб, ихтиомасса, продукция выживших рыб и управление рыбопродукционным процессом в пресноводных водоемах. СПб.: “ГосНИОРХ”. 2014. 106 с.

- Руденко Г.П. Способ определения общего допустимого улова рыбы и влияние интенсивного промысла на продукционные показатели популяции рыб. (методическое руководство). СПб.: "ГосНИОРХ", 2015. 34 с.
- Рыбоводно-биологические нормы для эксплуатации прудовых хозяйств. М., 1985. 54 с.
- Сечин Ю.Т. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах. М.: ВНИИПРХ, 1990. 50 с.
- Сечин Ю.Т. Биоресурсные исследования на внутренних водоемах. Калуга: "Эйдос", 2010. 204 с.
- Соловьев М.М. Проблема сапропеля в СССР. Научно-популярная литература АН СССР. Л.: Изд. АН СССР, 1932. 105 с.
- Семенова А.Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 541 с.
- Терещенко В.Г. Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. СПб, 2005. 49 с.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.
- Chumchal M.M., Nowlin W.H., Drenner R.W. Biomass-dependent effects of common carp on water quality in shallow ponds // *Hydrobiologia*, 2005. № 545. P. 271–277.
- Oglesby R.T. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production and morphoedaphic factors // *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. 1977. Vol. 34, № 12. P. 2271–2279. doi:10.1139/f77-305
- Okhapkin A.G., Genkal S.I., Sharagina E.M., Vodeneeva E.L. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21st century // *Inland Water Biology*. Vol. 7. № 4. 2014. P. 357–365.
- SCOR-UNESCO Working Group N 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on oceanographic methodology*. P.: UNESCO. 1966. P. 9-18.
- Talling J.F. An annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // *Intern. Revue ges. Hydrobiol.*, 1966. Vol. 51, Issue 4. P. 545-621.
- USGS Global Visualization Viewer. Доступно через: <http://landsatlook.usgs.gov/viewer.html>. 12.10.2019.

REFERENCES

- Alekin O.A. *Osnovy gidrokhimii* [Fundamentals of Hydrochemistry]. L., Gidrometeizdat, 1970, pp. 120–121. (In Russian)
- Baranov I.V. *Osnovy bioproduktsionnoy gidrokhimii* [Fundamentals of Bioproduction Hydrochemistry]. M., Legkaya i pishchevaya promyshlennost, 1982, 112 p. (In Russian)
- Baranov I.V., Tereshin A.B. Gidrokhimicheskiy rezhim Galichskogo i Chukhlomskogo ozer (Kostromskaya obl.) po rezul'tatam issledovaniy 1979 g. [Hydrochemical regime of Galichskoye and Chukhlomskoye lakes (Kostroma region) based on the results of studies in 1979]. *Sb. nauch. tr. GosNIORKH*, 1981, vol. 164, pp. 58–67. (In Russian)
- Bul'on V.V. Zavisimost' ryboproduktivnosti vodoyemov ot pervichnoy produktsii [Dependence of fish productivity of reservoirs on primary production]. *Metody izucheniya sostoyaniya kormovoy bazy rybokhozyaystvennykh vodoyemov*. L., Promrybvod, 1983, pp. 3–11. (In Russian)
- Chumchal M.M., Nowlin W.H., Drenner R.W. Biomass-dependent effects of common carp on water quality in shallow ponds. *Hydrobiologia*, 2005, no. 545, p. 271–277.
- Ermolaev V.I. *Fitoplankton vodoemov bassejna ozera Sartlan* [Phytoplankton of reservoirs in the basin of Lake Sartlan]. Novosibirsk, Nauka, 1989, 96 p. (In Russian)
- Istoriya ozer Vostochno-Yevropeyskoy ravniny* [History of the lakes of the East European Plain]. L., Nauka, 1992, 263 p. (In Russian)
- Ivanov A.P. *Rybovodstvo v yestestvennykh vodoyemakh* [Fish farming in natural reservoirs]. M., Agropromizdat, 1988, 367 p. (In Russian)
- Katayev R.K., Minin A.Ye., Vandysheva V.V. Dinamika rybnogo naseleniya ozera Galichskoye, yego produktsionnyye vozmozhnosti i sostoyaniye v sovremennyy period [Dynamics of the fish population of Lake Galichskoye, its production capabilities and state in the modern period]. *Rybokhozyay-stvennyye issledovaniya na vnutrennikh vodoyemakh: Materialy II Vserossiyskoy molodezhnoy konferentsii 2016 g.* SPb., "GosNIORH", 2016, pp. 120–129. (In Russian)
- Kitayev S.P. *Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov* [Fundamentals of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2007, 395 p. (In Russian)
- Koval'skiy N.G. Sovremennoye sostoyaniye populyatsii zolotogo karasya *Carassius carassius* L. Chukhlomskogo ozera Kostromskoy oblasti [The current state of the gold carp *Carassius carassius* L. population of Lake Chukhlomskoye, Kostroma region] *Diss. ... kand. biol. nauk*. Kostroma, 2005, 116 p. (In Russian)
- Kvasov D.D. *Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnykh ozer i vnutrennikh morey Vostochnoy Yevropy* [Late Quaternary history of large lakes and inland seas of Eastern Europe]. L., Nauka, 1975, 278 p. (In Russian)
- Lebedev G.T. *Chukhlomskoye ozero i yego issledovateli* [Chukhlomskoye lake and its researchers]. Chukhloma, 1958, 707 p. (In Russian)
- Lur'ye Yu.Yu. *Unifitsirovannyye metody analiza vod* [Unified Methods for Water Analysis]. M.: Khimiya, 1971, 376 p. (In Russian)
- Mednikov B.M., Starobogatov YA.I. Rendom-kamera dlya podscheta melkikh biologicheskikh ob'yektov [Random camera for counting small biological objects]. *Trudy VGBO*, 1961, vol. 11, pp. 426–428.
- Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya* [Methodical recommendations for the collection and

- processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products]. L., GosNIORKH, ZIN AN SSSR, 1982, 33 p. (In Russian)
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov [Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies]. M., Nauka, 1975, 240 p. (In Russian)
- Mineyeva N.M. *Rastitel'nyye pigmenty v vode Volzhskikh vodokhranilishch* [Plant pigments in the water of the Volga reservoirs]. M., Nauka, 2004, 156 p. (In Russian)
- Oglesby R.T. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production and morphoedaphic factors. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 1977, vol. 34, no. 12, pp. 2271–2279. doi:10.1139/f77-305
- Okhapkin A.G. Struktura i suksessiya fitoplanktona pri zaregulirovanii rechnogo stoka (na primere r. Volgi i yeyo pritokov) [The structure and succession of phytoplankton during regulation of river runoff (on the example of the Volga river and its tributaries)] *Diss. ... dokt. biol. nauk.* SPb., 1997, 280 p. (In Russian)
- Okhapkin A.G., Genkal S.I., Sharagina E.M., Vodeneva E.L. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21st century. *Inland Water Biology*, 2014, vol. 7, no. 4, pp. 357–365.
- OST-15-372-87. *Okhrana prirody. Gidrosfera. Voda dlya rybovodnykh khozyaystv. Obshchiye trebovaniya i normy* [Protection of Nature. Hydrosphere. Water for fish farms. General requirements and standards]. M., 1988, 18 p. (In Russian)
- Otsenka sovremennogo sostoyaniya osnovnykh promyslovnykh ryb oz. Galichskogo, yego znacheniye v vosproizvodstve rybnikh zapasov Gor'kovskogo vodokhranilishcha [Assessment of the current state of the main commercial fish of Lake Galichskoye, its importance in the reproduction of fish stocks of the Gorky reservoir]. *Otchet NIR promezhutochnyy*. Borok, IBVV RAN, 1996, 66 p. (In Russian)
- Otsenka sovremennogo sostoyaniya osnovnykh promyslovnykh ryb oz. Galichskogo, yego znacheniye v vosproizvodstve rybnikh zapasov Gor'kovskogo vodokhranilishcha [Assessment of the current state of the main commercial fish of Lake Galichskoye, its importance in the reproduction of fish stocks of the Gorky reservoir]. *Otchet NIR zaklyuchitel'nyy*. Borok, IBVV RAN, 1997, 74 p. (In Russian)
- Pechnikov A.S. Ikhtiomassa kak pokazatel' bioproduktsionnykh vozmozhnostey ozer Galichskogo i Chukhlomskogo [Ichthyomass as an indicator of bioproduction potential of Galichskoye and Chukhlomskoe lakes]. *Sb. nauch. tr. "GosNIORKH"*, 1981, vol. 164, pp. 75–83. (In Russian)
- Pechnikov A.S., Tereshenkov I.I. *Metodicheskiye ukazaniya po sboru i obrabotke ikhtiologicheskogo materiala v mal'kikh ozerakh* [Guidelines for the collection and processing of ichthyological material in small lakes]. L., Izd-vo "GosNIORKH", 1986, 65 p. (In Russian)
- Postnov D.I. Sostoyaniye populyatsii leshcha i drugikh promyslovnykh ryb Galichskogo ozera Kostromskoy oblasti [The state of the population of bream and other commercial fish of the Galichskoye lake of the Kostroma region]. *Prirodnouresursnyy potentsial, ekologiya i ustoychivoye razvitiye regionov Rossii: sbornik materialov IV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Penza, RIO PGSKHA, 2005, pp. 193–194. (In Russian)
- Rudenko G.P. *Chislennost' ryb, ikhtiomassa, produktsiya vyzhivshikh ryb i upravleniye ryboproduktsionnym protsessom v presnovodnykh vodoyemakh* [Fish abundance, ichthyomass, surviving fish production and fish production management in freshwater bodies]. SPb., "GosNIORKH", 2014, 106 p. (In Russian)
- Rudenko G.P. *Produktsionnyye osobennosti ikhtiotseenozov mal'kikh i srednikh ozer Severo-Zapada i ikh klassifi-katsiya* [Production features of ichthyocenoses of small and medium-sized lakes in the North-West and their classification]. SPb., "GosNIORKH", 2000, pp. 82–83. (In Russian)
- Rudenko G.P. *Sposob opredeleniya obshchego dopustimogo ulova ryby i vliyaniye intensivnogo promysla na produktsionnyye pokazateli populyatsii ryb. (metodicheskoye rukovodstvo)* [Method for determining the total allowable fish catch and the influence of intensive fishing on the production indicators of the fish population (methodological guide)]. SPb., "GosNIORKH", 2015, 34 p.
- Rybovodno-biologicheskiye normy dlya ekspluatatsii prudovykh khozyaystv* [Fish culture and biological standards for the operation of pond farms]. M., 1985, 54 p. (In Russian)
- SCOR-UNESCO Working Group N 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water. *Monographs on oceanographic methodology*. P., UNESCO, 1966, pp. 9–18.
- Sechin Yu.T. *Bioresursnyye issledovaniya na vnutrennikh vodoyemakh* [Bioresource research in inland waters]. Kaluga, "Ejdos", 2010, 204 p. (In Russian)
- Sechin Yu.T. *Metodicheskiye ukazaniya po otsenke chislennosti ryb v presnovodnykh vodoyemakh* [Guidelines for assessing the number of fish in freshwater bodies]. M., VNIIPRKH, 1990, 50 p. (In Russian)
- Semenova A.D. *Rukovodstvo po khimicheskoy analizu poverkhnostnykh vod sushi* [Guide to Chemical Analysis of Terrestrial Surface Waters]. L., Gidrometeoizdat, 1977, 541 p. (In Russian)
- Solov'yev M.M. *Problema sapropelya v SSSR* [The sapropel problem in the USSR]. L., Nauchno-populyarnaya literatura AN SSSR, 1932, 105 p. (In Russian)
- Talling J.F. An annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Intern. Revue ges. Hydrobiol.*, 1966, vol. 51, no. 4, pp. 545–621.
- Tereshchenko V. G. Dinamika raznoobraziya rybnogo naseleniya ozer i vodokhranilishch Rossii i sopredel'nykh stran [Dynamics of the diversity of the fish population of lakes and reservoirs in Russia and neighboring countries]. *Avto-ref. ... dis. dokt. biol. nauk.* SPb., 2005, 49 p. (In Russian)
- Trifonova I.S. *Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona* [Ecology and succession of lacustrine phytoplankton]. L., 1990, 184 p. (In Russian)

- USGS Global Visualization Viewer. 2019. Available through: <http://landsatlook.usgs.gov/viewer.html>. 12.10.2019.
- Val'mus S.G., Pravdin I.F. Materialy po obsledovaniyu Galichskogo ozera [Materials for the survey of Galich Lake]. *Trudy Galichskogo otdeleniya Kostromskogo nauchnogo obshchestva po izucheniyu mestnogo kraya*, 1923. 36 p. (In Russian)
- Vodeneyeva Ye.L., Kulizin P.V. *Vodorosli Mordovskogo zapovednika (annotirovannyi spisok vidov)* [Algae of the Mordovian Reserve (annotated list of species)]. M., 2019, 62 p. [Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 134] (In Russian)

MODERN HYDROMORPHOLOGICAL, HYDROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND STATE OF FISH POPULATIONS OF LAKE GALICHSKOYE AND LAKE CHUKHLOMSKOYE IN KOSTROMA REGION

A. E. Minin, R. K. Kataev, V. V. Loginov, L. M. Minina, E. L. Vodeneeva, T. V. Lavrova,
E. A. Frolova, T. V. Krivdina

*Nizhny Novgorod branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography,
603116, Nizhny Novgorod, Moskovskoye sh., 31, Russia, e-mail: nnovniro@vniro.ru*

Hydrochemical, hydrobiological and ichthyological studies of the two largest lakes in the Kostroma region - Galichskoye and Chukhlomskoye for the period 2005–19 were carried out. Current state of the fish population in comparison with previous periods was analysed. Area of water bodies was updated according to geographic information systems data for 2017–19. The collection and processing of hydrochemical and hydrobiological samples were carried out according to standard methods. The collection of ichthyological materials was carried out by conventional methods using fry drag, small-mesh seines and fixed nets. The boundaries of the lakes were digitized using Landsat satellite images. The hydrochemical indicators of both lakes are within the limits of fishery standards. The hydrochemical regime of Lake Galichskoye is stable. The rise in the water level of Lake Chukhlomskoye had a positive effect on its hydrochemical regime. It has been established that both investigated lakes are currently, as before, highly productive water bodies. According to the concentration of chlorophyll “a” they have a β -eutrophic status, according to quantitative indicators of phytoplankton development they correspond to a high eutrophic level. According to the quantitative indicators of zooplankton, Lake Galichskoye is a low-forage water body (0.37 g/m^3), and Chukhlomskoye is a medium-forage water body (2.12 g/m^3). Lake Galichskoye is medium-fodder, and Lake Chukhlomskoye is high-forage lakes for benthofagous fish. According to indicator species of zoobenthos, the water of both lakes is classified as an α -mesosaprobic zone, polluted (quality class IV).

The species richness of fish on Lake Galich – 16 species, on Lake Chukhloma – 12 species, ichthyomass – 221.9 and 176.5 kg/ha, respectively. It was noted that in the reservoirs over the past two decades, serious changes have occurred in the structure of the fish population. In both lakes, perch fish were replaced by cypriids, which is associated with the process of eutrophication. In Galichskoye Lake, after a sharp decrease in fishing load since 2005, there has been a significant increase in the number of small-sized fish species caused a corresponding increase in stocks of predatory species (pike and pike perch). In the Lake Chukhlomskoye, the ecological niche of the crucian was occupied by the bream, which was acclimatized in the reservoir almost a century ago. It was determined that during the growing season the average area of Lake Galichskoye is 7124.3 ± 57.5 hectares, of Lake Chukhlomskoye – 4862.7 ± 14.7 hectares.

Keywords: lakes, Kostroma region, geographic information systems, phytoplankton, zooplankton, zoobenthos, fish population, fish biomass

Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
вып. 94(97), 2021 г.**

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2021, Вып. 94(97). С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2021. Is. 94(97). P. ...

Подписано в печать 28.06.2021. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 16,5. Заказ № 21123. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru