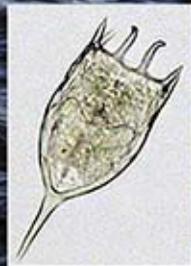


**В.И. ЛАЗАРЕВА**

**Структура и динамика  
зоопланктона Рыбинского  
водохранилища**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД  
им. И.Д. ПАПАНИНА

**В.И. ЛАЗАРЕВА**

**Структура и динамика  
зоопланктона Рыбинского  
водохранилища**

Под редакцией  
доктора биологических наук А.И. Копылова

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2010

УДК 574.5 (285.2) (47)

ББК 28.082.3

Л 17

**В.И. Лазарева.** Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. А.И. Копылова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 183 с.

В монографии представлены итоги многолетних (1983–2009 гг.) исследований состава, структуры и динамики сообщества зоопланктона Рыбинского водохранилища, а также результаты анализа архивных материалов регулярных «стандартных» наблюдений за зоопланктоном 1956–1995 гг. Приведена оценка современного состояния зоопланктона, определены уровень и периодичность изменчивости его характеристик, показана роль биоинвазионных процессов в сукцессии сообщества, сделаны расчеты продукции и потоков энергии через основные группы видов пелагической трофической сети. В книге приведены также сведения о составе и особенностях натурализации зоопланктонных видов-вселенцев, обсуждена проблема оценки трофического статуса равнинных водохранилищ по показателям зоопланктона.

Для гидробиологов, лимнологов, специалистов в области экологии и охраны окружающей среды.

Библ. 267 назв. Ил. 29. Табл. 61.

Ключевые слова: водохранилище, зоопланктон, состав, структура, динамика, сукцессии, численность, биомасса, продукция, трофические связи, биоиндикация.

*Ответственный редактор:* доктор биологических наук А.И. Копылов

*Рецензенты:* д.б.н. А.В. Крылов, д.б.н. Н.М. Коровчинский

*Книга издана при финансовой поддержке программы ОБН РАН  
«Биологические ресурсы России: оценка состояния  
и фундаментальные основы мониторинга»*

© В.И. Лазарева, текст, иллюстрации, 2010

© ИБВВ РАН, 2010

ISBN 978-5-87317-666-3

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2010

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
I.D. PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY  
OF INLAND WATERS

**V.I. LAZAREVA**

**Zooplankton structure  
and dynamics  
in the Rybinsk Reservoir**

Editor-in-Chief A.I. Kopylov

KMK Scientific Press Ltd.

Moscow ❖ 2010

UDC 574.5 (285.2) (47)

**V.I. Lazareva.** Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir. A.I. Kopylov, ed. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2010. 183 p.

The monograph contains the results of long-term (1983 to 2009) studies on the composition, structure and dynamics of the Rybinsk Reservoir zooplankton community as well as the results of the analysis of archived data obtained during regular “standard” observations of zooplankton during 1956–1995. The assessment of the recent state of zooplankton is given along determination of the level and periodicity of changes in its parameters. The role of biological invasions in the community succession is shown. The production and energy flow through main groups of the pelagic trophic net are calculated. The book also provides the data on the composition and peculiarities of establishing of zooplankton-invaders. The problem of the assessment of the trophic states of plain reservoir based upon the zooplankton indices is discussed.

The book is aimed for hydrobiologists, limnologists, experts in ecology and nature preservation.

List of references: 267 titles. Figures 29. Tables 61.

Key words: reservoir, zooplankton, composition, structure dynamic, succession, number, biomass, production, trophic relations, bioindication.

*Editor-in-Chief:* A.I. Kopylov

© V.I. Lazareva, text, illustrations, 2010

© IBIW RAS, 2010

ISBN 978-5-87317-666-3

© KMK Scientific Press Ltd., publishing, 2010

## Введение

Рыбинское — одно из наиболее изученных в каскаде водохранилищ Волги, исследование формирования зоопланктона проводится с начала его заполнения (с 1941 г.). Материалы по составу, структуре и динамике зоопланктона водохранилища отражены в ряде коллективных и авторских монографий, среди которых следует отметить «Рыбинское водохранилище и его жизнь» (1972), «Волга и ее жизнь» (1978), «Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ» (Ривьер, 1986), «Экологические проблемы Верхней Волги» (2001), а также в большом количестве сборников и статей.

Предлагаемая читателям монография представляет итог многолетних (1983–2008 гг.) исследований зоопланктона Рыбинского водохранилища, выполненных непосредственно автором, а также авторского анализа архивных материалов Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН по долговременному (1956–1995 гг.) мониторингу зоопланктона водохранилища. В книге впервые проанализированы долговременная (50 лет) динамика фауны, структуры сообщества, иерархия периодических колебаний параметров сообщества и ее связь с изменчивостью характеристик стока рек и термического режима, а также механизм натурализации новых видов и особенности функционирования трофической сети метазоопланктона.

Книга содержит достаточно полную информацию о состоянии сообщества в начале XXI века, закономерностях межгодовой динамики его характеристик, значении зоопланктона как индикатора состояния экосистемы и направления ее сукцессии. Подробно обсуждена проблема оценки трофического статуса водохранилища по показателям зоопланктона. Ограниченный объем книги не позволил автору представить все имеющиеся материалы. Основные оригинальные и аналитические публикации по затронутым вопросам приведены в обширном списке литературы. Проведенные исследования охватывали всю акваторию водохранилища и выполнялись в основном по сетке станций, разработанной еще в 50–60-годах прошлого века. Схемы и описание станций наблюдения, объем материалов, и методические подходы к изучению сообщества представлены в главе 2. Названия и нумерация станций, фигурирующих в тексте последующих глав, приведены в соответствие с этими схемами.

Основной объем работ выполнен в рамках плановых тем Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН. Часть работ поддержана Программами Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Я признательна рецензентам за тщательный и критический анализ рукописи, конструктивные предложения и замечания, которые были учтены при подготовке книги к печати. Особая благодарность А.И. Копылову за консультации и помощь при подготовке рукописи. Архивные материалы собраны под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского, В.Н. Яковлева и И.К. Ривьер, состав видов зоопланктона в них в разные годы определяли Л.Г. Буторина, И.М. Лебедева, Е. Мельников, А.В. Монаков, Э.Д. Мордухай-Болтовская, Н.К. Овчинникова. Динамика климатических характеристик и гидрологического режима Рыбинского водохранилища проанализирована по данным Рыбинской гидрометеорологической Обсерватории и ГМС «Борок». Современные полевые материалы по зоопланктону Рыбинского водохранилища получены автором при поддержке Ю.В. Герасимова, А.В. Крылова, А.С. Литвинова и Ю.В. Слынько. Большую помощь в сборе и анализе данных мне оказала С.М. Жданова. Считаю своим долгом выразить всем им самую искреннюю и глубокую признательность.

*В.И. Лазарева*

# Глава 1

## Общая характеристика Рыбинского водохранилища

### 1.1. Бассейн

Бассейн Верхней Волги расположен между  $55^{\circ}$  и  $61^{\circ}$  с.ш. в пределах средней части Восточно-Европейской равнины в подзонах средней и южной тайги. Лесами покрыто 40–80% водосбора (Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002). Болота занимают значительную часть (10–14%) территории частных бассейнов Рыбинского, Угличского и Шекснинского водохранилищ, бассейн Ивановского водохранилища заболочен слабо (3%) (Волга и ее жизнь, 1978; Современное состояние..., 2002). Речная сеть густая ( $0,2 \text{ км/км}^2$ ), средний модуль стока составляет  $6,5\text{--}9 \text{ л/с на } 1 \text{ км}^2$ , основное значение в питании рек принадлежит снежному покрову. На период весеннего паводка приходится 40–60% годового притока вод в водоемы, летом — 10–20% (Экологические проблемы..., 2001).

Традиционно нижней границей бассейна Верхней Волги считают место впадения в Волгу р. Шексна или плотину Рыбинской ГЭС (Волга и ее жизнь, 1978), хотя в последнее время к Верхней Волге относят и Горьковское водохранилище (Экологические проблемы..., 2001). Площадь водосбора, замыкаемого Рыбинским водохранилищем, составляет  $150500 \text{ км}^2$  и включает ряд крупных водоемов на Волге (Верхневолжское, Ивановское, Угличское, Рыбинское водохранилища) и Шексне (Шекснинское водохранилище) (табл. 1). Помимо крупных в бассейне расположены большое количество малых озер и озерков, основная часть которых сосредоточены в западной части Вологодской области в частных бассейнах Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Озерность варьирует от 2% на юге в бассейнах Ивановского и Угличского водохранилищ, до 6–10% на севере (Волга и ее жизнь, 1978; Экологические проблемы..., 2001).

### 1.2. Водохранилище

Рыбинское водохранилище — третье в волжском каскаде после Ивановского и Угличского. Водохранилище расположено в южной части Молого-Шекснинской низины, площадь его зеркала при нормальном подпорном уровне  $4550 \text{ км}^2$  (Рыбинское водохранилище, 1972). Колебания уровня в течение года достигают 5 м, коэффициент условного водообмена  $1,86 \text{ год}^{-1}$  самый низкий в каскаде (Экология фитопланктона..., 1999). Выделяют три речных (Волжский, Шекснинский, Моложский) и Главный озеровидный плесы (Фортунагов, 1974).

**Таблица 1.**

Основные характеристики водохранилищ бассейна Верхней Волги при нормальном подпорном уровне (по: Волга и ее жизнь, 1978; Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002).

Водохранилище	Площадь, км <sup>2</sup>		V <sub>с</sub> км <sup>3</sup>	Глубина, м		K <sub>вод</sub> год <sup>-1</sup>	Приток, км <sup>3</sup>	
	водо-сбора	зеркала		средняя	макс.		средний	min-max
Шекснинское	19445	1665	6,5	3,9	20,0	0,8	6,23	3,9–9,7
Верхневолжское	3500	179	0,8	4,4	16,1	1,2	1,02	0,5–1,7
Иваньковское	41000	327	1,1	3,4	19,0	10,6	10,29	5,2–17,1
Угличское	60020	249	1,2	5,0	23,2	10,1	11,61	5,5–22,9
Рыбинское	150500	4550	25,4	5,6	30,4	1,9	35,4	16,8–51,5

**Таблица 2.**

Химический состав (мг/л) pH и цветность (град. Pt–Co шкалы) вод Рыбинского водохранилища (по: Экология фитопланктона..., 1999; Экологические проблемы..., 2001).

Плес	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Σ ионов	pH*	Цветность*
Главный	14–39	3–11	68–160	8–26	132–272	7,0–8,9	40–100
Волжский	21–42	4–11	76–165	12–22	126–261	7,2–7,6	30–65
Моложский	13–45	4–12	73–155	7–22	99–240	6,8–7,2	53–140
Шекснинский	15–30	3–9	54–109	9–27	98–181	6,8–7,2	56–120

\* – данные за май–октябрь.

Воды водохранилища относятся к маломинерализованным гидрокарбонатным группы кальция, в Главном плесе среднегодовая сумма ионов составляет 180 мг/л (Экологические проблемы..., 2001). Величина pH воды с мая по октябрь варьирует в пределах 7–8,9 с максимумом летом в центре водохранилища, цветность составляет 30–140 град. Рт-Со шкалы, наибольшие значения характерны для Моложского и Шекснинского плесов (табл. 2).

По содержанию биогенных элементов ( $N_{\text{общ}}$  0,7–1,7 мг/л,  $P_{\text{общ}}$  30–97 мкг/л) Главный плес водоема считают эвтрофным, еще более эвтрофированы Шекснинский и Волжский плесы (Экология фитопланктона..., 1999). Дефицит минеральных форм азота и фосфора ощущается в середине лета во время массового развития фитопланктона (Былинкина, 1993; Былинкина и др., 1993). Поддерживает функционирование фито- и бактериопланктона высокая скорость регенерации фосфатов из донных отложений (1–33 час) (Былинкина и др., 1993). Основная часть азота (60–70% годового притока) поступает в водохранилище с речным стоком, фосфор привносится со стоком рек (38%), а также при размыве берегов и ложа (38%). Антропогенная добавка (сельское хозяйство и стоки городов Твери и Череповца) составляет 30% годового притока азота и 34% — фосфора (Экологические проблемы..., 2001). По другим оценкам вклад антропогенных источников в поступление азота и фосфора не превышает 2% (Законнов, Зимина, 1984). Антропогенное эвтрофирование влияет на состав и функционирование водных сообществ главным образом в Шекснинском и Волжском плесах водохранилища (Былинкина, 1993; Экология фитопланктона..., 1999).

Рыбинское водохранилище — сильно гумифицированный водоем (табл. 2), особенно богаты растворенным органическим веществом (РОВ) воды северных рек Мологи и Шексны (Рыбинское водохранилище, 1972; Экология фитопланктона..., 1999). Среднее содержание РОВ в воде 10–12 мгС/л. По оценке Ю.И. Сорокина в водоем за год поступает в три раза больше аллохтонного вещества, чем синтезируется в нем растительностью автохтонного (Рыбинское водохранилище, 1972). Это не только терригенное ОВ, выносимое из почв водосбора, но и планктоногенное, поступающее из Угличского, Ивановского и Шекснинского водохранилищ. По расчетам В.В. Законнова и Н.А. Зиминевой (1984) приток аллохтонного терригенного ОВ составляет 54%, продукция планктона — 34% годового поступления ОВ. В летнюю межень (август) за сутки в водохранилище поступает 10,8 т С аллохтонного планктоногенного (определенного по БПК<sub>5</sub>) ОВ (Минеева, Бикбулатова, 2005), что со-

ставляет ~3% суточной продукции фитопланктона. Значительную роль аллохтонного ОВ в функционировании экосистемы водохранилища подтверждает также высокое (до 224%) отношение бактериальной продукции к продукции фитопланктона (Копылов, Косолапов, 2008). Легкая фракция аллохтонного и автохтонное ОВ фитопланктона успевают минерализоваться полностью за 5,5 мес (Бикбулатов, Бикбулатова, 1993). Основная часть ОВ (более 60%) распадается в воде или поступает в донные отложения водоема, с речным стоком в Горьковское водохранилище выносятся около 30% (Законнов, Зиминова, 1984).

Таким образом, продуктивность экосистемы Рыбинского водохранилища в значительной степени зависит от количества и качества аллохтонного ОВ. Количество этого вещества определяется объемом речного стока, а его качество зависит преимущественно от развития промышленности и сельского хозяйства на водосборе водохранилища, а также от продуктивности наиболее крупных водоемов бассейна.

Трансформация речных грунтов и формирование донных отложений водохранилища происходит в основном за счет разрушения берегов и размыва затопленных почв ложа (83%), а также за счет взвешенного вещества, поступающего с речным стоком (14%). Вклад биотических факторов не превышает 3% (Экологические проблемы..., 2001). Средняя скорость накопления ОВ в грунтах составляет 47 г С/м<sup>2</sup> в год, темп седиментации в первые 20 лет эксплуатации был вдвое больше, чем в настоящее время (Законнов, 1993).

Современные донные отложения представлены песками различной степени заиленности, а также глинистыми серыми, песчанистыми серыми и переходными илами. Высокое содержание легкоусвояемого ОВ (8–10% или 9,9 мг/г сухой массы) и максимальная биомасса бентоса (14–15 г/м<sup>2</sup> в среднем за сезон) отмечены на серых и переходных илах (Поддубная, 1988; Перова, 1999; Законнов, 1993; Степанова, 1993; Экологические проблемы..., 2001). Площадь высокопродуктивных илов была наибольшей (35–40% общей площади) в 60–70-х годах прошлого века, к началу 90-х она уменьшилась в 2,3 раза (Законнов, 1995). Они в основном сосредоточены вдоль затопленных русел рек Мологи, Шексны и Волги, мощность осадков варьирует в пределах 10–84 см (Законнов, 1995; Законнов, Поддубный, 2002). Анализ данных грунтовой съемки 1992 г. показал существенные изменения в распределении донных отложений. В мелководной зоне (до глубины 4 м) выявлено формирование заболоченных почв, песчаных отмелей и кос, на глубине >10 м отмечено замещение песчанистого ила глинистым. Пески преобладают над всеми другими ти-

пами грунтов водохранилища, а их мощность составляет в среднем 10 см (Законнов, Поддубный, 2002).

Донные отложения водоемов служат аккумуляторами ОВ и резервом биогенных элементов для планктона. Изменение площади высокопродуктивных илов, их мощности и содержания легкоусвояемого ОВ представляют один из лучших показателей темпа эвтрофирования экосистемы водохранилища (Поддубная, 1988; Лазарева, 2005б).

Считают (Экология фитопланктона., 1999), что в конце 70-х годов XX века завершился переход экосистемы Рыбинского водохранилища от мезотрофного состояния к эвтрофному. По средней концентрации в воде хлорофилла *a* ( $X_{\text{ла}} = 14,2 \pm 0,6$ ) максимальный уровень эвтрофирования водоема наблюдали в 80-х годах прошлого века, в 90-х годах содержание пигмента ( $X_{\text{ла}} = 11,7 \pm 0,8$  мкг/л) снизилось до соответствующего умеренно эвтрофному статусу (Минеева, 2004). Согласно анализу Н.М. Минеевой (Минеева, 2004), в 90-е годы, как и в 70-е, в водохранилище преобладали «мезотрофные» значения (1–10 мкг/л) концентрации пигмента, их встречаемость составила >90% общего числа наблюдений в 1969–1970 гг. 56,3% в 1976–1979 гг. 46,0% — в 1980–1987 гг. и 61,1% – в 1991–1997 гг. В 2000–2003 гг. среднесезонные значения содержания пигмента варьировали в пределах 7,9–14,3 мкг/л ( $11,5 \pm 1,64$ ) (Минеева, 2006). После 2005 г. зарегистрировано снижение содержания фотосинтетических пигментов в донных отложениях (устное сообщение Л.Е. Сигаревой). Таким образом, в 90-х годах XX в. началось деэвтрофирование экосистемы.

## Глава 2

### Материал и методы исследования

#### 2.1. Структура данных

Данные по гидрологическому режиму, химическому составу вод и характеристике биоты (кроме метазоопланктона) водохранилищ взяты преимущественно из обширной литературы по этим вопросам, ссылки приведены в соответствующих разделах. Для анализа влияния динамики климата на зоопланктон использованы стандартные ряды наблюдений по количеству осадков, уровню, температуре воды и воздуха гидрометеостанции Дарвинского государственного заповедника (ГМС «Борок», Моложский плес Рыбинского водохранилища, Вологодская обл.) и Рыбинской гидрометеообсерватории (РГМО, Главный плес Рыбинского водохранилища, Ярославская обл.). Статистический анализ многолетней (1956–1995 гг.) динамики зоопланктона Рыбинского водохранилища проводили по архивным данным Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН. Изменения состава, структуры и распределения зоопланктона в 1983–1988 гг. и 1997–2009 гг. полностью выполнены по собственным оригинальным наблюдениям.

Зоопланктон других водохранилищ (Иваньковского, Угличского, Шекснинского) анализировали преимущественно по литературным данным. Собственные данные (~100 проб) получены только для летнего планктона (июнь, август) в современный период (2003–2007 гг.). Всего собрано и обработано автором >400 проб зоопланктона из пелагиали и столько же из литорали водохранилищ, систематизированы и проанализированы материалы почти 3000 архивных проб (табл. 3).

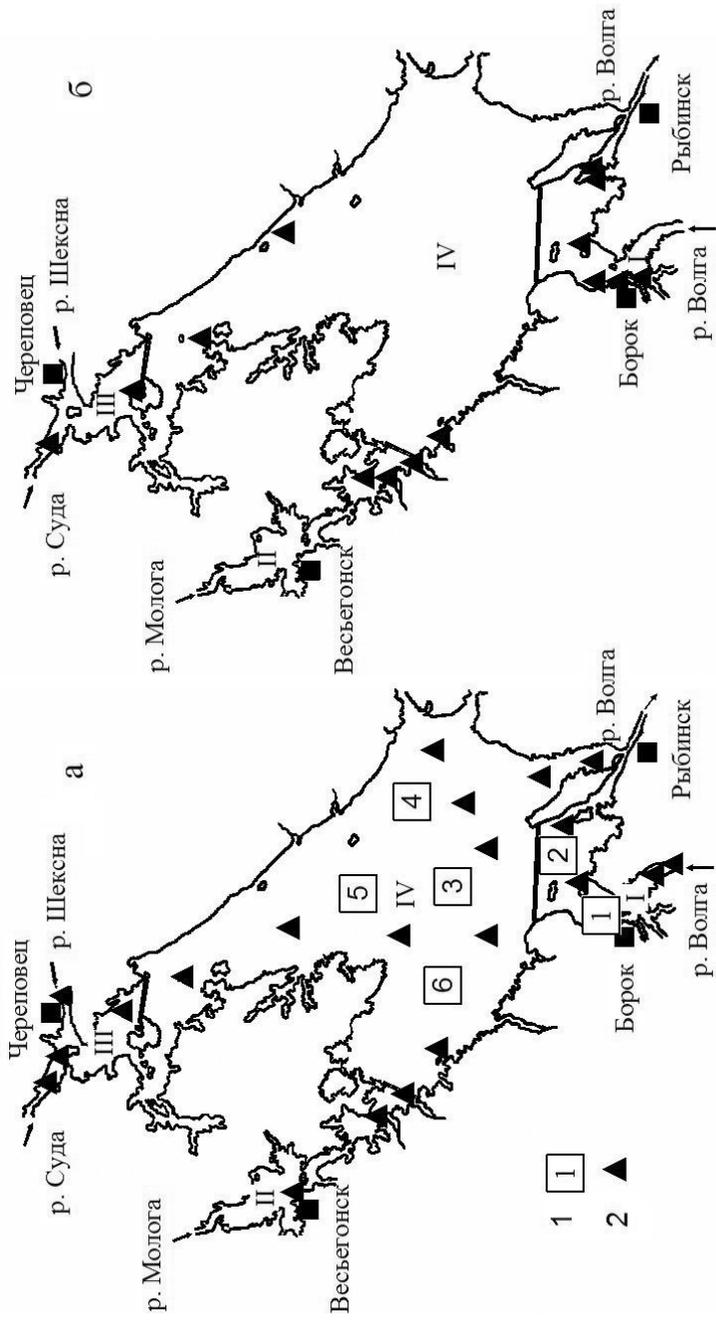
#### 2.2. Методы сбора и лабораторной обработки проб зоопланктона

В мае–октябре 1956–1995 гг. в период открытой воды пробы собирали каждые 2 нед на шести «стандартных» станциях с глубиной 5–14 м в пелагиали Рыбинского водохранилища (рис 1а). До 1962 г. для сбора зоопланктона использовали большой планкточерпатель Богорова (50 л), после 1962 г. — планктобатометр системы Дьяченко–Кожевникова (10 л). Пробы отбирали через каждые 2 м от поверхности до дна, сборы зоопланктона со всех горизонтов на одной станции объединяли и обрабатывали как одну интегральную пробу. Концентрировали зоопланктон через сито №70.

**Таблица 3.**

Структура и объем данных по зоопланктону Рыбинского водохранилища.

Годы	Количество станций	Период, мес	Число проб	Орудие лова	Источник
Целагиаль					
1956–1961	6	V–X	450	Планкточерпатель Богорова, 50 л	Архив лаборатории
1962–1997, 2001	6	V–X	2400	Планктобаторметр ДК, 10 л	Архив лаборатории
1998, 2000, 2002, 2004	6	VI–VIII	48	Планктобаторметр ДК, 10 л	Архив лаборатории
1983–1988	2	V–X XI–IV	150	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
1997–1999	10–18	VIII	35	Большая сеть, сито №47; осадочный метод, 1 л	Собственные данные
2001	17	VI–VII	16	Большая сеть, сито №47; Планктобаторметр ДК, 10 л	Собственные данные,
2003	15	VI, VIII	27	Большая сеть, сито №47; Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные,
2004	12	VI	20	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
2005	22	VII–VIII	50	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
2006	23	X	30	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
2007–2009	18–22	V–X	115	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
Литораль, устья рек и мелководные заливы					
1983–1988	6	V–IX XI–IV	290	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
2002	25	VIII–IX	25	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
2008	3	II–III	20	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные
2007–2009	4–7	V–X	24	Малая сеть Джели, сито №70	Собственные данные



Камеральную обработку проб проводили под микроскопом в камере Богорова по стандартной гидробиологической методике (Киселев, 1969; Методика изучения..., 1975). Биомассу зоопланктеров рассчитывали по таблицам зависимости массы организмов от длины тела (Мордухай-Болтовской, 1954; Уломский, 1961). Состав видов зоопланктона определяли в 1956 г. Э.Д. Мордухай-Болтовская, в 1957 г. Е. Мельников, в 1958, 1960, 1964–1969 гг. Л.Г. Буторина, в 1959, 1961–1963 гг. А.В. Монаков, в 1970–1995 гг. И.М. Лебедева и Н.К. Овчинникова. С 1997 г. все определения выполнены автором.

Для анализа сезонной динамики фауны, динамики пространственного распределения зоопланктона и биоинвазионных процессов использовали оригинальные данные по зоопланктону Рыбинского водохранилища. Пробы собирали в 1987–1988 и 1997–2009 гг. по всей акватории водохранилища включая прибрежную зону (рис. 1а, б, преимущественно сетями Джеди разной конструкции (табл. 3). С 2006 г. зоопланктон собирали малой сетью Джеди (диаметр входа 12 см, сито №70, диагональ ячеи 120 мкм). В тех же пробах учитывали велигеров дрейссен.

Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили под микроскопом МБС-9 в камере Богорова. Малочисленные виды с длиной тела  $>0,4$  мм просчитывали в трети, в половине или в целой пробе. Доминантные виды выделяли по относительной численности отдельно в таксономических группах ракообразных и коловраток. За нижнюю границу доминирования принимали обилие 5% суммарного, виды с численностью  $<5\%$  считали второстепенными и не включали в число доминантов (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005а).

Численность популяций копепод рассчитывали с учетом копеподитов и науплиусов, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием взрослых рачков. Для циклопов распределение обилия между видами ювенильных особей рассчитывали по соотношению самцов, самок и копеподитов IV–V, последних определяли до вида. То же для диаптомид рассчитывали по соотношению самцов, поскольку самки *Eudiptomus gracilis* Sars, *E. graciloides* (Lill.) в Рыбинском водохранилище характеризуются смешанными признаками обоих видов. Таксономическую принадлежность видов этого рода рекомендуют определять по самцам (Боруцкий и др., 1991). Биомассу животных рассчитывали

**Рис. 1.** Карта-схема расположения гидробиологических станций в пелагиали (а) и литорали (б) Рыбинского водохранилища.

I–IV — плесы водохранилища: I — Волжский, II — Моложский, III — Шекнинский, IV — Главный; 1 — «стандартные», 2 — прочие станции.

по формулам связи массы с длиной тела (Мордухай-Болтовской, 1954; Балущкина, Винберг, 1979). Латинские названия видов приведены как в работах (Кутикова, 1970; Определитель пресноводных..., 1995).

### 2.3. Математический анализ данных

Для анализа структуры сообщества и индикации эвтрофирования, закисления и динамики климата использовали семь групп показателей. В качестве характеристик видового богатства зоопланктона анализировали общее количество видов в списке ( $S_{\text{общ}}$ ), число видов в единичной пробе ( $S_{\text{пр}}$ ) или в пробах за год, индекс нумерического видового богатства Маргалефа  $(S - 1)/\ln N_{\text{общ}}$  (Одум, 1975; Песенко, 1982), а также количество доминантов — видов с относительным обилием  $>5\%$  общей численности или биомассы (Лазарева и др., 2001).

Уровень доминирования в сообществе измеряли с использованием индексов Симпсона  $\sum p_i^2$  и Бергера-Паркера  $p_{\text{max}}$  (Песенко, 1982; Мэгаран, 1992), а также графическим способом — по графикам рангового распределения обилия видов или «разнообразия–доминирования» (Одум, 1975; Уиттекер, 1980). Поскольку относительное обилие видов рассчитывали отдельно для групп ракообразных ( $p_{\text{max}1}$ ) и коловраток ( $p_{\text{max}2}$ ), индекс Бергера/Паркера для всего сообщества зоопланктона вычисляли по модифицированной формуле:

$$I_{\text{B/P}} = (p_{\text{max}1} + p_{\text{max}2})/2$$

Видовое разнообразие зоопланктона определяли в основном по информационному индексу Шеннона  $-\sum p_i \log_2 p_i$ , который рассчитывали по биомассе ( $H_b$ ) или численности ( $H_n$ ) (Гиляров, 1972; Песенко, 1982). В ряде случаев использовали также показатели, выводимые из индекса Симпсона  $1/\sum p_i^2$ ,  $1 - \sum p_i^2$  (Песенко, 1982).

Для оценки изменения состава видов и трофического статуса водоемов по зоопланктону использовали фаунистический коэффициент трофности ( $E$ ) (Мяэметс, 1980):

$$E = K(x + 1)/(A + Y) * (y + 1),$$

где:  $K$ ,  $A$ ,  $Y$  — число видов коловраток, копепод и кладоцер соответственно,  $x$  — число видов-индикаторов мезо- и эвтрофии,  $y$  — число видов-индикаторов олиго- и мезотрофии.

Соотношение обилия ракообразных и коловраток ( $B_{\text{cr}}/B_{\text{rot}}$ ,  $N_{\text{cr}}/N_{\text{rot}}$ ) использовали для изучения изменчивости размерной структуры сообщества и оценки кормового значения зоопланктона для рыб-планктофагов. Динамику размерно-массовой структуры сообщества исследовали по по-

казателю средней индивидуальной массы особей ( $w_{cp} = B_{общ}/N_{общ}$ ) (Крючкова, 1987; Андроникова, 1996).

В большинстве случаев, если это не оговорено отдельно, в работе анализировали средние за сезон (май–октябрь) величины общей численности ( $N_{общ}$ ) и биомассы ( $B_{общ}$ ) зоопланктона.

## 2.4. Классификация зоопланктона

Доминантные комплексы зоопланктона на акватории водохранилища классифицировали методами одиночного присоединения (singl) и взвешенного арифметического среднего (weighted pair-group average) иерархического кластерного анализа. В качестве меры различия использовали нормированное евклидово расстояние ( $E$ ), выраженное в % (Лазарева, 2005а).

$$E = e/e_{\max} * 100,$$

где:  $e$  и  $e_{\max}$  — измеренное и максимальное значения евклидова расстояния.

## 2.5. Статистический анализ многолетней динамики зоопланктона

Для каждой из шести стандартных станций Рыбинского водохранилища рассчитывали среднюю арифметическую за вегетационный период (май–октябрь) плотность зоопланктона (численность) ( $N_{общ}$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>), плотность трех основных групп зоопланктона ветвистоусых рачков  $N_{cr}$ , веслоногих рачков  $N_{cop}$  и коловраток  $N_{rot}$ , плотность 18 наиболее многочисленных таксонов (видов и родов), и общую биомассу ( $B_{общ}$ , г/м<sup>3</sup>). Кроме того, рассчитывали среднюю индивидуальную массу организмов ( $w_{cp}$ , мкг сырой массы).

Биомассу зоопланктона рассчитывали также для столба воды под 1 м<sup>2</sup>. Этот показатель вычисляли как произведение  $B_{общ}$  в 1 м<sup>3</sup> на среднюю глубину соответствующего плеса при среднем за период май–октябрь уровне воды<sup>1</sup>. Исходные для расчета средней глубины, объем и площадь плесов водохранилища приняты (по: Бакулин, 1968). Отношение плотности ракообразных к плотности коловраток ( $N_{cr}/N_{rot}$ ) рассчитывали по средним значениям за сезон.

Чтобы убрать случайные флуктуации и выявить периодические колебания характеристик сообществ проводили сглаживание временных

<sup>1</sup> Данные по уровню воды любезно предоставлены сотрудником ИБВВ РАН А.С. Литвиновым.

рядов методом расчета простого скользящего среднего  $k$ -длины. Усреднялись значения с обеих сторон целевого, что дает возможность сохранить структуру исходных данных (Адаменко, 1985). Ряды наблюдений  $B_{\text{общ}}$ ,  $N_{\text{общ}}$  и  $w_{\text{ср}}$  сглаживали по трем точкам, при этом отфильтровываются высокочастотные колебания с периодом 1–3 года. Анализ короткопериодных колебаний в задачу работы не входил. Для сглаженных рядов рассчитывали автокорреляционную функцию, по которой анализировали периодограммы колебаний. Схему анализа временных рядов принимали (по: Пановский, Брайер, 1972).

## **2.6. Оценка достоверности различия средних значений, анализ связи характеристик зоопланктона между собой и с факторами окружающей среды**

Достоверность различия средних значений численности, биомассы и других характеристик зоопланктона оценивали в основном по критерию Стьюдента. Частотное распределение значений большинства параметров биологических сообществ обычно далеко от нормального (Шитиков и др., 2005). Поэтому при небольшой длине ряда наблюдений дополнительно рассчитывали ранговую статистику Манна–Уитни (Nonparametric Mann–Whitney Test). **Большие (>30 значений) ряды данных** анализировали с использованием стандартной процедуры однофакторного дисперсионного анализа. Использовали также графический способ — сравнение доверительных интервалов 95%. Достоверность различия эмпирических распределений частоты встреч видов, а также выделенных групп значений обилия оценивали по критериям  $\chi^2$  (Пирсона) и  $\lambda$  (Колмогорова–Смирнова) с использованием алгоритмов (Плохинский, 1970, 1980).

Связь между параметрами зоопланктона и характеристиками окружающей среды выявляли методами корреляционного и регрессионного анализа. В последнем случае использовали пошаговый метод (forward selection procedure). Вклад независимых переменных в вариации зависимых оценивали по коэффициенту детерминации ( $R^2$ ) согласно рекомендациям (Sokal, Rohlf, 1995).

Ссылки на другие использованные в работе статистики приведены в соответствующих главах. Расчеты выполнены с использованием компьютерных пакетов статистических программ Statistica 6.0 и Statgrafics.

## Глава 3

### Факторы, определяющие динамику и сукцессию зоопланктона водохранилища

К основным факторам, заметно влияющим на динамику и сукцессию водных сообществ водохранилищ Верхней Волги можно отнести два. Первый фактор представляет динамика климата в регионе. Она определяет гидрологический, химический и термический режим вод и наиболее заметно проявляется в откликах сообществ водохранилищ — наиболее инертных экосистем большого размера, влияние локальных возмущений в которых не так заметно по сравнению с региональными, влияющими на водосбор в целом.

Вторым фактором служит собственно сукцессия экосистем водоемов, интенсивность которой определяется динамикой климата — с одной стороны и антропогенным (локальным и фоновым) воздействием на водосборы и водоемы — с другой. На современном этапе эволюции волжских водохранилищ заметную роль играют биоинвазионные процессы, которые на рубеже веков стали не только элементом сукцессии экосистем этих водоемов, но и мощным фактором сукцессии ряда сообществ. Усиление биоинвазионных процессов в водохранилищах Волги с конца XX века связывают с особенностями глобальных климатических процессов (Яковлев, 2005).

#### 3.1. Динамика регионального климата

Гигантская водная система, какой является Рыбинское водохранилище с его бассейном, не может не испытывать воздействия региональных климатических флуктуаций. Попытки оценить это влияние делались неоднократно (Романенко, 1985; Ривьер, 1988; Поддубная, 1988; Смирнов и др., 1993; Лазарева, 1997, 1999, 2005б; Пырина, 2000; Девяткин и др., 2000а,б; Литвинов и др., 2005). Квазициклические колебания биотических характеристик экосистемы водохранилища тесно связаны с динамикой гелиофизических параметров (солнечная активность, колебания орбиты Земли) и глобальных климатических характеристик (Смирнов и др., 1993; Девяткин и др., 1996; Литвинов и др., 2005). Эти факторы определяют климат в регионе, влияют на гидрологический и термический режимы водохранилища, а также на уровень продуктивности его экосистемы.

Годовое поступление воды в водохранилище со стоком рек составляет в среднем  $32,6 \text{ км}^3$ , почти половина его приходится на весенний па-

водок (апрель–май) (Рыбинское водохранилище, 1972). Объем речного стока в маловодные и многоводные годы различается более чем в три раза (16 и 53 км<sup>3</sup> соответственно) (Литвинов и др., 2005). За время существования водохранилища выделяют несколько фаз водности (Литвинов и др., 2005): 1941–1950 гг. неполная маловодная фаза, большая ее часть приходится на период заполнения водохранилища, продолжавшийся 6 лет (1941–1947 гг.); 1951–1962 гг. многоводная; 1963–1976 гг. маловодная, 1972 г. самый маловодный в XX веке; 1977–1995 гг. многоводная, 1990 самый многоводный в XX веке; с 1996 г. по настоящее время маловодная. Таким образом, мы наблюдаем уже третий гидрологический цикл в экосистеме водохранилища.

Колебания стока рек обусловлены внутривековыми циклами общей увлажненности в северной Европе, вызванными изменением состояния циркуляции в средних широтах Северной Атлантики (Индекс Северо-Атлантического Колебания — САК) (Hurrell, 2009). Период колебаний стока рек бассейна Верхней Волги варьирует от 19 до 33 лет (Литвинов, Рощупко, 2000). Кроме этих медленных колебаний, в характеристике речного стока бассейна водохранилища выделяют квази-циклы с периодами 2–4 и 8–12 лет (Литвинов и др., 2002). Все перечисленные колебания находят отражение в динамике биотических характеристик.

Известно, что скорость роста и размножения бактерий, водорослей и беспозвоночных животных прямо связана с температурой окружающей среды. Многолетний ход температуры воздуха имеет четкий 7–11-летний ритм, зависящий от изменения солнечной активности. Среднегодовая температура воздуха в бассейне водохранилища в теплые годы на 4–6 градусов выше по сравнению с холодными, за последние 50 лет отмечен ее рост на 1,2 °С (Литвинов и др., 2002). Более высокая летняя температура воды наблюдается в маловодные годы, для нее характерна обратная зависимость от объема поступающих вод (Смирнов и др., 1993). Поэтому в динамике температуры воды отмечают те же колебания, что и в характеристике речного стока.

Рыбинское водохранилище расположено внутри каскада водохранилищ Волги и принимает сток из Шекснинского, Угличского и Ивановского. Квази-циклические колебания гидрологических характеристик воздействуют на биотические сообщества водохранилища двумя путями (рис. 2). Во-первых, непосредственно через изменение состава, структуры и объема биостока из рек и, особенно, из лежащих выше по каскаду водохранилищ. Во-вторых, косвенно через вариации скорости водообмена, уровня и гидротермического режимов, условий нереста рыб, стартовых условий развития короткоцикловых видов водорослей, бактерий и



**Рис. 2.** Схема влияния динамики климатических характеристик на запас и концентрацию планктона во внутрикаскадном водохранилище.

беспозвоночных, количества и качества поступающего со стоком рек ОБ и степени его аккумуляции в донных отложениях (Лазарева, 1999).

В маловодные годы происходит усиление аутогенных процессов и темпа эвтрофирования водных экосистем (Драбкова, Сорокин, 1979). Снижается приток терригенного и увеличивается аккумуляция в илах водохранилища синтезированного планктоном легкоусвояемого ОБ, что стимулирует развитие наиболее короткоцикловых видов-гетеротрофов (простейшие, коловратки) и видов-пелофилов в бентосе (олигохеты). Возрастает площадь мелководий и осушной зоны, что с запаздыванием на 1–2 года способствует развитию макрофитов, планктона и бентоса в литорали и формированию урожайных поколений рыб (Экологические проблемы..., 2001).

В многоводные годы, напротив, наблюдается усиление аллогенных процессов в экосистемах (Драбкова, Сорокин, 1979). В водохранили-

ше формируется промывной режим, при котором происходит вымывание ОВ, биогенных элементов из донных отложений и их вынос за пределы водоема, увеличивается приток терригенного трудноминерализуемого ОВ и цветность воды, вследствие этого ухудшаются условия функционирования фитопланктона. Снижение количества легкоусвояемого ОВ приводит к доминированию длинноцикловых форм в планктоне (ракообразные). В то же время увеличение биостока из бассейна в многоводные годы способствует миграции видов и росту видового богатства сообществ (Лазарева, 1997). Темп эвтрофирования экосистемы снижается, могут наблюдаться признаки деэвтрофирования (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005б).

### **3.2. Суццессия экосистемы Рыбинского водохранилища**

В Рыбинском водохранилище стадия первичного эвтрофирования прослежена по развитию макрозообентоса («мотылевая» стадия (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Баканов, Митропольский, 1982; Экологические проблемы..., 2001). Результаты исследований состояния экосистемы в 1952–1955 гг. позволяют предположить, что первичное эвтрофирование было выражено слабо. Причиной этого послужила перегруженность затопленных почв торфом, их высокая кислотность и плотность, что определяло низкую биомассу бактерий и медленную минерализацию ОВ (Сорокин, 1958). Кроме того, формирование донных и планктонных сообществ тормозилось недостатком покоящихся стадий гидробионтов и небольшим поступлением легкоусвояемого ОВ со стоком рек и с берегов (Гусева, 1958; Поддубная, 1958; Мордухай-Болтовской, 1958; Воронина, 1959; Ривьер, 1998). Вследствие этого эвтрофирование наблюдалось преимущественно в защищенном прибрежье, в закрытых заливах, устьевых участках рек и других зонах аккумуляции ОВ. В указанных биотопах даже в конце стадии первичного эвтрофирования (1952–1955 гг.) отмечали высокую биомассу фитопланктона ( $7 \text{ г/м}^3$ ), зоопланктона ( $2\text{--}8 \text{ г/м}^3$ ), макрозообентоса ( $7,3 \text{ г/м}^2$ ) и бактерий в грунтах ( $200\text{--}300 \text{ г/м}^2$ ) (Гусева, 1958; Сорокин, 1958; Поддубная, 1958; Воронина, 1959). В центральной части водоема эти показатели, за исключением количества водорослей, были на порядок ниже. Стадия первичного эвтрофирования продолжалась сравнительно долго, по разным оценкам от 4–6 до 5–10 лет (Терещенко, Стрельников, 1997; Ривьер, 1998; Экологические проблемы..., 2001). Она в основном завершилась в середине первой многоводной фазы. В сообществе зоопланктона “шлейф” первичного эвтрофирования (высокая численность коловраток и инфузорий) про-

слеживался до начала 60-х годов прошлого века (Мордухай-Болтовская, 1965; Лазарева и др., 2001).

Период низкой продуктивности — вторая стадия развития экосистемы продолжалась до конца 60-х годов прошлого века, то есть до середины второй маловодной фазы гидрологического цикла водохранилища (Баканов, Митропольский, 1982; Терещенко, Стрельников, 1997; Ривьер, 1998). В это время произошло выпадение основной части затопленных лесов, приостановился размыв берегов, ложа и торфяных сплавин (Зиминова, Курдин, 1972). Во второй половине 60-х годов усилилась аккумуляция серых илов, богатых легкоусвояемым ОВ (Законнов, 1981). По уровню развития зоопланктона и бентоса водохранилище на этой стадии было близко к олиготрофным и дистрофным озерам, для увеличения продуктивности предлагалось акклиматизировать в водоеме ряд ракообразных, моллюсков, высших водных растений и рыб (Мордухай-Болтовской, 1958). Такие мероприятия были проведены в конце 50-х годов, но смогли закрепиться в водохранилище лишь немногие виды-интродуценты (Рыбинское водохранилище, 1972).

С начала 70-х годов прошлого века наблюдаются признаки дестабилизации в сообществе рыб (колебания численности видов, видового разнообразия) (Терещенко, Стрельников, 1997). По динамике обилия и структуры сообществ фитопланктона, зоопланктона и зообентоса стало заметно вторичное эвтрофирование экосистемы водохранилища (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, 1998; Экология фитопланктона..., 1999; Лазарева и др., 2001; Экологические проблемы..., 2001). В литоральных сообществах произошла замена свободно-плавающих видов растений воздушно-водными, начали прогрессировать заросли тростника, двукосточника, камыша и осок (Рыбинское водохранилище, 1972). Их экспансия продолжается до сих пор, что определяет рост продукции макрофитов, которая на рубеже веков достигла 10% продукции фитопланктона (Экологические проблемы..., 2001). Эту стадию сукцессии экосистемы обычно связывают с антропогенным эвтрофированием (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, 1998; Экология фитопланктона..., 1999).

Однако по относительному показателю антропогенной нагрузки (0,75), рассчитанному исходя из плотности населения в регионе, Рыбинское водохранилище относится к водоемам с минимальной нагрузкой, которая вдвое ниже по сравнению с испытываемой Иваньковским (1,90), Угличским (1,68) и Горьковским (1,68) водохранилищами Волги (Минеева, 2004). На мой взгляд переход к вторичному эвтрофированию лучше всего согласуется с расширением площади высокопродуктивных илов,

начавшимся после переработки грунтов мелководий и сплавин, а также с усилением аутогенных процессов в экосистеме водохранилища в мало-водные 70-е годы (Лазарева, 2005б). Высокопродуктивные илы занимали в 1955 г. 8%, в 1965 г. 36%, а в 1978 г. уже 40% площади водохранилища (Законнов, 1981). Накопление легкоусвояемого ОВ в донных отложениях определило начало естественного процесса вторичного эвтрофирования экосистемы. Антропогенная деятельность только усилила этот естественный процесс.

В 80–90-е годы прошлого века в водохранилище продолжали увеличиваться модальная и максимальная концентрации хлорофилла *a* фитопланктона, возросла летняя биомасса синезеленых водорослей и на 10–23% уменьшилось относительное обилие диатомовых, что считают признаками эвтрофирования экосистемы (Экология фитопланктона..., 1999; Экологические проблемы..., 2001). Отмечена тенденция к росту продукции бактериопланктона (Копылов, Косолапов, 2008). В этот период зарегистрировано расхождение сукцессий сообществ фито- и зоопланктона. Изменения в сообществе фитопланктона указывают на эвтрофирование экосистемы, а динамика ряда характеристик структуры зоопланктона (численность рачков, коловраток, инфузорий, индексы  $N_{cr}/N_{rot}$  и  $B_z/B_{ph}$ ) — на деэвтрофирование (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005б). С конца 90-х годов несовпадение динамик и сукцессий сообществ фито- и зоопланктона отмечают также в экосистемах некоторых озер (Влияние климатических..., 2003; Трифонова, Макарецва, 2006).

Дело в том, что в многоводные 80-е годы прошлого века вновь усилилась перестройка грунтового комплекса, к 1992 г. значительная часть высокопродуктивных серых илов была замята песком. Их площадь сократилась с 40 до 17% общей площади водоема, тогда как территория под песками различной степени заиленности выросли с 42 до 55% (Законнов, 1995). Вероятно, это замедлило рост биомассы бентоса (олигохеты, хирономиды), которая до 1990 г. оставалась на уровне 70-х годов XX века (Перова, 1999; Экологические проблемы..., 2001). Это же, по-видимому, привело к снижению выноса легкоусвояемого ОВ в толщу воды, что вместе с усилением в целом аллогенных процессов в экосистеме определило рост численности относительно длинноцикловых видов зоопланктона (рачки) и появление в его структуре признаков, указывающих на деэвтрофирование экосистемы (Лазарева и др., 2001).

Значительный вклад в изменение направления сукцессии экосистемы в 90-х годах XX в. внесло уменьшение антропогенной нагрузки на водосбор (снижение площади пахотных земель, поголовья скота) из-за

развала сельского хозяйства Количественная оценка степени деэвтрофирования водосбора отсутствует, визуальнo в районах непосредственно прилегающих к побережью водохранилища к 2005 г. >60% пашни не обрабатывалось и зарастало лесом (Лазарева, 2007а). Снижение трофического статуса экосистемы по содержанию хлорофилла *a* от эвтрофного до умеренно эвтрофного было констатировано во второй половине 90-х годов XX в. (Минеева, 2004).

### 3.3. Влияние биоинвазионных процессов на сукцессию экосистемы водохранилища

К началу 70-х годов XX века по всей акватории водохранилища расселился каспийский моллюск дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Рыбинское водохранилище, 1972). Его колонии в 80–90-х годах сформировали новый высокопродуктивный биотоп заиленного ракушечника, биомасса животных в котором, без учета самих моллюсков, близка к наблюдаемой на серых илах (Перова, Щербина, 1998; Перова, 1999). На рубеже веков началось распространение второго вида *D. bugensis* (Andrusov) (Экологические проблемы..., 2001). В 2004–2005 гг. средняя биомасса дрейссен в Рыбинском водохранилище составила более 2 кг/м<sup>2</sup>, а общий запас — более 700 тыс. т (Щербина, 2008).

Дрейссена в пресноводных экосистемах служит одним из многих настоящих эдификаторных видов, способных коренным образом изменить не только донные, но и пелагические сообщества. Этот мощный фильтратор активно осаждает ОВ sestона и аккумулирует его в своих многоярусных колониях (друзах), в которых находят убежище и пищу другие донные животные (Перова, Щербина, 1998; Экологические проблемы..., 2001). Дрейссена увеличивает продуктивность донных сообществ и способствует снижению продуктивности планктона. Планктонная личинка дрейссены (велигер) служит конкурентом за пищу пелагическим фильтраторам-микродетритофагам, в первую очередь простейшим и коловраткам, для успешного развития которых необходима высокая концентрация пищи (Гутельмахер и др., 1988; Телеш, 2006). Сам моллюск представляет хороший корм для моллюскоядных рыб, прибавка рыбопродукции за счет дрейссены в водохранилище может составить более 46 тыс. т (Щербина, 2002). В начале 90-х годов в водохранилище наметилась тенденция к конкурентному вытеснению дрейссеной других моллюсков (Перова, Щербина, 1998).

Изменения в структуре зоопланктона, вызванные расселением дрейссен, например, снижение в 1,5–2 раза численности коловраток, ста-

ли заметны с 1992 г., особенно отчетливо — с 1997 г. в современную маловодную фазу гидрологического цикла (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005а,в). Строго говоря, дрейссены способствуют деэвтрофированию лишь пелагиали, поскольку активно осаждают и аккумулируют сестон на дне водоема. Они только перераспределяют поток вещества и энергии от планктона к бентосу. Этот процесс называют «бентификацией», в Нарочанских озерах новое направление сукцессии зафиксировано с 1995 г. (Ostapenya, 2005). В настоящее время уже нельзя не учитывать влияние на функционирование планктонных и бентосных сообществ водохранилища такого мощного биогенного фактора.

Наряду с распространением дрейссен в начале 90-х годов в водоеме зафиксировано массовое развитие по всему водохранилищу байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* Stebb. (Скальская, 2002; Щербина, 2002). Одновременно с расселением бокоплава отмечено быстрое распространение по акватории водохранилища мшанок *Paludicella articulata* (Ehrenb.) (Скальская, 2002). Эти мшанки часто поселяются на раковинах моллюсков, в 2003 г. мощные колонии обнаружены на друзах дрейссены на глубине 8–10 м в северо-западной части водохранилища (Лазарева, 2005б). Мшанки способны осаждать сестон почти также интенсивно, как и дрейссены (Скальская, 2002).

Сложные многоярусные поля донных фильтраторов, вероятнее всего, будут формироваться в Рыбинском водохранилище на участках с повышенным содержанием сестона — в зонах его аккумуляции в крупных циркуляционных круговоротах воды. Последние локализуются в эстуариях крупных притоков, на выходе из речных плесов и вдоль затопленного русла рек Молога и Шексна в Главном плесе водохранилища (Поддубный, 1993). Вполне возможно, что в будущем значительная часть аллохтонного и автохтонного ОВ будет осаждаться и аккумулироваться в поселениях дрейссен и мшанок, от степени развития которых будет зависеть продуктивность планктонных сообществ.

В конце 90-х годов XX века на фоне деэвтрофирования экосистемы произошло вселение в водохранилище и массовое развитие нового планктофага тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann) (Экологические проблемы..., 2001). С 2000 г. вид стал доминирующим планктофагом, он образует до 97% численности рыб пелагического комплекса (Герасимов, 2005). Для тюльки характерна большая индивидуальная изменчивость пищевого спектра, состав пищи зависит от плотности скоплений пелагических рыб, а также от соотношения обилия тюльки и видов-аборигенов (Кияшко, Слынько, 2003; Кияшко, 2004). В скоплениях, где

только составляет >50 % улова, она потребляет те же планктонные организмы, что и молодь местных видов, и, вероятно, конкурирует с ними за ресурсы планктона (Кияшко и др., 2007). Успешной натурализации тюльки в Рыбинском водохранилище способствовала высокая численность наиболее крупных форм зоопланктона (роды *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Heteroscope*), предпочитаемого корма для этого вида рыб (Лазарева, 2005в; Кияшко и др., 2007).

Таким образом, 90-е годы прошлого века можно характеризовать как период интенсивного штурма экосистемы инвазионными видами, новыми вселенцами и проникшими в водоем >30 лет назад. Он протекает на фоне деэвтрофирования экосистемы и его значение для продуктивности водохранилища еще предстоит исследовать. С этого времени в развитии экосистемы мы выделяем новую фазу сукцессии (Лазарева, 2005б), сопровождающуюся формированием богатых биогенных биотопов с доминированием дрейссен и дивергенцией сукцессий зоо- и фитопланктона.

В целом в развитии Рыбинского водохранилища можно выделить несколько периодов с различным уровнем продуктивности, границы между которыми размыты вследствие асинхронности процессов в разных компонентах экосистемы.

I — первичное эвтрофирование, которое было слабовыраженным и продолжалось от начала заполнения водохранилища (1941 г.) до 1955–1956 гг., в отдельных сообществах прослеживалось до начала 60-х годов прошлого века.

II — период низкой продуктивности экосистемы (деэвтрофирование) с середины 50-х до конца 60-х годов прошлого века.

III — вторичное эвтрофирование, вызванное накоплением на дне водохранилища богатых легкоусвояемым ОВ серых илов, которое началось в маловодные 70-е годы и продолжалось до середины 90-х годов XX века.

IV — период активизации инвазионных видов в маловодные 90-е годы, который сопровождается формированием биогенных биотопов, дивергенцией сукцессий зоопланктона и фитопланктона и до настоящего времени протекает на фоне деэвтрофирования экосистемы водохранилища.

## Глава 4

### Состав и структура зоопланктона водохранилища

Созданное в 1941 г. Рыбинское водохранилище в гидробиологическом отношении представляет один из наиболее хорошо исследованных водоемов центральной России. Первые сведения о распределении зоопланктона по акватории водохранилища относятся к 1946–1953 гг. (Киселева, 1954; Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959; Преображенская, 1960). В последующем к этому вопросу обращались неоднократно при описании результатов горизонтальных съемок (Монаков, Семенова, 1966; Рыбинское водохранилище..., 1972; Ривьер, 1988, 1993, 2000). С 1956 по 1995 г. каждые две недели на 6 станциях в центральной части водоема проводили регулярные «стандартные» наблюдения за динамикой состава и обилия зоопланктона, результаты которых представлены в сводках (Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище..., 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988, 2000; Лазарева, 1997; Лазарева и др., 2001; Соколова, 2007).

Количественное описание доминантных комплексов летнего (июнь–август) зоопланктона водохранилища с указанием встречаемости и относительной биомассы преобладающих «руководящих» форм впервые приведены в работах (Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959). Спустя 10 лет в 1963–1964 гг. при повторном обследовании не было выявлено существенного изменения состава доминантов (Монаков, Семенова, 1966). На это указывали также данные «стандартных» наблюдений (Луферова, Монаков, 1966). Поэтому в большинстве последующих работ распределение обилия между видами зоопланктона количественно не анализировали, приводили лишь список «руководящих», «массовых», «ведущих» и/или «обычных» видов, включающий не только многочисленные, но и постоянно встречающиеся малочисленные формы (Рыбинское водохранилище..., 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988; Экологические проблемы..., 2001; Столбунова, 2003б).

Изменения состава доминантов и структуры сообщества по результатам мониторинга зоопланктона на «стандартных» станциях в центре водохранилища в 1956–1995 гг. рассмотрены в статье (Лазарева и др., 2001). Там же обсуждены несоответствия в наименовании ряда массовых видов. Основные тенденции динамики зоопланктона после 1995 г. проанализированы в работах (Лазарева, 2005а, 2007а).

Наиболее подробные списки видов зоопланктона водохранилища опубликованы в сводках (Рыбинское водохранилище..., 1972; Лазаре-

ва, 1988, 2005а, 2007б). В Рыбинском водохранилище найдена большая часть видов, указанных для водохранилищ Верхней Волги в монографиях (Волга и ее жизнь, 1987; Экологические проблемы..., 2001).

#### 4.1. Состав видов и его изменения. Виды-вселенцы

Считают (Ривьер, 1998), что видовой состав зоопланктона Рыбинского водохранилища формировался по пойменному типу. В первые годы его образовывали виды, обитавшие в малых озерах, старицах, прудах и поступившие со стоком рек реофильные формы. Озерный комплекс видов, характерный для равнинных водохранилищ, ранее всего сформировался в Волжском плесе. Сюда со стоком Волги поступал озерный планктон из Ивановского и Угличского водохранилищ. На состав планктона обширного Шекснинского плеса большое влияние оказали виды, проникшие из оз. Белое по течению р. Шексна. Особенно заметно оно стало сказываться после заполнения в 1963 г. Шекснинского водохранилища.

По материалам 1983–2006 гг. в Рыбинском водохранилище автором найдено >180 видов зоопланктона (Лазарева, 1988; 2005а), полный список включает >350 видов (Экологические проблемы..., 2001; Лазарева, 2007б). В 2001–2004 гг. в водохранилище обнаружены виды, не отмеченные в опубликованных ранее списках: пелагические рачки *Diaphanosoma orghidani* Negrea, *Arctodiaptomus laticeps* Sars\*<sup>1</sup>, фитофильные коловратки *Trichocerca mucosa* (Stokes)\*, *T. (Diurella) weberi* (Jennings) и пелагические коловратки *Synchaeta kitina* Rousselet, а также ряд бентосных форм *Biapertura intermedia* (Sars), *Diacyclops crassicaudis* (Sars)\* и комменсал на рачках *Brachionus variabilis* Hempel\* (Лазарева, 2005а). Среди них наиболее важны как объекты мониторинга крупные ракообразные *Diaphanosoma orghidani* и *Arctodiaptomus laticeps*.

***Diaphanosoma orghidani***. Основная часть ареала вида расположена к югу от таежной зоны. В России он найден Н.М. Коровчинским (1986, 2004) в окрестностях г. Казань, в водоемах дельты Волги, Краснодарского края и Средней Азии, а также в Ивановском водохранилище.

В июне 2003 г. *D. orghidani* впервые обнаружена на двух станциях в южной части Рыбинского водохранилища (рис. 3), в том же году вид зарегистрирован в Ивановском и Угличском водохранилищах (Лазарева, 2005а, 2008а).

В августе–сентябре 2005 г. *D. orghidani* была обнаружена в нескольких биотопах Горьковского водохранилища и в Волго-Балтийской водной системе (Лазарева, 2008а). Максимальная численность (16 тыс. экз./м<sup>3</sup>)

<sup>1</sup> Звездочкой помечены виды, впервые отмеченные в водохранилищах Волги.

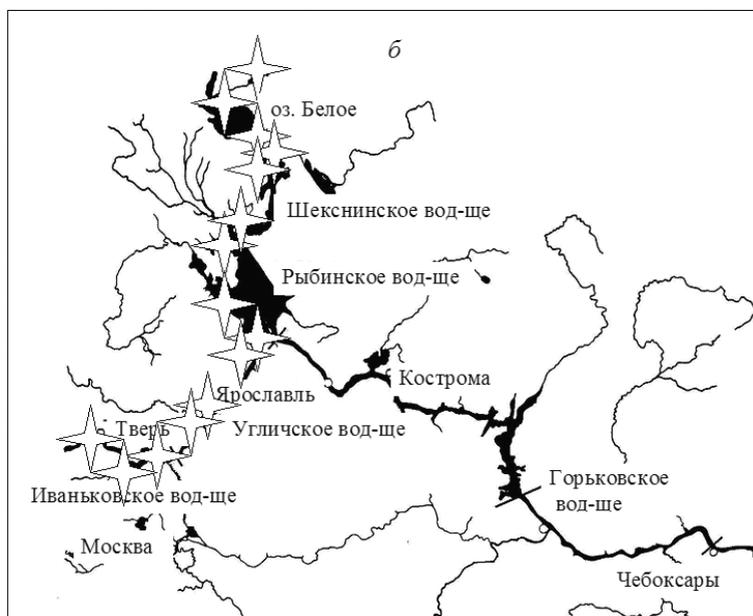
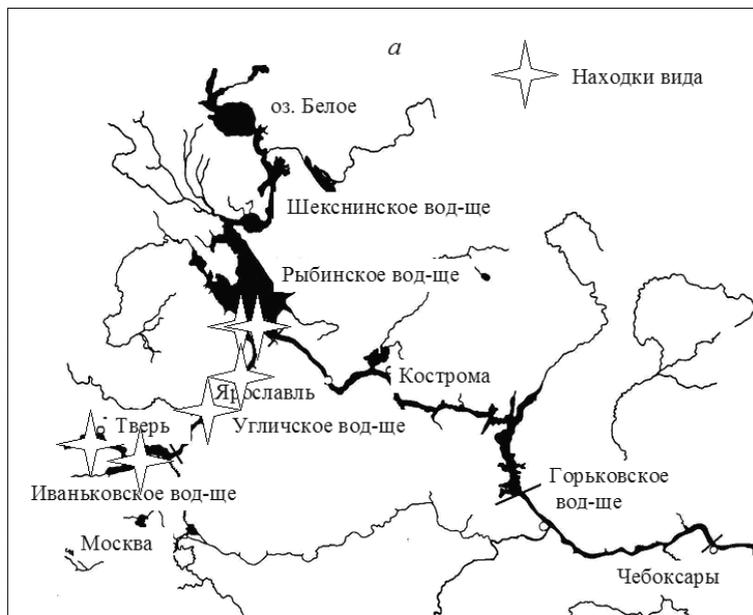


Рис. 3. Находки рачков *Diaphanosoma orghidani* Negrea в бассейне Верхней Волги в 2003 г. (а) и в 2005 г. (б) (по: Лазарева, 2008).

отмечена в речной части Шекснинского водохранилища ниже оз. Белое (табл. 4). В Шекснинское водохранилище *D. orghidani* проникла, по-видимому, не ранее 2002 г. В пробах из этого водоема, собранных в июне 2001 г., она не найдена. В Новинкинском водохранилище (верхнее течение р. Вытегра) количество рачков достигало 700 экз./м<sup>3</sup>. Местонахождение *D. orghidani* в этом водохранилище (60 ° 55' с.ш.) — самое северное из известных. Ранее считали (Коровчинский, 2004), что *D. orghidani* не проникает севернее 56 ° с.ш.

В июле–сентябре 2007 г. вид зарегистрирован на восьми станциях в речных плесах Рыбинском водохранилища. Наибольшая численность (>1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечена в Шекснинском плесе выше г. Череповец (приустьевой участок р. Суда) и в Волжского плесе на приустьевом участке р. Сутка (табл. 4). Там же *D. orghidani* в небольшом количестве (60–230 экз./м<sup>3</sup>) найдена летом 2008–2009 гг. Таким образом, с 2005 г. этот вид стал обычным, хотя и немногочисленным, компонентом планктона проточных участков Рыбинского водохранилища.

Биология *Diaphanosoma orghidani* фактически не изучена (Коровчинский, 1986, 2004). Вид часто обитает совместно с *D. brachyurum* (Lievin), максимальная численность обоих наблюдается в июле–августе. В отличие от *D. brachyurum*, которая населяет преимущественно литораль, мелководные заливы и приплотинные участки водохранилищ, *D. orghidani* чаще встречается и наиболее многочисленна в биотопах с повышенной проточностью — в речных плесах и приустьевых участках малых рек-притоков.

В третьей декаде августа 2007 г. выполнен сравнительный анализ структуры популяций обоих видов в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. В то время как *D. brachyurum* еще размножалась (партино- и гамогенез), популяция *D. orghidani* была представлена в основном взрослыми самцами (рис. 4). Молодые особи *D. orghidani* встречались единично, несмотря на высокую (23 °С) температуру воды. Это указывает на более раннее (примерно на две недели) завершение цикла развития *D. orghidani* по сравнению с *D. brachyurum*. В Рыбинском водохранилище популяция *D. brachyurum* завершает цикл развития к концу августа, намного (на 1–1,5 мес.) раньше, чем популяции этого вида в других водоемах бассейна (Лазарева, 2007в).

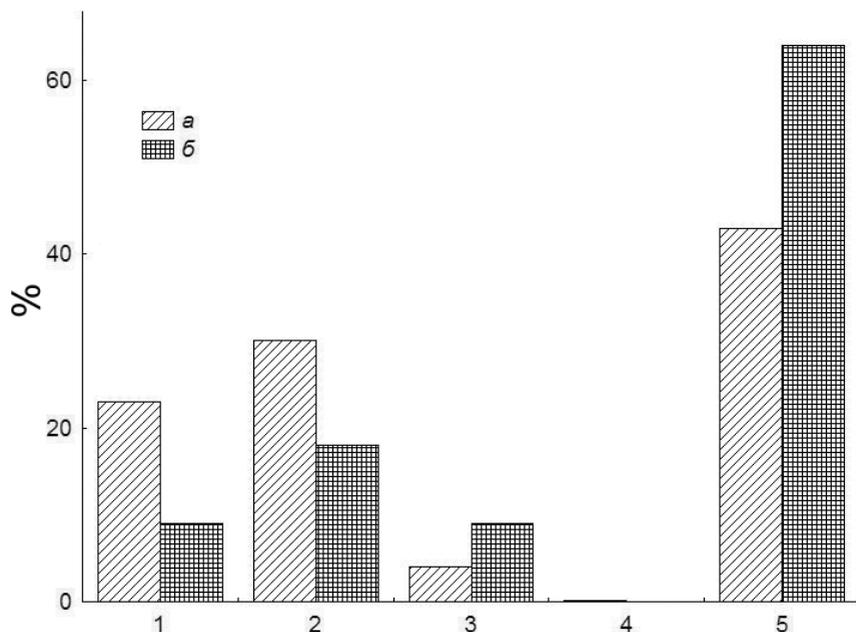
При совместном обитании количество *D. orghidani* варьирует в пределах <1–16% суммарной численности этих двух видов в Рыбинском водохранилище, 1–10% — в Угличском, 12–80% — в Ивановском и 70–86% — в Шекснинском (Лазарева, 2008). В Шекснинском водохра-

**Таблица 4.**

Численность (экз./м<sup>3</sup>) в июне-августе и распространение *Diaphanosoma orghidani* Negrea и *Asplanchna henrietta* Langhaus в водохранилищах бассейна Верхней Волги в 2001–2008 гг.

Водоём, биотоп (глубина)	Периоды наблюдений (годы)			
	2003	2004–2008	2001–2003	2004–2007
	<i>Diaphanosoma orghidani</i>			
Рыбинское водохранилище				
Волжский плес, прибрежная зона (3–4 м)	0	730–1160	20–15000	5360
Волжский плес, русло (8–12 м)	130	10–125	20–12600	260–790
Прочие речные плесы, русло (8–12 м)	0	12–1120	0	2200
Главный плес, устье реки (2–5 м)	0	5–54	20–120	4440
Главный плес, центр (5–12 м)	22	0	3100	30–2400
Угличское и Ивановское водохранилища				
Речной участок, русло (7–11 м)	13–270	10–5840	110	0
Озерный участок, русло (6–10 м)	4	25–2860	100	0
Шекснинское и Новинкинское водохранилища				
Севернее оз. Белое (5–10 м)	0	230–3630	–	0
Оз. Белое	0	57–188	–	0
Южнее оз. Белое (3–6 м)	0	400–16000	–	0
Новинкинское водохранилище	–	690	–	0
Горьковское водохранилище				
Речной участок (9–13 м)	–	7–9	–	0
Озерный участок (8 м)	–	12	–	0

Примечание: Прочерк – отсутствие данных.



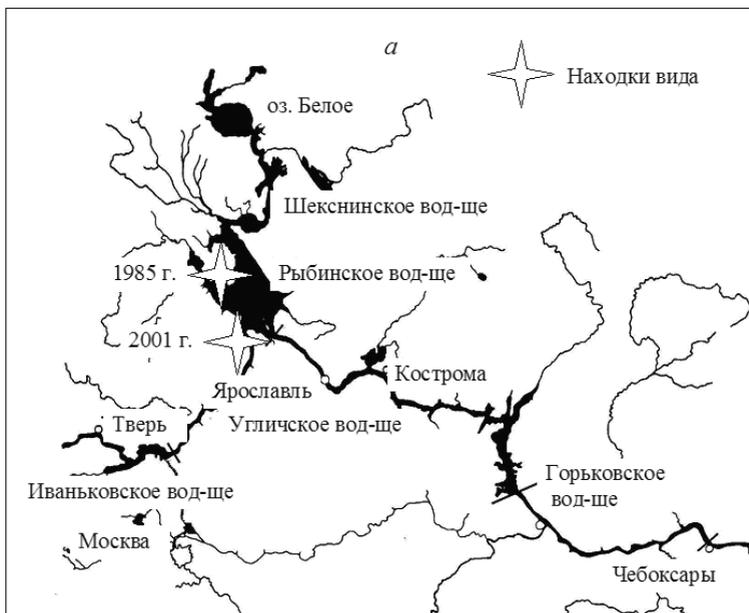
**Рис. 4.** Структура популяций *D. brachyurum* (а) и *D. orghidani* (б) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (устье р. Сутка, август 2007 г.).

1 — молодь, 2 — взрослые самки без яиц, 3 — самки с партеногенетическими яйцами, 4 — самки с латентными яйцами, 5 — самцы.

нилице *D. orghidani* входит в число доминантов летнего зоопланктона, в августе она формирует до 12% численности ракообразных и до 19% общей биомассы сообщества.

***Arctodiaptomus laticeps*.** Размножающиеся самки этого веслоногого рачка единично (4–7 экз./м<sup>3</sup>) обнаружены в северной части Рыбинского водохранилища в июне 2004 г., в последующие годы (до 2008 г.) вид не регистрировали. В водохранилище *A. laticeps* проник, вероятно, из оз. Белое (Вологодская обл.), в котором его единично отмечали в 1962 и 1977 гг. (Смирнова и др., 1981). *A. laticeps* несколько крупнее (длина тела 1,7–1,8 мм) обычного в водохранилищах верхней Волги *Eudiaptomus gracilis*, самки несут ~13 яиц/экз.

***Asplanchna henrietta*.** В настоящее время из Рыбинского водохранилища известно 6 видов рода *Asplanchna* (*A. priodonta* Gosse, *A. herricki* Guerne, *A. henrietta* Langhaus, *A. girodi* Guerne, *A. sieboldi* (Leydig), *A. brightwelli* Gosse), преобладает по обилию и встречаемости *A. priodonta* (Лазарева, 2004а). В 2003–2005 гг. отмечено стремительное рас-



**Рис. 5.** Первые находки коловратки *Asplanchna henrietta* Langhaus (а) и ее распространение в водохранилищах Верхней Волги к 2005 г. (б) (по: Лазарева, 2008).

пространение в бассейне верхней Волги коловраток *Asplanchna henrietta* (рис. 5).

В 1985 г. впервые в Рыбинском водохранилище наблюдали сравнительно высокую (2–8 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численность этого самого маленького (0,2–0,4 мм) из представителей рода *Asplanchna* (Лазарева, 1988). В 2001 г. она обнаружена (до 15 тыс. экз./м<sup>3</sup>) повторно в литорали Волжского плеса водохранилища (Лазарева, 2004а), а в 2002–2003 гг. зарегистрирована в Главном плесе водохранилища (табл. 4). К 2005 г. *A. henrietta* заселила фактически весь водоем (рис. 5). Максимальную численность вида наблюдали в восточной части Главного плеса в июне–июле (табл. 4), здесь локально он формировал 14–17% численности коловраток (Лазарева, 2005а). Однако в 2007 г. встречаемость *A. henrietta* резко сократилась, ее находили только в Волжском плесе (0,3–5,4 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

В июле 2002 г. вид зарегистрирован (64 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 36% численности коловраток) в небольшом оз. Хотавец (бассейн Рыбинского водохранилища). С 2003 г. *A. henrietta* в небольшом количестве обнаруживается в пробах из Иваньковского и Угличского водохранилищ (табл. 4). В том же году она расселилась в оз. Неро (бассейн Горьковского водохранилища), численность вида в июле на отдельных станциях превышала 1 млн. экз./м<sup>3</sup> при биомассе 4–6 г/м<sup>3</sup> (Лазарева, Смирнова, 2005, 2008; Лазарева и др., 2007). В Шекснинском и Горьковском водохранилищах до настоящего времени вид не обнаружен.

*A. henrietta* обитает в тех же биотопах, что и родственная ей *A. priodonta*. При совместном обитании количество *A. henrietta* в 2004–2005 гг. составляло 2–95% суммарной численности этих двух видов в Рыбинском водохранилище, 4–80% — в Иваньковском и ~1% — в Угличском (Лазарева, 2008). В планктоне Рыбинского водохранилища *A. henrietta* появляется в июне–июле, а в сентябре уже фактически не регистрируется в пробах. Вид, вероятно, моноцикличен. В середине лета *A. henrietta* встречается совместно с *A. priodonta*, *A. herricki*, а в литорали — еще и с *A. girodi* (Лазарева, 2004б, 2005а, 2008; Соколова, 2007). Спектры питания всех четырех видов перекрываются, случаев каннибализма не отмечено (Лазарева, 2004б).

Для всех видов характерно смешанное питание, однако доля животных в их пище существенно различается (табл. 5). Питается *A. henrietta* в основном мелкими водорослями и детритом, а из животных потребляет инфузорий и яйца коловраток. В целом, состав пищи этого вида ближе всего к таковому *A. priodonta*.

В Рыбинском водохранилище начало массового размножения *A. henrietta* (июнь) приходится на максимум численности *A. priodonta*.

**Таблица 5.**  
Спектры питания различных видов коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище (просмотрено 270 животных)  
(по: Лазарева, 2004б).

Состав пищи	Встречаемость пищи, % от количества наполненных желудков							
	<i>A. priodonta</i>		<i>A. henrietta</i>		<i>A. herricki</i>		<i>A. girodi</i>	
	1997 г.	2001 г.	2001 г.	1997 г.	2001 г.	1997 г.	2001 г.	
Все водоросли:	80	80	65	80	80	80	10	
– диатомовые	65	21	7	69	50	50	0	
– динофитовые	28	–	–	13	–	–	–	
– прочие	28	77	60	35	60	60	10	
Детрит	42	19	33	9	20	20	10	
Все животные:	10	50	50	70	90	90	95	
– коловратки	5	2	0	50	60	60	68	
<i>Keratella cochlearis</i>	7	8	20	13	20	20	26	
– прочие коловратки и их яйца	–	44	40	–	6	6	26	
– простейшие	4	12	0	7	70	70	7	
– ветвистоусые рачки	2	0	0	5	6	6	0	
– веслоногие рачки	0	0	0	13	0	0	0	
– велигеры <i>Dreissena</i>	11	22	32	10	17	17	21	
Пустой желудок								

Таблица 6.

Изменение встречаемости (В,%) и максимальной численности ( $N_{\max}$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) в июле–августе некоторых видов зоопланктона в Рыбинском водохранилище за 10 лет (1997–2007 гг.).

Вид	1997–1998 гг. ( $n = 39$ )		2005–2007 гг. ( $n = 40$ )	
	В	$N_{\max}$	В	$N_{\max}$
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	62	18,0–41,0	73	10,6–13,5
<i>Diaphanosoma orghidani</i>	0	0	25	0,8–1,1
<i>Limnoscia frontosa</i>	95	0,3–1,4	88	12,3–21,3
<i>Bosmina crassicornis</i>	87	0,9–4,7	90	13,5–14,5
<i>Bythotrephes longimanus</i>	74	0,02–0,2	93	0,3–0,7
<i>Leptodora kindtii</i>	79	0,5–1,4	98	0,3–1,8
<i>Asplanchna priodonta</i>	38	1,1–3,5	40	1,1–80,4
<i>Asplanchna herricki</i>	23	0,1–1,1	33	0,1–0,4
<i>Asplanchna henrietta</i>	0	0	13	4,4–5,4
<i>Synchaeta tremula</i>	0	0	30	0,4–3,8
<i>Polyarthra vulgaris</i>	28	40,0–122,0	8	0,4–0,5
<i>Polyarthra major</i>	49	40,0–56,0	100	16,9–37,8
<i>Polyarthra luminosa</i>	3	единично	40	1,0–4,4

Примечание: Встречаемость рассчитана как отношение количества находок вида к числу обследованных биотопов; здесь и далее  $n$  — количество наблюдений (проб).

Плодовитость аспланхн максимальна в начале размножения, для всех видов в той или иной мере характерен педогенез (Кутикова, 1970). В связи с этим возможны различные сценарии развития конкурентных взаимодействий между ними. До 2007 г. в водохранилище не отмечено изменения встречаемости и численности *A. priodonta* (табл. 6).

Для сравнения, в оз. Неро три вида аспланхн обитают совместно на значительной части акватории. В 2003–2005 гг., в течение сезона в доминантном комплексе зоопланктона они сменяли друг друга в следующей последовательности: *A. priodonta* → *A. henrietta* ↔ *A. girodi* → *A. priodonta*. После вселения в озеро *A. henrietta* и *A. girodi* среднее за сезон относительное обилие *A. priodonta* снизилось с 24–36% в 1987–1989 гг. до 9–15% в 2003–2005 гг. (Лазарева и др., 2007; Лазарева, Смирнова, 2008).

**Особенности натурализации видов-вселенцев.** Взаимообмен фауны между водохранилищами и другими водоемами бассейна способствует расширению ареалов видов. Направление распространения вида и водоем-источник часто бывает сложно определить. Например, *Diaphanosoma orghidani* может проникать по Волге на север как из водоемов ее дельты, так и из Ивановского водохранилища. Численность *D. orghidani* в Шекснинском водохранилище в современный период выше наблю-

даемой в Иваньковском (табл. 4). Это позволяет рассматривать Шекснинское водохранилище как новый источник распространения вида на юг в Верхнюю Волгу и далее на север в водоемы бассейнов рек Вытегры и Северной Двины, связанных с этим водохранилищем системой каналов.

Большинство коловраток представлены видами, широко распространенными в Палеарктике. Они населяют множество водотоков и водоемов в бассейне Волги, что делает дискуссионными рассуждения об источниках и векторах их современных миграций. Например, коловратка *Asplanchna henrietta* могла проникнуть в верхневолжские водохранилища как из средней Волги, где ее отмечали в конце 70-х годов прошлого века (Волга и ее жизнь, 1978), так и с севера — вид известен из дельты р. Северная Двина (Кутикова, 1970). Наиболее вероятный водоем-источник — Куйбышевское водохранилище, где этот вид регулярно в небольшом количестве отмечают с 60-х годов прошлого века (Тимохина, 2000). В настоящее время наблюдается интенсивное расселение *A. henrietta* не только в новые биотопы в водохранилищах Волги, но и за их пределы в близлежащие водоемы.

В водохранилищах средней и нижней Волги виды-вселенцы встречаются почти исключительно в пелагиали за пределами зоны зарослей и речных эстуариев (Попов, 2005; Романова и др., 2005). Напротив, в верхне-волжских водоемах новые виды зоопланктона, особенно южного происхождения, в первое время находят убежище преимущественно в литорали, заливах и устьях рек-притоков. Отсюда при благоприятных условиях они распространяются в открытую часть водоемов. Например, в Рыбинском водохранилище *Diaphanosoma orghidani* до сих пор обнаруживается в основном в речных плесах и устьях рек-притоков (Сить, Себла, Юхоть, Сутка, Ламь, Суда). То же наблюдали в других водохранилищах бассейна верхней Волги.

Для одних видов (*Diaphanosoma orghidani*) отмечено быстрое распространение по акватории водохранилищ и высокая численность сразу после вселения. Для других (*Asplanchna henrietta*) характерен длительный период натурализации с последующим стремительным распространением по акватории водохранилища и в близлежащих водоемах. Характерной чертой расселения указанных видов в водохранилищах и озерах бассейна верхней Волги в период исследования была значительно более высокая их численность по сравнению с наблюдаемой в водоемах — потенциальных источниках.

Обобщение данных по распространению указанных двух новых видов позволяет сделать заключение о том, что проникновение и натурализация новых видов включает несколько этапов:

1. Единичные находки вида в единичных биотопах как следствие случайного заноса.
2. Формирование локальных, иногда многочисленных, скоплений в литорали, заливах, устьях рек-притоков и речных плесах.
3. Дальнейшее увеличение численности вида, экспансия в открытое водохранилище.
4. Конкурентные взаимодействия нового вида с родственными аборигенными формами и, как результат, частичное локальное, реже полное по всей акватории, вытеснение последних из доминантного комплекса зоопланктона.

Вселение новых видов способствует увеличению видового богатства зоопланктона водоемов, изменению таксономической структуры сообщества, а в случае вселения крупных форм ракообразных — также изменению структуры трофической сети пелагиали и кормовой базы рыб-планктофагов. Распространение новых для водоема видов, а также рост численности ранее малочисленных форм отражают сукцессию сообщества, связанную с сукцессией экосистемы водоема.

Из доминантного комплекса зоопланктона виды-вселенцы, как правило, вытесняют близко родственные таксоны. Так, в Рыбинском водохранилище в 70-х годах прошлого века *Asplanchna priodonta* вытеснила *A. herricki* (Владимирова, 1978; Лазарева, 2004а), многочисленную в 50–60-х годах (Трибуш, 1960; Мордухай-Болтовская, 1965). В Куйбышевском водохранилище *Eurytemora affinis* Порре к 1995 г. заменила *E. velox* (Lill.) (Тимохина, 2000).

**Динамика встречаемости некоторых редких видов.** С начала 90-х годов XX в. в Рыбинском водохранилище возросла встречаемость и/или численность многих ранее редких, малочисленных форм зоопланктона. Подробный обзор их распространения приведен в работе (Лазарева, 2005а). Здесь остановимся на тех формах, изменение численности которых происходит наиболее заметно и к 2007 г. привело к сменам доминантов.

**Роды *Polyarthra* и *Synchaeta*** в летнем планктоне Рыбинского водохранилища долгое время были представлены двумя многочисленными видами *Polyarthra vulgaris* Carlin и *Synchaeta pectinata* Ehrenb. (Рыбинское водохранилище, 1972; Владимирова, 1978; Лазарева, 1988). В 90-х годах прошлого века *Polyarthra major* Врук. почти полностью вытеснила *P. vulgaris* (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005а), к 2007 г. *P. vulgaris* стала редким и исключительно малочисленным видом (табл. 6).

В 1983–1985 гг. в водохранилище впервые обнаружена *P. luminosa* Kutikova (Лазарева, 1988). До конца 90-х годов XX в вид регистрировали

единично, но в июне 2004 г. он вошел в состав доминантов Главного плеса (до 20 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (Лазарева, 2005а). В 2007 г. *P. luminosa* встречалась на 40% станций водохранилища и представляла второй по численности вид этого рода после *P. major* (табл. 6). В июле–августе 2007–2008 гг. этот вид обнаружен в 64% проб и локально в пелагиали Главного плеса водохранилища входил в число доминантов (до 19%  $N_{\text{tot}}$ ) при максимальной численности 4–6 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

С 2004 г. резко возросла встречаемость и численность другого представителя сем. Synchaetidae *Synchaeta tremula* (O.F. Müller), который периодически формирует вспышки численности в планктоне водохранилища. Вид был многочислен весной 1970–1971 гг. (Владимирова, 1978), в мае 1990 г. (Ривьер, 2000), в июне 2004 г. он отмечен в 70% проб (до 5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (Лазарева, 2005а). В 2005–2007 гг. *S. tremula* многочисленна не только весной, но и летом в июле–августе (табл. 6), она отмечена на 30% станций водохранилища, а в 2008 г. – на 91% станций. В последние годы в начале лета вид многочислен (до 10 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в >60% проб в речных плесах и прибрежной зоне он входил в состав доминантов (7–17%  $N_{\text{tot}}$ ).

Крупный пелагический циклоп *Cyclops vicinus* Uljanin впервые был обнаружен в планктоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1947–1954 гг., где его количество не превышало 100–170 экз./м<sup>3</sup> (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1968). До середины 70-х годов XX в. численность *C. vicinus* была низкой, хотя вид указывали как постоянный компонент планктона Главного и Волжского плесов (Рыбинское водохранилище., 1972; Столбунова, 1976).

Впервые высокую численность вида (>8 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в Главном плесе водохранилища наблюдали в 1983–1985 гг. (Лазарева, 1986, 1988). С конца 80-х годов XX в. до 2004 г. встречаемость сравнительно высоких (>0,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) значений численности вида увеличились с 16 до 31% проб, но уже к 2007 г. резко снизилась до 5% проб.

В 2007–2009 гг. он появлялся в планктоне в первой декаде мая и встречался в пробах весь вегетационный сезон до конца октября. Пик численности (1–5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) регистрировали в Главном плесе в третьей декаде мая, в речных плесах водохранилища — в середине июня. В июне 2004 г. вид входил в число доминантов в Главном, Волжском и Моложском плесах водохранилища (до 47% численности ракообразных) (Лазарева, 2005а). Сейчас средняя за сезон численность вида невелика  $90 \pm 41$  экз./м<sup>3</sup> в центре водохранилища и  $280 \pm 90$  экз./м<sup>3</sup> в речных плесах.

В 2007–2009 гг. популяция *C. vicinus* размножалась в планктоне с середины мая до середины сентября. Пик размножения выделить трудно,

численность копеподитов V стадии и взрослых рачков с мая до середины августа оставалась на одном уровне 20–200 экз./м<sup>3</sup>, позднее она снижалась <20 экз./м<sup>3</sup>. Осенью с середины сентября до конца октября самок *C. vicinus* с яйцевыми мешками не наблюдали, единично встречались взрослые самцы и копеподиты. Вероятно, осенний период размножения этого вида начинается позже. По данным В.А. Гусакова (2001), осенью минимум копеподитов в мейобентосе наблюдается после ледостава в ноябре.

Согласно сводкам (Монченко, 1974; Алексеев, 1990), у пелагических популяций *C. vicinus* чаще наблюдается два периода размножения: в начале лета и осенью (дициклия), хотя во многих водоемах отмечают полициклию. С июня по сентябрь большое количество копеподитов IV–V стадий *C. vicinus* обнаружено в состоянии диапаузы на дне Волжского плеса Рыбинского водохранилища. В мейобентосе максимальная численность (~50 тыс. экз./м<sup>2</sup>) копеподитов отмечена в августе, с начала 90-х годов прошлого века он один из доминантных видов в этом биотопе (Гусаков, 2001).

В группе ветвистоусых рачков в последние годы увеличилась встречаемость и численность *Bosmina crassicornis* (P.E. Müller) (Лазарева, 2005а; Соколова, 2007). Сравнительно крупная (длина взрослых особей 0,4–0,6 мм) *B. crassicornis* впервые отмечена в Рыбинском водохранилище в 1965–1966 гг. как подвид в составе сборного вида *Bosmina coregoni* Baird<sup>1</sup> (Семенова, 1968). До начала 90-х годов XX в вид был редок и малочислен (Лазарева, 1988; Рыбинское водохранилище., 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988, 1993, 2000).

В 1997–1998 гг. *Bosmina crassicornis* встречалась уже на >80% станций водохранилища, численность вида достигала 4,7 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В 2005 г. «пиковая» численность вида в Волжском плесе составляла 3,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, но особенно высокой (>10 тыс. экз./м<sup>3</sup>) она была в Шекснинском плесе водохранилища (табл. 7). В 2007 г. *B. crassicornis* регистрировали фактически по всей акватории (табл. 6). Максимальную численность (до 15 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечали в Шекснинском плесе с июня по август. Вид локально входил в число доминантов Главного, Шекснинского и Волжского плесов водохранилища, где формировал до 10% численности ракообразных в июне и до 5% в июле–августе. В общем, в 2007–2009 гг. этот вид был вторым по численности представителем рода после *B. longispina*.

<sup>1</sup> Подробно изменение систематического положения видов рода *Bosmina*, обитающих в Рыбинском водохранилище, описано в работах (Лазарева и др., 2001; Смирнов и др., 2007).

Таблица 7.

Численность *Bosmina crassicornis* в Рыбинском водохранилище в июле–августе 1997–2009 гг.

Участок водоема	Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>					
	1997 (n = 19)		2003–2005 (n = 47)		2007–2009 (n = 54)	
	M±m	max	M±m	max	M±m	max
Главный плес	0,4±0,2	2,3	0,2±0,06	1,5	0,2±0,08	2,3
Моложский плес	0,1±0,03	0,1	0,05±0,05	0,2	0,1±0,1	0,5
Волжский плес	4,0±0,7	4,7	0,6±0,6	3,5	2,2±1,1	12,2
Шекснинский плес	0,03±0,01	0,04	5,6±1,8	13,5	4,4±1,9	15,1

Примечание: M±m — среднее и стандартная ошибка, max — максимальная численность.

Таблица 8.

Плодовитость *Bosmina crassicornis* в различных плесах Рыбинского водохранилища в середине июня и начале сентября 2008–2009 гг.

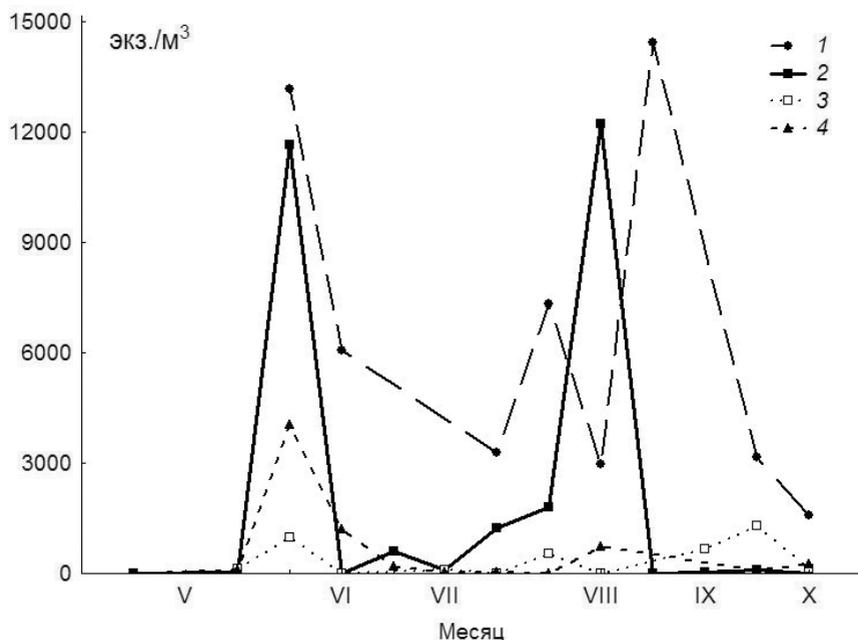
Показатель (месяц)	Г			В	М	Ш
	1	2	3			
Размер кладки, экз./самку (VI)	0	6,0±2,0	5,5±1,4	0	0	2,2±0,8
Размер кладки, экз./самку (IX)	3,2±0,5	3,8±0,6	3,4±0,4	–	3,0±0,5	2,7±0,2
Доля самок без яиц (IX), %	0	0	0–4	–	0	0–13

Примечание: Плеса водохранилища: Г — Главный: 1 — западная часть, 2 — центр, 3 — восточная часть плеса; В — Волжский, М — Моложский, Ш — Шекснинский; ноль — самки с яйцами в пробах не обнаружены, прочерк — отсутствие данных.

Сезонная динамика *B. crassicornis* характеризуется двумя четко выраженными пиками численности в июне и августе–сентябре, в Шекснинском плесе сравнительно высокую (>3 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численность вида наблюдали также между пиками в июле (рис. 6).

В начале лета (конец мая – начало июня) вид наиболее интенсивно размножался в Главном и Шекснинском плесах водохранилища (табл. 8), максимальный размер кладки составлял 12 яиц. В Моложском и Волжском плесах яйценосные самки в пробах часто отсутствовали даже во второй декаде июня. В начале сентября плодовитость *B. crassicornis* была почти одинаковой по всей акватории, максимальный размер кладки достигал 6–8 яиц и подавляющее большинство взрослых самок несли яйца в выводковой камере.

В целом, на рубеже веков в Рыбинском водохранилище отмечено увеличение численности >10 видов, новых и впервые зарегистрированных в водоеме в 70–80-х годах прошлого века (Лазарева, 2005а,в). Мно-



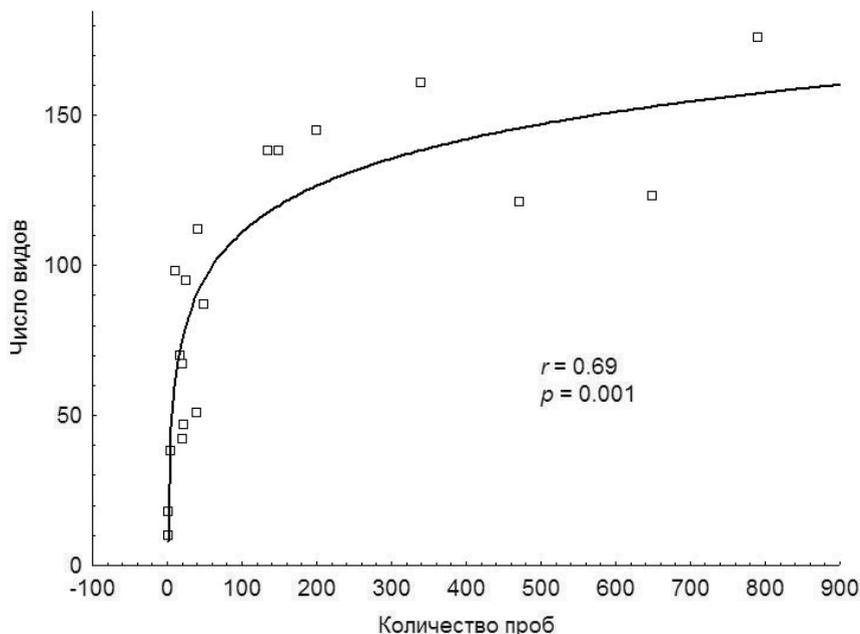
**Рис. 6.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) *Bosmina crassicornis* в Рыбинском водохранилище в 2004–2009 гг.

Плеса водохранилища: 1 — Шекснинский, 2 — Волжский, 3 — Моложский, 4 — Главный.

гие из них (*Asplanchna henrietta*, *Synchaeta tremula*, *Bosmina crassicornis*) вошли в число доминантов зоопланктона отдельных участков водоема, а *Polyarthra major* доминирует в летнем планктоне всего водохранилища (Лазарева, 2005а). Некоторые из них, например, *Asplanchna girodi*, *A. henrietta* стали многочисленными в водохранилищах и озерах бассейна верхней Волги в течение 2–3 лет, то есть в сукцессионном масштабе фактически одновременно. Это подтверждает ведущее значение региональных эдафических, в том числе, связанных с климатом факторов для динамики обилия новых и редких планктонных форм.

## 4.2. Видовое разнообразие зоопланктона

Зоопланктон Рыбинского водохранилища наиболее богат видами в речных плесах и в зонах смешения их вод с водами Главного плеса водохранилища, а также вблизи обширных мелководий. Количество видов, обнаруживаемых в одной пробе, максимально (32–45) в первой половине лета, во второй — чаще всего не превышает 25 видов.



**Рис. 7.** Зависимость числа видов зоопланктона в фаунистическом списке Рыбинского водохранилища от объема наблюдений (проб).

Видовое разнообразие зоопланктона (индекс Шеннона по биомассе,  $H_b$ ), в центральной части водохранилища варьирует от 2,16 до 2,69 бит (Лазарева, 1997). Его значения, рассчитанные по численности ( $H_n$ ), обычно выше и составляют 2,27–4,03 бит (Ривьер, 1993). В июле–августе 1989 г. наиболее высокое ( $H_n > 2,9$  бит) разнообразие зоопланктона отмечали в открытом водохранилище и в устьях рек-притоков (Ривьер, 1993; 2000). Минимальные значения показателя ( $H_n = 2,3$ –2,8 бит) наблюдали в открытой литорали над песчаными грунтами в Волжском и южной части Главного плесов, а также на загрязненных участках акватории вблизи городов Череповец и Весьегонск. В августе 2003 г. индекс Шеннона ( $H_n$ ) в сообществе зоопланктона составил 2,21–3,67 бит, для большинства станций (85%) были характерны значения  $> 2,5$ . Эти значения по шкале (Андроникова, 1996) соответствуют олиго-мезотрофному типу озер. Сравнимую величину индекса Шеннона наблюдали в малых эвтрофных озерах бассейна водохранилища (Лазарева, 1993).

Общее количество видов в фаунистическом списке определяется не только сроками отбора проб, но также квалификацией исследователя,

продолжительностью наблюдений (количеством проб), размером водоема и тем, в какой мере эти наблюдения охватывают различные битотопы (сеть станций) и различные периоды года (полнота вегетационного сезона). При прочих равных условиях число видов в списке возрастает по мере увеличения объема наблюдений. Для Рыбинского водохранилища эта зависимость может быть описана уравнением (рис. 7):

$$S = 8,1 + 51,5 \lg(n),$$

где:  $S$  — число видов в списке,  $n$  — количество наблюдений (проб).

Уровень доминирования ( $D$ ), рассчитанный как «мера концентрации» Симпсона (Песенко, 1982), для зоопланктона центральной части водохранилища составляет 0,24–0,38 (Лазарева, 1997), что близко к наблюдаемому в мелководных эвтрофных озерах (Лазарева, 1993). Низкие значения индекса Симпсона свидетельствуют о сравнительно равномерном распределении обилия между основными видами зоопланктона. Близкая численность многих массовых видов вызвана относительно невысоким уровнем загрязнения и значительной гидродинамической активностью вод Рыбинского водохранилища. Ветровые течения формируют в водоеме крупномасштабные круговороты воды, охватывающие 65% акватории Главного плеса (Поддубный, Сухова, 2002). Это приводит к смешению локальных популяций и образованию скоплений планктона преимущественно гидрофизической, а не биологической природы.

Фаунистический трофический коэффициент  $E$ , рассчитанный по общему списку видов (по: Мязетс, 1980), для всей акватории водохранилища составляет 0,99–1,2 (Лазарева, 2005а), для центральной части — 0,5–0,81 (Лазарева, 1997). По составу зоопланктона центр водохранилища относится к мезотрофным, речные плесы — к слабо эвтрофным водоемам, что близко к оценкам трофности по концентрации хлорофилла (Минева, 2004, 2006).

### 4.3. Доминантные виды

К широко распространенным в летнем планктоне водохранилища в начале XXI в. относятся >25 видов (Лазарева, 2007б), которые в июне–августе встречаются во всех четырех плесах водоема в 80–100% проб. Шестнадцать из них формируют сравнительно высокую численность и входят в состав доминантов современного зоопланктона пелагиали отдельных плесов водохранилища, только пять многочисленны по всей его акватории (табл. 9).

По результатам кластерного анализа различий структуры доминантных комплексов летнего (июнь–август) зоопланктона водохрани-

Таблица 9.

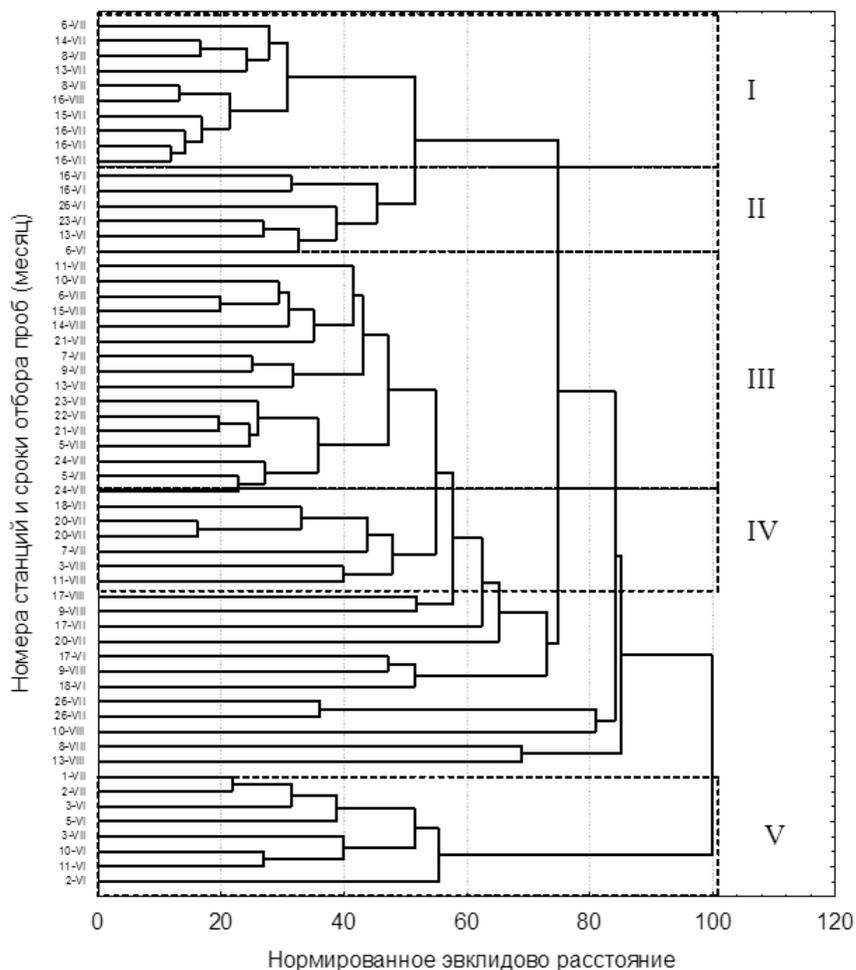
Относительное обилие доминантных видов (среднее май–октябрь) зоопланктона различных плесов Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

Вид	Плес			
	Главный (n = 86)	Моложский (n = 14)	Волжский (n = 23)	Шекснинский (n = 16)
Ракообразные, % от $N_{\text{crust}}$				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	29±3	33±6	16±3	19±3
<i>Bosmina longispina</i>	20±3	12±6	9±4	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	15±2	19±4	23±4	21±4
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	9±1	–	–	17±3
<i>Cyclops kolensis</i>	8±2	–	–	–
<i>Daphnia galeata</i>	–	9±3	–	6±2
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	9±3	–
<i>Bosmina crassicornis</i>	–	–	–	10±2
Коловратки, % от $N_{\text{rot}}$				
<i>Keratella quadrata</i>	23±3	17±4	25±6	14±4
<i>Conochilus hippocrepis</i>	18±3	–	–	–
<i>Synchaeta pectinata</i> + <i>S. tremula</i>	13±1	21±5	33±7	21±6
<i>Conochilus unicornis</i>	8±2	19±6	–	19±7
<i>Polyarthra major</i> + <i>P. luminosa</i>	6±1	13±4	7±2	19±5
<i>Keratella cochlearis</i>	–	6±4	18±8	–

Примечание: прочерк — вид не входит в число доминантных (относительная численность <5%); здесь и в таблицах 10–11 расчеты для копепод сделаны с учетом копеподитов и науплиусов.

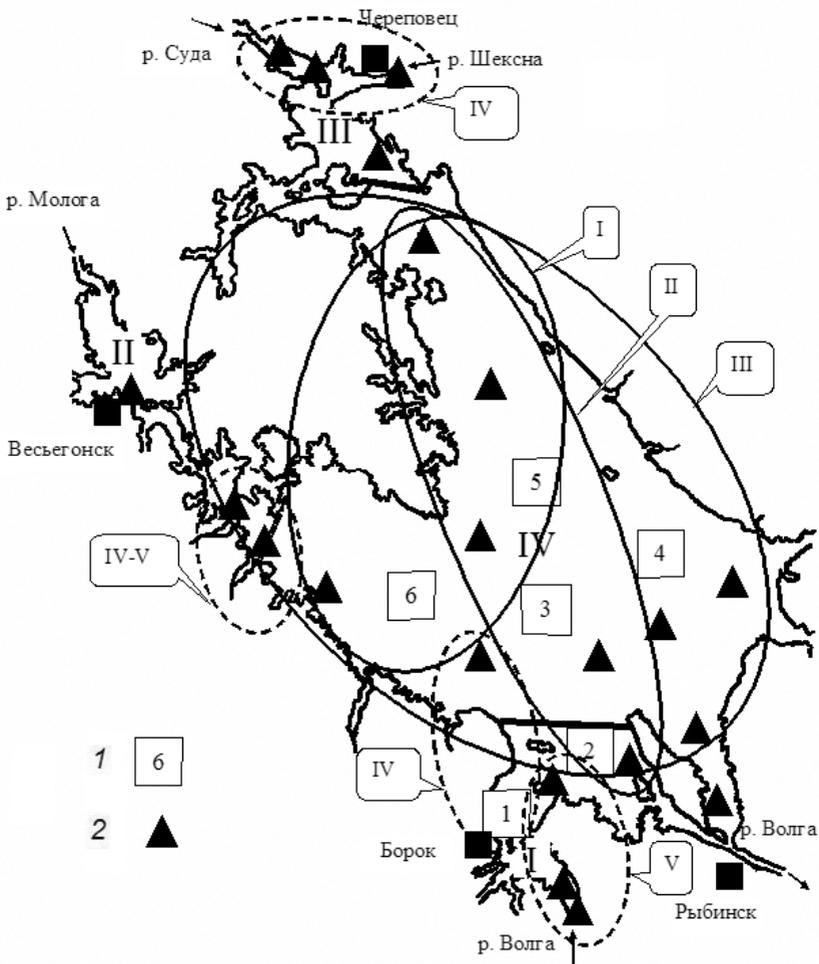
лища выделены пять пространственных группировок (рис. 8). Кластеры приурочены к отдельным плесам, участкам плесов в пределах той или иной водной массы, а также — к отдельным периодам наблюдений с особыми условиями развития сообщества (например, аномально холодный июнь 2004 г.).

В первый кластер вошли станции в западной и восточной частях Главного плеса в основном в июле 2005 г. (рис. 9), во второй — вся восточная половина этого плеса вдоль затопленного русла р. Шексна (шекснинская водная масса) в июне 2004 г., основу третьего составила большая группа станций Главного плеса в августе 2003 и июле 2005 гг. В четвертый кластер вошли различные участки речных Шекснинского и Моложского плесов в 2003 и 2005 гг., в пятый — участки Волжского и Моложского плесов в июне 2004 г. и июле 2005 г. Достоверно ( $p < 0,05$ ) различались наборы доминантов в кластерах I и II, I и IV, III и IV, IV и V, особенности этих наборов показаны в табл. 10.



**Рис. 8.** Классификация доминантных комплексов зоопланктона Рыбинского водохранилища по относительной численности видов в июне–августе 2003–2005 гг. методом взвешенного арифметического среднего (weighted pair-group average). Римские цифры — номера кластеров.

Наиболее заметные различия состава видов наблюдали между комплексами зоопланктона Главного озеровидного и речных плесов (кластеры I и IV, III и IV). Набор видов, характерный для летнего планктона центра водохранилища (табл. 9), в различные сроки наблюдений занимал весь плес (кластер III) или отдельные его участки (кластеры I и II). Это свидетельствует о значительной вариабельности пространства, занимае-



**Рис. 9.** Пространственно-временные группировки зоопланктона на акватории Рыбинского водохранилища по результатам кластерного анализа (рис. 8). I–V — кластеры, 1–2 — станции.

мого сообществом с более или менее стабильной структурой, в течение вегетационного периода и год от года.

Значительная часть наборов доминантов (20% проб) не вошла ни в один кластер, различия между ними составили >50%. К этой «группе» отнесены сообщества участков, пограничных между Главным и речными плесами водохранилища, пришлюзовой участок, а также станции в устьях крупных рек (p. Суда, Сибла и др.), где повышенная проточность

Таблица 10.

Значимость различий группировок зоопланктона ( $n = 33$ ,  $df = 64$ ) между кластерами дендрограммы (рис. 8).

Кластер	I	II	III	IV	V
I	■				
II	2,6 0,008*	■			
III	1,8 0,11	1,5 0,28	■		
IV	4,4 <0,001*	1,7 0,15	2,5 0,01*	■	
V	1,9 0,07	1,4 0,39	1,1 0,82	2,3 0,02*	■
Доминанты	<i>Conochilus hippocrepis</i> 72% <i>Mesocyclops leuckarti</i> 52%	<i>Conochilus unicornis</i> 58% <i>Conochilus hippocrepis</i> 45% <i>Bosmina longispina</i> 22% <i>Synchaeta pectinata</i> 22%	<i>Mesocyclops leuckarti</i> 59% <i>Polarthra major</i> 22% <i>Kellicottia longispina</i> 20%	<i>Mesocyclops leuckarti</i> 33% <i>Brachionus angularis</i> 25%	<i>Synchaeta pectinata</i> 61% <i>Cyclops vicinus</i> 21%

Примечание: верхняя цифра в ячейке — критерий Фишера, нижняя цифра — уровень значимости ( $p$ ),  $n$  — число наблюдений,  $df$  — число степеней свободы, звездочкой помечены достоверные различия ( $p < 0,05$ ). Сравнивали дисперсии относительного обилия видов по критерию Фишера для независимых переменных.

вод способствует смешиванию сообществ разных участков водохранилища, что приводит к формированию оригинальных по составу и структуре наборов доминантов и скоплений отдельных видов.

#### 4.4. Многолетние изменения численности доминантных видов

Многолетняя динамика состава и численности доминантов зоопланктона прослежена для центральной части водохранилища («стандартные» станции, рис. 1а). В различные периоды комплекс доминантов, выделенный по средней за май–октябрь относительной численности

видов, включал 5–7 рачков и 6–8 коловраток (табл. 11 и 12). Среди них постоянно многочисленны циклопы *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Thermocyclops oithonoides* Sars (>50% количества ракообразных) и колониальные коловратки *Conochilus hippocrepis* Schrank, *C. unicornis* Rouss. (>30% численности коловраток) (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005а).

На уровне характерных и второстепенных видов доминантного комплекса наблюдали существенные изменения состава фактически каждое десятилетие. Наиболее оригинальное по составу доминантов сообщество формировалось в центре водохранилища в 70-х годах прошлого века (табл. 11). В состав доминантов современного зоопланктона наряду с обычными для пелагиали водохранилища видами вошли *Bosmina longirostris*, *Polyarthra luminosa* и *Synchaeta tremula*, численность которых увеличилась сравнительно недавно (табл. 12). В число доминантов не вошел *Chydorus sphaericus*, который ранее был многочислен во второй половине лета (Мордухай-Болтовская, 1956; Луферова, Монаков, 1966; Ривьер, 2000). В 1956–1995 гг. он формировал 6–11% среднесезонной численности ракообразных (табл. 11).

К 2007 г. до  $1,1 \pm 0,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (3%  $N_{cr}$ ) в среднем за сезон снизилась численность *Daphnia galeata*. Для сравнения, в 2005 г. в среднем за июнь–октябрь на «стандартных» станциях водохранилища обилие *Daphnia galeata* составило  $3,0 \pm 0,6$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (6%  $N_{cr}$ ) (расчет наш по: Соколова, 2007). Обращает на себя внимание уменьшение до 22%  $N_{tot}$  доли в планктоне коловраток рода *Conochilus*, которые лидировали (34–53%  $N_{tot}$ ) в сообществе на протяжении нескольких десятилетий (табл. 11). В настоящее время наиболее многочисленны *Keratella quadrata* и представители рода *Synchaeta*. В целом, к 2007 г. состав доминантов обновился на 30–40% относительно 90-х годов XX в. (табл. 11 и 12).

Отмечены изменения состава доминантных видов в речных плесах водохранилища. Так, до конца 80-х годов в планктоне Моложского плеса были многочисленны *Limnospida frontosa* Sars (7–9% количества рачков) и *Asplanchna herricki* (до 25% обилия коловраток) (Лазарева, 2005а). В этом плесе они доминировали и в предыдущие годы (Воронина, 1959; Лазарева, 1986б, 1988, 2004а). В 2007–2009 гг. указанные виды не входили в состав доминантного комплекса зоопланктона речных плесов водоема (табл. 9).

Относительно 80-х годов XX в., когда наблюдали наибольшую за 50 лет численность и биомассу зоопланктона, стали меньше максимальная численность и встречаемость пятен высокой концентрации рачков *Bosmina longispina*, *Limnospida frontosa*, и коловраток *Polyarthra vulgaris*

**Таблица 11.**

Доминантные виды (май–октябрь) зоопланктона центральной части Рыбинского водохранилища (стандартные станции) в 60–90-х годах XX века (по: Лазарева и др., 2001).

Годы	Ракообразные	% N <sub>cr</sub>	Коловратки	% N <sub>tot</sub>
1961–1965 (n = 249)	<i>Mesocyclops leuckartii</i>	57±6	<i>Conochilus unicornis</i>	37±6
	<i>Bosmina longispina</i>	11±2	<i>Synchaeta pectinata</i>	16±2
	<i>Thermocyclops oithonoides</i>	7±2	<i>Kellicottia longispina</i>	11±1
	<i>Chydorus sphaericus</i>	7±2	<i>Polyarthra vulgaris</i>	12±3
	<i>Bosmina coregoni</i>	5±2	<i>Keratella quadrata</i>	9±2
1971–1975 (n = 221)	<i>Mesocyclops leuckartii</i>	33±4	<i>Keratella cochlearis</i>	9±3
	<i>Thermocyclops oithonoides</i>	16±4	<i>Conochilus hippocrepis et C. unicornis</i>	53±7
	<i>Chydorus sphaericus</i>	11±4	<i>Keratella quadrata</i>	15±2
	<i>Bosmina coregoni</i>	10±3	<i>Asplanchna herricki et A. priodonta</i>	5±2
	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	7±2	<i>Brachionus angularis</i>	5±3
	<i>Daphnia cucullata</i>	7±2		
	<i>Mesocyclops leuckartii</i>	51±2		
	<i>Bosmina longispina</i>	17±1	<i>Conochilus hippocrepis et C. unicornis</i>	34±5
	<i>Thermocyclops oithonoides</i>	6±2	<i>Keratella quadrata</i>	15±2
	<i>Chydorus sphaericus</i>	6±2	<i>Synchaeta sp.</i>	10±2
1981–1985 (n = 304)	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	5±0	<i>Polyarthra vulgaris</i>	7±2
	<i>Mesocyclops leuckartii</i>	35±2	<i>Keratella cochlearis</i>	5±2
	<i>Thermocyclops oithonoides</i>	17±2	<i>Conochilus hippocrepis et C. unicornis</i>	37±5
	<i>Bosmina longispina</i>	17±2	<i>Keratella quadrata</i>	14±2
	<i>Chydorus sphaericus</i>	6±2	<i>Synchaeta pectinata et S. oblonga</i>	11±3
1991–1995 (n = 228)	<i>Eudiaptomus gracilis et E. graciloides</i>	5±1	<i>Polyarthra major et P. vulgaris</i>	10±2
	<i>Daphnia galeata</i>	5±1	<i>Kellicottia longispina</i>	5±1

**Таблица 12.**

Доминантные виды зоопланктона центральной части Рыбинского водохранилища («стандартные» станции) в 2007–2009 гг. (среднее за май–октябрь,  $n = 69$ ).

Ракообразные	$N_{sp}$	% $N_{ст}$	Коловратки	$N_{sp}$	% $N_{tot}$
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	11,4±2,0	26±3	<i>Synchaeta pectinata</i> + <i>S. tremula</i>	4,0±1,3	20±3
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	6,4±0,9	19±2	<i>Keratella quadrata</i>	1,9±0,4	20±3
<i>Bosmina longispina</i>	2,1±0,5	13±3	<i>Conochilus hippocrepis</i>	9,2±3,5	16±3
<i>Cyclops kolensis</i>	1,7±0,5	9±3	<i>Keratella cochlearis</i>	1,0±0,2	8±4
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	2,9±0,5	8±1	<i>Polyarthra major</i> + <i>P. luminosa</i>	1,6±0,2	7±1
<i>Bosmina longirostris</i>	1,8±0,9	5±1	<i>Conochilus unicornis</i>	1,9±0,7	6±2

Примечание:  $N_{sp}$  — численность вида, тыс. экз./м<sup>3</sup>.

**Таблица 13.**

Изменение численности некоторых видов летнего (июнь–август) зоопланктона в Рыбинском водохранилище на рубеже XX и XXI веков.

Вид	Численность (N), тыс. экз./м <sup>3</sup>					
	1987–1988 гг.		2003–2004 гг.		2007–2009 гг.	
	$N_{выс}$	$N_{выс}^{\circ}/\%$	$N_{выс}$	$N_{выс}^{\circ}/\%$	$N_{выс}$	$N_{выс}^{\circ}/\%$
<i>Mesocyclops leuckarti</i> + <i>Thermocyclops oithonoides</i> (cop.+ad.)	>30	19	85	13	100	40
<i>Bosmina longispina</i>	>10	62	35	9	32	7
<i>Daphnia galeata</i>	>5	21	23	41	31	13
<i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i> (cop.+ad.)	>5	20	15	28	15	30
<i>Cyclops vicinus</i> (cop.+ad.)	>0,5	2	5	31	7	5
<i>Leptodora kindtii</i>	>0,5	1,5	2,5	13	1,2	4
<i>Limnospira frontosa</i>	>0,5	5	2	9	12	10
<i>Heterosira appendiculata</i> (cop.+ad.)	>0,1	2	0,5	13	2	25
<i>Bythotrephes longimanus</i>	>0,05	0,7	0,8	38	0,4	46

Примечание: Численность:  $N_{выс}$  0151 высокая;  $N_{макс}$  0151 максимальная; Встречаемость  $N_{выс}^{\circ}$  0151 пятен высокой численности вида, рассчитанная как отношение числа проб с  $N_{выс}$  к общему количеству проб.

(табл. 6 и 13). Последовательно с 60-х годов XX века в водохранилище нарастало обилие диаптомид *Eudiaptomus gracilis* Sars и *E. graciloides* Lill. Количество *Daphnia galeata* резко возросло в 80-е годы и продолжало увеличиваться до 2005 г. До сих пор продолжает расти количество *Bythotrephes longimanus* Leydig, в 40% летних проб из пелагиали водохранилища его численность превышает 100 экз./м<sup>3</sup>. В Главном плесе водохранилища вдвое выросла встречаемость высокой численности мелких циклопов *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* (табл. 13).

Таким образом, состав и соотношение численности доминантных видов зоопланктона Рыбинского водохранилища каждые 10 лет претерпевают обратимые изменения, которые можно назвать циклическими сукцессиями и которые обычно с некоторым запаздыванием следуют за сменой фаз гидрологического цикла. Глубокая, но в основном обратимая, перестройка доминантного комплекса зоопланктона произошла в первой половине 70-х годов (в конце предыдущего маловодного периода). В новом веке в конце современной маловодной фазы гидрологического цикла наблюдается новая очень заметная трансформация сообщества. В то же время, в течение полувекового периода наблюдений происходили направленные смены видов в комплексе доминантов, которые на данном отрезке времени не обратимы и которые, по-видимому, отражают сукцессию зоопланктона, связанную с развитием экосистемы водохранилища. Свидетельством этому служат увеличение встречаемости и численности ранее редких форм, а также массовое развитие видов, недавно вселившихся в водоем.

## Глава 5

### Сезонный цикл развития и распределение зоопланктона по акватории водохранилища

Сезонные (май–октябрь) изменения состава и структуры сообщества пелагиали и литорали описывали неоднократно (Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959; Преображенская, 1960; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Лазарева, 1986; Столбунова, 2003а,б), также по доминантным видам на «стандартных» станциях (Луферова, Монаков, 1966; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2000). Обобщенные сведения о зимнем зоопланктоне водохранилища приведены в работах И.К. Ривьер (1982, 1986). В настоящей главе проанализирован сезонный ход развития зоопланктона пелагиали Главного и речных плесов водохранилища, мелководных заливов и устьевых участков рек-притоков в современный период (2003–2009 гг.).

#### 5.1. Зимний зоопланктон

В 2008 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища при температуре воды 0,1–1,3 °С подледный зоопланктон был исключительно малочислен (табл. 14). Общая биомасса варьировала от <0,5 до 1,1 мг/м<sup>3</sup>. В феврале преобладали (70–84%  $N_{\text{общ}}$ ) крупные (0,3–0,4 мм) коловратки рода *Notholca* (преимущественно *N. caudata* Carlin, *N. cinetura* Skorikov). В марте увеличилась численность (до 150–440 экз./м<sup>3</sup>) мелких коловраток весеннего комплекса видов (*Keratella cochlearis* Gosse, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina* Kellicott, *Synchaeta kitina* Rouss., *S. pectinata*, *Pol-yarthra dolichoptera* Jdelsion). В третьей декаде месяца единично появились выходящие из диапаузы копепоиды *Cyclops* и возросло количество науплиусов циклопов (80–150 экз./м<sup>3</sup>).

**Таблица 14.**

Численность (экз./м<sup>3</sup>) зоопланктона подо льдом в Рыбинском водохранилище.

Месяц	Главный плес (1978–1983 гг.)*	Моложский плес (1982–1988 гг.)		Волжский плес (2008 г.)	
	1	1	2	1	2
Декабрь	3700–6600	20–260	6500–13700	–	–
Январь	7640±3379	30±8	8890±4680	–	–
Февраль	26700±7900	30	680	81±45	191±72
Март	47900±16000	40±20	540±330	222±50	522±130
Апрель	32600±9400	60–150	990	–	–

Примечание: 1 — участки затопленных русел рек Мологи (гл. 10–17 м) и Волги (гл. 10–11 м), 2 — мелководные заливы (гл. 1,5–4,4 м). \* — данные для Главного плеса приведены (по: Ривьер, 1986).

Станции в открытом мелководье с глубиной 4–4.4 м более богаты планктоном по сравнению с участком затопленного русла Волги (табл. 14). На русле развитие зоопланктона лимитировано сравнительно высокой скоростью водообмена (течение по Волге у Коприно не менее 0,5 м/сек) и низкой температурой воды (<1 °С). Содержание кислорода (>7 мг/л) не ограничивало развитие сообщества.

В 80-х годах прошлого века в Моложском плесе водохранилища количество зоопланктона в феврале–марте было невелико и сравнимо с наблюдаемым теперь в Волжском плесе (табл. 14). На затопленном русле р. Мологи при сильном течении и температуре воды 0–0,5°С, одинаковой во всем столбе воды, единично встречались копеподиты циклопов (*Cyclops*, *Mesocyclops*) и коловратки (*Asplanchna priodonta*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *K. hiemalis* Carlin, *Kellicottia longispina*), очень редко *Bosmina longirostris*. Биомасса сообщества не превышала 1 мг/м<sup>3</sup>.

На мелководьях этого плеса планктон заметно богаче, в первой половине зимы при температуре 0–0,5 °С подо льдом и ~1 °С у дна здесь сохранялся набор видов, обычный для поздне-осеннего зоопланктона литорали. Преобладали коловратки (90–99%  $N_{\text{общ}}$ ) *Polyarthra dolichoptera* и виды рода *Keratella*. Из ракообразных отмечены немногочисленные (<500 экз./м<sup>3</sup>) размножающиеся популяции *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, а также науплиусы и копеподиты всех стадий *Cyclops kolensis*. Численность сообщества была даже выше, чем в Главном плесе (табл. 14), биомасса составляла не более 10–50 мг/м<sup>3</sup>. В феврале–марте количество зоопланктона подо льдом резко снижалось, доминировали по-прежнему коловратки (>80%  $N_{\text{общ}}$ ), среди которых в отдельные годы преобладала *Notholca cinetura*, но чаще те же виды, что и на русле Мологи.

Слабое развитие зоопланктона подо льдом в литорали и речных плесах водохранилища отмечают большинство исследователей (Мордухай-Болтовская, 1956; Преображенская, 1960; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Лазарева, 1986; Ривьер, 1986). Особенно это характерно для открытых мелководий с песчаными и илисто-песчаными грунтами, которые характеризуются низким теплозапасом и, следовательно, низкой температурой воды над ними (Ривьер, 1986; Лазарева, 1986). Кроме того, на развитие подледного планктона негативно влияет сильная осенняя сработка уровня воды водохранилища, а во второй половине зимы — дефицит кислорода. На мелководьях над торфянистыми грунтами и вблизи устьев притоков, несущих гумифицированные воды, в марте часто формируются даже заморы.

Напротив, Главный плес водохранилища в конце 70-х – начале 80-х годов XX века отличался богатым зимним сообществом, в ко-

тором преобладали циклопы и холодолюбивые коловратки (*Synchaeta oblonga* Ehrenb., *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella hiemalis*, в отдельные годы *Conochiloides natans* (Seligo)) (Ривьер, 1982, 1986). Численность и биомасса зоопланктона была очень высокой (табл. 14). В монографии И.К. Ривьер (1986) отмечено, что наибольшие скопления зоопланктона (численность до 188 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса 5–8 г/м<sup>3</sup>) подо льдом в этом плесе наблюдаются над затопленными руслами рек Мологи и Шексны. Их образуют преимущественно циклопы *Cyclops kolensis* в состоянии диапаузы (в марте 90–95%  $N_{\text{общ}}$  и фактически вся  $B_{\text{общ}}$ ). Подобных скоплений диапаузирующих циклопов в речных плесах мы не наблюдали ни разу, вероятно, их образованию препятствуют сильные стоковые течения. Коловратки формируют зимний максимум (25–40 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности в феврале–марте, реже в марте–апреле (Ривьер, 1986).

## 5.2. Весенний зоопланктон

Специально весенний зоопланктон водохранилища описывали лишь по материалам 50-х годов прошлого века (Мордохай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959; Мордохай-Болтовской, Монаков, 1963). В последующем анализировали преимущественно сезонные изменения численности летних доминантных видов (Рыбинское водохранилище..., 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2000; Соколова, 2007). Сведения о составе, структуре весеннего сообщества и уровне его обилия разбросаны по разным работам. Наиболее полные данные о ранневесеннем комплексе видов Главного плеса водохранилища в 70–80-х годах XX века можно найти в книге (Ривьер, 1986). Обобщенных данных по весеннему зоопланктону в современный период фактически нет, а таксономическую структуру сообщества в это время года не исследовали более 50 лет.

Началом гидробиологической весны принято считать период интенсивного прогрева воды после вскрытия водоема. В Рыбинском водохранилище он приходится обычно на начало мая (Рыбинское водохранилище, 1972; Экологические проблемы..., 2001). Водные массы водохранилища весной прогреваются неравномерно, температура воды по акватории различается на 1–4 °С. Например, в первой декаде мая 2007 г. температура воды в Волжском плесе составляла 7,4 °С, а в восточной части Главного плеса только 5,8–6,4 °С. Еще сильнее различалась температура воды в третьей декаде месяца, когда в центре Главного плеса сохранялись холодные (8,9–9,1 °С) воды, тогда как на большей части его акватории вода прогрелась до 9,9–10,6 °С, в речных плесах и мелководных заливах — до 10,8–12,4 °С. Для сравнения, в 1979 г. в центре Главного плеса зимняя

водная масса с температурой поверхности 4 °С держалась до середины мая (Ривьер, 1986), а в 1956 г. в северо-восточной части Центрального плеса придонные воды с температурой 7 °С сохранялись до середины июня (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

Для водохранилищ Волги многие исследователи выделяют две весенних группировки видов зоопланктона: ранневесеннюю (зимне-весеннюю) и поздневесеннюю (весенне-летнюю), формирование которых тесно связано с интенсивностью прогрева воды (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Ривьер, 1986, 2000; Тимохина, 2000). На акватории Рыбинского водохранилища границей для этих группировок служит изотерма 10 °С (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

Ранневесенний комплекс зоопланктона в пелагиали Главного плеса водохранилища в мае 2007 г. развивался при температуре 5–9 °С. Отличительными его чертами служили низкая ( $<1,5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) численность кладоцер, массовое размножение прошлогодней (осенней) генерации холодноводных копепод *Cyclops kolensis* и высокая ( $>50\% N_{\text{tot}}$ ) численность коловраток рода *Synchaeta* (табл. 15).

Среди синхет наиболее многочисленными были *S. tremula* ( $2,5 \pm 1,3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *S. kitina* ( $1,1 \pm 0,8$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Последний вид сравнительно недавно стали регистрировать в Рыбинском водохранилище (Лазарева, 2007б). Ранее в зимнем и весеннем планктоне преобладала *S. oblonga* (Воронина, 1959; Ривьер, 1986, 2000). В первой декаде мая в планктоне еще сохранялся ряд зимних видов коловраток (*Conochiloides natans*, *Notholca cinetura*), но они уже не размножались. Наряду с ними на большинстве станций начали размножаться виды поздневесеннего комплекса, среди которых наиболее распространенными (90–100% проб) и многочисленными были *Keratella quadrata* ( $1,5 \pm 0,5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Polyarthra dolichoptera* ( $1,0 \pm 0,6$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Synchaeta pectinata* ( $0,3 \pm 0,1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>).

Копеподы составляли до 90%  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона. При их сравнительно высокой (7–40 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности, биомасса зоопланктона была низкой (табл. 16). Это связано с высокой численностью науплиусов весенней генерации *Cyclops kolensis* (20–30%  $N_{\text{cop}}$ ), а также созревающих копеподитов мелких летних видов *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* (табл. 15). Максимальные значения  $B_{\text{общ}}$  (0,7 г/м<sup>3</sup>) отмечали в центре водохранилища, где наблюдали наибольшую плотность (5–16 тыс. экз./м<sup>3</sup>) взрослых особей *Cyclops kolensis*. Из кладоцер на всех станциях отмечали *Bosmina longispina*, численность которой не превышала 1,5 тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $0,4 \pm 0,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), плодовитость тоже была низкой, мелкие (длина тела 0,5–0,6 мм) самки первой генерации несли 1–2 яйца.

**Таблица 15.**

Группировки доминантных видов весеннего (май) зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг.

Вид	Относительная численность, %		
	Главный плес, пелагиаль		Речные плесы и заливы
	5–9 °С	10–15 °С	10–15 °С
Ракообразные			
<i>Cyclops kolensis</i>	61±10	15±3	25±10
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	16±5	36±12	18±4
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	11±3	13±4	18±9
<i>Cyclops vicinus</i>	–	5±2	–
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	16±8
Коловратки			
<i>Synchaeta kitina</i>	23±8	–	0
<i>S. tremula</i>	20±8	11±4	6±2
<i>Keratella quadrata</i>	20±3	27±8	23±5
<i>Synchaeta pectinata</i>	10±4	10±8	19±4
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	9±3	16±4	10±3
<i>Conochilus unicornis</i>	–	17±7	17±10
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	–	11±3
<i>Brachionus calyciflorus</i>	–	–	9±4
Число проб	8	5	14

Примечание: Прочерк — вид не входит в число доминантов, ноль — вид отсутствует в пробах.

**Таблица 16.**

Численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) весеннего (май) зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 2004–2009 гг.

Показатель	Т, °С	Главный плес		Моложский плес	Волжский плес	
		1	2	1	1	2
$B_{\text{общ}}$	5–9	0,3±0,08	–	–	0,01	–
$N_{\text{общ}}$		27,0±6,0	–	–	2,9	–
$N_{\text{rot}}$		9±3	–	–	0,4	–
$N_{\text{cl}}$		0,5±0,2	–	–	0,05	–
$N_{\text{cop}}$		17±4	–	–	2,4	–
$B_{\text{общ}}$	10–15	0,15±0,03	0,2±0,06	0,15±0,02	0,06±0,02	0,1±0,04
$N_{\text{общ}}$		41±5	38±7	37±5	9±2	31±15
$N_{\text{rot}}$		16±3	23±8	20±2	3±0,6	16±9
$N_{\text{cl}}$		1±0,5	3±1,5	2±0,3	0,6±0,3	3±1,2
$N_{\text{cop}}$		23±3	12±0,8	15±4	5±2	12±6

Примечание: 1 – пелагиаль (гл. 7–16 м), 2 – заливы и устья рек-притоков (гл. 2–7 м).

В Главном плесе водохранилища ранневесенний комплекс видов зоопланктона существует сравнительно долго, обычно до конца второй декады мая. В речных плесах организмы зоопланктона быстро набирают сумму эффективных температур и уже в первой декаде мая, несмотря на сравнительно низкую температуру воды 7 °С, в планктоне преобладают виды, обычные для весенне-летнего сообщества. В 2007 г. в пелагиали Волжского плеса это были все возрастные стадии придонных циклопов *Paracyclops fimbriatus* (Fischer), пелагические *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*, а также коловратки *Synchaeta pectinata*. Наряду с ними единично встречались ювенильные особи (метанауплиусы) *Leptodora kindtii* Focke и босмины (*Bosmina longirostris*, *B. longispina*). В целом сообщество характеризовалось низкой численностью и доминированием копепод (>80%  $N_{\text{общ}}$ ) (табл. 16).

В мелководных заливах и устьевых участках рек необходимую для начала развития сумму температур летние формы планктона, накапливают еще быстрее, чем в речных плесах. Поэтому здесь холодноводный ранневесенний комплекс видов не формируется. Так, в 2007–2009 гг. в течение всего мая при температуре от 10 до 15 °С в указанных биотопах наблюдали сообщество с доминированием коловраток (30–90%  $N_{\text{общ}}$ ) и копепод (9–62%  $N_{\text{общ}}$ ), которое по составу и структуре очень близко к таковому Главного плеса водохранилища второй половины мая – начала июня (табл. 15).

Поздневесенний комплекс зоопланктона формировался в пелагиали водохранилища во второй–третьей декадах мая при температуре воды 10–15 °С. Для него характерно присутствие хотя бы в небольшом количестве почти всех летних видов, кроме *Bythotrephes*, преобладание в сообществе науплиусов летних циклопов (22–95%  $N_{\text{общ}}$ ) и мелких видов коловраток (роды *Keratella*, *Polyarthra*, *Synchaeta*), составляющих 20–80%  $N_{\text{общ}}$ . Общая численность зоопланктона в Главном плесе в этот период приблизительно вдвое выше, а биомасса вдвое ниже, чем ранней весной (табл. 16). Это объясняется отмиранием взрослых *Cyclops kolensis* и снижением количества копеподитов этого вида, переходящих к диапаузе, а также ростом численности молоди мелких летних видов циклопов и коловраток.

Во второй половине мая 2004–2009 гг. в Главном плесе водохранилища доминировали копеподы (до 80%  $N_{\text{общ}}$ ), среди которых преобладали циклопы родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops* (табл. 15). Коловратки формировали в среднем около 40%  $N_{\text{общ}}$  (табл. 16), доминировали те же виды, что и ранней весной, к ним добавился лишь *Conochilus unicornis*

(табл. 15). Наиболее многочисленной была *Keratella quadrata* ( $3 \pm 1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>).

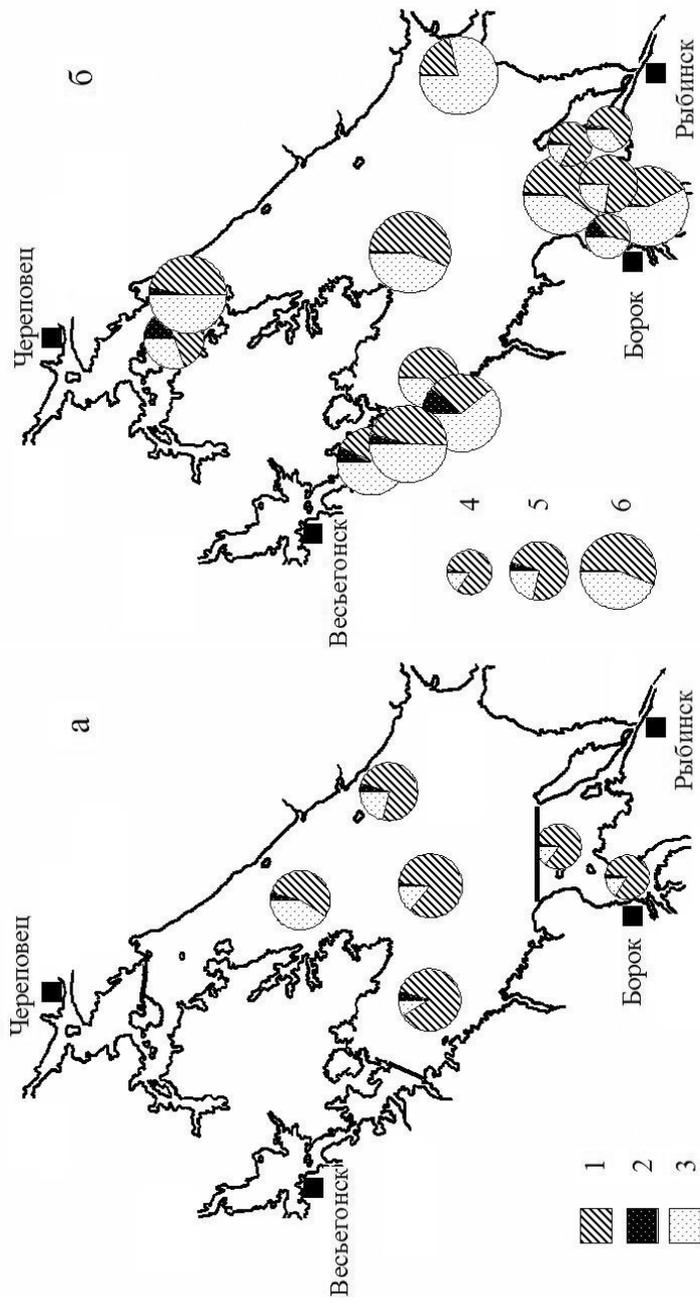
В литорали и речных плесах водохранилища поздневесенний зоопланктон более разнообразен (табл. 15). В указанных биотопах в этот период обычны, но немногочисленны *Bosmina longirostris* ( $0,8 \pm 0,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Asplanchna priodonta* ( $0,8 \pm 0,3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Исключительно в Волжском плесе в массе развивался *Brachionus calyciflorus*, количество которого на отдельных станциях в литорали достигало 130 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Прочие доминанты — те же, что и в пелагиали Главного плеса. В речных плесах, в отличие от центральной части водохранилища, коловратки преобладали по численности (в среднем 55%  $N_{\text{общ}}$ ), лишь на границе Волжского и Главного плесов сохранялось доминирование копепод (рис. 10б), доля науплиусов составляла 31–74%  $N_{\text{cop}}$ .

Общая численность зоопланктона весной сравнима с наблюдаемой подо льдом в марте–апреле (табл. 14 и 16). Распределение в пелагиали водохранилища  $N_{\text{общ}}$ , численности таксономических групп и ряда доминантов (*Synchaeta pectinata*, *Cyclops kolensis*) было сравнительно равномерным ( $CV$  75–110%), однако для большинства других видов коловраток и циклопов *Cyclops vicinus* отмечены большие вариации численности ( $CV > 150\%$ ) (табл. 17). Поздней весной с ростом различий в температуре воды неравномерность распределения отдельных видов и зоопланктона в целом усиливалась, особенно различалась по акватории численность коловраток ( $CV = 366\%$ ). Различия  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона по почти полностью были связаны с вариациями численности коловраток (99,6% за счет *Keratella quadrata*), коловратки и *Bosmina longispina* определяли также неравномерность распределения общей биомассы сообщества, особенно во второй половине мая (табл. 18).

Для численности холодноводных видов зимне-весеннего комплекса отмечена достоверная обратная связь с температурой воды (табл. 17), особенно четко выраженная для *Cyclops kolensis* ( $r = -0,61$ ). Количество кладоцер и коловраток в весеннем планктоне быстрее увеличивалось на мелководьях, значимые отрицательные коэффициенты корреляции установлены между численностью большинства видов этих групп и глубиной точки отбора проб (табл. 17).

В 2007–2008 гг. в период открытой воды максимальную численность *C. kolensis* наблюдали в Главном плесе в первой декаде мая. В по-

**Рис. 10.** Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище весной. а — первая декада мая 2007 г., температура воды 6–7,5 °С; б — третья декада мая 2008 г., температура воды 10–12 °С.  
1 — Copepoda, 2 — Cladocera, 3 — Rotifera; Численность: 4 — 3–10, 5 — 11–30, 6 — 31–80 тыс. экз./м<sup>3</sup>.



- 1
- 2
- 3

- 4
- 5
- 6

**Таблица 17.**

Коэффициенты вариации ( $CV$ ) численности широко распространенных видов зоопланктона и коэффициенты корреляции Пирсона ( $R$ ) для связи численности с температурой воды и глубиной в точке отбора проб в Рыбинском водохранилище весной (май) 2004–2009 гг. ( $n = 29$ ).

Показатель	$R$		$CV, \%$	
	Температура, °C	Глубина, м	1	2
$N_{\text{общ}}$	0,14	-0,36*	75	345
Кладоцеры	0,30	-0,45*	110	158
Копеподы	0,04	-0,29	75	141
Коловратки	0,14	-0,36*	98	366
<i>Cyclops kolensis</i>	-0,61*	0,18	78	91
<i>Bosmina longispina</i>	-0,61*	0,10	127	150
<i>Synchaeta kitina</i>	-0,47*	0,08	209	463
<i>Notholca cinetura</i>	-0,56*	0,01	178	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0,34*	-0,45*	157	175
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0,15	-0,39*	146	275
<i>Brachionus calyciflorus</i>	0,15	-0,37*	221	394
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0,16	-0,37*	161	278
<i>Keratella quadrata</i>	0,14	-0,36*	103	424
<i>Asplanchna priodonta</i>	0,21	-0,41*	294	253
<i>Cyclops vicinus</i>	0,15	-0,02	164	142
<i>Synchaeta pectinata</i>	0,17	-0,22	82	161
<i>S. tremula</i>	-0,01	-0,19	152	144

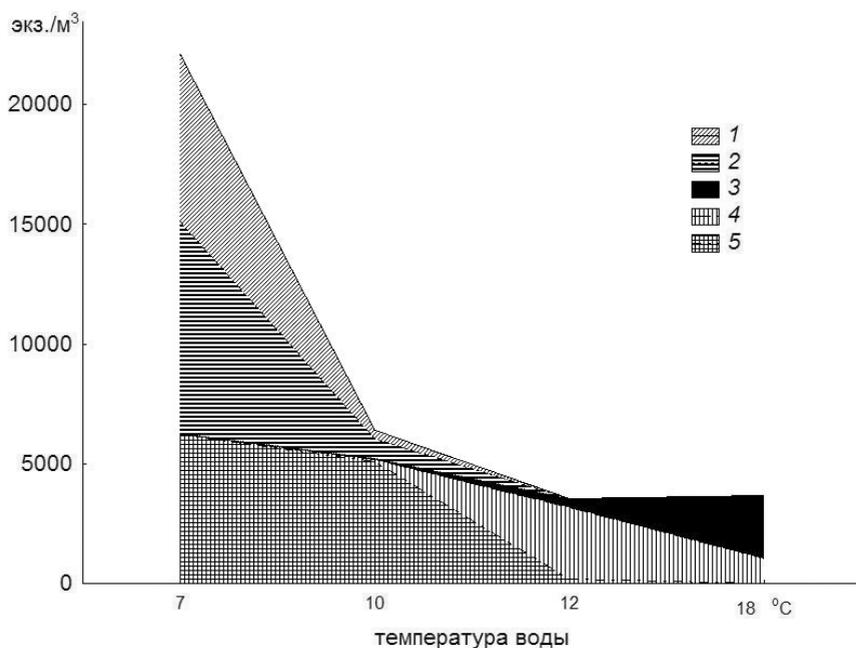
Примечание: Анализ выполнен для интервала температуры 5–15 °C и интервала глубины 2–16 м; звездочкой помечены значения коэффициентов, достоверные при  $p < 0,05$ ; 1 — ранняя весна, 2 — поздняя весна.

**Таблица 18.**

Вклад ( $R^2, \%$ ) отдельных видов и таксономических групп в различия численности и биомассы весеннего зоопланктона между станциями отбора проб ( $n = 29$ ).

Показатель	Фактор	$F$	$R^2, \%$
$N_{\text{общ}}$	$N_{\text{rot}}$	24876,4	99,9
	<i>Keratella quadrata</i>	7507,8	99,6
$B_{\text{общ}}$	$N_{\text{cop}}$	845,3	0,1
	$N_{\text{rot}}$	229,5	90
	<i>Keratella quadrata</i>	230,9	89,5
	<i>Bosmina longispina</i>	99,9	8,3
	<i>Keratella cochlearis</i>	12,3	0,7

Примечание: Анализ выполнен методом пошаговой множественной регрессии;  $F$  — критерий Фишера,  $R^2$  — частный (change) коэффициент детерминации — доля дисперсии, связанной с данным фактором.



**Рис. 11.** Динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры популяции *Cyclops kolensis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища 7 мая – 17 июня 2007–2008 гг. 1 — самцы, 2 — самки, 3 — копепоиды IV–V стадии, 4 — копепоиды I–III стадии, 5 — науплиусы.

пуляции преобладали (28–40%) самки с яйцевыми мешками, самцы и науплиусы (рис. 11), доля несозревших (зимних) копепоидов V стадии не превышала 5%. Соотношение самок и самцов составляло 56 и 44% соответственно, что характерно для начала размножения этого вида (Ривьер, 1986). В третьей декаде мая количество взрослых особей резко сократилось и с этого времени в популяции доминировали (>90% численности) копепоиды новой весенней генерации. В конце второй декады июня при температуре 18 °С были еще достаточно многочисленны (>1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) копепоиды младших возрастов. Из этого следует, что популяция перешла к диапаузе не ранее конца июня. Обычно в Рыбинском водохранилище копепоиды IV стадии *C. kolensis* опускаются на дно в первой декаде этого месяца (Ривьер, 1986).

Продолжительность размножения популяции *C. kolensis* различается год от года, в прибрежной зоне период размножения намного короче (10–14 сут), чем в пелагиали Главного плеса (более месяца) (Ривьер, 1986). Однако в конце мая 2008 г. даже в прибрежной зоне наблюдали еще много

Таблица 19.

Частотный анализ пространственного распределения численности коловраток и хищных копепоид в пелагиали Рыбинского водохранилища в мае 1985–1989 и 2004–2009 гг.

Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	Встречаемость значений численности, %			
	Rotifera		Cyclopoida (cop. IV–VI)	
	1986–1989 гг. (n = 39)	2004–2009 гг. (n = 21)	1985–1989 гг. (n = 39)	2004–2009 гг. (n = 21)
1–5	18	38	36	57
6–10	18	14	46	24
11–20	5	19	8	19
21–40	5	24	0	0
41–100	31	0	0	0
>100	18	0	0	0

копепоидов II–III стадий развития, а в 2004 г. самки с яйцевыми мешками присутствовали в планктоне центральной части водохранилища даже в начале июня. Такой длительный «планктонный» период развития популяции, вероятно, связан с исключительно холодными вёснами начала XXI века. Во второй–третьей декадах мая в 2004–2008 гг. *Cyclops kolensis* еще входил в число доминантов, в заливах и речных плесах был главным доминантом (табл. 15). Для сравнения, в начале 50-х годов XX века в конце мая в этих биотопах доминировали только летние формы циклопов родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops* (Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

Весной 1986–1989 гг. встречаемость пятен высокой (>10 тыс. экз./м<sup>3</sup>) плотности хищных копепоидов IV–V стадии развития и взрослых циклопов всех видов составляла 8%, максимальное их количество редко превышало 10 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В 2004–2009 гг. встречаемость пятен высокой плотности была больше в 2,4 раза (табл. 19), на отдельных станциях Главного плеса численность этих хищников достигала 16–18 тыс. экз./м<sup>3</sup>. По-видимому, рост численности циклопов послужил причиной резкого снижения количества коловраток в весеннем планктоне (табл. 19). Наблюдения последних пяти лет в Рыбинском водохранилище позволяют констатировать полное отсутствие весеннего пика численности этой группы зоопланктона. Ни во второй, ни в третьей декадах мая в пелагиали Главного и речных плесов плотность коловраток не превышала 25 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Даже в заливах и устьевых участках рек-притоков водохранилища их численность варьировала в пределах 24–43 тыс. экз./м<sup>3</sup>, здесь короткий весенний подъем численности (не более 50 тыс. экз./м<sup>3</sup>) наблюдали во второй декаде мая. Только в сильно эвтрофированном за-

ливе Волжского плеса, принимающем сточные воды поселка Борок, отмечено массовое ( $N_{\text{tot}} > 1,5$  млн. экз./м<sup>3</sup>) развитие видов родов *Keratella*, *Braconionus* и *Asplanchna*. Для сравнения, в мае 1986–1989 гг. в центральной части водохранилища количество коловраток достигало 140 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

### 5.3. Летний зоопланктон

В летнем зоопланктоне водохранилища также имеет смысл выделить две группировки доминантов: раннелетнюю и позднелетнюю или собственно летнюю. Раннелетняя представлена смешанным комплексом видов весеннего и летнего планктона, состав и структура которого сильно варьируют в разных плесах водохранилища (табл. 20). Эти группировки зоопланктона характерны для июня – начала июля. Позднее формируется состав видов, который сохраняется до конца сентября.

В 2004–2009 гг. из 21 доминанта раннелетнего зоопланктона только один вид ракообразных (*Mesocyclops leuckarti*) и три вида коловраток (*Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata* и *Keratella quadrata*) были многочисленны по всей акватории водохранилища (табл. 20). Индексы сходства структуры сообщества ( $I_{\text{CzS}}$ ) не превышали 50%. Комплекс зоопланктона Волжского плеса наиболее сильно отличался от группировок доминантов Шексинского и Главного плесов ( $I_{\text{CzS}} = 30\text{--}36\%$ ).

В пелагиали для этого периода года характерно массовое развитие босмин (*Bosmina longispina*, *B. longirostris*), особенно в Главном плесе водохранилища ( $11 \pm 3$  и  $6 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно). Литоральная *B. longirostris* была многочисленна также в пелагиали Волжского плеса (до 45 тыс. экз./м<sup>3</sup>), в заливах и устьях рек этот вид достигал 25 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Распространение *B. longirostris* в открытую глубоководную часть Рыбинского водохранилища отмечено с 2004 г., вид формировал в среднем  $5 \pm 1\%$  численности рачков (Лазарева, 2005а). В 2007 г. относительное обилие *B. longirostris* возросло до  $9 \pm 5\%$ , а в 2008 г. — до  $19 \pm 8\%$   $N_{\text{cr}}$ , ее высокую численность (9–10 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечали даже в центре водохранилища (ст. Наволок, Всехсвятское). Для сравнения, численность пелагической *B. longispina* на тех же станциях составляла 11–30 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В Шексинском плесе из босмин в июне многочисленна ( $10 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) только *B. crassicornis*, максимальная ее численность достигала 15 тыс. экз./м<sup>3</sup> (ст. устье Кошты, Кабачино). В пелагиали Волжского плеса численность этого вида также достаточно высока до 12 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Из других кладоцер в июне сравнительно многочисленна *Daphnia galeata*, ее количество максимально ( $4 \pm 1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) в Главном плесе, хотя доля в планктоне выше в речных плесах (табл. 20). В целом, кладо-

Таблица 20.

Группировки доминантных видов раннелетнего (июнь – начало июля) зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг.

Вид	Относительная численность, %				
	Пелагиаль				Прибрежная зона
	Г	М	В	Ш	
Ракообразные					
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	24±3	26±9	17±6	29±8	39±8
<i>Bosmina longispina</i>	19±3	9±4	–	–	–
<i>Bosmina longirostris</i>	11±4	–	23±13	–	7±5
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	8±2	6±3	10±3	14±6	18±4
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	8±2	–	–	19±4	10±7
<i>Daphnia galeata</i>	7±2	10±8	–	8±2	5±4
<i>Cyclops kolensis</i>	7±3	–	–	–	–
<i>Cyclops vicinus</i>	–	29±12	13±8	–	–
<i>Bosmina crassicornis</i>	–	–	–	10±3	–
<i>Daphnia cristata</i>	–	–	7±4	–	–
<i>Daphnia cucullata</i>	–	–	6±3	–	–
Коловратки					
<i>Conochilus hippocrepis</i>	41±7	0	–	8±5	5±4
<i>Conochilus unicornis</i>	18±6	12±7	12±7	53±10	17±6
<i>Synchaeta pectinata</i>	16±4	29±12	52±17	15±10	23±10
<i>Keratella quadrata</i>	8±2	7±4	15±8	6±1	16±8
<i>Synchaeta tremula</i>	–	17±17	7±4	–	10±4
<i>Kellicottia longispina</i>	–	9±7	–	–	–
<i>Polyarthra major</i>	–	8±7	–	7±6	–
<i>Keratella cochlearis</i>	–	7±2	–	–	7±2
<i>Polyarthra luminosa</i>	–	–	–	–	7±5
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	–	–	–	5±3

Примечание: Плесы водохранилища: Г — Главный, М — Моложский, В — Волжский, Ш — Шекснинский. Прочерк — вид не входит в число доминантов, ноль — вид отсутствует в пробах.

церы составляли 19–25%  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона в пелагиали и не более 20% в прибрежной зоне (табл. 21). Их значение в формировании биомассы сообщества было существенно выше 30–50%  $B_{\text{общ}}$  в центре водохранилища и до 90% в речных плесах.

Другую характерную черту современного раннелетнего зоопланктона водохранилища представляет высокая численность копепод, которая в речных плесах и прибрежье сравнима или выше количества кладоцер (табл. 21). В июне 2004–2009 гг. копеподы составляли 22–41%  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона в пелагиали и >45% в прибрежной зоне. Их вклад в биомассу был максимальным в Главном плесе (40–48%  $B_{\text{общ}}$ ). Преоблада-

Таблица 21.

Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона в Рыбинском водохранилище в первой половине лета (июнь) 2004–2009 гг.

Показатель	Главный плес	Моложский плес	Волжский плес	Шекснинский плес	Прибрежная зона
	1 (n = 17)	1 (n = 4)	1 (n = 5)	1 (n = 6)	2 (n = 5)
$B_{\text{общ}}$	1,2±0,25	0,5±0,14	0,6±0,19	0,9±0,38	1,3±0,62
$N_{\text{общ}}$	151±38	42±9	101±32	76±18	126±75
$N_{\text{rot}}$	97±34	20±11	60±27	30±11	79±65
$N_{\text{cl}}$	26±5	7±3	22±11	16±6	11±5
$N_{\text{cop}}$	28±3	15±5	20±6	30±8	37±14

Примечание: 1 — пелагиаль (гл. 7–16 м), 2 — заливы и устья рек-притоков (гл. 2–7 м).

ли обычные для летнего планктона виды (роды *Mesocyclops*, *Thermocyclops*) (табл. 20). Наряду с ними в Главном плесе до середины июня были еще многочисленны (4±1,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) копепоидиты *Cyclops kolensis*, а в Моложском и Волжском плесах наблюдалось массовое (4±1 и 5±4 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно) размножение *Cyclops vicinus*. Последний на отдельных станциях достигал 18–23 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Из коловраток в пелагиали Главного плеса преобладал обычный для летнего сообщества *Conochilus hippocrepis*, его численность составляла в среднем 42±15 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в центре плеса этот вид образовывал до 94%  $N_{\text{rot}}$ . Однако в речных плесах и прибрежной зоне доминировал комплекс видов, по составу близкий к поздневесеннему. В нем преобладали *Conochilus unicornis*, *Keratella quadrata* и представители рода *Synchaeta* (табл. 20). Доля коловраток в общей численности зоопланктона варьировала от 40 до 53% в пелагиали и 35% в прибрежной зоне (табл. 21). Их вклад в биомассу чаще всего не превышал 20%, а в заливах, устьевых участках рек-притоков и на большинстве станций в речных плесах снижался <5%  $B_{\text{общ}}$ .

В разные годы виды весенне-летнего комплекса достигают максимума численности в разные сроки, поэтому в июне их количественная представленность в сообществе сильно варьирует год от года. Как и весной отмечено крайне неравномерное распределение численности доминантов по акватории водохранилища. Этим определяются высокие значения характеристик разброса данных (дисперсия численности и стандартная ошибка). Коэффициенты вариации численности видов-доминантов максимальны для коловраток, циклопов рода *Cyclops* и босмин (табл. 22). Численность их популяций варьирует год от года в 1,5–3 раза, общая численность — в 1,4–2 раза и биомасса — в 1,2–3,4 раза.

Таблица 22.

Коэффициенты вариации ( $CV$ , %) численности некоторых таксонов зоопланктона по акватории Рыбинского водохранилища в июне 2004–2008 гг.

Показатель	$CV$ , %		
	2004 г. ( $n = 13$ )	2007 г. ( $n = 12$ )	2008 г. ( $n = 11$ )
$N_{\text{общ}}$	106	52	78
$B_{\text{общ}}$	108	32	93
<i>Daphnia galeata</i>	108	138	159
<i>Bosmina longispina</i>	143	137	156
<i>Bosmina longirostris</i>	163	210	134
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	86	52	158
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	89	96	70
<i>Cyclops vicinus</i>	138	236	204
<i>Cyclops kolensis</i>	305	182	183
<i>Synchaeta pectinata</i>	136	227	181
<i>Synchaeta tremula</i>	178	197	155
<i>Conochilus unicornis</i>	186	119	151
<i>Asplanchna priodonta</i>	148	260	183

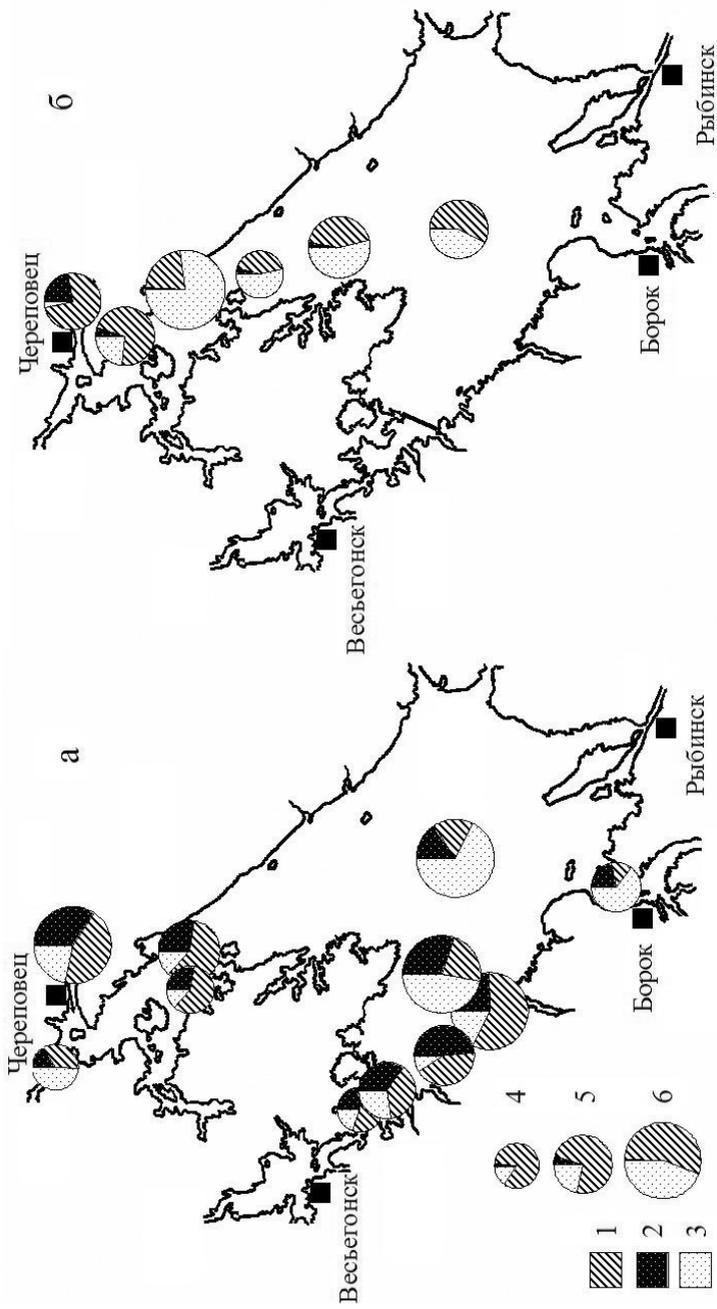
В Рыбинском водохранилище общая численность и биомасса зоопланктона в июне обычно близки к максимальным в сезоне или достигают их (Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2000; Лазарева, 2005а; Соколова, 2007). Так, в 2005 г. на «стандартных» станциях наблюдали пик численности, который составил  $290 \pm 103$  тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $2 \pm 0,6$  г/м<sup>3</sup> (Соколова, 2007). В 2004 г., 2007 и 2008 гг. эти показатели были существенно ниже: среднемесячные значения  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона варьировали в пределах 90–177 тыс. экз./м<sup>3</sup>,  $B_{\text{общ}}$  — 0,62–0,74 г/м<sup>3</sup>.

Средние  $N_{\text{общ}}$  и  $B_{\text{общ}}$  для всей акватории водохранилища тоже были сравнительно низкими, максимальное количество зоопланктона отмечено в Главном плесе и прибрежной зоне водохранилища (табл. 21). Уровень  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона определялся количеством коловраток, их численность в течение месяца возрастала в 3–20 раз (табл. 16 и 21). Однако в середине июня 2008 г. коловратки были преобладающей группой ранневесеннего планктона лишь в пелагиали Главного и Волжского плесов (65–68%  $N_{\text{общ}}$ ), на большинстве других участков водоема доминировали (40–60%  $N_{\text{общ}}$ ) копеподы (рис. 12а).

Во второй половине лета доминантный комплекс зоопланктона водохранилища включал 17 видов (табл. 23). Из них только 5 многочисленны на всей акватории (*Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Daphnia galeata*, *Polyarthra major* и *Keratella quadrata*). Как и в начале лета по составу и структуре наиболее сильно выделялись сообщества Волжского и Шекснинского плесов, индекс сходства ( $I_{C_{2S}}$ ) с сообществом Главного плеса составлял 41–51%.

В пелагиали большинства плесов максимальную численность формировали копеподы (40–70%  $N_{\text{общ}}$ ), среди них повсеместно преобладал *Mesocyclops leuckarti* (26±2 тыс. экз./м<sup>3</sup>), который в отдельные годы достигал >40 тыс. экз./м<sup>3</sup> (табл. 24). Особенно сильно копеподный характер зоопланктона был выражен в 2003–2005 гг. (табл. 25), когда они образовывали до 90%  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в Главном плесе водохранилища (в среднем 46±3%). В последующие годы численность копепод была близка к таковой коловраток, а количество последних сравнимо с наблюдаемым в начале лета (табл. 22 и 25). Средняя численность кладоцер была ниже в 1,5–8 раз, минимальные значения отмечены в Главном и Моложском плесах водохранилища (табл. 25). Однако по акватории соотношение обилия основных таксонов зоопланктона сильно варьировало. Так, в 2008 г. на границе речных плесов с Главным доминировали коловратки, здесь наблюдали максимальную  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона (>130 тыс. экз./м<sup>3</sup>), а в самих речных плесах и юго-восточной части Главного плеса водохранилища преобладали копеподы и  $N_{\text{общ}}$  не превышала 35 тыс. экз./м<sup>3</sup> (рис. 126).

В Главном плесе водохранилища среди коловраток наибольшую численность формировали *Conochilus hippocrepis* и *Polyarthra major* (табл. 24). В речных плесах и прибрежной зоне наряду с ними были сравнительно многочисленны *Keratella cochlearis* (4,4±2,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Synchaeta pectinata* (3,3±1,3 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Биомасса коловраток за редкими исключениями не превышала 0,1 г/м<sup>3</sup> (<15%  $B_{\text{общ}}$ ). Изредка (июль 2007 г.) в Шекснинском плесе вблизи сброса сточных вод г. Череповец (ст. устье р. Кошта) в массе развивались коловратки — индикаторы органического загрязнения *Brachionus calyciflorus*, *B. angularis* Gosse (202 и 76 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно), которые вместе составляли >50%  $N_{\text{общ}}$ . В целом во второй половине лета представители р. *Brachionus* (обычно *B. angularis*) встречались в 70% проб из этого плеса (обычно 0,1–4 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и существенно реже (20% проб) за его пределами. Численность брахионусов в пелагиали Главного плеса была не высокой (<1 тыс. экз./м<sup>3</sup>), в Моложском и Волжском плесах достигала 12–20 тыс. экз./м<sup>3</sup>.



б

Череповец

Весьегонск

Борок

Рыбинск

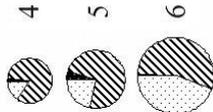
а

Череповец

Весьегонск

Борок

Рыбинск



**Таблица 23.**

Группировки доминантных видов позднелетнего (15 июля – 10 сентября) зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2003–2009 гг.

Вид	Относительная численность, %				
	Пелагиаль				Прибрежная зона (заливы и устья рек)
	Г	М	В	Ш	
<b>Ракообразные</b>					
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	52±2	55±5	29±5	19±2	27±8
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	18±2	16±6	24±6	26±4	28±10
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	13±1	–	–	16±3	9±5
<i>Daphnia galeata</i>	9±1	14±3	9±3	5±2	–
<i>Bosmina crassicornis</i>	–	–	5±2	5±1	–
<i>Limnospira frontosa</i>	–	–	–	5±1	–
<i>Daphnia cucullata</i>	–	–	–	5±1	–
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	–	–	13±13
<b>Коловратки</b>					
<i>Conochilus hippocrepis</i>	29±4	6±4	7±5	–	10±9
<i>Keratella cochlearis</i>	13±2	10±4	–	6±2	10±4
<i>Polyarthra major</i>	12±2	14±6	10±2	24±5	26±8
<i>Euchlanis lucksiana</i>	9±2	20±6	–	–	–
<i>Kellicottia longispina</i>	9±1	–	–	9±4	6±3
<i>Keratella quadrata</i>	8±2	8±3	21±7	10±4	10±4
<i>Synchaeta pectinata</i>	6±1	–	27±8	14±5	–
<i>Conochilus unicornis</i>	–	13±4	–	5±2	8±7
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	–	–	–	7±7

Примечание: Плесы водохранилища: Г — Главный, М — Моложский, В — Волжский, Ш — Шекснинский. Прочерк — вид не входит в число доминантов, ноль — вид отсутствует в пробах.

Более низкое количество этих коловраток в центральной части водохранилища по сравнению с речными плесами, особенно с загрязненным промстоками Шекснинским, отмечали также в 80-е годы XX века. Так, в 1987 г. в устье р. Кошта *B. calyciflorus* достигал численности, сопоставимой с зарегистрированной в 2007 г. (Ривьер, 1991). Тогда как в жаркое (средняя температура воды VII–VIII >19 °C) лето 1989 г. виды этого рода (*B. diversicornis* (Daday), *B. angularis*, *B. calyciflorus*) были

**Рис. 12.** Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище летом.

а — во второй декаде июня, б — в первой декаде августа 2008 г.

1 — Copepoda, 2 — Cladocera, 3 — Rotifera, Численность: 4 — 5–30, 5 — 31–70, 6 — 71–150 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

**Таблица 24.**

Вариации позднее-летней (VII–VIII) численности доминантов зоопланктона в Главном плесе Рыбинского водохранилища в 2003–2009 гг.

Вид	Численность, тыс. экз. /м <sup>3</sup>				
	2003 n = 11	2005 n = 28	2007 n = 17	2008 n = 11	2009 n = 6
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	25±5	40±5	23±3	11±1	46±10
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	4±2	9±2	24±8	9±2	23±4
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	3±1	11±2	9±1	3±1	6±1
<i>Daphnia galeata</i>	4±1	11±3	3±0,5	1,5±0,3	3±1
<i>Polyarthra major</i>	7,0±3,0	1,8±0,5	1,8±0,4	1,9±0,6	3,3±1,2
<i>Keratella cochlearis</i>	5,0±2,0	1,8±0,4	1,9±0,3	4,4±1,1	2,2±0,7
<i>Kellicottia longispina</i>	1,4±0,3	3,0±0,8	1,1±0,2	1,0±0,2	3,6±0,7
<i>Conochilus hippocrepis</i>	1,0±0,6	13,0±4,0	7,7±2,0	15,0±9,0	64,0±33,0
<i>Euchlanis lucksiana</i>	<1,0	4,0±1,5	3,2±1,1	8,0±4,0	3,0±1,0
<i>Keratella quadrata</i>	<1,0	1,9±0,4	1,4±0,6	1,3±0,4	<1,0
<i>Synchaeta pectinata</i>	<1,0	<1,0	1,0±0,2	2,4±1,0	18,0±13,0
<i>Polyarthra luminosa</i>	0	<1,0	<1,0	1,6±0,6	2,5±0,8

**Таблица 25.**

Численность (тыс. экз. /м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона в Рыбинском водохранилище в второй половине лета (июль–август) 2003–2009 гг.

Показатель	Главный плес (1)	Моложский плес (1)	Волжский плес (1)	Шекснинский плес (1)	Прибрежная зона (2)
2003–2005 гг.					
n	28	4	6	6	3
$B_{\text{общ}}$	1,9±0,3	1,6±0,5	1,8±0,4	3,9±1,1	1,3±0,4
$N_{\text{общ}}$	102±9	81±28	72±15	139±15	134±65
$N_{\text{rot}}$	28±5	14±5	20±14	19±4	31±26
$N_{\text{cl}}$	13±2	15±5	22±8	41±10	11±3
$N_{\text{cop}}$	62±6	52±25	30±8	79±11	92±38
2007–2009 гг.					
n	34	5	8	9	3
$B_{\text{общ}}$	0,6±0,06	1,1±0,6	0,7±0,4	1,6±0,4	2,3±1,3
$N_{\text{общ}}$	87±11	76±21	45±10	115±50	351±229
$N_{\text{rot}}$	41±10	33±23	12±4	52±41	91±56
$N_{\text{cl}}$	5±1	9±4	14±6	22±6	183±156
$N_{\text{cop}}$	41±4	33±4	20±4	42±8	77±24

Примечание: 1 — пелагиаль (гл. 7–16 м), 2 — заливы и устья рек-притоков (гл. 2–7 м).

многочисленны (70–90 тыс. экз./м<sup>3</sup> или >80%  $N_{\text{общ}}$ ) во всей южной части Шекснинского плеса от г. Череповец до ст. Любец (Ривьер, 1993).

В центральной части водохранилища половину (50±8%)  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона формировали кладоцеры, в речных плесах их доля была еще выше: до 90%  $B_{\text{общ}}$  (в среднем 70±8%). Среди них повсеместно была многочисленна только *Daphnia galeata*. Отмечены большие (в 3–7 раз) вариации ее количества год от года (табл. 24), подобное регистрировали и ранее (Луферова, Монаков, 1966; Ривьер и др., 1982). Наибольшую численность вида наблюдали в Главном и Моложском плесах (7±2 тыс. экз./м<sup>3</sup>, максимально >30 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Этот вид формировал 10–60%  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в центре водохранилища и до 50% — в речных плесах. В Шекснинском плесе значительную часть (20–50%)  $B_{\text{общ}}$  образовывала *Limnospira frontosa*, численность которой достигала 21 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Следует отметить очень высокую численность и биомассу облигатных пелагических хищников (*Bythotrephes longimanus* Leydig и *Leptodora kindtii*) во второй половине лета в 2003–2008 гг. Оба вида распространены фактически по всей акватории водохранилища и встречаются в 86–94% проб. Однако *L. kindtii* чаще многочисленна в речных плесах, а *Bythotrephes longimanus* — в центре Главного плеса водоема. Так, в 2003–2005 гг. максимальная численность битотрефа достигала 800 экз./м<sup>3</sup>, лептодоры — 2500 экз./м<sup>3</sup>, в 2007–2008 гг. их количество было ниже 400 и 600 экз./м<sup>3</sup> соответственно. Тем не менее, отдельных участках они формировали более 25%  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона.

Другую особенность современного позднелетнего зоопланктона представляет крайне низкая (0,9±0,3 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численность *Chydorus sphaericus*, что, возможно, связано с сильным прессом беспозвоночных хищников родов *Bythotrephes* и *Leptodora*. В 2003–2009 гг. вид встречался в <50% проб, в пелагиали Главного плеса его количество не превышало 2 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в речных плесах изредка достигало 20–25 тыс. экз./м<sup>3</sup> (ст. Мышкин, Любец). Ранее этот вид был наиболее массовым в августе–сентябре, его количество в центре водохранилища в теплые годы составляло в среднем около 10 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер и др., 1982). Жарким летом 1989 г. численность вида в пелагиали Главного плеса превышала 50 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а в речных плесах — 100 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Ривьер, 1993).

В 2003–2009 гг. отмечены существенные (2–64 раза) вариации численности доминантов год от года (табл. 24). Для большинства этих видов в июле–августе характерна наиболее высокая численность в сезоне и ее колебания фактически определяют изменчивость средней численности вида за вегетационный период. Численность некоторых видов (*Thermo-*

*cyclops oithonoides*, *Synchaeta pectinata*, *Conochilus hippocrepis*) увеличилась, других (*Daphnia galeata*, *Polyarthra major*) снижалась, что отражает циклические сукцессии сообщества, свойственные зоопланктону водохранилища (Лазарева и др., 2001).

Общая численность зоопланктона в июле–августе 2003–2005 гг. была сравнима или выше июньской, а биомасса сообщества повсеместно выше таковой в начале лета (табл. 21 и 25). В июле–августе 2007–2009 гг. высокие значения  $N_{\text{общ}}$  и  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона наблюдали только в прибрежной зоне и пелагиали речных плесов, в центре водохранилища его количество было вдвое ниже, чем в июне. Особенно низкой ( $<10$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) была численность кладоцер в центре водоема.

Таким образом, в июне в планктоне водохранилища резко возрастает количество коловраток и кладоцер, последнее способствует увеличению биомассы сообщества почти на порядок. В июле–августе в отдельные годы биомасса может быть сравнимой или даже выше июньской, в другие годы — существенно ниже, что определяется сезонной динамикой численности дафний. Все лето зоопланктон характеризуется неравномерным распределением обилия по акватории водоема и большим количеством копепоид, которые на многих участках акватории доминируют с июня до конца августа.

## 5.4. Осенний зоопланктон

Количество зоопланктона в водохранилище резко снижается во второй половине сентября. В это время завершают сезонный цикл развития большинство видов летнего зоопланктона и опускается на дно основная часть копепоидитов циклопов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, преобладающих среди ракообразных в летний период. В 2006–2009 гг. биомасса зоопланктона осенью не превышала 0,6 г/м<sup>3</sup>, средние ее значения сравнимы с весенними (табл. 16 и 26). Численность сообщества локально была очень высокой, в закрытых заливах и устьях рек-притоков она достигала 80–130 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Однако на большей части (70% станций) акватории водохранилища количество зоопланктона составляло  $<15$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Особенно он малочислен в Волжском плесе (табл. 26) и на открытых мелководьях (гл.  $<2$  м) других плесов (0,5–3 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

Осенью в пелагиали на большей части акватории преобладали кладоцеры (45–55%  $N_{\text{общ}}$ ), среди которых наиболее многочисленна *Bosmina longispina* (табл. 27). Как и в начале лета, численность этого вида максимальна в Главном плесе  $7 \pm 2$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (на отдельных станциях до 36 тыс. экз./м<sup>3</sup>), что близко к наблюдаемому в июне ( $11 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>)

**Таблица 26.**

Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона в Рыбинском водохранилище осенью (вторая половина сентября – октябрь) 2006–2009 гг.

Показатель	Главный плес	Моложский плес	Волжский плес	Шекснинский плес	Прибрежная зона
	1 (n = 29)	1 (n = 5)	1 (n = 9)	1 (n = 3)	2 (n = 14)
$B_{\text{общ}}$	0,17±0,04	0,14±0,07	0,02±0,01	0,20±0,04	0,13±0,02
$N_{\text{общ}}$	14±2	17±9	3±1	14±5	28±11
$N_{\text{rot}}$	2,7±0,6	3,4±2,8	0,4±0,2	1,5±0,3	14,8±8,4
$N_{\text{cl}}$	8,4±1,6	7,7±4,0	1,6±0,9	4,2±1,8	4,9±1,7
$N_{\text{cop}}$	2,8±0,5	5,7±2,6	1,0±0,3	8,1±3,7	8,3±3,0

Примечание: 1 — пелагиаль (гл. 7–16 м), 2 — заливы и устья рек-притоков (гл. 2–7 м).

**Таблица 27.**

Группировки доминантных видов осеннего (вторая половина сентября – октябрь) зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2006–2008 гг.

Вид	Относительная численность, %				
	Пелагиаль				Прибрежная зона
	Г	М	В	Ш	
Ракообразные					
<i>Bosmina longispina</i>	49±5	30±14	20±9	–	9±4
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	9±3	14±8	8±4	26±13	13±4
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	8±2	20±5	19±8	–	22±7
<i>Bosmina longirostris</i>	–	7±5	7±3	–	10±4
Коловратки					
<i>Keratella quadrata</i>	51±5	26±10	36±15	29±5	15±4
<i>Synchaeta pectinata</i>	10±3	20±11	39±16	15±11	33±6
<i>Synchaeta tremula</i>	–	8±6	–	10±5	9±4
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	–	–	–	8±3

Примечание: Плесы водохранилища: Г — Главный, М — Моложский, В — Волжский, Ш — Шекснинский. Прочерк — вид не входит в число доминантов, ноль — вид отсутствует в пробах.

во время первого пика развития *B. longispina*. В прибрежной зоне наряду с *B. longispina* почти всегда встречалась *B. longirostris*. Однако численность последнего вида осенью не велика: 0,3±0,1 тыс. экз./м<sup>3</sup> в пелагиали и 1,0±0,4 тыс. экз./м<sup>3</sup> в заливах и устьях рек. В Шекснинском плесе повсеместно среди босмин превалирует *B. crassicornis* (2,6±1,6 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 19±7%  $N_{\text{общ}}$ ).

Среди копепод осенью по численности по-прежнему преобладают *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* (табл. 27), их популяции представлены в основном копеподами II–IV стадии развития, половозрелые особи обнаружены единично. Оба вида прекращают размножение в начале сентября, хотя отдельные самки с яйцевыми мешками

встречаются до конца месяца. Копеподиты *Mesocyclops* развиваются и переходят к диапаузе быстрее, чем *Thermocyclops*, поэтому с конца сентября численность и доля в планктоне *T. oithonoides* сравнима или выше таковой *Mesocyclops leuckarti* (табл. 27). Летом в планктоне водохранилища преобладает *M. leuckarti*. К началу октября основная часть копепоидитов обоих видов опускается на дно, во второй декаде месяца в толще воды остаются только «аутсайдеры» (1 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

В сентябре–октябре приступают к размножению дициклические виды копепоид *Megacyclops viridis* (Jurine), но в Рыбинском водохранилище их численность осенью очень низка (<100 экз./м<sup>3</sup>). В 2006–2008 гг. количество калянид тоже было невелико (0,6±0,1 тыс. экз./м<sup>3</sup>), преобладал *Eudiaptomus gracilis*. Для сравнения, в сентябре 2005 г. численность *E. gracilis* составляла 2,8±0,8 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

В прибрежной зоне доминировали (>50%  $N_{\text{общ}}$ ) коловратки, среди которых относительно многочисленны *Synchaeta pectinata* (5,5±2,6 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Keratella quadrata* (2,1±1,6). Эти же виды были широко распространены (70–90% проб) и доминировали в планктоне пелагиали водохранилища, хотя здесь количество каждого из них составляло в среднем <1 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В октябре при температуре 6–8 °С единично регистрировали представителей зимнего комплекса коловраток из рода *Notholca* (*N. acuminata* (Ehrenb.)). Этот же вид отмечали поздней осенью в 50-х годах XX века (Мордухай-Болтовская, 1956).

Следует отметить, что общая численность коловраток в осеннем планктоне водохранилища крайне низка (табл. 26). Их количество редко (<10% проб) превышает 10 тыс. экз./м<sup>3</sup>, более высокие значения наблюдаются в закрытых заливах и устьях рек-притоков. Число их видов также не велико (5±1), что характерно для этого времени года (Мордухай-Болтовская, 1956). Наименьшее количество видов коловраток (0–4) отмечено в центре водохранилища и Волжском плесе, наибольшее (5–12 видов) — в Моложском и Шекснинском плесах.

Даже в середине октября на большей части (>80% станций) акватории водохранилища в пробах зоопланктона встречены велигеры дрейссен (0,4±1 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Их максимальная численность (3 тыс. экз./м<sup>3</sup>) зарегистрирована в 2006 г. в пелагиали западной части Главного плеса водохранилища (ст. Брейтово, Первомайка). В те же сроки в 2009 г. наибольшую их численность (0,8 тыс. экз./м<sup>3</sup>) наблюдали в центре (ст. Всехсвятское) и в восточной части Главного плеса (ст. Средний двор).

Состав главных доминантов осеннего планктона изменился не значительно. В современный период стали многочисленны коловратки рода

*Synchaeta* и клadoцеры *Bosmina crassicornis*, которые ранее в сообществе не доминировали. Сильно уменьшилось количество *Keratella cochlearis* ( $0,1 \pm 0,04$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Chydorus sphaericus* ( $0,4 \pm 0,1$ ). Ранее оба вида входили в состав доминантов: *Keratella cochlearis* отмечали как наиболее массовый (до 20 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в сентябре (Мордухай-Болтовская, 1956), а *Chydorus sphaericus* — в августе–октябре (Луфферова, Монаков, 1966).

### 5.5. Сезонные вариации численности и биомассы

В водохранилищах, образованных на равнинных реках, функционирует озерный комплекс зоопланктона. В олиготрофных озерах чаще наблюдают два пика биомассы зоопланктона, вследствие доминирования копепод, формирующих в умеренной зоне две генерации за вегетационный период (Андроникова, 1996). В зоопланктоне эвтрофных озер преобладают клadoцеры и коловратки, которые в течение сезона дают много пиков, но интегральная кривая биомассы обычно имеет один максимум в середине лета. Различия сезонного хода развития зоопланктона низкопродуктивных и высокопродуктивных озер могут проследиваться так четко, что некоторые авторы выделяют «типы сезонной динамики», соответствующие крайним трофическим типам водоемов (Hillbricht-Ilkowska, 1983).

Для ряда водохранилищ бассейна Волги (Иваньковское, Угличское, Куйбышевское) характерен сезонный ход динамики биомассы зоопланктона с одним летним (июль–август) максимумом (Иваньковское водохранилище, 1978; Столбунова, 1985, 1999, 2007; Тимохина, 2000). В других водохранилищах (Шекснинское, Горьковское) чаще отмечают два пика (Луфферова, 1963, 1966), а в ряде случаев — три пика биомассы (Антропогенное влияние..., 1981).

В Рыбинском водохранилище в 50-х годах XX века — в первое десятилетие после заполнения — сезонный цикл развития зоопланктона характеризовался двумя пиками численности и биомассы: в июне и в сентябре–октябре, в речных плесах осенний подъем  $B_{\text{общ}}$  отсутствовал (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1958; Воронина, 1959). Между этими пиками отмечали продолжительное до трех месяцев снижение  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона  $< 1$  г/м<sup>3</sup> (рис. 13а), которое считали отличительной особенностью этого водоема.

В 60-х и 70-х годах на «стандартных» станциях пелагиали водохранилища летнюю депрессию  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона наблюдали не всегда, а ее продолжительность уменьшилась (Луфферова, Монаков, 1966; Ривьер и др., 1982). Проведенный автором по архивным материалам частотный

Таблица 28.

Встречаемость и уровень летних (июнь – август) пиков биомассы зоопланктона ( $B_{\text{общ}} > 1 \text{ г/м}^3$ ) в пелагиали Рыбинского водохранилища (6 «стандартных» станций) в 1956–2009 гг.

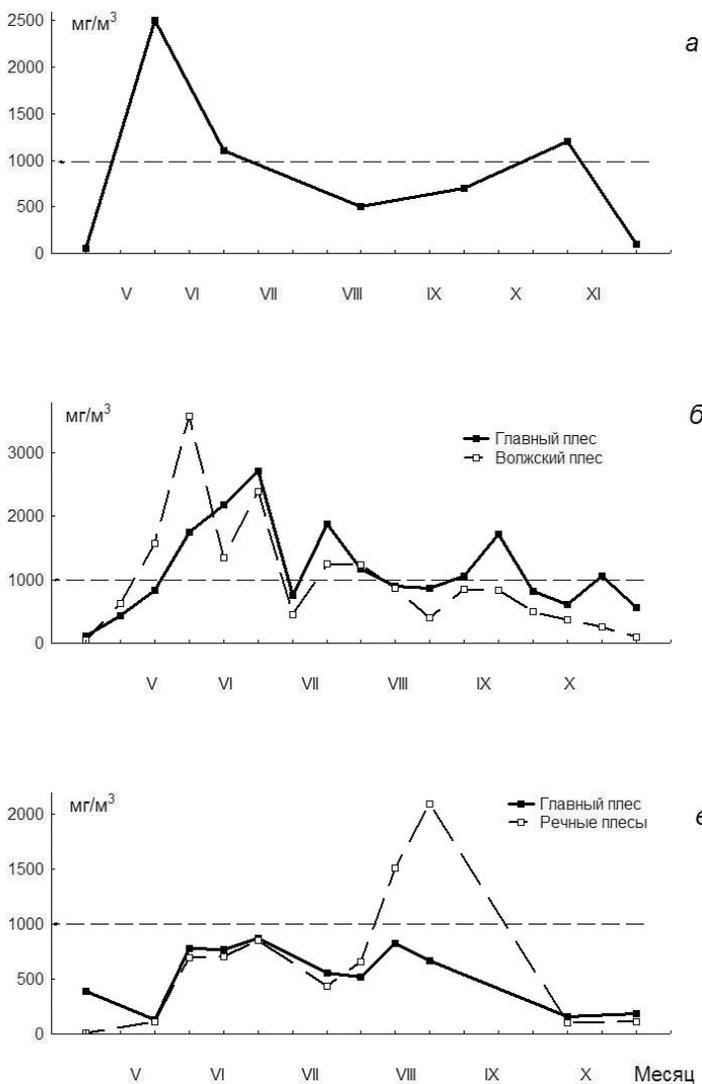
Период, годы	$n$	$B_{\text{max}}$ и $B_{\text{mod}}$ , г/м <sup>3</sup>			$N, \%$		
		VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
1956–1960	165	$\frac{3,9}{1,0-1,1}$	$\frac{7,2}{1,2-1,7}$	$\frac{4,4}{1,2-1,5}$	4	8	4
1961–1969	313	$\frac{7,0}{1,1-1,3}$	$\frac{8,3}{1,1-1,7}$	$\frac{3,8}{1,3-2,2}$	6	9	4
1970–1979	347	$\frac{2,7}{1,1-1,6}$	$\frac{6,7}{1,1-1,8}$	$\frac{2,4}{1,0-1,6}$	16	11	9
1980–1989	394	$\frac{18,5}{3,0-6,0}$	$\frac{7,9}{1,8-3,6}$	$\frac{4,1}{1,3-2,3}$	26	21	21
1990–1997	258	$\frac{5,9}{1,7-3,2}$	$\frac{5,8}{1,7-3,9}$	$\frac{3,8}{1,1-1,8}$	21	19	17
2007–2009	38	$\frac{1,0}{-}$	нет	$\frac{1,6}{1,1-1,5}$	5	0	13
2007–2009*	51	$\frac{1,1}{1,0}$	$\frac{1,2}{-}$	$\frac{3,2}{1,3-1,6}$	8	2	10

Примечание:  $n$  — количество наблюдений (проб);  $N$  — встречаемость пиков  $B_{\text{общ}}$ , % от  $n$ ;  $B_{\text{max}}$  — максимальная биомасса (числитель);  $B_{\text{mod}}$  — преобладающие (модальный интервал) значения «пиковой» биомассы (знаменатель); \* — данные для всех станций Главного плеса.

анализ подекадной встречаемости пиков  $B_{\text{общ}} (> 1 \text{ г/м}^3)$  показал, что уже со второй половины 50-х годов XX века в сезонной динамике сообщества сформировались три летних максимума, которые отмечали почти ежегодно до конца 90-х годов (табл. 28). Июньский пик отсутствовал в 1970 г., июльский — в 1966, 1968, 1974 и 1995 гг., чаще всего в 1961, 1962, 1966–1968, 1970, 1975 и 1976 гг. не регистрировали августовский пик.

До начала 70-х годов наиболее высокие значения «пиковой»  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона отмечали во второй половине лета, наиболее часто в первой–второй декадах июля. А в годы, когда отсутствовал июльский и/или августовский пик, количество зоопланктона в пелагиали Главного плеса было низким весь сезон. Так, в 1961, 1962 и 1966–1968 гг.  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона не превышала  $1,6 \text{ г/м}^3$ , значения  $2-3,5 \text{ г/м}^3$  регистрировали лишь в Волжском плесе водохранилища (ст. Коприно и Молога). В целом, в этот период высокую ( $> 1 \text{ г/м}^3$ )  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в пелагиали водохранилища наблюдали в 16–19% летних проб.

В 70-х годах прошлого века встречаемость «пиковых» значений  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона возросла до 38% проб, а ее максимум сместился на вторую–третью декады июня, при этом наибольшую биомассу по-прежнему регистрировали в июле (табл. 28). В 80-х годах высокую  $B_{\text{общ}}$



**Рис. 13.** Сезонная динамика биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище (средние за декаду значения). а — 1952 г. (по: Мордухай-Болтовская, 1956), б — 1993–1995 гг. и в — 2007–2009 гг. (данные автора).

Таблица 29.

Встречаемость осеннего (15.09–30.10) пика биомассы зоопланктона ( $B_{\text{общ}} > 1 \text{ г/м}^3$ ) в пелагиали Рыбинского водохранилища (6 «стандартных» станций) в 1956–2009 гг.

Период, годы	$n$	$N, \%$	$B_{\text{max}}, \text{ г/м}^3$	$K_{\text{ст}}$
1956–1960	74	8	0,4–2,4	5
1961–1969	158	0	0,2–0,7	0
1970–1979	160	5	0,2–1,9	3
1980–1989	197	35	0,6–4,1	6
1990–1997	140	30	0,5–3,0	6
2005–2009	33	0	0,1–0,5	0

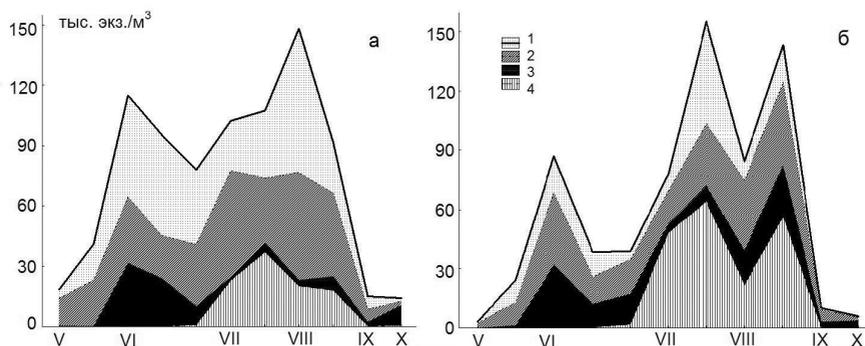
Примечание:  $n$  — количество наблюдений (проб);  $N$  — встречаемость пиков  $B_{\text{общ}}$ , % от  $n$ ;  $B_{\text{max}}$  — максимальная биомасса в сентябре–октябре;  $K_{\text{ст}}$  — количество станций, на которых наблюдали пик  $B_{\text{общ}}$ .

зоопланктона наблюдали почти в 70% летних проб. Июньский пик был наибольшим по всем показателям, максимальная  $B_{\text{общ}}$  в Волжском плесе во второй декаде июня 1981, 1984 и 1988 гг. превышала  $9 \text{ г/м}^3$ . Оба позднелетних пика зоопланктона наблюдались одинаково часто, однако  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона была в 1,5 раза выше в июле.

В 90-х годах встречаемость высоких значений  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона летом снизилась до 57% проб, отмечали также уменьшение ее средне-сезонных значений (Лазарева и др., 2001). В сезонном цикле развития сообщества наблюдали 3–4 пика биомассы, попрежнему чаще встречался июньский. В летние месяцы интегральная кривая сезонной динамики  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона почти все время располагалась выше  $1 \text{ г/м}^3$  (рис. 13б), наиболее высокие ее значения регистрировали в июне и июле (табл. 28).

В современный период (2007–2009 гг.) в пелагиали Главного плеса водохранилища с мая по октябрь отмечены очень низкие ( $< 1 \text{ г/м}^3$ ) значения  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона с небольшими подъемами в июне и первой декаде августа (рис. 12в), июльский пик фактически отсутствовал (табл. 28). Наиболее часто регистрировали августовский пик, в это же время отмечали наибольшую биомассу сообщества, на отдельных станциях она достигала  $1,1\text{--}3,2 \text{ г/м}^3$ . В целом, летом в пелагиали Главного плеса водохранилища значения  $B_{\text{общ}} > 1 \text{ г/м}^3$  регистрировали в 18–20% проб, что близко к наблюдавшемуся в 50–60-х годах XX века. Однако в современный период максимальные значения  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в июне и, особенно, в июле много ниже таковых в 50–60-х годах (табл. 28).

В речных плесах позднелетний (август) максимум биомассы в 2–3 раза превышал июньский (рис. 13в). Значения  $B_{\text{общ}} > 1 \text{ г/м}^3$  отмечали в 38% летних проб, чаще всего (25% проб) в августе. В среднем «пиковая»  $B_{\text{общ}}$  в этом месяце составляла  $2,4 \pm 0,4 \text{ г/м}^3$  в Шекснинском пле-



**Рис. 14.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

а — Главный плес, б — речные (Моложский, Волжский, Шекснинский) плесы; Численность: 1 — коловратки, 2 — копеподы, 3 — кладоцеры, 4 — личинки дрейссены,  $2,0 \pm 1,5$  г/м<sup>3</sup> в Моложском и  $1,0 \pm 0,6$  г/м<sup>3</sup> в Волжском. На отдельных участках Шекснинского (ст. устье р. Кошта) и Моложского (ст. Противье) плесов количество зоопланктона достигало  $3,3\text{--}3,6$  г/м<sup>3</sup>. В июне и июле высокая ( $1,7\text{--}2,7$  г/м<sup>3</sup>)  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона зарегистрирована только в Шекснинском плесе.

Следует отметить очень большую численность велигеров дрейссены в пелагиали водохранилища. В июле в Главном плесе их количество достигало 190 тыс. экз./м<sup>3</sup> (в среднем  $36 \pm 10$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), в речных плесах — было примерно вдвое больше: до 210 тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $63 \pm 15$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), что сравнимо с численностью копепоид и коловраток (рис. 14).

Отдельного анализа заслуживает степень проявления в многолетнем аспекте осеннего (октябрь) пика биомассы зоопланктона. В первое десятилетие существования Рыбинского водохранилища осенью отмечали подъем численности и, особенно, биомассы сообщества, связанный с массовым развитием босмин (*B. longispina*) и копепоид *Eudiaptomus gracilis*. Это определяло четко выраженную двуворшинную кривую сезонного хода биомассы сообщества (рис. 13а). Так, в 1952–1953 гг. средняя  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в октябре составляла  $1\text{--}1,1$  г/м<sup>3</sup>, а максимальная достигала  $2,6$  г/м<sup>3</sup> при средней за вегетационный период  $0,9$  г/м<sup>3</sup> (Мордухай-Болтовская, 1956; Воронина, 1959).

В последующем, начиная с 1956 г., отмечали смещение осеннего пика зоопланктона на сентябрь или полное его отсутствие ( $B_{\text{общ}}$  в среднем  $<0,5$  г/м<sup>3</sup>) (Луфферова, Монаков, 1966; Ривьер и др., 1982). Анализ архивных материалов многолетнего (1956–1997 гг.) мониторинга в пелагиали водохранилища («стандартные» станции) показал, что чаще всего

(30–35% проб) осенний пик  $B_{\text{общ}}$  (до  $4,1 \text{ г/м}^3$ ) зоопланктона регистрировали во второй декаде октября в 80–90-х годах прошлого века (табл. 29). Обычно он составлял около 40% летнего (июнь), однако в октябре 1980 г.  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в 1,5 раза превысила июньскую. Как и прежде доминировали клadoцеры (*B. longispina*).

В 60-х годах и в современный период с 2005 г. осенняя биомасса была  $<1 \text{ г/м}^3$  (табл. 26 и 29). То же отмечают и другие исследователи (Сokolova, 2007). В 2006–2007 гг. не только на «стандартных» станциях в центре водохранилища, но и в других более богатых планктоном участках, например: в устьях рек-притоков, пограничных областях между речными плесами и Главным плесом водохранилища, наблюдали очень низкую ( $0,03\text{--}0,5 \text{ г/м}^3$ )  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона.

Таким образом, в 2007–2009 гг. по всей акватории водохранилища сезонный максимум зоопланктона был смещен на конец лета, особенно сильно это было выражено в речных Шекснинском и Моложском плесах водохранилища. Величина пика  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона определялась особенностями структуры сообщества, в частности численностью и долей в планктоне клadoцер (в основном *Daphnia galeata*) (рис. 14). В речных плесах во второй половине лета количество клadoцер в 2–3 раза превышало таковое в центре водохранилища (табл. 25), что определило четко выраженный позднелетний пик биомассы зоопланктона (рис. 13в). В современный период осенний пик биомассы зоопланктона в пелагиали водохранилища не регистрировали ни разу.

**Количество и динамика зоопланктона прибрежной зоны.** Сезонную динамику обилия зоопланктона различных горизонтов прибрежной зоны Рыбинского водохранилища изучали в Волжском плесе в 50-х, 70-х и 90-х годах XX в (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Столбунова, 1976, 2003б) и в Моложском плесе в 40-х, 60-х и 80-х годах (Преображенская, 1960; Лещинская, 1974а,б; Лазарева, 1986). В 2007–2009 гг. обследовали почти лишённые зарослей обширные заливы, соответствующие нижнему горизонту прибрежной зоны (по: Мордухай-Болтовской, 1974), а также глубоководные (до 7 м) устьевые участки рек-притоков вблизи границы зоны временного затопления (рис. 1б).

Формирование сообществ прибрежной зоны водохранилища определяется защищенностью от волн и степенью развития высшей водной растительности. Наиболее богатый видами зоопланктон с высокой  $B_{\text{общ}}$  характерен для закрытых заливов, устьевых участков рек-притоков и зарослей макрофитов верхнего горизонта литорали, напротив, открытые мелководья с песчаными и торфянистыми грунтами отличаются низкой

$B_{\text{общ}}$  (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Воронина, 1959; Мордухай-Болтовской, 1974; Столбунова, 1976, 2003б; Лазарева, 1986). В связи с этим для сезонной динамики зоопланктона разных участков прибрежной зоны водохранилища характерны большие вариации числа пиков численности и биомассы (от 2 до 4–6) и соотношения обилия прибрежье/пелагиаль.

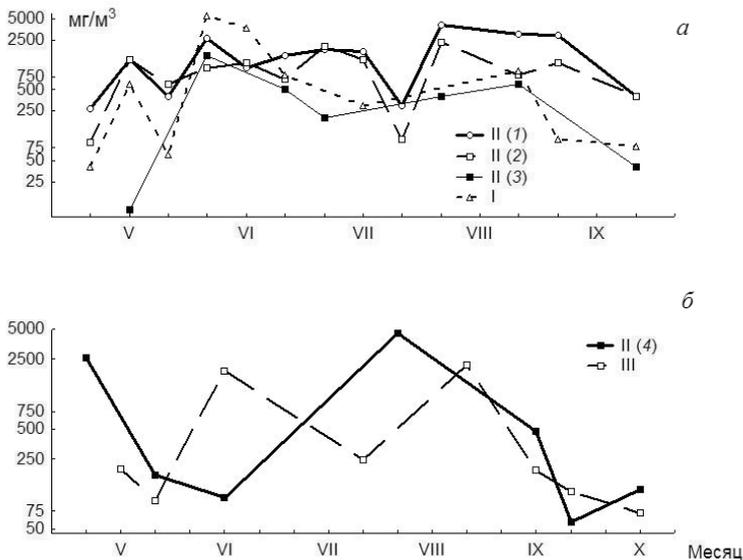
Так, в 40-х годах в мелководных заливах Шекснинского, Моложского и северной части Главного плесов в мае–июне отмечали в 3–22 раза более высокую  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона по сравнению с участками затопленного русла рек, тогда как в августе, напротив,  $B_{\text{общ}}$  пелагиали в 1,5–2 раза превышала таковую в прибрежье (Воронина, 1959). По данным того же автора минимальное ( $<0,3 \text{ г/м}^3$ ) количество зоопланктона отмечали на мелководьях с песчаным грунтом, а максимальное (в августе до  $1,6\text{--}8,1 \text{ г/м}^3$ ) — в устьях рек-притоков водохранилища.

В Волжском плесе в 50-х и 70-х годах XX в. весь сезон регистрировали значительно более высокие (до шести пиков  $2,5\text{--}6 \text{ г/м}^3$ ) значения  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона по сравнению с таковыми ( $<2,5 \text{ г/м}^3$ ) в пелагиали, максимальное ( $>8 \text{ г/м}^3$ ) обилие наблюдали у уреза воды (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Столбунова, 1976).

В Моложском плесе в 60-х годах в зарослях макрофитов верхнего горизонта литорали  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона достигала  $28 \text{ г/м}^3$  преимущественно за счет массового развития *Bosmina longirostris* (Лещинская, 1974б). Максимальная  $B_{\text{общ}}$  в нижнем горизонте прибрежной зоны ( $1,6\text{--}5,2 \text{ г/м}^3$ ) была сравнима или ниже таковой в пелагиали ( $1,3\text{--}15 \text{ г/м}^3$ ), в лишенных зарослей заливах с торфянистыми грунтами  $B_{\text{общ}}$  чаще всего была много ниже ( $0,4\text{--}4,6$ ), чем в пелагиали плеса (Лещинская, 1974б). Во всех биотопах прибрежной зоны отмечали, как правило, два пика  $B_{\text{общ}}$  в мае–июне и июле–августе (Лещинская, 1974а).

В 80-х годах XX века в Моложском плесе, как и ранее, наибольшую  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона ( $>5 \text{ г/м}^3$ ) регистрировали в июне в верхнем горизонте литорали (гл.  $<1 \text{ м}$ ) среди зарослей макрофитов (рис. 15а). В заливах с глубиной 1–3 м отмечали два летних пика биомассы в июне ( $1,2\text{--}2,6 \text{ г/м}^3$ ) и августе ( $2,3\text{--}4 \text{ г/м}^3$ ). В большинстве биотопов регистрировали один весенний пик, сформированный коловратками *Asplanchna priodonta*, и 2–3 летних пика численности и биомассы, которые образовывали кладоцеры (рис. 15а).

Средняя за сезон  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в верхнем горизонте прибрежья составляла  $1,2\pm 0,6 \text{ г/м}^3$ , в заливах —  $1,3\pm 0,3 \text{ г/м}^3$ , минимальное количество ( $0,5\pm 0,2 \text{ г/м}^3$ ) зоопланктона наблюдали в открытом песчаном прибрежье (гл.  $<1,5 \text{ м}$ ). В пелагиали Моложского плеса  $B_{\text{общ}}$  была суще-



**Рис. 15.** Сезонная динамика биомассы зоопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1986–1987 гг. (а) и 2007–2009 гг. (б) (среднее за декаду, логарифмическая шкала).

I — верхний горизонт в разреженных зарослях горца земноводного (Моложский плес); II — нижний горизонт без зарослей макрофитов (Моложский плес; 1 — Лошинский залив, 2 — Мшичинский залив; западная часть Главного плеса; 3 — открытое мелководье у о. Морозиха; 4 — осредненные данные для заливов Волжского, Моложского, Шекнинского и Главного плесов); III — устья малых рек-притоков в Волжском, Моложском и Главном плесах водохранилища.

ственно ниже ( $0,4 \pm 0,1$  г/м<sup>3</sup>), а в центре Главного плеса водохранилища ( $1,3 \pm 0,2$  г/м<sup>3</sup>) близка к таковой в большинстве биотопов прибрежной зоны. Для сравнения, в конце 90-х годов в Волжском плесе в полузащищенном мелководье  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона достигала  $3,2 \pm 1,4$ , в открытом прибрежье —  $1,2 \pm 0,4$ , а в пелагиали  $2,0 \pm 0,7$  г/м<sup>3</sup>, пик развития сообщества ( $B_{\text{общ}}$  до 8 г/м<sup>3</sup>) регистрировали в июне (Столбунова, 2003б).

В современный период в заливах и устьях рек отмечали два пика  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона (рис. 15б), максимальную биомассу ( $4,5$  г/м<sup>3</sup>) наблюдали в августе в Волжском плесе. В среднем за сезон  $B_{\text{общ}}$  составила  $1,2 \pm 0,7$  г/м<sup>3</sup> в заливах и  $0,6 \pm 0,3$  г/м<sup>3</sup> в устьях рек. Для сравнения, в пелагиали речных плесов  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона составила  $0,7 \pm 0,3$  г/м<sup>3</sup>, в Главном плесе водохранилища —  $0,5 \pm 0,04$  г/м<sup>3</sup>.

Итак, к 2007 г. «пиковые» и средние за сезон значения  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона в нижнем горизонте прибрежной зоны сохранились на уровне

80–90-х годов XX века. То же характерно для устьевых участков малых рек-притоков, где количество зоопланктона ниже, чем в прибрежье и фактически не отличается от такового в центре водохранилища. Уже в 1990–1994 гг. не наблюдали больших различий  $B_{\text{общ}}$  между устьевыми биотопами и соседствующими с ними пелагическими ( $0,45 \pm 0,1$  и  $0,42 \pm 0,1$  г/м<sup>3</sup> соответственно) (Крылов, 2005). Однако на «стандартных» станциях в центре водоема биомасса сообщества была втрое выше  $1,2 \pm 0,05$  г/м<sup>3</sup> (Лазарева и др., 2001; Ривьер, 2007).

## 5.6. Массовые и ключевые виды зоопланктона

***Daphnia galeata***. Один из двух наиболее многочисленных видов крупных кладоцер Рыбинского водохранилища и самый многочисленный среди дафний группы «*longispina*» (*D. longispina* s.str. O.F. Müller, *D. galeata* Sars, *D. hyalina* (Leydig), *D. cucullata* Sars), длина тела взрослых рачков 1,1–2,2 мм. Жизненный цикл, биология, сезонная и многолетняя динамика вида в водохранилище подробно приведены в работах (Мануйлова, 1958; Луферова, Монаков, 1966; Лазарева и др., 2001; Ривьер, 2002).

Систематику видов рода *Daphnia* в течение XX в. неоднократно пересматривали. В первых работах по зоопланктону Рыбинского водохранилища доминантный вид дафний описывали как *D. hyalina* Leydig (Мордухай-Болтовская, 1956) или, что правильнее, *D. longispina hyalina* (Воронина, 1959). Затем все подвиды указывали под именем сборного вида *D. longispina* O.F. Müller (Мануйлова, 1958; Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972). С начала 80-х годов XX века в Рыбинском водохранилище наиболее многочисленна *D. galeata* (Лазарева, 1988, 2005; Ривьер, 1993, 2002; Лазарева и др., 2001). Согласно анализу (Лазарева и др., 2001), эта форма под разными наименованиями доминировала и ранее.

Численность и биомасса вида с 60-х до 90-х годов XX в. увеличилась вдвое, его доля в суммарном количестве ракообразных в 1991–1995 гг. составляла  $5 \pm 1\%$  по численности и  $11 \pm 3\%$  по биомассе в среднем за вегетационный период (Лазарева и др., 2001). В июле–августе 2003–2009 гг. повсеместно среди кладоцер был многочислен только этот вид, отмечены большие (в 3–7 раз) вариации его количества год от года (табл. 24). Наибольшую численность *D. galeata* наблюдали в Главном и Моложском плесах ( $7 \pm 2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, максимально  $>30$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), ее доля в  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона достигала 10–60% в центре водохранилища и до 50% — в речных плесах.

**Таблица 30.**

Сезонная динамика некоторых популяционных характеристик *Daphnia galeata* в Рыбинском водохранилище в 2007–2008 гг.

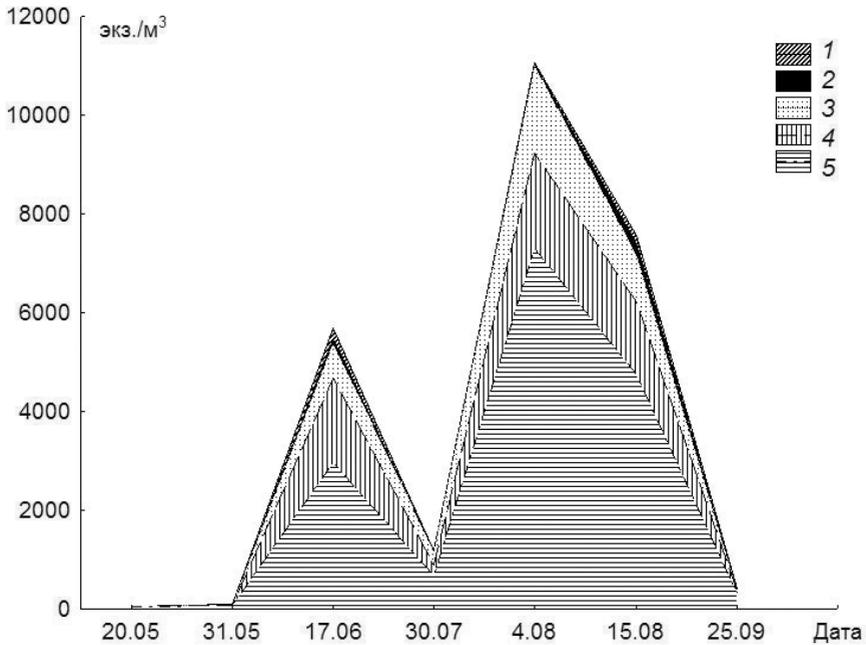
Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Плодовитость популяции, экз./самка ad.	7,3±1,2	2,2±0,6	2,5±0,6	2,3±0,3	0,7±0,3	0,2±0,04
Доля самок ad. без яиц, %	<1	25±6	22±7	14±3	14±7	49±7
Доля молоди, %	71±12	49±11	47±15	69±3	69±18	27±8

**Таблица 31.**

Плодовитость крупных самок (длина тела >0,6 мм) *Bosmina longispina* в различных плесах Рыбинского водохранилища в третьей декаде мая и в первой декаде сентября 2008–2009 гг.

Показатель (месяц)	Главный плес			Волжский плес	Шекнинский плес
	1	2	3		
Размер кладки, экз./самку (V)	6,1±1,5	5,7±0,9	10,3±0,8	4,8±1,5	–
Размер кладки, экз./самку (IX)	4,8±0,6	4,7±0,5	4,4±0,5	2,7±0,3	2,1±0,2
Доля самок без яиц (IX), %	0–8	0–4	0–4	0	0

Примечание: 1 – западная часть плеса, 2 – центр плеса, 3 – восточная часть плеса.



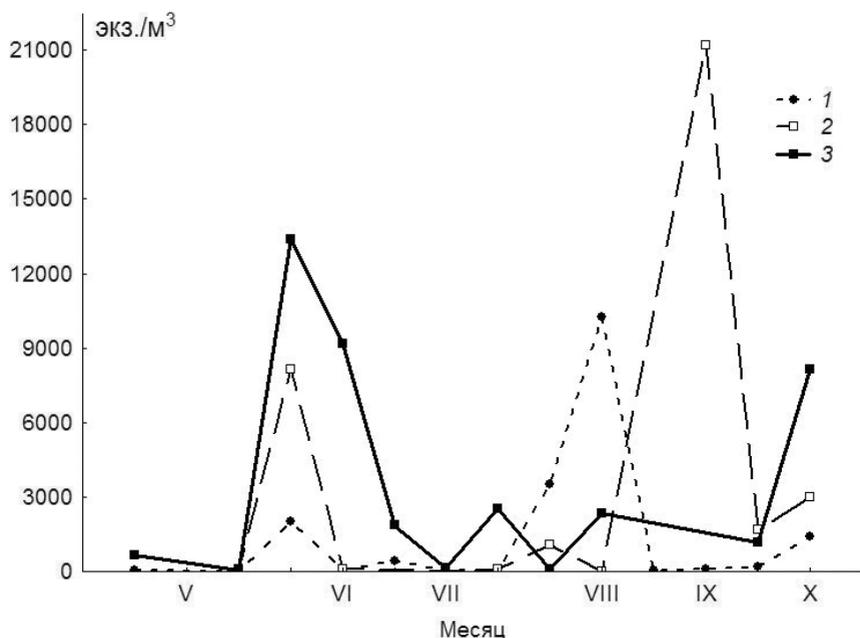
**Рис. 16.** Сезонные вариации численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры популяции *Daphnia galeata* в Рыбинском водохранилище в 2007–2008 гг.

1 — самцы, 2 — эфиппийальные самки, 3 — самки с партеногенетическими яйцами, 4 — взрослые самки без яиц, 5 — молодь.

Однако в последние 3 года ее среднесезонная численность в Главном плесе заметно снизилась ( $1,3 \pm 0,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), вид входил в число доминантов только в Моложском и Волжском плесах водохранилища ( $2\text{--}3$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $9 \pm 3\%$  численности ракообразных).

Сезонная динамика *D. galeata* характеризовалась двумя пиками в июне и августе (рис. 16), то же отмечено в работах (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Луферова, Монаков, 1966). Августовский максимум вдвое превышал июньский и именно он оказывал наибольшее влияние на сезонный ход  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона.

Отличительной чертой биологии *D. galeata* в Рыбинском водохранилище служит тот факт, что уже во второй декаде июня в популяции появляются самцы (1–7% численности популяции) и эфиппийальные самки (1–3%). Гамогенетическое размножение продолжается одновременно с партеногенезом до конца октября, максимальная (до 40%) доля самцов в популяции зарегистрирована в сентябре–октябре.



**Рис. 17.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) *Bosmina longispina* в различных плесах Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

1 — Волжский плес, 2 — Моложский плес, 3 — Главный плес.

Наибольшая плодовитость партеногенетических самок и популяции в целом отмечена в мае, наименьшая — в октябре (табл. 30). Средний размер кладки дафний в Рыбинском водохранилище в мае и июне (7,7 и 4,6 яйца на самку) почти в два раза ниже такового в Куйбышевском (14,3 и 9,5 яйца). С июня наблюдали очень высокую долю половозрелых самок без яиц, что может быть следствием недостатка пищи и, одновременно, причиной раннего начала гамогенеза. Минимальная (<50% численности популяции) доля молодежи зарегистрирована в июне–июле и в конце периода размножения в октябре. Поскольку все лето плодовитость популяции оставалась на одном уровне, то летнее снижение доли молодежи, вероятно, являлось следствием высокой ее смертности из-за дефицита пищи и пресса хищников (в основном *Leptodora* и *Bythotrephes*).

***Bosmina longispina*.** Самая крупная из обитающих в верхневолжских водохранилищах босмин подрода *Eubosmina* (*B. (E.) longispina* Leydig, *B. (E.) coregoni* Baird, *B. (E.) crassicornis* P.E. Müller), длина тела взрослых рачков 0,5–1,1 мм. Морфология, биология, сезонная и многолетняя динамика вида в водохранилище подробно описаны в работах

(Мордухай-Болтовская, 1956; Семенова, 1968; Луферова, Монаков, 1966; Лазарева и др., 2001; Ривьер, 2000, 2002). Систематику видов рода *Bosmina*, как и дафний, в течение XX в. неоднократно пересматривали. В первых работах по зоопланктону Рыбинского водохранилища *B. longispina* относили в качестве подвида к сборному виду *B. coregoni* Baird (Мордухай-Болтовская, 1956; Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972). Уже в 50–60-х годах прошлого века *B. c. longispina* в центре водохранилища преобладала над другими видами группы «*coregoni*», в речных плесах доминировала *B. c. coregoni* (Воронина, 1959; Семенова, 1968). Современные генетические исследования свидетельствуют о том, что все популяции подрода *Eubosmina* на территории Европейской России относятся к одному виду (Haneу, Taylor, 2003), вопрос их морфологического разграничения требует дальнейшего изучения (Смирнов и др., 2007).

Обилие *B. longispina* резко возросло в 80-х годах прошлого века (Ривьер, 2000; Лазарева и др., 2001). Численность *B. longispina* в Главном плесе в июне 1987–1988 гг. достигала 10–40 тыс. экз./м<sup>3</sup> в 70% проб, максимальная биомасса превышала 4 г/м<sup>3</sup>. Летом 1990 г. биомасса *B. longispina* не превышала 1 г/м<sup>3</sup> (Ривьер, 2000). В июне–июле 2001 г. она варьировала в пределах 0,6–2,4 г/м<sup>3</sup>.

В 2007–2009 гг. *B. longispina*, формировала 9–20% обилия рачков в Главном, Моложском, Волжском плесах и не входила в состав доминантов Шекснинского плеса водохранилища, там ее замещала *B. crassicornis* (табл. 9). Высокую численность 10–35 тыс. экз./м<sup>3</sup> находили лишь в 7–9% проб из Главного плеса (табл. 13), в среднем за май–октябрь в пелагиали этого плеса она составила 3,9±0,8 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Скопления рачков обычно наблюдали в его центре в треугольнике, ограниченном станциями Наволок, Центральный мыс, Всехсвятское. В речных плесах количество *B. longispina* редко превышало 10 тыс. экз./м<sup>3</sup> и было максимальным в Моложском плесе (в среднем за сезон 2,9±1,6 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

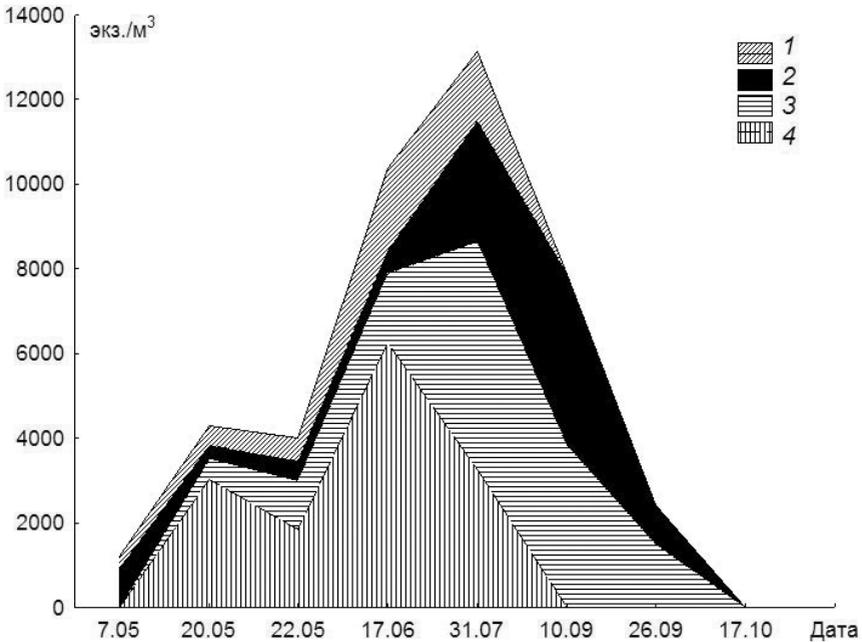
Для *B. longispina* в Рыбинском водохранилище характерен сезонный ход развития с двумя пиками численности в июне и сентябре–октябре (рис. 17). В центре водохранилища июньский пик выше, чем осенний. В речных плесах, наоборот, осенний максимум выражен сильнее и в период исследования наблюдался много раньше, чем в пелагиали Главного плеса водоема. Например, в Волжском плесе он был смещен на вторую декаду августа. Сезонная динамика с двумя пиками численности считается типичной для этого вида, из них летний обычно выше осеннего (Мордухай-Болтовская, 1956; Луферова, Монаков, 1966; Ри-

вьер и др., 1982). Однако в отдельные годы отмечают равную «пиковую» численность или более мощный осенний пик (Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2000; Соколова, 2007).

Анализ плодовитости весенних и осенних генераций вида в 2008–2009 гг. показал, что осенью в начале сентября самки вынашивают почти в два раза меньше яиц ( $3,7 \pm 0,6$ ), чем весной в конце мая ( $6,2 \pm 0,7$ ), что определяет более мощный летний максимум численности. Максимальный размер кладки (до 12–15 яиц) наблюдали у крупных (длина тела  $>0,6$  мм) самок в центральной части водохранилища в мае. Близкие значения отмечены для этого вида в Куйбышевском водохранилище (Тимохина, 2000). Плодовитость босмин весной и осенью была существенно ниже в речных плесах, чем в Главном плесе водохранилища (табл. 31).

Следует отметить, что в 2004–2009 гг. произошло снижение встречаемости пятен высокой ( $>10$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) концентрации *B. longispina* в 1,5 раза в Главном плесе и в 2,6 раза в целом по водохранилищу по сравнению с таковой в 80-х годах XX века. Подобное снижение численности *B. longispina* отмечали также в 1971–1975 гг. в конце маловодной фазы предыдущего гидрологического цикла водоема (Ривьер, 2000; Лазарева и др., 2001). Кроме того, для этого вида характерна низкая численность в теплые годы и увеличение ее в холодные (Ривьер и др., 1982). Например, в холодном 1987 г. (средняя температура воды в мае–октябре 13,3 °С) количество *B. longispina* в Главном плесе водохранилища достигало 62 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 6,2 г/м<sup>3</sup>, численность  $>10$  тыс. экз./м<sup>3</sup> отмечали в 45% проб. В следующем за ним теплом 1988 г. (средняя температура воды в мае–октябре 15,6 °С) численность вида не превышала 25 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса 1,5 г/м<sup>3</sup>, а встречаемость высокой концентрации рачков была в 3 раза ниже по сравнению с 1987 г.

С первых лет существования водохранилища мелкие всеядные копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* служат наиболее массовым компонентом летнего рачкового планктона (Преображенская, 1960; Воронина, 1959; Луферова, Монаков, 1966). Максимальная их численность  $>25$  тыс. экз./м<sup>3</sup> в среднем за сезон отмечена в 80-х годах XX в. (Лазарева и др., 2001). Жизненный цикл, питание и пищевые взаимоотношения циклопов подробно описаны в работах (Монаков, 1958, 1976, 1998). Оба вида переживают подледный период у дна на стадии копеподитов IV–V в состоянии неполной диапаузы с частичным сохранением активности (Луферова, Монаков, 1966; Гусаков, 2001). Основная часть популяций опускается на дно в сентябре, выходит из диапаузы и поднимается в толщу воды в апреле–мае.

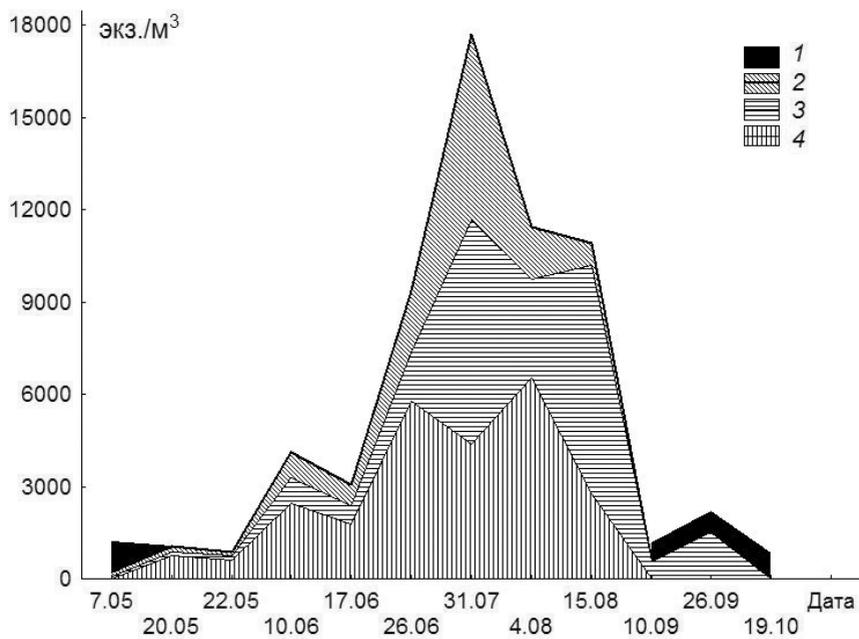


**Рис. 18.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры популяции *Mesocyclops leuckarti* в Главном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Брейтово) в 2006–2008 гг.

1 — самки и самцы, 2 — копеподиты IV–V, 3 — копеподиты I–III, 4 — науплиусы.

В 1990–1993 гг. количество копеподитов *Mesocyclops leuckarti* в мейобентосе профундали Волжского плеса с сентября по апрель составляло 12–20 тыс. экз./м<sup>2</sup>, *Thermocyclops oithonoides* — 5–10 тыс. экз./м<sup>2</sup> (Гусаков, 2001). В июне–августе 2007–2009 гг. в планктоне водохранилища численность этих видов достигала 14–33 и 2–16 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно. Пик численности обоих видов наблюдали в июле–августе (рис. 18 и 19). У обоих видов более многочисленна вторая (летняя) генерация, что обычно для этих циклопов (Монченко, 1974).

На отдельных станциях численность *Mesocyclops leuckarti* превышала 90 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса достигала 0,8 г/м<sup>3</sup>, что сравнимо с биомассой *Daphnia galeata*. В Главном плесе водохранилища средняя за сезон численность *Mesocyclops leuckarti* (12±2 тыс. экз./м<sup>3</sup>) примерно вдвое больше, чем таковая *Thermocyclops oithonoides* (5±1 тыс. экз./м<sup>3</sup>), то же наблюдали в Моложском плесе (11±3 и 5±1 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно). В Шекснинском плесе обилие обоих видов фактически одинаково (9±2



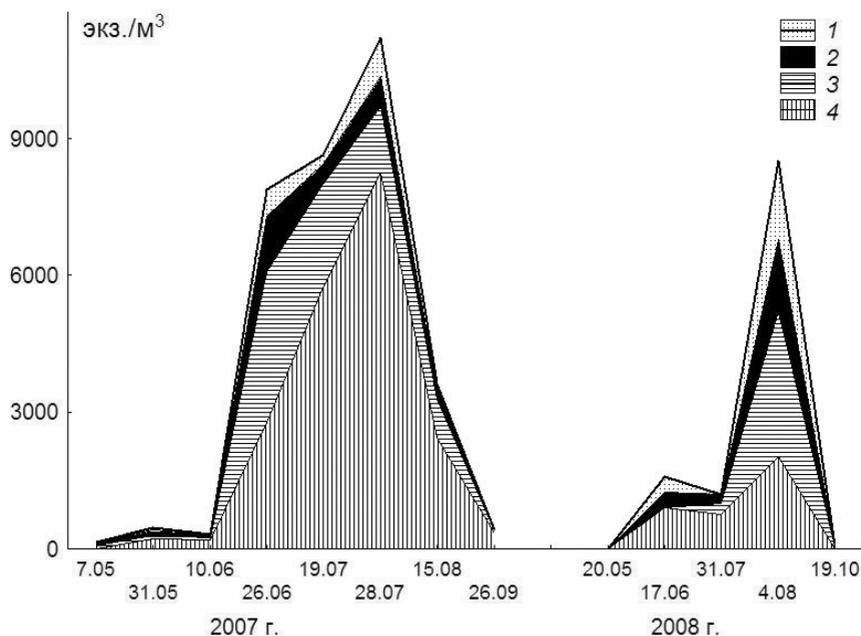
**Рис. 19.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры популяции *Thermocyclops oithonoides* в Главном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Брейтово) в 2007–2009 гг.

1 — копеподиты IV–V, 2 — самки и самцы, 3 — копеподиты, 4 — науплиусы.

и  $11 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно), тогда как в Волжском их суммарная численность ( $8,3 \pm 2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) самая низкая на акватории водохранилища и преобладает *T. oithonoides* ( $5 \pm 2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>).

В настоящее время при почти неизменной «пиковой» численности мелких циклопов наблюдается увеличение вдвое встречаемости высоких (>30 тыс. экз./м<sup>3</sup>) летних ее значений относительно 80-х годов прошлого века (табл. 13). Однако суммарная среднесезонная численность (17 тыс. экз./м<sup>3</sup>) этих циклопов в Главном плесе водохранилища почти в два раза ниже, чем в 80-е годы (30 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и близка к таковой (21 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в начале 90-х годов прошлого века.

Пелагические копеподы-фильтраторы *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* присутствуют в планктоне Рыбинского водохранилища круглый год, максимальные численность и биомасса отмечены в июле–августе. Жизненный цикл, биология, сезонная и многолетняя динамика обсуждены в работах (Маловицкая, 1962, 1965; Луферова, Монаков, 1966;



**Рис. 20.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры популяции *Eudiaptomus gracilis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища (ст. Наволок) в 2007–2008 гг.

1 — самцы, 2 — самки, 3 — копеподиты, 4 — науплиусы.

Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2000; Лазарева и др., 2001). Массовый вид на большей части акватории водоема *E. gracilis*, его количество достигает >20 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Высокая (до 28 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численность *E. graciloides* отмечена с конца 90-х годов прошлого века в Волжском плесе водохранилища (Лазарева, 2005а).

Суммарная численность обоих видов линейно нарастала с 60-х до начала 90-х годов (Лазарева и др., 2001). К 2004 г. встречаемость высоких значений (>10 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности диаптомид увеличилась в 1.5 раза относительно 80-х годов XX в. и до 2009 г. сохранялась на уровне 30% проб (табл. 13). В 2007–2009 гг. максимальное (>15 тыс. экз./м<sup>3</sup> и >0,5 г/м<sup>3</sup>) количество *E. gracilis* регистрировали в Главном и Шекснинском плесах.

Численность популяции *E. gracilis* сильно различалась год от года, тогда как сезонный ход развития характеризовался одним максимумом в конце июля – начале августа (рис. 20). Подобное отмечено также в 2005 г.

(Соколова, 2007). Ранее в 50–60-х годах XX века наблюдали два пика численности вида в августе и октябре (Маловицкая, 1962; Мордухай-Болтовская, 1956; Луферова, Монаков, 1966), а в 70-х и 90-х годах — до трех пиков (Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2000). Размер кладки самок этого вида максимален в мае–июне (15–25 яиц), в июле–октябре самки вынашивали 9–12 яиц. Самок с латентными яйцами (4–5 яиц в кладке) регистрировали с середины сентября.

В отдельные годы (2007 г.) ранней весной (май) в центре водохранилища наблюдали размножающихся рачков зимней генерации (100 экз./м<sup>3</sup>). Однако основная часть рачков немногочисленной весенней генерации выходила из латентных яиц и приступала к размножению лишь в конце июня. В 70-х годах прошлого века в зимнем планктоне центральной части водохранилища *E. gracilis* был одним из наиболее многочисленных видов, количество копепоидов и взрослых рачков достигало 3,7–5,2 тыс. экз./м<sup>3</sup> в феврале–марте и 8 тыс. экз./м<sup>3</sup> в апреле (Ривьер, 1982, 1986).

Крупные ракообразные *Heterocope appendiculata*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* хорошо заметны для планктофагов и составляют основу их рациона (снеток, синец, каспийская тюлька), а также рациона молоди других рыб (судак, окунь, чехонь) (Половкова, Халько, 1981; Ривьер, 2007; Кияшко, 2004; Кияшко и др., 2007). Все три вида встречались в составе пищи синца и ряпушки в 1949–1950 гг. — уже в первое десятилетие существования водохранилища (Анохина, 1960). Наиболее заметного для рыб битотрефа потребляла также молодь леща, язя и плотвы (Ключарева, 1960).

Перечисленные виды важны для функционирования планктонной трофической сети. *Heterocope appendiculata* является самым крупным в планктоне водохранилища всеядным (факультативным) хищником, а *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* — активные облигатные хищники (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Мордухай-Болтовская, 1957, 1958, 1960; Монаков, 1998).

В составе зоопланктона первые 10 лет существования Рыбинского водохранилища наиболее многочисленной из них была *Leptodora kindtii* (Воронина, 1959), которая встречалась в водах р. Шексна до зарегулирования (Кордэ, 1974). В 50-е годы прошлого века *Bythotrephes longimanus* и *Heterocope appendiculata* встречались повсеместно, но были немногочисленны (Воронина, 1959).

*Heterocope appendiculata* — самый крупный (длина тела взрослых рачков 1,8–2,2 мм) вид среди веслоногих ракообразных, населяющих Рыбинское водохранилище. Сезонная и многолетняя динамика *H. appen-*

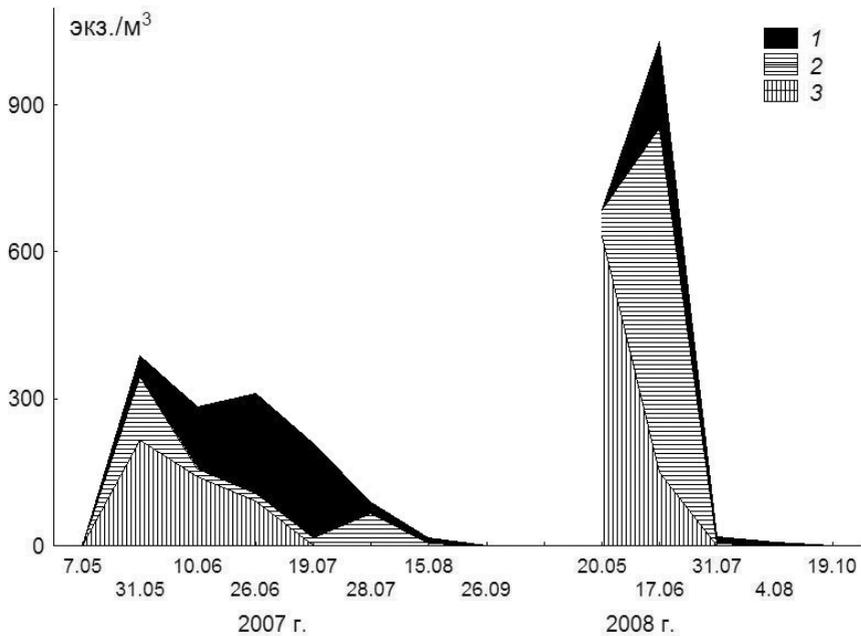
*diculata*, жизненный цикл и распространение в водоемах бассейна верхней Волги описаны в работах (Столбунова, 2002, 2005; Лазарева, 2005г). В 1959–1997 гг. в Рыбинском водохранилище количество взрослых особей и копепоидов IV–V стадий *H. appendiculata* варьировало в пределах 100–600 экз./м<sup>3</sup> и было максимальным в июне–июле 1990 г. (Столбунова, 2002).

В июне 2003–2004 гг. общая (все стадии развития от науплиуса до взрослого рачка) численность *H. appendiculata* варьировала от 30 до 1700 экз./м<sup>3</sup>, рачки встречались на всех обследованных станциях Рыбинского водохранилища. Наибольшее их количество (>1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечено в центре Главного плеса и пришлюзовом участке водоема. В популяции преобладали науплиусы и копепоиды младших возрастов (I–III стадии), биомасса была низкой <0,1 г/м<sup>3</sup>. В августе 2003–2005 гг. рачки зарегистрированы на 90% обследованных станций, численность достигала 150–700 экз./м<sup>3</sup>, преобладали копепоиды IV–V стадий и взрослые животные.

В 2007–2009 гг. массовый (>500 экз./м<sup>3</sup>) выход науплиусов *H. appendiculata* из покоящихся яиц в центре водохранилища наблюдали при температуре воды 10 °С во второй декаде мая. Постэмбриональный период *H. appendiculata* при температуре 10–17 °С продолжается 31–36 сут. (Лазарева, 2005г). Поэтому первые науплиусы, вероятно, появлялись на 7–10 сут. раньше, так как 8–10 июня при 17–18 °С зарегистрированы первые размножающиеся самки с яйцами в яичнике и слизистой капсулой, содержащей сперму, на генитальной пластинке. Самки *H. appendiculata* не вынашивают кладку и довольно быстро сбрасывают сперматофоры. Поэтому начало и окончание размножения более надежно фиксировать по приведенным выше признакам (Лазарева, 2005г).

В разные годы наблюдали от одного до двух пиков численности в конце мая и в конце июня (рис. 21). В 2007–2008 гг. вторая генерация *H. appendiculata* в водохранилище была малочисленна. Размножающихся самок наблюдали до конца июля, но науплиусов и копепоидов в июле регистрировали единично. А в августе большая часть популяции уже отмирала, в пробах отмечали небольшое количество взрослых рачков. С конца августа *H. appendiculata* отсутствовала в сборах планктона. Большие вариации численности год от года характерны для этого вида (Столбунова, 2002; Лазарева, 2005г).

Относительно 80-х годов XX в. максимальная численность *H. appendiculata* в 2003–2004 гг. уменьшилась в 4 раза, встречаемость высоких (>100 экз./м<sup>3</sup>) ее значений — в 2,5 раза (табл. 13). К 2007 г. оба показателя почти достигли уровня 80-х годов. Наибольшую численность



**Рис. 21.** Сезонная динамика численности (экз./м<sup>3</sup>) и структуры популяции *Heterosceus appendiculata* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в 2007–2008 гг.

1 — самцы и самки, 2 — копеподиты, 3 — науплиусы

(1,3–2 тыс. экз./м<sup>3</sup>) регистрировали в июне в пелагиали восточной и западной частей Главного плеса. Эти значения близки к максимальным для лежащего выше по течению Шекснинского водохранилища, в котором в 70-х годах XX века *H. appendiculata* была доминирующим по биомассе видом (до 6%  $B_{\text{общ}}$  и >15%  $B_{\text{сop}}$ ), в июне 2001 г. в оз. Белое отмечали до 1,1 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Столбунова, 2005).

Средняя за сезон численность *H. appendiculata* в Главном плесе Рыбинского водохранилища ( $80 \pm 22$  экз./м<sup>3</sup>) близка к таковой в 70-е годы прошлого века, когда она составляла 78–121 экз./м<sup>3</sup> (Столбунова, 2002). В речных Моложском и Шекснинском плесах она выше ( $134 \pm 61$  и  $55 \pm 26$  экз./м<sup>3</sup> соответственно), а в Волжском — ниже ( $17 \pm 9$  экз./м<sup>3</sup>), чем в Главном плесе. Таким образом, в современный период в Рыбинском водохранилище количество *H. appendiculata* сравнительно не велико.

*Leptodora kindtii* — летний моноциклический вид, жизненный цикл, биология, питание и динамика численности лептодору описаны в работах (Кузичкин, 1975; Мордухай-Болтовская, 1957, 1958, 1960;

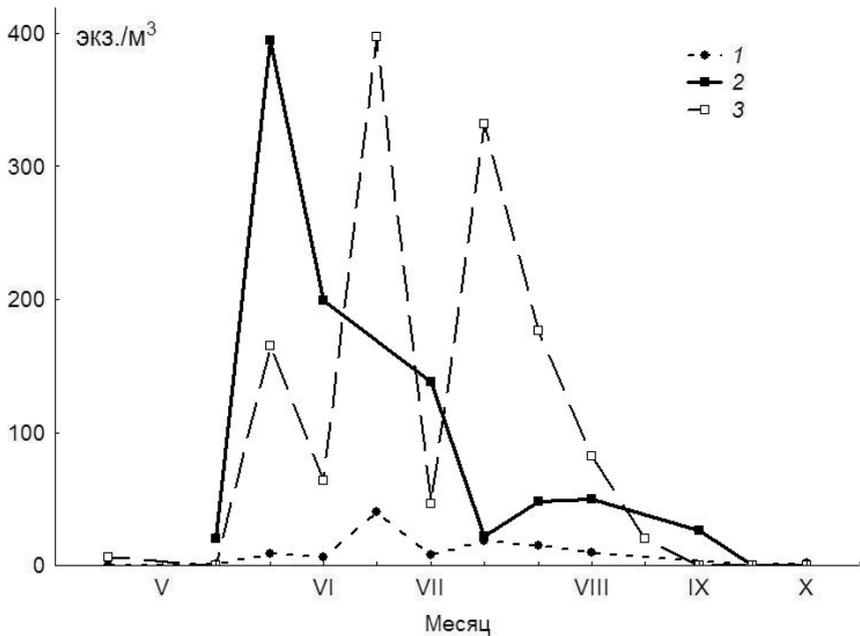
Ривьер, 1971, 2002; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Летом 1952–1953 г. *L. kindtii* встречалась в 40% биотопов Шекснинского и в 70% Моложского плесов водохранилища, биомасса достигала 60 мг/м<sup>3</sup> (Воронина, 1959). Вид стал многочислен (до 1,1–2,1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в 70-х годах прошлого века (Кузичкин, 1975; Ривьер, 2002). В последующем до 2005 г. количество *L. kindtii* достигало 1,5–2,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, встречаемость высоких (>500 экз./м<sup>3</sup>) значений варьировала в пределах 13–16% проб (табл. 13).

Летом 2003–2005 гг. рачки встречались фактически повсеместно. Плотные скопления (>1000 экз./м<sup>3</sup>, биомасса 0,6–0,9 г/м<sup>3</sup>) отмечены в припльзовом участке водохранилища и на выходе из Моложского плеса, в них лептодора формировала 14–33% биомассы ракообразных. Сравнительно высокую численность вида (300–900 экз./м<sup>3</sup> при биомассе до 0,4 г/м<sup>3</sup>) наблюдали также в речных плесах.

Напротив, в июне–августе 2007–2008 гг. численность вида была низкой и чаще всего (33% проб) варьировала в пределах 50–300 экз./м<sup>3</sup>, высокие значения (0,6–1,2 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0,15–0,3 г/м<sup>3</sup>) отмечали лишь в 4% проб из речных плесов. Здесь средневегетационная численность *L. kindtii* (106±30 экз./м<sup>3</sup>) сопоставима с таковой *Heteroscope appendiculata*. В пелагиали Главного плеса *L. kindtii* встречалась в 52% проб, численность не превышала 100 экз./м<sup>3</sup> (9±2 экз./м<sup>3</sup> в среднем за сезон). Низкую (<200 экз./м<sup>3</sup>) численность вида в водохранилище отмечали также летом 1998 и 2000 г. (Ривьер, 2007).

Вышедшие из латентных яиц молодые *L. kindtii* появлялись в планктоне в начале мая, взрослые рачки встречались в пробах до октября. Наибольшую численность *L. kindtii* регистрировали в июне в Моложском и Шекснинском плесах, в июне–августе — в Волжском (рис. 22). В центре водохранилища количество рачков было низким все лето. Максимальный размер кладки *L. kindtii* в Рыбинском водохранилище достигает >20 яиц (Ривьер, 2002). В начале августа 2009 г. в конце периода размножения наблюдали <9 яиц (в среднем 3,7±1,1 яйца на самку). Значительная часть популяции (70–100% численности) большую часть сезона была представлена молодыми особями (длина тела <4 мм). Длина тела взрослых самок достигала 9–10 мм. Но из-за их низкой численности биомасса популяции в Главном плесе не превышала 50 мг/м<sup>3</sup>. Таким образом, с 2003 по 2007 г. резко снизилась встречаемость и численность *L. kindtii*, особенно сильно в пелагиали Главного плеса водохранилища.

*Bythotrephes longimanus* (= *B. brevimanus* x *cederstroemii*) — летний моноциклический вид, крупный (длина тела взрослых особей



**Рис. 22.** Сезонная динамика численности *Leptodora kindtii* в разных плесах Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

1 — Главный плес, 2 — Моложский плес, 3 — Волжский плес.

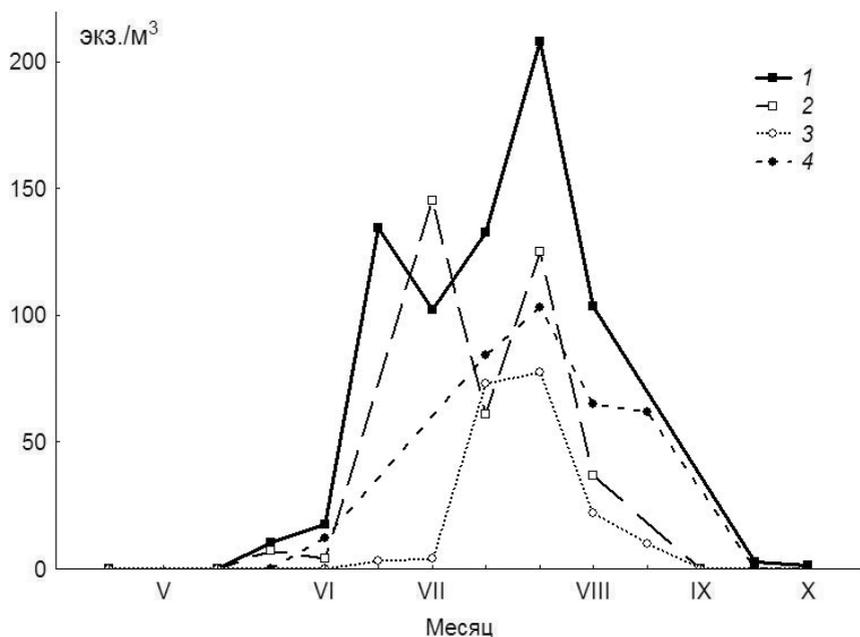
1,5–2,2 мм) активный хищник, в период максимальной численности (июль–август) встречался фактически по всей акватории (80–94% проб), наиболее многочислен в центре Главного плеса водоема. Жизненный цикл, сезонная динамика, особенности биологии и морфологии формы, обитающей в Рыбинском водохранилище, описаны в работах (Мордухай-Болтовская, 1957, 1958, 1960; Зозуля, 1976, 1977, 1979; Ривьер, 1971, 1993, 2002; Зозуля, Мордухай-Болтовской, 1977; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Литвинчук, 2007). Согласно недавней таксономической ревизии (Litvinchuk, 2001; Литвинчук, 2007), в род *Bythotrephes* входят пять видов *B. longimanus* Leydig, *B. brevipanus* Lill., *B. cederstroemii* Schoedl., *B. crassicaudis* Lill. и *B. transcausicus* Behning, а популяция из Рыбинского водохранилища представлена гибридными особями *B. brevipanus* × *B. cederstroemii*. Хотя по данным Л.Ф. Литвинчук (2007), особи из водохранилищ Верхней Волги не имеют ничего общего с альпийским *B. longimanus*, я сохранила в книге привычное гидробиологам наименование вида.

В августе 2003–2005 гг. максимальная численность *B. longimanus* достигала 800 экз./м<sup>3</sup>, в 2007–2009 гг. она не превышала 440 экз./м<sup>3</sup>. Высокую численность *B. longimanus* отмечали и ранее. Так, в 1989 г. скопления рачков (100–500 экз./м<sup>3</sup>) наблюдали в Моложском плесе севернее г. Весьегонск, а также вдоль затопленного русла р. Шексна в Главном плесе водохранилища (Ривьер, 1993, 2002). В 2003–2009 гг. сравнимую численность вида отмечали по всей акватории Главного, а также на выходе из речных плесов — в зонах смешения водных масс, где происходит аккумуляции мирного зоопланктона. Сравнительно высокая численность вида отмечена также в Шекснинском плесе (44–226 экз./м<sup>3</sup>), в том числе в устье р. Кошта (52–86 экз./м<sup>3</sup>) вблизи сброса сточных вод г. Череповец. В конце 80-х годов прошлого века на этом загрязненном участке водохранилища *B. longimanus* отсутствовал (Ривьер, 1993).

В лабораторных условиях выход рачков из латентных яиц отмечен при 10–12 °С (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987), он продолжается несколько месяцев и сроки активации покоящихся яиц зависят от времени их образования (Литвинчук, 2007). В планктоне Рыбинского водохранилища *B. longimanus* появляется позже других летних видов. В 2007–2009 гг. в Главном и Моложском плесах его регистрировали с начала июня при температуре воды 17–18 °С, в Волжском и Шекснинском плесах — с середины этого месяца. Соответственно, в первых двух плесах наблюдали два пика численности популяции в июне и июле–августе, в остальных — один пик (рис. 23). Осенью в речных плесах вид отсутствовал в пробах с середины сентября, в центре водохранилища в небольшом количестве (5–20 экз./м<sup>3</sup>) он встречался до конца октября.

Считают (Зозуля, 1979; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987), что для *B. longimanus* как моноциклического вида характерна одновершинная кривая сезонной динамики численности. Однако в 80-е годы прошлого века, как и в современный период, на отдельных станциях наблюдали два пика численности *B. longimanus* (Ривьер, 2002). Возможно, это связано с разной интенсивностью размножения весенней и летних генераций вида. Самки первой генерации вынашивают до 24 эмбрионов, плодовитость последующих составляет 4–14 (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

В водохранилище во второй декаде июня 2008 г. (температура воды 17–18 °С) у самок первой генерации *B. longimanus* мы наблюдали не более 15 эмбрионов с окрашенным глазом, основная часть популяции (>50%) была представлена молодыми особями. Уже с конца июня плодовитость *B. longimanus* снижалась (табл. 32). В третьей декаде июня наблюдали не более 10 эмбрионов, в июле — максимум 6–7 и в августе



**Рис. 23.** Сезонная динамика *Bythotrephes longimanus* в разных плесах Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

1 — Главный плес, 2 — Моложский плес, 3 — Волжский плес, 4 — Шекснинский плес.

чаще всего 1–2, редко до 4 эмбрионов. В июле сравнимую плодовитость популяции (в среднем 3 эмбриона, максимум до 5) отмечали в 1990 г., тогда как в 70-х годах XX века она была выше (в среднем 5 и максимально до 10 эмбрионов на самку) (Ривьер, 1993).

Плодовитость *B. longimanus* в речных плесах, где численность популяции не велика (среднее VI–VIII  $52 \pm 15$  экз./м<sup>3</sup>), достоверно выше, чем в Главном плесе водохранилища (табл. 32). Это можно объяснить конкуренцией за пищевые ресурсы при высокой (среднее VI–VIII  $101 \pm 26$  экз./м<sup>3</sup>) численности *B. longimanus* в центральной части водоема. Первые самки с латентными яйцами единично зарегистрированы в популяции в середине июля, обычно они появляются в конце месяца (Зозуля, 1979; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). В конце июля – начале августа наблюдали максимально до 4 покоящихся яиц у одной самки.

В 2008 г. в пелагиали Главного плеса водохранилища *B. longimanus* формировал 11–24%  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона. Суточный рацион этого рачка очень большой и летом составляет 42–45% массы тела, его предпо-

**Таблица 32.**

Динамика индивидуальной плодovitости *Vulnotherpes longitarsis* (эмбрионы в стадии окрашенного глаза и латентные яйца, экз./самка) в Рыбинском водохранилище в июне–августе 2003–2009 гг.

Биотоп	Показатель	Июнь			Июль			Август		
		3 декада	2 декада	1 декада	3 декада	2 декада	1 декада	3 декада	2 декада	1 декада
Главный плес	Эмбрионы	4,7±0,7	3,8±1,1	2,7±0,1	2,7±0,1	2,5±0,3	2,5±0,4	2,5±0,3	2,5±0,3	2,5±0,3
	Латентные яйца	–	2	–	–	–	–	–	–	–
Речные плесы	Эмбрионы	7,0±1,0	–	–	–	–	–	–	–	–
	Латентные яйца	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Температура воды, °С		18–19	19–20	20–22	20–22	20–22	22–23	20–22	20–22	22–23
Число измерений		17	5	85	64±12	27–29	51	85	27–29	51

Примечание: Прочерк — самки с яйцами не обнаружены.

**Таблица 33.**

Биомасса, суточная продукция мирных клодоцер и рацион *Vulnotherpes longitarsis* в центральной части Рыбинского водохранилища в июле 2008 г. (мг/м<sup>3</sup> сырой массы).

Станция	$V_{\text{мир. клад.}}$	$P_{\text{мир. клад.}}$		$V_{\text{Byth}}$	$C_{\text{Byth}}$	$C_{\text{Byth}}/P_{\text{мир. клад.}}, \%$
		среднее	максимум			
Брейтово	66,3	10,6	14,6	52,0	22–23	158–217
Молога	156,3	25,0	34,4	58,4	25–26	76–100
Средний Двор	85,5	13,7	18,8	98,3	41–44	232–314
	18,8	3,0	4,1	30,3	13–14	350–433
Наволоч	131,6	21,1	29,0	111,7	47–50	172–238
Гаутино	97,7	15,6	21,5	36,9	15–17	77–106
Измайлово	79,4	12,7	17,5	115,5	49–52	289–400
Мякса	110,2	17,6	24,2	32,7	14–15	63–83
Всехсветское	88,4	14,1	19,4	38,7	16–17	89–121
Первомайка	93±13	15±2	20±3	64±12	27–29	145–193

Примечание:  $V_{\text{мир. клад.}}$  и  $V_{\text{Byth}}$  — биомасса мирных клодоцер и битотрефа соответственно,  $P_{\text{мир. клад.}}$  — продукция мирных клодоцер,  $C_{\text{Byth}}$  — рацион битотрефа.

читаемую пищу представляют клadoцеры (Мордухай-Болтовская, 1958; Монаков, 1998). Несложный расчет показывает, что при средней удельной скорости продукции мирных клadoцер  $0,16 \text{ сут}^{-1}$  (Иванова, 1985) и максимальной  $0,22 \text{ сут}^{-1}$  (Тимохина, 2000), фактически всю их суммарную суточную продукцию и на отдельных участках до 50% биомассы выедал битотреф (табл. 33). Пресс хищника, вероятно, определял ограниченный набор видов мирных клadoцер в центре водохранилища. В конце июля – начале августа они часто были представлены лишь сравнительно крупными *Daphnia galeata* и единичными особями *Limnospida frontosa*.

Анализ многолетних изменений численности вида свидетельствует о росте встречаемости высоких ( $>50 \text{ экз./м}^3$ ) ее значений относительно 80-х годов прошлого века, к 2009 г. она достигла 46% летних проб (табл. 13). При этом в 40% проб количество *B. longimanus* превышало  $100 \text{ экз./м}^3$ . В теплые годы его численность выше, чем в холодные (Ривьер, 2002). Наши данные подтверждают эту закономерность. Так, холодным летом 1987 г. температура воды в июне–августе составляла  $17\text{--}18 \text{ }^\circ\text{C}$ , численность рачков не превышала  $100 \text{ экз./м}^3$  (ст. Молога, Брейтово), ее отмечали в 25% проб из Главного плеса, в речных битотрефах не встречался. Напротив, в теплом 1988 г. при температуре воды  $19\text{--}24 \text{ }^\circ\text{C}$  максимальное количество битотрефа в центре водохранилища (ст. Наволок) достигало  $700 \text{ экз./м}^3$ , численность  $>100 \text{ экз./м}^3$  отмечали в 45% проб из Главного плеса и 15–40% проб из речных плесов. В 2007–2009 гг. летняя температура воды в водохранилище ( $17\text{--}23 \text{ }^\circ\text{C}$ ) приближалась к таковой в исключительно теплом 1988 г., благоприятный термический режим, вероятно, представлял одну из причин высокой численности *B. longimanus* в современный период.

Таким образом, в новом веке сезонный цикл зоопланктона пелагиали Рыбинского водохранилища отличался преобладанием позднелетнего (август) пика численности и биомассы, полным отсутствием осеннего (октябрь) пика, а также крайне низкой биомассой сообщества в течение всего вегетационного периода. В 2007–2009 гг. встречаемость пиков  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона ( $>1 \text{ г/м}^3$ ) снизилась до уровня 50–60-х годов прошлого века, максимальные значения  $B_{\text{общ}}$  оказались самыми низкими за полувековой период наблюдений. В нижнем горизонте прибрежной зоны и устьях рек  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона сохранилась на уровне 80–90-х годов XX века, что существенно ниже, чем отмечали в 50–60-х годах.

Выявлена низкая численность коловраток весной, отсутствовал ранее обычный весенний (третья декада мая) пик их численности в Главном плесе. В то же время наблюдали высокую численность и долю в поздне-весеннем сообществе хищных копепоид рода *Cyclops* (в основном

*C. kolensis*), тогда как ранее доминировали *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Пресс хищников, вероятно, послужил причиной снижения численности коловраток.

Высокая численность и биомасса копепод характерны также для современного летнего зоопланктона водохранилища, на многих участках акватории они доминируют по численности с июня до конца августа. Во второй половине лета зарегистрирована очень высокая численность велигеров дрейссен в пелагиали водохранилища, особенно в речных плесах. Повсеместно их количество сравнимо с обилием копепод и коловраток.

В составе доминантов современного весеннего и летнего зоопланктона появились ранее редкие и малочисленные виды *Synchaeta tremula*, *S. kitina*, *Polyarthra luminosa* и *Bosmina crassicornis*. Резко снизилось количество многочисленного в прошлые годы *Chydorus sphaericus*, уменьшилась численность крупных дафний (*Daphnia galeata*) и босмин (*Bosmina longispina*, *B. coregoni*). В пелагиали водохранилища увеличилась численность мелкой *Bosmina longirostris*, а также пелагического хищника *Bythotrephes longimanus*. В июле–августе в центральной части водохранилища рацион битотрефа в 1,5–2 раза превышал продукцию мирных кладоцер, что приводило к обеднению видового состава зоопланктона.

## Глава 6

# Флуктуации структуры и обилия зоопланктона водохранилища, вызванные динамикой регионального климата

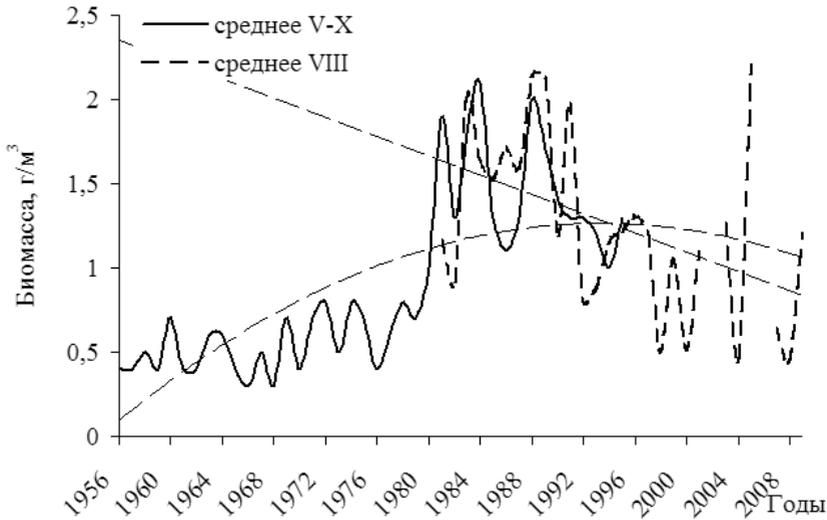
Долговременные наблюдения изменений различных параметров экосистем составляют сущность экологического мониторинга. Характер многолетней изменчивости сообществ традиционно обсуждают в связи с их сукцессией или сукцессией экосистемы в целом, в частности, в водных экосистемах — в связи с эвтрофированием. Однако многолетние изменения параметров сообществ не всегда носят направленный характер, часто наблюдаются квазипериодические колебания большой амплитуды, которые не могут быть объяснены сукцессией и которые в последнее время связывают с динамикой климата (см. главу 3).

Флуктуации климата включают периодичности от 2–3 лет до «вековых» циклов (~80 лет) и более (Шнитников, 1969; Адаменко, 1985). Выявление их влияния на динамику сообществ требует регулярных длительных и непрерывных рядов наблюдений, которые существуют для многих водоемов. В бассейне Верхней Волги к таким относится Рыбинское водохранилище.

### 6.1. Многолетняя динамика численности и биомассы зоопланктона

Долговременная изменчивость численности и биомассы зоопланктона характеризуется различными амплитудой, пространственным и временным масштабами (Лазарева, 1997; Лазарева и др., 2001; Трифонова, Макарецца, 2006). В 1956–1980 гг. средняя за сезон биомасса ( $B_{\text{общ}}$ ) зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища («стандартные» станции) не поднималась выше  $1 \text{ г/м}^3$ . В начале 80-х годов XX века наблюдался интенсивный ее рост (рис. 24), на отдельных станциях среднесезонная  $B_{\text{общ}}$  достигала  $3 \text{ г/м}^3$ . С 1991 г. началось снижение  $B_{\text{общ}}$  и в 1994–1995 гг. значения показателя не превышали  $1,7 \text{ г/м}^3$  (в среднем  $1,2 \pm 0,2 \text{ г/м}^3$ ).

Период медленных колебаний биомассы зоопланктона оказался близок к 20 годам (рис. 25). В 80-х максимум биомассы зоопланктона ( $1,6 \pm 0,5 \text{ г/м}^3$ ) пришелся на многоводную фазу гидрологического цикла Рыбинского водохранилища (1977–1995 гг.), в которую объем притока вод был наибольшим за период наблюдений (Литвинов, Рошупко, 2000;



**Рис. 24.** Динамика биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1956–2005 гг. (тонким пунктиром обозначены линии трендов).

Литвинов и др., 2005). Средние за сезон значения общей численности зоопланктона ( $N_{\text{общ}}$ ) за 40 лет (1956–1995 гг.) почти не изменились. Отмечены колебания  $N_{\text{общ}}$  от 40 до 120 тыс. экз./м<sup>3</sup> с периодом, близким к 10 годам (рис. 25). В маловодный период 1963–1976 гг.  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона составила  $70 \pm 7$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, в последовавший за ним многоводный (1977–1995 гг.) —  $90 \pm 12$  тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Увеличение биомассы при стабильном показателе численности возможно только за счет изменения структуры сообщества. Анализ годовой динамики средней массы зоопланктеров ( $w_{\text{cp}}$ ) показал, что в 80-х годах произошло «укрупнение» организмов зоопланктона, которое определило основную часть ( $R^2 = 59\%$ ,  $F = 424,7$ ) многолетних вариаций биомассы (Лазарева и др., 2001). Периодограммы колебаний  $w_{\text{cp}}$  и  $B_{\text{общ}}$  почти совпадали (рис. 25), что подтверждает решающее значение изменения размерно-массовой структуры сообщества для динамики биомассы.

В 1956–1974 гг. средняя индивидуальная масса зоопланктеров в Главном плесе водохранилища в основном не превышала 10 мкг, с 1975 г. наблюдали увеличение  $w_{\text{cp}}$ , ее значения в 1980–1995 гг. часто

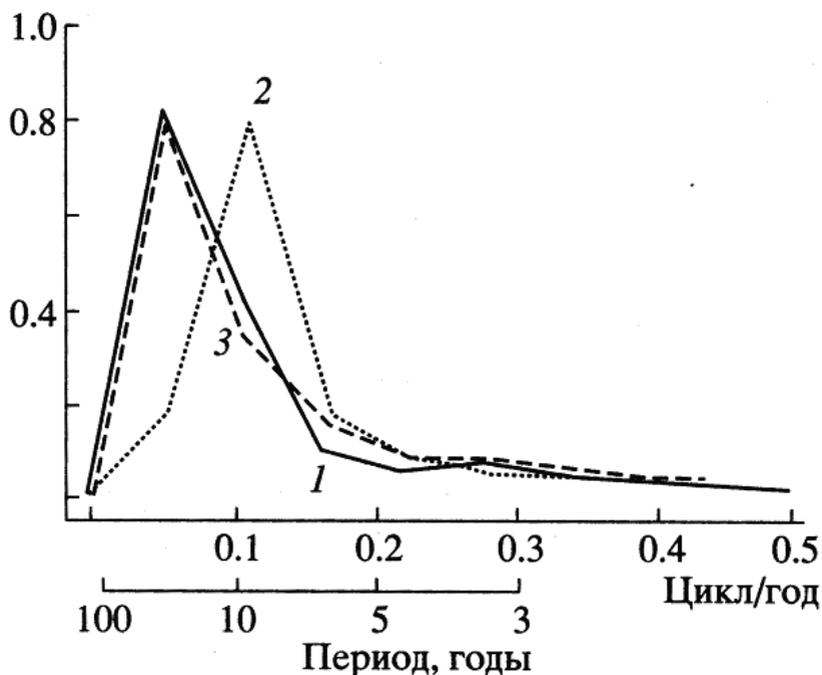


Рис. 25. Нормированные периодограммы колебаний  $B_{\text{общ}}$  (1),  $N_{\text{общ}}$  (2) и  $w_{\text{ср}}$  (3) в Рыбинском водохранилище (по: Лазарева и др., 2001).

превышали 15 мкг, а в отдельные годы достигали 21–23 мкг (табл. 34). Это происходило по причине изменения численности двух основных таксономических групп зоопланктона — ракообразных и коловраток.

До 1974 г. в зоопланктоне водохранилища по численности преобладали коловратки ( $N_{\text{ср}}/N_{\text{рот}} < 1$ ) (табл. 34). Только в Волжском плесе количество ракообразных ( $N_{\text{ср}}$ ) было сравнимо или превышало таковое коловраток ( $N_{\text{рот}}$ ), индекс  $N_{\text{ср}}/N_{\text{рот}}$  варьировал в пределах 0,3–2,1. Тем не менее,  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона здесь ( $0,54 \pm 0,05 \text{ г/м}^3$ ) почти не отличалась от таковой в Главном плесе ( $0,50 \pm 0,02 \text{ г/м}^3$ ). В 80–90-х годах прошлого века в планктоне Волжского плеса водохранилища наблюдали наименьшие значения  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона ( $0,7\text{--}1,5 \text{ г/м}^3$ ), по сравнению с другими плесами водохранилища. Максимальные значения биомассы ( $1,2\text{--}3 \text{ г/м}^3$ ) отмечали в центре и особенно часто в восточной части Главного плеса в водах р. Шексна, что определялось более высокой, по сравнению с Волжским плесом, численностью зоопланктона.

Таблица 34.

Изменения характеристик зоопланктона Главного плеса Рыбинского водохранилища в 1956–1995 гг. («стандартные» станции).

Год	$N_{\text{общ}}^?$ тыс. экз./М <sup>3</sup>	$B_{\text{общ}}^?$ г/М <sup>3</sup>	$w_{\text{ср}}^?$ МКГ	$N_{\text{ср}}/N_{\text{рот}}$	$N_{\text{сop}}^?$ % $N_{\text{общ}}^?$	$N_{\text{ср}}^?$ % $N_{\text{общ}}^?$
1956	149±37	0,50±0,26	3,3±0,6	0,4±0,1	16±2	7±3
1957	72±15	0,40±0,13	5,4±0,8	0,8±0,2	24±3	13±2
1958	158±27	0,48±0,05	3,4±0,6	0,3±0,03	12±1	10±2
1959	97±20	0,40±0,06	5,5±2,2	0,4±0,04	17±2	11±3
1960	153±19	0,61±0,03	4,2±0,5	0,5±0,1	16±2	10±2
1961	106±12	0,34±0,03	3,3±0,4	0,5±0,1	23±1	8±2
1962	92±13	0,39±0,03	4,6±0,5	0,9±0,2	24±4	14±3
1963	102±14	0,67±0,08	6,7±0,5	0,8±0,2	25±1	10±1
1964	115±4	0,60±0,06	5,2±0,6	0,7±0,3	16±3	11±1
1965	69±10	0,49±0,11	7,0±1,2	0,9±0,2	33±7	10±3
1966	41±4	0,23±0,03	5,8±0,7	0,6±0,3	22±2	3±1
1967	54±7	0,48±0,05	9,7±1,9	0,4±0,1	18±3	8±2
1968	27±3	0,29±0,03	10,7±1,1	0,8±0,1	33±2	7±1
1969	73±7	0,64±0,13	8,7±1,6	0,9±0,1	25±3	6±1
1970	55±4	0,34±0,07	6,2±1,4	0,5±0,2	15±3	10±1
1971	138±25	0,69±0,06	5,4±0,6	0,4±0,1	15±2	9±2
1972	117±19	0,71±0,05	6,4±0,7	0,6±0,2	18±2	14±3
1973	88±13	0,49±0,05	6,2±1,3	0,6±0,2	13±2	17±5
1974	77±7	0,76±0,05	10,3±1,2	0,6±0,1	22±1	16±2
1975	48±4	0,70±0,04	14,5±1,4	1,5±0,3	39±4	17±2
1976	31±3	0,43±0,06	13,7±1,1	1,6±0,4	36±3	18±2
1977	44±7	0,63±0,06	15,5±2,4	2,6±0,5	50±2	18±5
1978	48±5	0,78±0,10	16,6±2,1	1,4±0,3	36±6	15±2
1979	51±3	0,70±0,10	13,5±1,6	1,9±0,3	46±2	17±3
1980	47±6	1,06±0,09	23,3±1,4	1,2±0,2	30±2	23±4
1981	214±54	2,03±0,23	11,3±2,4	0,7±0,2	22±3	14±4
1982	66±6	1,33±0,13	20,6±2,0	2,1±0,4	36±4	26±3
1983	113±13	1,85±0,08	17,2±1,9	1,6±0,2	37±2	19±2
1984	149±16	2,32±0,17	15,8±0,7	0,9±0,1	29±2	15±1
1985	114±9	1,37±0,20	12,1±1,7	1,0±0,3	27±2	16±3
1986	94±1	1,10±0,06	11,7±0,6	0,7±0,1	33±2	9±1
1987	88±2	1,44±0,14	16,4±1,7	1,0±0,2	31±2	15±2
1988	115±11	1,69±0,11	15,4±2,2	1,3±0,2	36±2	18±4
1989	109±10	1,81±0,25	17,1±2,5	2,8±1,3	38±2	20±4
1990	120±9	1,38±0,26	11,4±1,7	1,4±0,2	46±3	9±2
1991	124±13	1,31±0,12	10,8±1,0	0,7±0,1	27±3	14±1
1992	79±9	1,23±0,07	16,2±1,3	1,8±0,9	29±2	19±1
1993	78±7	1,24±0,09	16,1±0,8	1,3±0,2	35±2	18±1
1994	76±5	1,03±0,06	13,7±0,4	1,3±0,1	32±2	22±1
1995	83±6	1,28±0,12	15,4±1,0	1,5±0,2	32±2	24±1

В 1981 г. в Главном плесе водохранилища произошло двукратное увеличение  $N_{\text{ср}}$ , которое привело к подъему  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона выше  $1 \text{ г/м}^3$  (Ривьер, 1988, 2007; Экологические проблемы..., 2001; Лазарева и др., 2001). Однако изменения соотношения численности основных таксономических групп зоопланктона начались еще в середине 70-х годов прошлого века. С 1972 г. доля кладоцер ( $N_{\text{cl}}$ ) в  $N_{\text{общ}}$  зоопланктона в Главном плесе водоема стала стабильно выше 10%, а с 1974 г. доля копепод ( $N_{\text{cop}}$ ) превысила 20%  $N_{\text{общ}}$  (табл. 34). Как результат, с 1975 г. индекс  $N_{\text{ср}}/N_{\text{tot}}$  чаще всего был  $>1$ , а максимальные среднесезонные значения достигали в Главном плесе 1,8–3,4, в Волжском плесе 4–9. Среднее значение индекса за многолетний период 1977–1995 г. составило  $1,2 \pm 0,1$  и  $2,6 \pm 0,4$  соответственно.

Вклад в динамику  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона **вариаций численности отдельных видов** был исследован методом пошагового регрессионного анализа (Лазарева и др., 2001). Скачок биомассы зоопланктона в начале 80-х годов оказался связан с ростом количества ветвистоусых рачков ( $R^2 = 58\%$ ,  $F = 159,9$ ), особенно *Bosmina longispina* (табл. 35). Рост численности ракообразных определялся увеличением количества мелких циклопов *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oitonoidea*.

В 1992–1995 гг. в водохранилище **стало заметно уменьшение количества коловраток**. Встречаемость пиков численности  $N_{\text{tot}} > 100$  тыс. экз./м<sup>3</sup> снизилась до 3%, в течение вегетационного периода отмечали только один максимум (100–140 тыс. экз./м<sup>3</sup>) на двух «стандартных» станциях из шести. Для сравнения, в 80-х годах максимальная  $N_{\text{tot}}$  в центре водоема («стандартные» станции) составляла 100–500 тыс. экз./м<sup>3</sup> (~12% проб), в течение вегетационного периода обычно отмечали 2–3 подъема численности (Лазарева и др., 2001). Средняя за сезон  $N_{\text{tot}}$  в 1981–1990 гг. составила  $56 \pm 9$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, в 1992–1995 гг. —  $34 \pm 0,5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>.

С 1992 биомасса сообщества снижалась на фоне больших межгодовых вариаций (рис. 24). В 2001–2004 гг. значения июньской «пиковой» и позднелетней  $B_{\text{общ}}$  сообщества были близки к таковым в 70-е годы прошлого века (табл. 36). Основной вклад ( $R^2 = 72\%$ ,  $F = 1152,9$ ) в динамику биомассы зоопланктона летом 1981–2004 гг. вносило изменение (снижение) численности ветвистоусых рачков.

В 2007–2009 гг. для Главного плеса водохранилища средние за сезон значения  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона (табл. 37), были очень низкими, близкими к отмеченным в 60-е годы прошлого века ( $0,49 \pm 0,03 \text{ г/м}^3$ ). На «стандартных» станциях в сборах батометром ДК тоже регистрировали низкую  $B_{\text{общ}}$ , которая составила в 2007 г.  $0,73 \pm 0,11$ , а в 2008 г.  $0,65 \pm 0,11 \text{ г/м}^3$  (Соколова,

**Таблица 35.**

Таксоны, определяющие изменения общей численности и биомассы зоопланктона в 70–80 годах XX в. ( $n = 60$ )

Показатель	Фактор	$R$	$F$	$R^2, \%$
$B_{\text{общ}}$	<i>Bosmina longispina</i>	0,83	308,5	84
	<i>Daphnia galeata</i>	0,68	33,7	6
$N_{\text{cr}}$	<i>Mesocyclops + Thermocyclops</i>	0,92	498,3	90
$N_{\text{rot}}$	<i>Keratella cochlearis</i>	0,83	170,3	58
	<i>Conochilus sp.</i>	0,90	80,6	31

**Таблица 36.**

Сравнительная вариабельность летней и среднесезонной биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1956–2009 гг. («стандартные» станции).

Период	$B_{\text{общ}}, \text{г/м}^3$		
	Июнь	Август	Среднее V–X
1956–1969 гг.	0,5–1,7	<1	0,4±0,03
1970–1980 гг.	0,8–2,8	0,4–1,8	0,7±0,05
1981–1990 гг.	2,0–4,6	0,9–2,1	1,6±0,11
1991–2000 гг.	1,4–2,7	0,5–1,3	1,1±0,06*
2001–2006 гг.	0,5–2,7	0,5–1,3	1,1±0,05**
2007–2009 гг.	0,2–1,0	0,4–1,6	0,5±0,06

Примечания: \* — среднее рассчитано за период 1991–1997 гг.; \*\* — расчет наш по данным Е.А. Соколовой.

**Таблица 37.**

Средние за вегетационный период (май–октябрь) численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона различных участков Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

Показатель	Главный плес	Моложский плес	Волжский плес	Шекснинский плес	Прибрежная зона
	1 ( $n = 86$ )	1 ( $n = 13$ )	1 ( $n = 21$ )	1 ( $n = 15$ )	2 ( $n = 24$ )
$B_{\text{общ}}$	0,5±0,04	0,6±0,3	0,4±0,2	1,2±0,3	0,6±0,3
$N_{\text{общ}}$	56±6	43±11	28±8	80±32	138±70
$N_{\text{cl}}$	7±1	7±2	10±4	15±4	26±20
$N_{\text{cop}}$	24±3	20±4	11±3	32±6	22±7
$N_{\text{rot}}$	25±4	17±9	7±2	33±25	90±57
$N_{\text{veliger}}$	11±3	24±11	10±4	35±16	0,5±0,35
$N_{\text{cr}}/N_{\text{rot}}$	1,2	1,1	3,1	1,4	0,5

Примечание: 1 — пелагиаль (гл. 7–16 м), 2 — заливы и устья рек-притоков (гл. 2–7 м).  $N_{\text{veliger}}$  — численность личинок дрейссены;  $N_{\text{cr}}/N_{\text{rot}}$  — отношение численности ракообразных к количеству коловраток.

устное сообщение). Причем одинаково низкую биомассу зоопланктона в пелагиали регистрировали почти по всей акватории водохранилища и даже в прибрежной зоне, исключая Шекснинский плес (табл. 37).

Причиной снижения биомассы стало резкое уменьшение численности кладоцер, в общем характерное для маловодного периода. Так, в предыдущий маловодный период (1963–1976 гг.)  $N_{cl}$  в пелагиали водохранилища ( $8 \pm 1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) была близка к таковой в 2007–2009 гг. (табл. 37) и почти вдвое ниже по сравнению с многоводным периодом 1977–1995 гг. ( $15 \pm 1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Количество коловраток (табл. 36) тоже в два раза ниже среднемноголетнего ( $51 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) и в 1,5 раза ниже такового в 90-е годы прошлого века ( $41 \pm 4$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Численность копепоид в планктоне водохранилища осталась на уровне (табл. 36), близком к среднемноголетнему ( $22 \pm 1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Следствием перечисленных изменений оказалось снижение  $N_{общ}$  зоопланктона в 1,5 раза относительно среднемноголетнего значения ( $85 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Численность зоопланктона минимальна в Волжском и Моложском плесах и максимальна в Шекснинском плесе и прибрежной зоне водохранилища (табл. 37).

Современный (2007–2009 гг.) минимум численности в Главном плесе водохранилища (табл. 37) сопоставим с таковым в 1965–1969 гг. ( $47 \pm 10$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), но выше наблюдавшегося в 1976–1980 гг. ( $42 \pm 3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). По всей акватории за исключением прибрежной зоны численность ракообразных выше таковой коловраток ( $N_{cr}/N_{rot} > 1$ ). Доля копепоид в сообществе составила  $43 \pm 2\%$   $N_{общ}$ , что близко к отмеченному в 1976–1979 гг. ( $41 \pm 2\%$   $N_{общ}$ ). С учетом низкой численности и доли в сообществе кладоцер ( $26 \pm 3\%$   $N_{общ}$ ) и коловраток ( $31 \pm 2\%$   $N_{общ}$ ) это определило «копепоидный» характер современного зоопланктона центральной части водохранилища. Для сравнения, в 1965–1969 гг. копепоиды формировали лишь  $28 \pm 2\%$   $N_{общ}$ , а в 1986–1989 гг. —  $34 \pm 1\%$   $N_{общ}$  зоопланктона.

Биомасса зоопланктона в июне ( $B_{общVI}$ ) и августе ( $B_{общVIII}$ ) тесно связана со средней за сезон ( $B_{общV-X}$ ), коэффициенты корреляции Пирсона составили 0,69 и 0,43 соответственно ( $p < 0,05$ ). По данным регулярных наблюдений на «стандартных» станциях в 1981–1995 гг. ( $n = 89$ ) получены регрессионные модели оценки  $B_{общV-X}$  в центре водохранилища для современного периода понижения биомассы:

$$B_{общV-X} = 0,84 + 0,23 B_{общVI} \quad (F = 78,3, R^2 = 47\%) \quad (1)$$

$$B_{общV-X} = 0,96 + 0,35 B_{общVIII} \quad (F = 19,9, R^2 = 18\%) \quad (2)$$

Расчет  $B_{общV-X}$  до 2005 г. по этим уравнениям показал, что в 95%-доверительный интервал попадают 47–53% измеренных значений показателя, 27–33% расчетных значений  $B_{общV-X}$  завышены и 20% — занижены

Таблица 38.

Оценка  $B_{\text{общV-X}}$  в пелагиали Рыбинского водохранилища по уравнениям (1) и (2).

Год	$B_{\text{общV-X}}, \text{г/М}^3$		
	Измеренная*	Расчет по (1)**	Расчет по (2)**
1981	1,9±0,24	1,7 (1,6–1,7)	1,4 (1,3–1,5)
1982	1,3±0,18	1,4 (1,3–1,5)	1,3 (1,2–1,4)
1983	1,8±0,16	1,6 (1,5–1,6)	1,7 (1,5–1,8)
1984	2,1±0,25	2,0 (1,9–2,1)	1,5 (1,4–1,6)
1985	1,3±0,16	1,3 (1,2–1,4)	1,5 (1,4–1,6)
1986	1,1±0,11	1,5 (1,4–1,6)	1,6 (1,5–1,7)
1987	1,3±0,19	1,8 (1,7–1,9)	1,5 (1,4–1,6)
1988	2,0±0,32	1,9 (1,8–2,0)	1,7 (1,6–1,8)
1989	1,7±0,14	1,3 (1,3–1,4)	1,7 (1,6–1,8)
1990	1,4±0,19	1,5 (1,4–1,5)	1,4 (1,3–1,5)
1991	1,3±0,13	1,4 (1,4–1,5)	1,6 (1,5–1,8)
1992	1,3±0,14	1,4 (1,3–1,5)	1,2 (1,1–1,4)
1993	1,2±0,16	1,2 (1,1–1,3)	1,3 (1,1–1,4)
1994	1,0±0,18	1,2 (1,1–1,3)	1,4 (1,3–1,5)
1995	1,3±0,21	1,3 (1,2–1,4)	1,4 (1,3–1,5)
1996	–	1,2 (1,1–1,3)	1,4 (1,3–1,5)
1997	–	–	1,4 (1,3–1,5)
1998	–	–	1,1 (1,0–1,3)
1999	–	–	1,3 (1,2–1,4)
2000	–	1,4 (1,4–1,5)	1,1 (1,0–1,3)
2001	–	1,0 (0,8–1,1)	1,3 (1,2–1,4)
2002	–	–	1,4 (1,3–1,5)
2003	–	1,0 (0,9–1,2)	1,1 (0,9–1,3)
2004	1,0±0,13	1,2 (1,1–1,3)	–
2005	1,2±0,26	1,3 (1,2–1,4)	1,7 (1,6–1,9)

Примечание: \* — среднее и стандартная ошибка («стандартные» станции), \*\* — в скобках доверительный интервал 95%.

(табл. 38). В целом, использование этих уравнений дает удовлетворительную оценку  $B_{\text{общV-X}}$  и позволяет заполнить пробелы в мониторинге зоопланктона. Однако с 2007 г. изменилась сезонная динамика обилия сообщества и расчеты по указанным уравнениям стали давать завышенные на 30–50% оценки средневегетационной биомассы.

## 6.2. Иерархия периодичностей в динамике зоопланктона: обратимые и необратимые изменения

Большинство природных систем структурно и функционально организованы иерархически: каждый элемент (процесс) системы представляет часть системы (процесса) более высокого уровня (Allen, Starr, 1982; Азовский, 2001). Каждый процесс характеризуется своими масштабами пространства и времени, в которых формирует структуру определенного уровня. «Естественные иерархии» представляют собой «динамически сопряженные» системы, в которых постоянно происходит обмен веществом, энергией и информацией между разными уровнями организации (King, 1997). В этом разделе для системы, ограниченной жесткими пространственными координатами (планктон в центре водохранилища в пределах «стандартных» станций) проанализирована иерархия процессов, которые в той или иной мере связаны с внешними факторами (см. схему 2).

Каждой природной экосистеме свойственны сукцессии, сопровождающиеся изменением состава и структуры сообществ. Разграничение флуктуационной и сукцессионной компонент в динамике сообщества и, особенно, выделение нарушений антропогенной природы представляют сложную задачу. Она еще более усложняется наложением квазициклических периодичностей разных порядков. Тренды количественных характеристик возможно обсуждать лишь в пределах того или иного цикла. Наблюдаемые изменения в сообществе зоопланктона водохранилища, необратимые в течение полувека наблюдений, могут быть частью цикла более высокого порядка и окажутся обратимыми в будущем. Тем не менее, 50 лет — достаточно большой период для того, чтобы выявить некоторые направленные и в пределах этого периода необратимые смены состава, изменения структуры и количества зоопланктона в Рыбинском водохранилище.

**Периодичность колебаний характеристик зоопланктона.** В течение 1956–2005 гг. для структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища выявлены периодичности (обратимые изменения) трех порядков. Циклы продолжительностью 6–7 лет характерны для динамики видового богатства ( $S_n$ ), 10–11 лет — для общей численности, биомассы и характеристик таксономической структуры сообщества (индексы  $D$ ,  $H_b$ ,  $E$ ) и медленные колебания (~20 лет) отмечены для биомассы зоопланктона (Лазарева, 1997; Лазарева и др., 2001). Наибольший уровень доминирования и, соответственно, наименьший уровень разнообразия в сообществе зоопланктона водохранилища соответствует максимумам

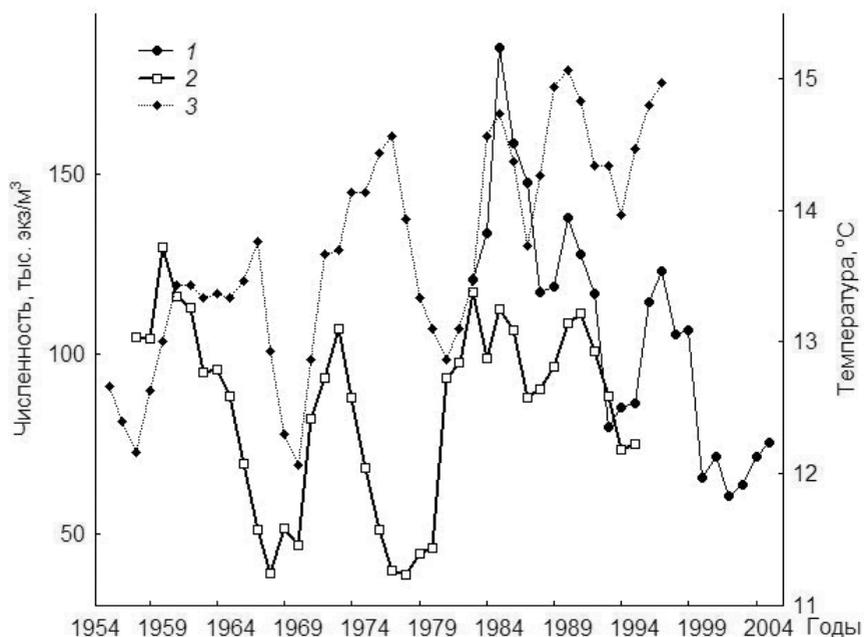
солнечной активности по числам Вольфа (Лазарева, 1997), которые в период исследований отмечены в начале каждого десятилетия (Пырина, 2000).

Максимальные значения трофического коэффициента  $E$  следуют за таковыми концентрации хлорофилла  $a$  с запаздыванием на 2 года (Лазарева, 1997). Пики содержания хлорофилла в фитопланктоне наблюдаются в годы с антициклональным типом погоды (1972–1973, 1983–1984, 1994–1995 гг.), колебания концентрации фотосинтетического пигмента происходят фактически синхронно с динамикой поступления суммарной солнечной радиации (Пырина, 2000). Напротив, периодичность изменения видового богатства зоопланктона близка к характерной для стока рек бассейна Верхней Волги. Известны колебания стока рек бассейна Рыбинского водохранилища с периодами 2–4, 8–12 и 19–33 года (Литвинов и др., 2005), некоторые исследователи выделяют еще 6–7-летние циклы (Саруханян, Смирнов, 1971).

Максимальное число видов в пробе ( $S_n$ ) и, особенно, суммарное за год наблюдений ( $S$ ) обнаруживается в годы с наибольшим поступлением воды в водохранилище. Это вполне объяснимо, поскольку именно с водой поступают редкие и вообще дополнительные к списку формы не только из соседних водоемов, но и из литорали в центральную часть водохранилища. Фаунистический коэффициент трофности  $E$  по этой же причине возрастает в годы с высокой степенью заполнения водоема. Уровень заполнения водохранилища определяет 32% вариаций этого показателя (Лазарева, 1997). Вклад температуры воды существенно меньше, поскольку термика водохранилища и режим его заполнения взаимосвязаны (Буторин и др., 1988). Существенное влияние (>30% вариаций) на величину коэффициента  $E$  оказывает содержание хлорофилла  $a$  в фитопланктоне.

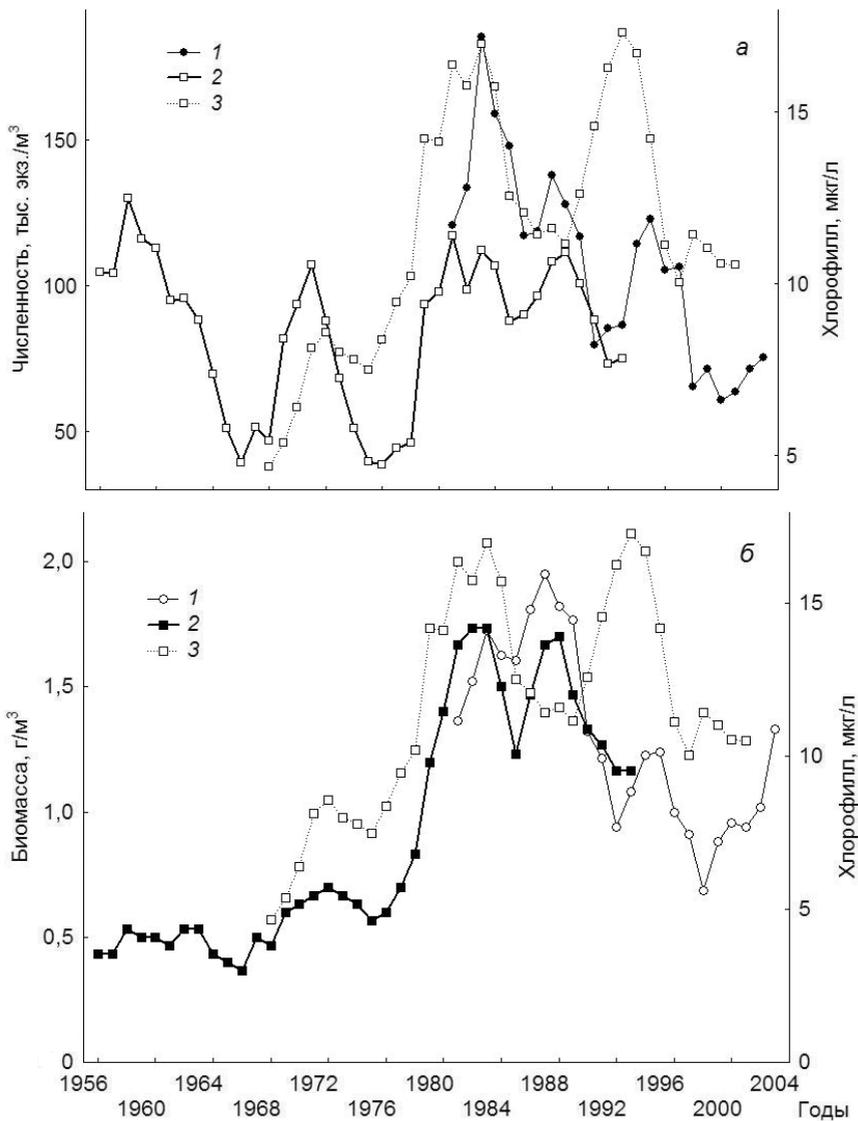
Пики численности зоопланктона наблюдаются в годы с максимальной температурой воды (рис. 26). До 1985 г. они совпадали с подъемами содержания хлорофилла  $a$  в фитопланктоне, после – наблюдали расхождение динамик хлорофилла и зоопланктона ( $N_{\text{общ}}$ ,  $B_{\text{общ}}$ ) (рис. 27). Тогда же отмечено расхождение сукцессий этих двух сообществ, относительно эвтрофирования экосистемы (Лазарева и др., 2001). Колебания в противофазе показателей фито- и зоопланктона отмечены также для оз. Красного (Трифенова, Макарецва, 2006).

В Рыбинском водохранилище максимум биомассы зоопланктона в 80-х годах прошлого века пришелся на многоводную фазу гидрологического цикла (1977–1995 гг.), объем притока вод в которую



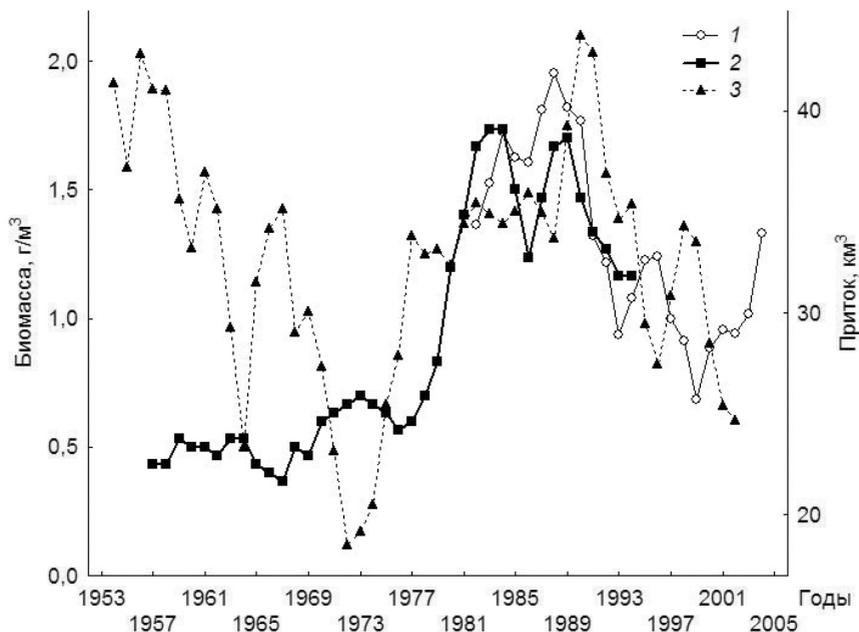
**Рис. 26.** Динамика численности зоопланктона и температуры воды в Рыбинском водохранилище в 1954–2005 гг. (сглаженные кривые при 3–летнем усреднении). 1 — численность зоопланктона в августе, 2 — то же среднее май–октябрь, 3 — температура воды (данные Гидрометеослужбы).

был наибольшим за вековой период наблюдений (Литвинов, Рошупко, 2000; Литвинов и др., 2005). До середины 70-х годов прошлого века увеличение биомассы зоопланктона происходило на фоне снижения притока воды, в последующие годы — следовало за изменением притока (рис. 28). Возможно, синхронизация колебаний притока и биомассы зоопланктона в 20-летнем цикле произошла под влиянием Шекснинского водохранилища, расположенного выше Рыбинского и заполненного в 1963 г. В настоящее время биосток из него оказывает значительное влияние на состав и структуру зоопланктона в Шекснинском и восточной половине Главного плесов Рыбинского водохранилища (Ривьер, 1998; Лазарева, 2005а). В целом в маловодный период 1963–1976 гг. биомасса зоопланктона была ниже в 2,4–2,7 раза, численность рачков — в 1,8–1,9 раза по сравнению с многоводным 1977–1990 гг. (Лазарева и др., 2001). Однако в 10-летнем цикле пики биомассы в 1963–1964, 1971–1973, 1980–1982, 1987–1988, 1994–1995 и 2005 гг. в основном совпадали с маловодными периодами.



**Рис. 27.** Соотношение колебаний численности (а) и биомассы (б) зоопланктона с изменением концентрации хлорофилла а в центральной части Рыбинского водохранилища в 1956–2005 гг. (сглаженные кривые при 3-летнем усреднении).

1 — характеристики зоопланктона в августе, 2 — то же среднее май–октябрь, 3 — содержание хлорофилла а (Пырина, 2000; Минеева, 2006).



**Рис. 28.** Динамика биомассы зоопланктона и годового притока воды в Рыбинское водохранилище в 1953–2005 гг. (сглаженные кривые при 3-летнем усреднении). 1 — биомасса зоопланктона в августе, 2 — то же среднее май–октябрь, 3 — годовой приток воды (по: Литвинов, Рошупко, 2007).

На примере морских экосистем показано, что пространственно-временные шкалы гидрофизических процессов и развития планктона фактически совпадают (Steele, 1991; Steele, Henderson, 1994). Структура планктона в значительной мере формируется под непосредственным влиянием гидродинамических процессов разного уровня — от глобальных циркуляций до микротурбулентности. Как частный пример наличия такого влияния в экосистемах внутренних водоемов можно привести расчеты С.А. Поддубного (1993), свидетельствующие о хорошем совпадении богатых зоо- и фитопланктоном участков в Рыбинском водохранилище с зонами аккумуляции сестона в циркуляционных круговоротах воды.

Сообщества с доминированием крупных или мелких видов и, соответственно, с большой или малой биомассой год от года занимают разное пространство в пределах фиксированных станций наблюдения (рис. 9). Таким образом, динамика пространственного распределения («пятен») планктона влияет на оценки его количества в среднем за сезон. Чем боль-

ше размер «пятна» с высокой биомассой, чем продолжительнее его существование в течение вегетационного периода, тем чаще часть «стандартных» станций попадает в него и тем выше пик на кривой многолетней динамики. То есть изменения характеристик планктона во времени не отделимы от вариаций его пространственного распределения.

**Оценка количества зоопланктона в водохранилище по инструментально измеряемым параметрам экосистемы.** В качестве главных факторов, определяющих многолетнюю динамику численности и биомассы зоопланктона в водохранилище, рассматривали некоторые биотические характеристики и показатели, формирующие гидрофизический режим водоема (табл. 39). Для выявления факторов, наиболее важных для развития зоопланктона, использовали процедуру пошагового регрессионного анализа.

Численность ( $N_{\text{общ}}$ ) и биомасса ( $B_{\text{общ}}$ ) зоопланктона в водохранилище большую часть периода наблюдений положительно коррелировали с динамикой характеристик фитопланктона и температурой воды, для  $B_{\text{общ}}$  отмечали также тесную связь с большинством показателей гидрологического режима водоема и среднегодовыми значениями Индекса северо-атлантического колебания (САК = North Atlantic Oscillation Index) (табл. 40). Динамика хлорофилла, отражающая межгодовые колебания доступных для зоопланктона трофических ресурсов, определяла >60% вариаций  $B_{\text{общ}}$ , вклад изменений термического и гидрологического режимов водоема составлял 4–11% (табл. 41).

Представленная регрессионная модель объясняет >80% вариаций  $B_{\text{общ}}$  и может быть использована для приблизительной оценки количества зоопланктона в водоеме. Уравнение для прогноза биомассы имеет вид:

$$B_{\text{общ}} = 0,06 \text{ Хл.} + 0,05 \text{ Приток} + 0,08 T_{\text{воды}} - 0,48 \dot{\alpha} - 1,40$$

При средней за сезон концентрации хлорофилла в современный период (2000–2003 гг.)  $11,4 \pm 1,3$  мкг/л (расчет наш по: Минеева, 2006), норме температуры воды для безледного периода  $13,8$  °С, среднем притоке  $32,7$  км<sup>3</sup> в год (Литвинов и др., 2005; Литвинов, Рошупко, 2007) и среднемноголетнем коэффициенте водообмена  $1,9$  год<sup>-1</sup> (Литвинов, Рошупко, 2000) расчетная биомасса зоопланктона в центре водохранилища лежит в пределах (доверительный интервал 95%)  $1,0$ – $1,2$  г/м<sup>3</sup> ( $1,1 \pm 0,1$  в среднем за сезон). Это близко к реальным ее значениям, например, в 2005 г. на «стандартных» станциях средняя  $B_{\text{общ}}$  составила  $1,2$  г/м<sup>3</sup> (Соколова, 2007).

**Направленные изменения в сообществе зоопланктона за 50 лет.** На фоне квази-циклических колебаний отмечены направленные изменения численности ряда видов и таксонов более высокого ранга.

**Таблица 39.**

Факторы, влияющие на численность и биомассу зоопланктона Рыбинского водохранилища.

Показатель	Влияние на зоопланктон	Источник
Биотические факторы		
Хлорофилл <i>a</i> (Хл.), мкг/л (среднее $V-X$ ) Биомасса фитопланктона ( $B_{\text{фит}}$ ), г/м <sup>3</sup> (среднее $V-X$ )	Трофические ресурсы То же	1, 2 3, 4, 5, 6
Гидрофизические факторы		
Температура воды ( $T_{\text{вод}}$ ), °С (среднее $V-X$ ) Сумма осадков на водосборе (Осадки), мм/год Приток в водохранилище (Приток), км <sup>3</sup> /год Дата начала наполнения, декада/мес Интенсивность наполнения (Инт.), см/сут Максимальный уровень воды (Уровень, VI), м Коэффициент условного водообмена ( $\alpha$ ), год <sup>-1</sup> Индекс Северо-Атлантического Колебания (САК)	Скорость биотических процессов Приток ОВ с водосбора, динамика ресурсов пищи Водность, аллохтонный приток организмов и ресурсов пищи Стартовые условия сезона Стартовые условия сезона Объем среды обитания на пике развития Проточность, изменчивость среды обитания Колебания климата в северной Европе	7 7 8 8 8 8 9 10

Источники: 1 — Пырина, 2000; 2 — Минеева, 2006; 3 — Романенко, 1985; 4 — Корнева, 1993; 5 — Экология фитопланктона..., 1999; 6 — Митропольская, 2005; 7 — данные Гидрометеослужбы; 8 — Литвинов, Рошупко, 2007; 9 — наш расчет по данным (Бакулин, 1968; Литвинов, Рошупко, 2000; 2007); 10 — Huttell, 2009.

**Таблица 40.**

Коэффициенты корреляции Пирсона для зависимости численности и биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища от факторов среды (сглаженные ряды при 3-летнем усреднении).

Показатель	Фактор								
	САК	Хл.	$V_{\text{фито}}$	$T_{\text{воды}}$	Осадки	Приток	Инт.	Уровень в июне	$\hat{\alpha}$
$n$	38	26	17	26	26	26	26	26	26
$N_{\text{общ}}$	0,25	0,52*	0,38	0,32**	0,21	0,27	-0,15	-0,03	0,23
$V_{\text{общ}}$	0,42*	0,81*	0,38	0,49*	0,67*	0,69*	0,29	0,32**	0,56*

Примечание:  $n$  — количество наблюдений, \* — достоверно при уровне значимости  $<0,05$ , \*\* — то же при уровне значимости 0,10.

**Таблица 41.**

Факторы, определяющие многолетнюю динамику биомассы зоопланктона ( $B_{\text{общ}}$ ) Рыбинского водохранилища ( $n = 42$ )

Фактор	$R$	$F$	$R^2, \%$	$p$
Хл.	0,73	43,6	63	$<0,001$
Приток	0,68	10,8	11	$<0,001$
$\hat{\alpha}$	-0,50	4,9	4	0,04
$T_{\text{воды}}$	0,30	3,3	3	0,08

Примечание:  $n$  — количество наблюдений (проб),  $R$  — частный коэффициент корреляции,  $F$  — критерий Фишера, сила влияния фактора,  $R^2$  — коэффициент детерминации, доля объясненной фактором изменчивости показателя,  $p$  — уровень значимости.

Изменение относительного обилия доминантов наиболее заметно при сравнении маловодных периодов (табл. 42), а численности и биомассы крупных таксономических групп и сообщества в целом — при сравнении многоводных (табл. 43). Для некоторых показателей выявлены достоверные различия как по маловодным периодам, так и по многоводным. Например, почти вдвое снизилось количество коловраток, численность рачков заметно превысила таковую коловраток (табл. 43). Наиболее глубокая трансформация комплекса доминантов отмечена при смене фаз в 20-летнем гидрологическом цикле.

Достоверное снижение почти вдвое численности коловраток скорее всего представляет следствие их конкуренции с моллюсками дрейссенами за ресурсы сестона (Лазарева, 2005б; 2007а). Интенсивное распространение по акватории водохранилища *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis* отмечено в 80–90-х годах XX в. (Перова, Щербина, 1998; Экологические проблемы..., 2001). В июле–августе в период интенсивного размножения дрейссен численность велигеров в Главном плесе водохранилища достигает >400 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Лазарева, 2005б; Лазарева, Жданова, 2008; Соколова, 2008). В пелагиали большинства речных плесов средне-сезонная численность велигеров сопоставима и выше таковой коловраток (табл. 37), их доля среди фильтраторов (велигеры+зоопланктон) составляет в среднем 50%, в Волжском и Главном плесах — 64–83% (Лазарева, Жданова, 2008).

Концентрация велигеров отражает количество взрослых моллюсков на дне водоема и интенсивность их размножения. По расчетам, сделанным для оз. Нарочь (Беларусь), в присутствии дрейссены потери взвеси от общего ее содержания в толще воды увеличиваются в 8 раз (Деренговская и др., 2002). Согласно обзору (Харченко, 1995), объем профильтрованной дрейссеной воды в течение года сопоставим с объемом водоема, где она обитает. Взрослая дрейссена отфильтровывает пищевые частицы от 1–3 до 750 мкм (Михеев, 1994; Ten Winkel, Davids, 1982), что позволяет ей потреблять не только сестон, но и широкий спектр организмов фито- и зоопланктона (Karatajev et al., 1997). Размеры пищевых частиц, потребляемых велигерами, составляют 1–13 мкм (Vanderploeg et al., 1996). Они полностью совпадают с размерным спектром (1–12 мкм) пищи мирных коловраток (Pourriot, 1977). Некоторые авторы полагают (Биологические инвазии..., 2004; Телеш, 2006), что между дрейссеной и микрозоопланктоном одновременно существуют конкуренция за пищу и отношения «хищник-жертва».

Помимо трендов количественных характеристик выявлены качественные сдвиги в структуре планктона водохранилища, которые, на наш

**Таблица 42.**

Динамика численности некоторых реперных видов зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1956–2004 г.

Вид	Относительная численность, % (табл. 17 и 18)							Тренд (+/-), %
	маловодные		многоводные			маловодные 2003–2005		
	1961–1965	1971–1975	1981–1985	1991–1995	2003–2005			
<i>Keratella quadrata</i>	9	14	15	14	8	нет		
<i>Kellicottia longispina</i>	11	<5	<5	5	9	нет		
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	7	16	6	17	8	нет		
<i>Bosmina longispina</i>	11	<5	17	17	5	нет		
<i>Eudiaptomus</i> sp.	<5	7	5	5	9	+30		
<i>Daphnia galeata</i>	<5	<5	<5	5	12	+200		
<i>Polyarthra major</i>	<1	<1	<5	8	20	+2000		
<i>Polyarthra vulgaris</i>	12	<5	7	<5	<5	-200		
<i>Chydorus sphaericus</i>	7	11	6	6	<5	-75		
$S_{\text{общ}}^*$	164	-	-	-	364	+120		

Примечание: \*  $S_{\text{общ}}$  — общее число видов в фаунистическом списке: исходное (по: Рыбинское водохранилище, 1972), конечное (по: Лазарева, 2007б).

Таблица 43.

Направленные изменения общих характеристик зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1956–2004 гг.

Показатель	Многоводные периоды (1, n = 94)*		Маловодные периоды (2, n = 38)**		Тренд (+/-),%	
	1956–1962	1989–1995	1963–1969	1996–2004	1	2
$B_{\text{общ}}^2$ , г/М <sup>2</sup>	2,9±0,2	6,9±0,4	–	–	+140	–
$B_{\text{общ}}^3$ , г/М <sup>3</sup>	0,46±0,04	1,31±0,08	0,79±0,09	0,87±0,12	+185	+10
$N_{\text{clad}}$	11,2±0,8	16,3±1,4	10,4±2,3	9,9±1,6	+45	–5
$N_{\text{cop}}$	19,4±1,7	31,7±4,1	20,2±1,7	26,9±4,4	+60	+30
$N_{\text{rot}}$	79,4±10,4	41,8±5,1	76,7±7,3	26,2±8,6	–90	–90
$N_{\text{cr}} / N_{\text{rot}}$	0,4	1,1	0,4	1,4	+175	+250
$B_z/B_{\text{ph}}$ (V–X)	0,34±0,04	0,74±0,07***	0,34±0,03	0,41±0,03	+120	+20

Примечание: \* — среднее V–X, расчеты сделаны для семи лет в конце каждого многоводного периода, \*\* — среднее VI («пиковые» значения), расчеты сделаны для семи лет в начале каждого маловодного периода, \*\*\* — данные 1981–1986 гг.

взгляд, представляют новый этап (стадию) в сукцессии сообщества, отражающий развитие экосистемы водохранилища. К таким можно отнести увеличение более чем вдвое количества видов в фаунистическом списке, смены доминантных видов, например: *Polyarthra vulgaris* → *P. major* (табл. 42) и групп планктона, например: Rotifera → Crustacea (табл. 43), а также вселение и интенсивное распространение новых видов (*Asplanchna henrietta*, *Diaphanosoma orghidani*). В современный маловодный период, начавшийся в 1996 г., отмечено увеличение численности >10 видов, новых и впервые зарегистрированных в водоеме в 70–80-х годах прошлого века (Лазарева, 2005а,в).

Отдельно следует отметить увеличение индекса  $B_z/B_{\text{ph}}$  вдвое при сравнении многоводных периодов и на 20% при сравнении маловодных (табл. 43). В современный период в открытом водохранилище («стандартные» станции) он составляет 0,41±0,03, что очень близко к значениям показателя, характерным для эвтрофных озер (0,42±0,07) (Андроникова, 1996). В.В. Бульон с соавторами (Бульон и др., 1999) проанализировал соотношение между биомассой зоопланктона и фитопланктона (индекс  $B_z/B_{\text{ph}}$ ) в связи с количественным развитием гетеротрофных микроорганизмов — бактерий и простейших. Если  $B_z/B_{\text{ph}}$  значительно <1, то сле-

дует ожидать интенсивного развития в водоеме микробных сообществ. Очевидно, что при таком соотношении биомассы консументов и продуцентов, фитопланктон не испытывает заметного пресса со стороны зоопланктона и излишек продукции фитопланктона утилизируется через микробную «петлю» (Бульон и др., 1999).

На рубеже веков в водохранилище вселился новый планктофаг тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann) (Экологические проблемы..., 2001). Величина уловов в течение суток в 2002–2004 гг. составила 750–3076 экз./15 мин. траления, тюлька — доминирующий вид рыб в пелагиали. Успешной ее натурализации в Рыбинском водохранилище благоприятствовало наличие зон аккумуляции биомассы зоопланктона, которые служат для тюльки не только нагульными, но одновременно и нерестовыми участками. Тюлька интенсивно питается в светлое время суток с 4 до 16 ч. Долгота дня на широте Рыбинского водохранилища больше (в июне почти на 2,5 ч, в августе — на 1,2 ч), чем в районе ее природного ареала — Северного Каспия, что, возможно, служит положительным фактором для популяции в новых условиях обитания (Кияшко и др., 2007).

На избирание тюлькой кормовых видов зоопланктона влияют величина биомассы их популяций, степень агрегированности особей, размеры тела и заметность отдельных жертв для хищника (характер движения, прозрачность и цвет покровов тела, наличие яиц, крупного глаза). Она выбирает из зоопланктона крупных планктонных ракообразных родов *Heterosope*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, *Cyclops* и служит потенциальным конкурентом для молоди ценных видов — судака, окуня, ряпушки, леща, потребляющих те же пищевые ресурсы (Кияшко, 2004; Кияшко и др., 2007).

Вместе с тем, вселение и распространение тюльки в Рыбинском водохранилище совпало с периодом низкой численности другого планктофага снетка (*Osmerus eperlanus* Linnaeus), который до начала 90-х годов доминировал в пелагиали и который в современный период почти отсутствует (Экологические проблемы..., 2001; Кияшко, Слынько, 2003; Кияшко, 2004). Спектры питания и размерно-возрастная структура популяций этих двух планктофагов существенно различаются (Экологические проблемы..., 2001; Кияшко, 2004). К тому же количество тюльки в водоеме к 2004 г. еще не достигло максимальной численности снетка, наблюдавшейся в 70–80-е годы XX в. (Кияшко, 2004). Поэтому в 2002–2004 гг. заметное влияние тюльки на структуру и количество зоопланктона выявлено только в местах скопления рыб и в период их интенсивного питания в июне (Кияшко и др., 2007).

Однако доминирование ракообразных в планктоне водохранилища, сравнительно высокая численность и широкое распространение крупных видов рачков (например, родов *Leptodora*, *Cyclops*, *Bythotrephes*), а также крупные размеры дафний и босмин (см. главу 5), могут представлять следствие низкой численности облигатных планктофагов и, одновременно, причину интенсивного распространения вида-вселенца тюльки. Сам факт низкой численности планктофагов в водохранилище служит одним из важных факторов наблюдаемого изменения структуры сообщества зоопланктона.

При сравнении характеристик зоопланктона по маловодным и многоводным периодам гидрологического цикла водохранилища выявлены заметные различия по силе, а иногда и направленности изменений в сообществе (табл. 42 и 43). Для экосистем озер установлено, что колебания притока вод вызывают изменение их биопродуктивности (Драбкова, Соколин, 1979). В частности, замедление водообмена в маловодный период приводит к усилению внутриводоемных (автохтонных или аутогенных) процессов и эвтрофирования экосистемы. Высокая скорость водообмена в многоводные годы, напротив, способствует развитию аллохтонных (аллогенных) процессов и деэвтрофирования (Мартынова, 1984; Лазарева и др., 2001).

Вполне вероятно, что эти соображения справедливы и для экосистем водохранилищ (см. главу 3). В таком случае изменения в зоопланктоне, отмеченные при сравнении маловодных периодов можно рассматривать как результаты преимущественно аутогенной сукцессии сообщества. Тогда как изменения, выявленные при сравнении многоводных периодов, будут соответствовать в основном результатам аллогенной сукцессии, связанной с влиянием водосбора, в том числе с усилением биостока из лежащих выше по каскаду водохранилищ.

Сукцессия зоопланктона Рыбинского водохранилища в большей мере связана с аллогенными факторами, они определяют амплитуду и периодичность квази-циклических колебаний параметров сообщества. В связи с этим выявленные в сообществе изменения свидетельствуют в основном о деэвтрофировании экосистемы (табл. 43). Преимущественно аутогенную природу имеет рост/снижение численности доминантных видов (табл. 42). Смены доминантов зоопланктона в направлении *Bosmina* → *Daphnia* и *Bosmina longispina* → *B. crassicornis* относят к признакам эвтрофирования (Андроникова, 1996). Снижение численности коловраток и связанный с ним рост индекса  $N_{cr}/N_{rot}$ , а также увеличение количества копепод в сообществе происходят под влиянием обеих групп факторов.

Таким образом, за 50-летний период в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища произошли существенные изменения, которые можно объединить в две группы: обратимые колебания структуры сообщества, численности, биомассы и не обратимые в данном временном интервале изменения (тренды).

Доминантные виды каждые 10 и 20 лет претерпевают обратимые смены, которые можно назвать циклическими сукцессиями. Они происходят по аналогии с сезонной сукцессией, но не в годовом, а в многолетнем цикле развития сообщества. В начале XXI века сохраняется, установленная ранее периодичность колебаний численности (~10 лет) и биомассы (~10 и 20 лет). Максимумы численности отмечены в начале 60-х, 70-х и 80-х годов, в конце 80-х и 90-х годов прошлого века, новый ее подъем зарегистрирован с 2004 г. В 10-летнем цикле максимумы биомассы зоопланктона совпадают с таковыми численности. В 20-летнем наибольшая биомасса сообщества зарегистрирована в 80-х годах прошлого века, с конца 90-х по настоящее время она близка к отмеченной в 70-е годы. Получены регрессионные модели, позволяющие сделать оценку средней за вегетационный период биомассы зоопланктона по данным за отдельные летние месяцы, а также прогнозировать биомассу по результатам измерения концентрации хлорофилла фитопланктона и гидротермических характеристик водоема.

**Направленные изменения в сообществе происходят одновременно с периодическими флуктуациями его характеристик, они отражают сукцессию зоопланктона, связанную с эволюцией экосистемы водохранилища под влиянием комплекса аутогенных и аллогенных факторов. Зафиксировано вселение и распространение новых, а также ранее редких видов, необратимые смены доминантов. С начала 90-х годов до настоящего времени в водохранилище наблюдается низкая плотность коловраток, в сообществе по численности преобладают рачки. Среди них отмечен рост плотности сравнительно крупных форм и последовательное укрупнение кормового зоопланктона, что благоприятно для рыб-планктофагов.**

## Глава 7

### Зоопланктон как компонент пелагической трофической сети водохранилища

Для разработки фундаментальных основ управления биологическими ресурсами необходимы точные знания об особенностях трофической структуры и закономерностях функционирования планктонных сообществ в водоемах разного типа. Получение общей характеристики потока энергии на всех трофических уровнях можно считать одной из основных задач исследования структуры водных экосистем (Винберг, 1969). Количественный анализ структуры и потоков энергии в пелагической пищевой сети Рыбинского водохранилища проводили в 60-х годах прошлого века (Рыбинское водохранилище, 1972). Эти данные позволили Ю.И. Сорокину (Sorokin, 1972) установить ряд важных закономерностей функционирования экосистемы водохранилища, в том числе выявить высокое значение бактериального метаболизма в деструкции органического вещества и большую роль бактерий в питании фильтраторов планктона.

В настоящее время при изучении функционирования пелагической трофической сети пресноводных экосистем большое внимание уделяют роли микробных сообществ (микробной «петли»), которые выполняют функцию промежуточной ступени в трансформации вещества от автотрофных организмов к метазойному планктону, а также действуют как главные накопители и регенераторы биогенных элементов (Бульон и др., 1999; Бульон, 2002; Копылов и др., 2007, 2008; Porter et al., 1988). Подавляющее большинство подобных исследований выполнено для озерных экосистем и лишь единицы для экосистем водохранилищ (Копылов, Косолапов, 2008; Comerma et al., 2003).

#### 7.1. Продукция зоопланктона водохранилища

Изучению продуктивности зоопланктона посвящена обширная литература, в сводках (Иванова, 1985; Андроникова, 1996) приведено около 80 отечественных и более 20 основных зарубежных работ по этой проблеме. Основная часть исследований выполнена в 60–80-х годах XX века преимущественно на озерах. Известно сравнительно немного работ, касающихся продукции зоопланктона водохранилищ Волги (Петрова, 1967; Вьюшкова, 1965, 1972; Зиганшина, Софронова, 1973; Филимонова, Филимонов, 1973; Буторина, Владимирова, 1974; Владимирова, 1974; Пидгайко, 1978, 1979; Тимохина 1983, 2000).

Для Рыбинского водохранилища данные о росте и размножении гидробионтов в условиях водоема и/или лаборатории, получены только для немногих популяций (Мордухай-Болтовская, 1957, 1960; Буторина, Владимирова, 1974). Однако такие данные есть для массовых видов планктона Горьковского и Куйбышевского водохранилищ (Петрова, 1967; Тимохина 1983, 2000), многие из которых входят в состав доминантов Рыбинского водохранилища. Продукцию всего сообщества (*Rotifera*, *Cladocera*, *Sepedoda*) Рыбинского водохранилища рассчитывали с использованием широко известных в гидробиологии зависимостей и коэффициентов (Владимирова, 1974; Пидгайко, 1978). Приведенные в настоящем разделе данные также представляют ориентировочную оценку продуктивности основных трофических групп метазоопланктона по материалам комплексных работ ИБВВ РАН в 1977, 1988, 1990–1995 гг. в пелагиали Главного и Волжского плесов водохранилища на шести «стандартных» станциях в течение мая–октября.

Суточную продукцию ( $P$ , мг  $C/m^3$ ) метазоопланктона рассчитывали на основании биомассы ( $B$ ) трофических групп и среднесезонных значений удельной скорости продукции (суточных  $P/B$ -коэффициентов).

$$P = P/B \times B$$

Для мирных кладоцер принимали  $P/B$ -коэффициент  $0,16 \text{ сут}^{-1}$  (Иванова, 1985; Андроникова, 1996), для копепод —  $0,10$ – $0,12 \text{ сут}^{-1}$  (науплиусы  $0,2 \text{ сут}^{-1}$ , копеподиты I–III стадии  $0,06 \text{ сут}^{-1}$  и копеподиты IV–VI стадии  $0,04 \text{ сут}^{-1}$ ) (Петрович, 1973), для мирных коловраток —  $0,3 \text{ сут}^{-1}$ , для *Asplanchna* —  $0,25 \text{ сут}^{-1}$  (Тимохина, 2000).

Считали, что эффективность использования ассимилированной пищи на рост ( $k_2$ ) для большинства животных метазойного планктона составляет  $0,4$  (Обозначения, единицы..., 1972; Бульон и др., 1999). Коэффициенты использования потребленной пищи на рост ( $k_1$ ) принимали для мирного метазоопланктона  $0,22$ , для хищных и всеядных копепод —  $0,16$  (Бульон и др., 1999; Hart et al., 2000). У хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* рацион зависит от температуры и составляет 21% массы тела весной и осенью, 37–45% летом (Мордухай-Болтовская, 1960; Мошков, 1998). Продукцию их популяций оценивали по рациону при  $k_1 = 0,32$  ( $1/U = 0,8$ ). Для всеядных *Asplanchna* принимали, что  $k_1$  составляет  $0,28$  ( $1/U = 0,7$ ) (Копылов и др., 2008).

Суточный рацион ( $C$ , мг  $C/m^3$ ) рассчитывали по формуле:

$$C = P/k_1$$

С учетом коэффициента  $k_2$  и продукции определяли траты на обмен ( $R$ ):

$$R = P(1-k_2)/k_2$$

Неусвоенную часть рациона ( $F$ ), пополняющую детрит, рассчитывали по балансовому равенству:

$$F = C - (P+R)$$

С учетом приведенных выше значений коэффициентов оценивали суточную продукцию, траты на дыхание, неусвоенную пищу и суточный рацион основных трофических групп планктона для разных периодов вегетационного сезона года, а также их значения в столбе воды с учетом сезонных изменений глубины. Продолжительность вегетационного периода принимали 180 сут, из них весна (1 мая – 9 июня) — 40 сут., первая половина лета (лето-1, 10 июня – 14 июля) — 35 сут., вторая половина лета (лето-2, 15 июля – 12 сентября) — 60 сут. и осень (13 сентября – 27 октября) — 45 сут.

При расчете функциональных характеристик, зависящих от температуры, вносили температурную поправку  $h(T)$  (Ивлева, 1981):

$$h(T) = Q_{10}^{0.10(T-20)},$$

где  $T$  — текущая температура,  $Q_{10}$  — коэффициент Вант-Гоффа, показывающий во сколько раз возрастает скорость процесса при повышении температуры на 10 °С. Значение  $Q_{10}$  принято равным 2,25 (Винберг, 1983).

В сообществе зоопланктона выделяли три трофические группы: мирные животные, облигатные хищники и всеядные животные (факультативные хищники). К мирным кладоцерам относили все виды кроме *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*. Мирные копеподы были представлены науплиусами циклопов и всеми возрастными стадиями калянид рода *Eudiaptomus*. В состав мирных коловраток включали все виды, кроме представителей рода *Asplanchna*. Аспланхн (*Asplanchna priodonta*, *A. henrietta*, *A. herricki*), а также копеподитов I–III стадии циклопов, для которых характерно смешанное питание (Крылов, 1989; Монаков, 1998; Лазарева, 2004б), выделяли в отдельную группу всеядных животных (полифагов). В состав хищной части сообщества включали взрослых особей и копеподитов IV–V стадий *Cyclopoida* и *Heteroscope appendiculata*, а также кладоцер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*.

Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассе в водоеме с учетом избирательности питания и доступности основных трофических ресурсов. Принимали, что продукция всеядного метазоопланктона, созданная за счет животной пищи, пропорциональна ее доле в рационе (Копылов и др., 2008; Копылов, Косолапов, 2008). По нашим оценкам в пелагиали Рыбинского водохранилища животная пища составляла 30% рациона ко-

ловраток *Asplanchna* и 25% рациона всеядных копепод. Соответственно принимали, что 30% продукции аспланхн и 25% продукции всеядных копепод образовано за счет хищничества.

Потребление ( $G$ ) различных видов пищи рассчитывали как сумму частных рационов. При расчете рационов всех трофических групп мета-зоопланктона за исключением хищных кладоцер учитывали потребление детрита. Детритные частицы размером менее 100 мкм учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI, количество детрита в водохранилище в течение сезона составляло 0,5–0,9 г/м<sup>3</sup> (Копылов, Косолапов, 2008).

Реальную («чистую») продукцию ( $P_{\text{реал}}$ ), доступную для рыб, рассчитывали двумя способами:

1. Традиционно, по формуле:

$$P_{\text{реал}} = P_{\text{нехищ}} + P_{\text{хищн}} - C_{\text{хищн}} \quad (\text{Иванова, 1985; Андроникова, 1996}).$$

2. По разнице между продукцией и потреблением ( $G$ ) различных групп мирных животных беспозвоночными хищниками (факультативными и облигатными).

Расчеты  $P$ ,  $R$ ,  $C$ ,  $F$  и  $G$  зоопланктона проводили в единицах углерода. Принимали, что сухая (беззольная) масса организмов планктона составляет 10% сырой, для коловраток *Asplanchna* — 5% (Обозначения, единицы..., 1972), в ней содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что 1 мг С = 10 кал = 42 Дж.

В 1990–1995 гг. основную часть биомассы (60–70%) и 65–70% продукции зоопланктона Рыбинского водохранилища формировали кладоцеры фильтраторы (табл. 44). Вклад коловраток в общую продукцию сообщества составил 8–15%, что даже меньше, чем копепод. Подобное отмечено в 80-х годах для глубоководного приплотинного участка Куйбышевского водохранилища (Тимохина, 2000). Однако ранее (1956–1967 гг.) в Рыбинском водохранилище продукция коловраток превышала таковую мирных кладоцер в среднем в 1,6 раза, в отдельные годы — до 12 раз (Владимирова, 1974). Наблюдаемые изменения вызваны очень низкой численностью и, соответственно, биомассой коловраток. Последняя в 90-е годы прошлого века варьировала в пределах 0,04–0,09 г/м<sup>3</sup> в среднем за май–октябрь (табл. 44).

Суточная продукция зоопланктона ( $P_{300}$ ) год от года изменялась незначительно, максимальные колебания характерны для продукции хищных кладоцер (вдвое) и коловраток *Asplanchna* (в 4,6 раза). Наибольшие значения суточной  $P_{300}$  отмечены на границе Волжского и Главного пле-

Таблица 44.

Средняя за вегетационный период (май–октябрь) биомасса (г/м<sup>3</sup>) и суточная («стандартные» станции) в 1990–1995 гг.

Показатель	Годы		
	1990	1991	1992
Биомасса сообщества	1,4±0,19	1,3±0,13	1,2±0,14
Cladocera мирные	0,8±0,15	0,9±0,10	0,8±0,11
Copepoda мирные	0,2±0,02	0,1±0,02	0,1±0,02
Rotifera мирные	0,06±0,01	0,07±0,02	0,04±0,01
Все мирные	1,0±0,02	1,0±0,01	1,0±0,01
Cladocera хищные	0,04±0,01	0,05±0,02	0,07±0,03
Copepoda хищные	0,20±0,03	0,12±0,02	0,09±0,01
Все облигатные хищники	0,24±0,04	0,18±0,03	0,16±0,04
Copepoda всеядные	0,11±0,02	0,06±0,01	0,06±0,01
Rotifera всеядные	0,01±0,004	0,02±0,01	0,04±0,02
Все факультативные хищники	0,13±0,02	0,08±0,02	0,10±0,02
Продукция сообщества	154±28	166±21	158±21
Cladocera мирные	101±24	109±16	109±18
Copepoda мирные	20±3	15±2	14±2
Rotifera мирные	16±4	19±5	10±2
Все мирные	137±26	143±19	133±19
Cladocera хищные	4,4±1,6	7,1±3,0	9,0±3,9
Copepoda хищные	5,8±1,3	4,6±0,7	3,5±0,5
Все облигатные хищники	10±2	12±3	12±4
Copepoda всеядные	4,9±1,2	3,6±0,7	3,6±0,5
Rotifera всеядные	2,1±1,1	5,3±2,1	9,6±4,1
Все факультативные хищники	7±2	9±2	13±4
$B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}}, \%$	25	18	18
Объем выборки ( <i>n</i> )	60	72	66

сов (ст. Молога), там же наблюдали максимальную  $P_{300}$  за вегетационный период (табл. 45). Следует отметить, что  $P_{300}$  в столбе воды (г/м<sup>2</sup>) на глубоководных (>7 м) «стандартных» станциях в 1,4–1,8 раза выше, чем в среднем для Главного плеса и в 2,1–3,4 выше, чем в среднем для Волжского плеса водохранилища.

Максимум  $P_{300}$  в пелагиали водохранилища наблюдали летом (табл. 46), в июне – первой половине июля зоопланктон образовывал >50%  $P_{300}$  за сезон (180 сут.). В многолетнем аспекте  $P_{300}$  за вегетационный период была максимальной в 80-х годах XX в. (табл. 47), но и в

продукция зоопланктона (мг/м<sup>3</sup>) в пелагиали Рыбинского водохранилища

Годы			Среднее за 6 лет
1993	1994	1995	
1,2±0,15	1,0±0,09	1,3±0,13	1,22±0,06
0,8±0,13	0,6±0,07	0,8±0,10	0,82±0,05
0,1±0,01	0,1±0,01	0,1±0,01	0,13±0,007
0,03±0,01	0,03±0,01	0,03±0,01	0,04±0,004
0,9±0,01	0,7±0,01	1,0±0,01	0,94±0,05
0,05±0,01	0,06±0,02	0,05±0,01	0,05±0,008
0,12±0,02	0,14±0,02	0,13±0,02	0,13±0,009
0,17±0,02	0,20±0,03	0,18±0,03	0,19±0,01
0,06±0,01	0,06±0,01	0,05±0,01	0,07±0,005
0,02±0,01	0,01±0,005	0,02±0,06	0,02±0,04
0,09±0,01	0,08±0,01	0,07±0,01	0,09±0,006
143±22	112±13	152±18	148±9
104±21	75±11	113±16	102±7
13±2	9±1	12±1	14±0,9
7±1	9±1	9±2	12±1
124±21	92±11	134±17	127±8
6,1±1,2	7,9±2,0	6,2±1,4	6,8±1
4,5±0,8	5,2±0,8	4,8±1,0	4,7±0,4
11±2	13±2	11±2	12±1
3,4±0,6	3,9±0,6	2,8±0,4	3,7±0,3
4,6±1,8	3,5±1,3	4,1±1,5	4,9±1,0
8±2	7±2	7±2	9±1
20	26	19	21±1
72	66	53	389

1990–1995 гг. среднее ее значение ( $27\pm 2$  г/м<sup>3</sup>) осталось вдвое выше такового в 50–70-е годы ( $13\pm 0,5$  г/м<sup>3</sup>).

В 90-х годах XX века уровень продуктивности метазоопланктона за сезон (май–октябрь) в Рыбинском водохранилище ( $27$  г/м<sup>3</sup>) сопоставим с таковым ( $24,5$  г/м<sup>3</sup>) в Горьковском водохранилище в 1972–1973 гг. (Пидгайко, 1979) и в 1,4 раза выше отмеченного ( $19$  г/м<sup>3</sup>) для Куйбышевского водохранилища в 1984 г. (Тимохина, 2000). Средняя за сезон суточная продукция зоопланктона под 1 м<sup>2</sup> поверхности в Главном плесе водохранилища ( $792$  мг/м<sup>2</sup> или  $0,40$  ккал/м<sup>2</sup>) близка к таковой в таких эвтроф-

**Таблица 45.**

Распределение биомассы и продукции зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 1990–1995 гг. (среднее за 6 лет).

Участок	Средняя глубина, м	$B_{300^3}$ г/м <sup>3</sup> **	Суточная $P_{300^3}$	$P_{300^3}$ (V-X)**	
Наволоч	8,7±0,2	1,1±0,14	139±21	24,9±2,1	217±18
Средний Двор	9,9±0,2	1,2±0,13	143±20	25,5±2,5	252±25
Измайлово	7,3±0,2	1,3±0,14	152±21	27,2±3,0	198±22
Брейтово	9,2±0,3	1,2±0,14	144±21	35,8±2,4	238±23
Молога	12,6±0,3	1,5±0,16	182±23	32,3±5,0	407±63
Коприно	11,2±0,2	1,1±0,13	128±19	22,6±2,0	252±23
Главный плес	5,5±0,1***	1,2±0,14	144±21	25,8±3,0	142±17
Волжский плес	4,4±0,02***	1,3±0,16	156±23	27,4±3,1	121±14

Примечание: \* — средняя за вегетационный период биомасса и суточная продукция; \*\* — продукция за весь период (120 сут для хищных кладочер, 180 сут для остальных групп зоопланктона); \*\*\* — средняя глубина для плесов рассчитана по уровню наполнения водохранилища в мае–октябре 1990–1995 гг. (по: Бакулин, 1968).

Таблица 46.

Сезонные изменения биомассы и продукции зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 1990–1995 гг. (среднее за 6 лет).

Период	Длительность периода, сут	$V_{300}$ , г/м <sup>3</sup> *	$P_{300}$ мг/м <sup>3</sup> сут*	$P_{300}$ , период**	
				г/м <sup>3</sup>	ккал/м <sup>3</sup>
Весна (V)	30	0,55±0,11	36±7	1,1±0,7	0,6
Лето–1 (VI–15.VII)	45	2,13±0,16	317±24	14,7±1,8	7,4
Лето–2 (16.VII–15.IX)	60	1,16±0,07	151±10	9,1±0,8	4,6
Осень (16.IX–30.X)	45	0,88±0,06	59±5	2,7±1,1	1,4
Весь сезон	180	1,22±0,06	147±9	27±2	14

Примечание: \* — средние за период биомасса и суточная продукция, \*\* — продукция за весь вегетационный период (120 сут. для хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes*, 180 сут. для остальных групп зоопланктона).

ных озерах, как Неро (0,35 ккал/м<sup>2</sup>) (Копылов и др., 2008), Борисовское (0,22–0,39 ккал/м<sup>2</sup>) и Бисерово (0,37 ккал/м<sup>2</sup>) (Андроникова, 1996). Продуктивность зоопланктона Волжского плеса (686 мг/м<sup>2</sup> или 0,34 ккал/м<sup>2</sup> сут) немного ниже по сравнению с центральной частью водохранилища, однако тоже соответствует уровню эвтрофных водоемов. Таким образом, в 90-х годах прошлого века по продуктивности зоопланктона экосистема Рыбинского водохранилища относилась к эвтрофному типу.

Оценка современного (2005–2007 гг.) уровня продуктивности зоопланктона возможна только по данным для второй половины лета (лето–2). Суточная продукция мирной и хищной частей сообщества в этот период очень сильно варьировала год от года (табл. 48). В июле–августе 2005 г.  $P_{300}$  в 1,4 раза превышала таковую в 1988 г. и была в 2,5 раза больше, чем в 1990–1995 гг. Напротив, в 2007 г.  $P_{300}$  во второй половине лета была очень низкой и приближалась к отмеченной в 70-х годах.

Скорость оборачиваемости биомассы метазоопланктона (P/B-коэффициент) за сезон (180 сут.) в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг. составила 21–28 для фильтраторов и 9–13 для хищников. Это очень близко к расчетам М.Л. Пидгайко (1978), полученным на материалах 1973–1975 гг. (21 и 9 соответственно). Наши P/B-коэффициенты для хищников совпадают также с данными 1956–1967 гг. (9–15) в работе Т.М. Владимировой (1974), однако ее оценка P/B-коэффициентов для мирной части сообщества несколько выше (29–52). Последнее она сама объясняет высокой (в среднем 70%  $N_{общ}$ ) численностью коловраток и значительным вкладом (>50%) их продукции в  $P_{300}$  водохранилища. В 1990–1995 гг. доля продукции коловраток в  $P_{300}$  не превышала 15%. В целом, сезонные P/B-коэффициенты зоопланктона в Рыбинском водохранилище самые высокие среди водохранилищ Верхней Волги (Пидгайко, 1978).

**Таблица 47.**

Многолетняя динамика продуктивности зоопланктона пелагиали Рыбинского водохранилища (за вегетационный сезон 180 сут.).

Год	$P_{\text{нехищ}} \text{ г/м}^3$	$P_{\text{хищ}} \text{ г/м}^3$	$S_{\text{хищ}} \text{ г/м}^3$	$\frac{P_{\text{хищ}}}{P_{\text{нехищ}}}, \%$	$P_{\text{реал}}$		
					$\text{г/м}^3$	$\text{ккал/м}^3$	$\% P_{\text{зoo}}$
1956–1960*	12,9±2,2	1,5±0,4	7,0±1,5	12	7,4±1,8	3,7	52
1961–1967*	11,0±2,6	1,6±0,4	7,8±1,7	15	4,8±0,7	2,4	38
1973–1975**	10,4	1,6	9,1	15	2,9	1,5	24
1977	11,4±1,4	2,2±0,3	10,9±0,3	19	2,7	1,4	20
1988	37,6±5,5	4,2±0,5	19,4±0,5	11	22,4	11,2	54
1990	30,3±4,7	2,3±0,4	11,8±0,4	8	20,7	10,4	63
1991	27,0±3,4	2,5±0,6	12,6±0,6	9	16,9	8,5	57
1992	25,5±3,4	3,2±0,7	15,6±0,7	13	13,1	6,6	46
1993	23,4±3,9	2,3±0,3	11,7±0,3	10	14,0	7,0	54
1994	16,2±2,1	2,5±0,4	12,1±0,4	15	6,6	3,3	35
1995	25,7±3,1	2,4±0,4	12,2±0,4	9	15,9	8,0	56
1990–1995	24,7±1,9	2,5±0,1	12,7±0,5	11±1	14,5±1,9	7,3±1,0	52±4

Примечание:  $P_{\text{нехищ}}$  — продукция нехищных животных,  $P_{\text{хищ}}$  — продукция хищников,  $S_{\text{хищ}}$  — рацион хищников,  $P_{\text{реал}}$  — продукция зоопланктона, доступная для рыб, Источники: \* — Владимирова, 1974; \*\* — Пидгайко, 1978; остальное — расчет автора.

**Таблица 48.**

Динамика суточной продуктивности зоопланктона пелагиали Рыбинского водохранилища в июле–августе 1977–2007 гг.

Год	$P_{\text{нехищ}}$ , мг/м <sup>3</sup>	$P_{\text{хищ}}$ , мг/м <sup>3</sup>	$P_{\text{хищ clad}}$ , %	$C_{\text{хищ}}$ , мг/м <sup>3</sup>	$P_{\text{реал}}$ , мг/м <sup>3</sup>
1977	67,2±11,8	9,9±4,8	77	43,9±19,8	33,2
1988	213,9±36,1	37,8±4,2	57	174,5±29,7	77,2
1990	105,2±12,6	20,7±1,6	25	102,3±10,9	23,6
1991	181,2±14,6	17,4±6,3	60	82,6±24,2	116,1
1992	134,7±31,8	37,3±19,4	91	150,7±64,7	21,2
1993	91,1±10,5	15,5±2,2	63	71,3±10,0	35,2
1994	112,8±27,0	26,0±6,4	68	117,2±19,9	21,6
1995	156,1±12,7	13,5±4,4	67	62,6±18,4	106,9
2005	277,9±99,2	86,6±19,9	79	238,0±57,5	126,5
2007	62,2±5,1	19,3±3,0	77	68,6±10,9	12,9

Примечание:  $P_{\text{нехищ}}$  — продукция нехищных животных,  $P_{\text{хищ}}$  — продукция хищников,  $P_{\text{хищ clad}}$  — доля *Bythotrephes* и *Leptodora* в суммарной продукции хищников,  $C_{\text{хищ}}$  — рацион хищной части сообщества,  $P_{\text{реал}}$  — продукция зоопланктона, доступная для рыб.

Соотношение средней за вегетационный период биомассы хищного и нехищного зоопланктона (индекс  $B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}}$ ) год от года варьировало от 18 до 26% (табл. 44). Среднее его значение в Рыбинском водохранилище (21%) близко к отмеченному в приплотинном участке Куйбышевского водохранилища (23%) (Тимохина, 2000), а также почти совпадает со средним для эвтрофных озер (20±2%) (Андроникова, 1996). Величина индекса  $P_{\text{хищ}}/P_{\text{нехищ}}$  для зоопланктона Рыбинского водохранилища варьировала в пределах 8–19% (табл. 47), что характерно для озерного зоопланктона (Иванова, 1985).

## 7.2. Баланс вещества и энергии в трофической сети пелагиали

В трофической сети водохранилища выделяют 16 компонентов (Копылов, Косолапов, 2008). Среди них вирусы, три размерные группы фитопланктона (<2 мкм, 2–25 мкм, >25 мкм), две группы бактерий (одиночные и агрегированные), гетеротрофные нанофлагелляты, инфузории. Метазойный планктон водохранилища распределяли по семи трофическим группам (табл. 49). Пищевые взаимоотношения между компонентами пелагического планктона анализировали по литературным данным с учетом собственных наблюдений (Монаков, 1998; Казанцева, 2003; Лазарева, 2004б; Копылов, Косолапов, 2008; Копылов и др., 2008).



Характерную черту зоопланктона Рыбинского водохранилища представляет высокая доля в нем простейших. В 1990–1995 гг. за вегетационный период метазоопланктон образовывал 60–84% биомассы и лишь 43% суммарной продукции этих двух сообществ (табл. 50). Отношение продукции простейших ( $P_{pz}$ ) к продукции метазойного планктона ( $P_{mz}$ ) составило 1,32 за сезон, лишь в первой половине лета в период массового развития кладоцер  $P_{mz}$  превышала  $P_{pz}$  (индекс  $P_{pz}/P_{mz}$  0,43).

В течение всего сезона основную часть  $P_{mz}$  (41–86%) формировали мирные кладоцеры, их продукция за вегетационный период лишь немного меньше таковой инфузорий (табл. 50). На долю коловраток приходилось 5–31%  $P_{mz}$ , максимальные значения наблюдались в мае, минимальные — осенью в октябре. В сумме за вегетационный период мирные кладоцеры образовывали 65%  $P_{mz}$ , все коловратки — 15%, столько же приходилось на долю копепод.

Рассчитанные для вегетационного сезона отношения суммарной продукции к общей деструкции планктона ( $\sum P/\sum R_n = 0,93$ ), валовой первичной продукции фитопланктона к суммарной деструкции планктона ( $P_{ph}/\sum R_n = 0,5$ ) и продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона ( $P_b/P_{ph} = 0,6$ ) указывали на то, что в планктонную пищевую сеть водохранилища помимо органического вещества, образованного фитопланктоном, вовлекалось также вещество из других источников (макрофиты, фитобентос, фитоперифитон и аллохтонное органическое вещество). По расчетам (Копылов, Косолапов. 2008), вклад аллохтонного органического вещества достигал 40% (850 ккал/м<sup>2</sup> за сезон) рациона бактерий. Относительное участие разных компонентов планктона в общей деструкции органического вещества пелагиали составляло: бактерии — 68%, фитопланктон — 17%, простейшие — 7% и метазоопланктон — 8%.

Основными потребителями фитопланктона в пелагиали водохранилища были мирные кладоцеры (9%  $P_{ph}$ ) и инфузории (12%  $P_{ph}$ ), общее потребление водорослей за сезон составило около 30%  $P_{ph}$  (табл. 50), что сравнимо с оценкой выедания (25%) фитопланктона в 1964–1967 гг. (Sokolin, 1972). Больше всего водорослей (почти 60%  $P_{ph}$ ) консументы потребляли весной, меньше всего (15%  $P_{ph}$ ) — во второй половине лета, когда в фитопланктоне доминировали синезеленые водоросли (цианобактерии). В разные периоды вегетационного сезона вклад метазоопланктона в потребление первичной продукции фитопланктона сильно варьировал и был максимальным (24–38%  $P_{ph}$ ) в первой половине лета и осенью (табл. 51). За весь сезон метазоопланктон потреблял 13%  $P_{ph}$ .

**Таблица 50.**

Элементы энергетического баланса (ккал/м<sup>2</sup>) в пелагиали Рыбинского водохранилища за вегетационный сезон (180 суток) в 1990–1995 гг.

Трофическая группа	P	R	F	C	Потребление (G)	G/P, %
Фитопланктон*	689	229	138	1056	193	28
Бактериопланктон*	398	924	0	1325	268	67
Вирусы*	4,4	–	60	65	–	–
Гетеротрофные флагелляты*	37	37	32	106	13,6	37
Инфузории*	59	59	50	169	15,3	26
Мирные коловратки	9,9	14,8	20,2	45,0	2,6	26
Мирные кладоцеры	47,2	70,8	96,6	214,6	13,6	29
Мирные копеподы	6,9	10,3	25,9	43,1	3,0	43
Всеядные коловратки	1,1	1,6	1,2	3,9	0,3	27
Всеядные копеподы	1,8	2,7	6,8	11,3	1,5	83
Хищные кладоцеры	3,5	5,0	2,1	10,4	0,3	8
Хищные копеподы	2,3	3,4	8,6	14,4	1,2	51

Примечание: Приведены средние значения показателя по 6 «стандартным» станциям за 6 лет наблюдений, расчеты выполнены на среднюю глубину водохранилища (5,8±0,2 м) с учетом сезонной и многолетней динамики уровня наполнения; \* — расчет наш по данным работы (Копылов, Косолапов, 2008).

В рационе мирных ракообразных и коловраток фитопланктон составлял 50–53% весной, 16–19% в первой половине лета, 33–54% во второй половине лета и 47–55% осенью. За счет непосредственного потребления фитопланктона по пастбищной пищевой цепи формировалось 20 ккал/м<sup>2</sup> за сезон или 30% продукции мирных и всеядных зоопланктеров. Коэффициент трансформации энергии фитопланктона мирным метазоопланктоном (СЕТ  $P_{mz}/P_{ph}$  по: Казанцева, 2003) составил 0,029.

Сравнительно низкое потребление фитопланктона планктонными животными в пелагиали водохранилища вызвано преобладанием во второй половине лета «некормовых» водорослей из родов *Microcystis*, *Aphanisomenon*, *Anabaena*, образующих крупные колонии, которые почти не потребляются зоопланктоном. Основная их часть становится доступной для консументов через промежуточное бактериальное звено или осаждается на дно (Рыбинское водохранилище..., 1972; Тимохина, 2000; Копылов, Косолапов, 2008; Sorokin, 1972). Считают (Копылов, Косолапов, 2008), что элиминация фитопланктона в летний период должна быть выше из-за смертности синезеленых водорослей в результате лизиса вирусами-цианофагами.

В питании зоопланктона водохранилища большое значение имели бактерии, об этом свидетельствовало высокое потребление бактериальной продукции, которое в начале вегетационного сезона достигало 100%  $P_6$  (табл. 52). За вегетационный сезон в трофической сети пелагиали водохранилища утилизировалось 67%  $P_6$ , простейшие потребляли 33%, многоклеточный зоопланктон — 18%. Высокий уровень потребления бактериопланктона (до 100% суточной  $P_6$ ) отмечен для некоторых других водных экосистем (Comerma et al., 2003). Среди организмов метазоопланктона основными потребителями бактерий были мирные кладоцеры, в их рационе бактерии составляли от 12–13% весной и осенью до 25–27% летом. В первой половине лета они выедали 47%  $P_6$ , в другое время 2–8%. В целом, за счет потребления бактерий образовывалось 23% продукции мирных и всеядных животных метазоопланктона.

Детрит составлял существенную часть рациона метазоопланктона, в течение сезона мирный зоопланктон за счет него удовлетворял 41% своих пищевых потребностей, всеядный — 28% и хищный 13%. За вегетационный сезон сообщество через детрит получало 130 ккал/м<sup>2</sup> энергии и использовало 94% ресурсов автохтонного детрита водорослей (параметр  $F$  в табл. 50). Пищевая ценность детрита не велика и оценить его вклад в продукцию метазоопланктона достаточно сложно. Однако важна его роль как передаточного звена в процессе трансформации энергии продуцентов и консументов по бактериально-детритной пищевой цепи в микро-

**Таблица 51.**

Потребление фитопланктона ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P, \%$	$G$	$G/P, \%$	$G$	$G/P, \%$	$G$	$G/P, \%$
$P_{ph}$ кал/м <sup>2</sup> *		111419		124561		409113		43519
Гетеротрофные* флагелляты	2657	2,4	1446	1,2	6141	1,5	1738	4,0
Инфузории*	54018	48,5	7248	5,8	16401	4,0	8427	19,4
Мирные коловратки	2904	2,6	4162	3,3	6212	1,5	717	1,6
Мирные колелоды	1560	1,4	2207	1,8	8728	2,1	1578	3,6
Мирные клadoцеры	3735	3,4	22234	17,8	22011	5,4	14118	32,4
Всеядные коловратки	130	0,1	553	0,4	414	0,1	—	<0,1
Всеядные колелоды	196	0,2	615	0,5	2684	0,7	153	0,4
Простейшие	56675	50,9	11410	7,0	22542	5,5	10165	23,4
Метазоопланктон	8525	7,7	27055	23,8	40049	9,8	16566	38,0
Суммарное потребление	65200	58,6	38465	30,8	62591	15,3	26731	61,4

Примечание: Здесь и в таблицах 52–59 весна – 40 сут, средняя глубина водохранилища 6,1±0,1 м; лето-1 — 35 сут, средняя глубина 5,9±0,1 м; лето-2 — 60 сут, средняя глубина 5,7±0,1 м и осень — 45 сут, средняя глубина 5,5±0,2 м;  $G/P$  — доля потребляемой продукции, \* — мой расчет по данным работы (Копылов, Косолатов, 2008).

**Таблица 52.**

Потребление бактериопланктона ( $G$ , кал/ $m^2$ ) разными группами животных и вирусами в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P, \%$	$G$	$G/P, \%$	$G$	$G/P, \%$	$G$	$G/P, \%$
$P_6$ , кал/ $m^2$ *		58560		61764		217814		59459
Вирусы*	12925	22,1	9706	15,7	25999	11,9	15587	26,2
Гетеротрофные флагелляты*	29763	50,8	13423	21,7	41739	19,2	8663	14,6
Инфузории*	13770	23,5	9396	15,2	13165	6,0	1886	3,2
Мирные коловратки	710	1,2	5039	8,2	4645	2,1	149	0,3
Мирные копеподы	397	0,7	2800	4,5	6864	3,2	348	0,6
Мирные клadoцеры	951	1,6	28915	46,8	17636	8,1	3146	5,3
Всеядные копеподы	31	<0,1	132	0,2	373	0,2	36	0,1
Всеядные коловратки	9	<0,1	95	0,2	46	<0,1	<1	–
Простейшие	43533	74,3	22819	36,9	54904	25,2	10549	17,8
Метазоопланктон	2098	3,5	36981	59,9	29564	13,6	3679	6,3
Суммарное потребление	58556	99,9	69506	112,5	110467	50,7	29815	50,3

биальную трофическую сеть (микробную «петлю») (Бульон и др., 1999; Бульон, 2002; Казанцева, 2003; Копылов, Косолапов, 2008).

Метазоопланктон потреблял значительную часть продукции простейших (22% флагеллят и 26% инфузорий). Основными их потребителями были кладоцеры, которые летом отфильтровывали 24–68%  $P_{\text{флаг}}$  и 17–59%  $P_{\text{инф}}$  (табл. 53 и 54). Простейшие составляли 6–7% рациона мирных кладоцер весной и летом, осенью — 1,5%. Продукция метазоопланктона, образованная за счет потребления простейших, составила 7%  $P_{\text{mz}}$ . Таким образом, метазоопланктон Рыбинского водохранилища продуцировал почти одинаковое количество вещества (около 30%  $P_{\text{mz}}$ ) за счет энергии, поступающей по линейной (пастбищной) пищевой цепи от фитопланктона и через микробную «петлю» от бактерий и простейших.

Вместе с тем, анализ потоков энергии в трофической сети пелагиали водохранилища (табл. 52–54) показал, что значительное количество продукции микробного сообщества (~50%  $P_6$  и ~70%  $P_{\text{инф}} + P_{\text{флаг}}$ ) не поступает в линейную трофическую цепь, конечным звеном которой являются рыбы, а остается внутри микробной «петли» (Копылов, Косолапов, 2008).

Основными потребителями мирного и всеядного метазоопланктона были облигатные хищные кладоцеры *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, наиболее многочисленными летом, и старшие возрастные стадии циклопов *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* (хищные копеподы), которые многочисленны фактически весь вегетационный период. Соответственно, максимальный пресс хищников наблюдали летом, когда они потребляли 26–31% продукции мирных коловраток (табл. 55), 25–42% продукции мирных кладоцер (табл. 56) и 42–50% продукции мирных копепод (табл. 57). Суммарно за лето выедалось 17,7 ккал/м<sup>2</sup> или 33% продукции мирного метазоопланктона ( $P_{\text{мир}}$ ).

Весной и осенью потребление мирного метазоопланктона беспозвоночными хищниками было существенно ниже 1,4 ккал/м<sup>2</sup> (13%  $P_{\text{мир}}$ ), но с учетом низкой продуктивности сообщества выедалось 11–26% продукции мирных ракообразных и 6–12% коловраток. Основными потребителями были циклопы.

Заметим, что выедание мирных коловраток в течение вегетационного периода не превышало 30% их продукции (табл. 55). Следовательно, пресс беспозвоночных хищников не лимитировал их развития. Таким образом, снижение численности коловраток почти вдвое, зарегистрированное с начала 90-х годов XX века (см. главу 6), не является следствием хищничества в сообществе метазоопланктона.

**Таблица 53.**

Потребление гетеротрофных флагеллят ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
$P_{\text{флаг}}$ кал/м <sup>2</sup> за сезон*		11475		5163		16769		3713
Инфузорий*	2875	25,1	847	16,4	1618	9,6	29	0,8
Мирные коловратки	154	1,3	469	9,1	587	3,5	7	0,2
Мирные копеподы	84	0,7	246	4,8	829	4,9	15	0,4
Мирные клadoцеры	199	1,7	2534	49,1	2122	12,7	130	3,5
Всеядные копеподы	83	0,7	141	2,7	490	2,9	10	0,3
Всеядные коловратки	26	0,2	103	2,0	61	0,4	<1	<0,1
Весь метазоопланктон	546	4,8	3493	67,7	4089	24,4	162	4,4
Суммарное потребление	3421	29,7	4340	84,1	5707	34,0	191	5,2

**Таблица 54.**

Потребление инфузорий ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
$P_{\text{инф}}$ кал/м <sup>2</sup> *		30488		9912		14379		4714
Мирные коловратки	248	0,8	530	5,3	338	2,4	7	0,1
Мирные копеподы	270	0,9	560	5,6	932	6,5	29	0,6
Мирные клadoцеры	327	1,1	5875	59,3	2453	17,1	260	5,5
Всеядные копеподы	272	0,9	315	3,2	559	3,9	21	0,4
Всеядные коловратки	83	0,3	227	2,3	70	0,5	<1	<0,1
Хищные клadoцеры	9	<0,1	154	1,5	476	3,3	3	<0,1
Хищные копеподы	461	1,5	244	2,4	449	3,1	21	0,4
Весь метазоопланктон	1670	5,5	7905	79,8	5277	36,8	341	7,0

**Таблица 55.**

Потребление мирных\* коловраток ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
	$P_{\text{tot}}$ кал/м <sup>2</sup>		1204		4494		3907	
Всеядные копеюды	47	3,9	396	8,8	442	11,3	9	3,0
Всеядные коловратки	14	1,2	288	6,4	55	1,4	–	0
Хищные кладоцеры	3	0,3	193	4,3	374	9,6	1	0,3
Хищные копеюды	80	6,7	307	6,8	350	9,0	8	2,7
Весь метазоопланктон	144	12,1	1184	26,3	1221	31,3	18	6,0

Примечание: \* – принимали, что аспланхи потребляют только хищные кладоцеры (табл. 50).

**Таблица 56.**

Потребление мирных кладоцер ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
	$P_{\text{clad мп}}$ кал/м <sup>2</sup>		1600		25300		14600	
Хищные кладоцеры	16	1,0	2429	9,6	3189	21,8	86	1,5
Хищные копеюды	405	25,3	3892	15,4	2990	20,5	564	9,9
Весь метазоопланктон	421	26,3	6321	25,0	6179	42,3	650	11,4

**Таблица 57.**

Потребление мирных копепоид ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
$P_{\text{ср. мир}}$ , кал/м <sup>2</sup>		490		1796		4147		
Всеядные коловратки	15	3,1	148	8,2	41	1	–	0
Всеядные копепоиды	49	10,0	204	11,4	331	8,0	5	3,1
Хищные клadoцеры	2	<0,1	151	8,4	870	21,0	5	3,1
Хищные копепоиды	56	11,4	244	13,6	812	19,6	33	20,4
Весь метазоопланктон	121	24,5	747	41,6	2054	49,6	43	26,6

**Таблица 58.**

Потребление всеядных копепоид ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
$P_{\text{ср. все}}$ , кал/м <sup>2</sup>		157		483		1098		
Хищные клadoцеры	4	2,5	189	39,1	904	82,3	3	4,0
Хищные копепоиды	34	21,6	93	19,3	257	23,4	5	6,7
Весь метазоопланктон	37	24,1	282	58,4	1161	105,7	8	10,7

**Таблица 59.**

Потребление хищных копепоид ( $G$ , кал/м<sup>2</sup>) разными группами животных в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг.

Группа консументов	Весна		Лето-1		Лето-2		Осень	
	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %	$G$	$G/P$ , %
$P_{\text{ср. хмищ}}$ , кал/м <sup>2</sup>		253		926		1056		
Хищные клadoцеры	5	2,0	259	28,0	666	63,0	2	3,1
Хищные копепоиды	24	9,5	81	8,7	125	11,8	3	4,7
Весь метазоопланктон	29	11,5	340	36,7	791	74,8	5	7,8

Суммарная продукция всеядных коловраток *Asplanchna* (*A. pri-odonta*, *A. hericki*) и копепод (копеподиты I–III циклопов) была не велика <3 ккал/м<sup>2</sup> за сезон (табл. 50). Однако относительное потребление этой группы животных было значительным и достигало 27% продукции аспланхн и >80% продукции копепод. Это объясняется их доступностью, особенно мелких копеподитов циклопов, по размерным характеристикам (0,4–0,6 мм) и концентрации в планктоне для большинства беспозвоночных хищников (исключение составляет крупная >1 мм *Asplanchna hericki*), в том числе для взрослых особей собственного вида. Во второй половине лета беспозвоночные хищники (преимущественно клadoцеры) выедали более 100% продукции копеподитов циклопов (табл. 58). Косвенно напряженные трофические отношения между всеядными и хищными ракообразными в водохранилище подтверждались большой разницей (в несколько раз) в численности науплиусов и копеподитов младших возрастов циклопов в последовательных сборах.

Для хищных клadoцер и циклопов-зоофагов характерен каннибализм (Монаков, 1998). Кроме того, разные виды хищников потребляют друг друга. Поэтому летом в период массового развития выедание даже таких верховных хищников в сообществе метазоопланктона, какими служат *Leptodora* и *Bythotrephes*, достигало 8% их продукции (табл. 50). А потребление циклопов разными группами хищных беспозвоночных достигало 37–75% их продукции (табл. 59).

В целом за вегетационный период факультативные и облигатные хищники метазоопланктона потребляли >22 ккал/м<sup>2</sup> или 31%  $P_{300}$  (табл. 50). Для рыб-планктофагов оставалось доступно 50 ккал/м<sup>2</sup> или почти 70%  $P_{300}$ . Эта «чистая» продукция ( $P_{\text{реал}}$ ) распределялась по группам зоопланктона следующим образом: 33,6 ккал/м<sup>2</sup> мирные клadoцеры, 7,3 ккал/м<sup>2</sup> коловратки, 3,9 ккал/м<sup>2</sup> мирные копеподы, 3,2 ккал/м<sup>2</sup> хищные клadoцеры и 1,4 ккал/м<sup>2</sup> всеядные и хищные циклопы.

Расчет  $P_{\text{реал}}$  традиционным образом дает заниженные результаты — только 52%  $P_{300}$  (~40 ккал/м<sup>2</sup>) доступно для рыб (табл. 47). В данном случае весь рацион хищников считается обеспеченным продукцией метазоопланктона. Тогда как в действительности они потребляют еще и простейших, которые составляют 22–29% рациона хищников весной и 4–7% летом.

Таким образом, в 1990–1995 гг. продуктивность метазоопланктона Рыбинского водохранилища была вдвое выше, чем в 50–70-е годы и близка к наблюдаемой в водных экосистемах эвтрофного типа. Около 70% продукции сообщества не использовалось беспозвоночными хищ-

никами и было доступно для обеспечения пищевых потребностей рыб. Основным ресурсом для планктофагов служили кладоцеры, которые формировали более 70%  $P_{\text{реал}}$ .

## Глава 8

### Индикация эвтрофирования и деэвтрофирования экосистем озер и водохранилищ по зоопланктону

Гидробиологические показатели относятся к числу наиболее чувствительных к различного рода антропогенным воздействиям на водные экосистемы. Методические подходы к оценке состояния сообществ зоопланктона достаточно полно разработаны для антропогенного и зоогенного эвтрофирования (Крючкова, 1987; Макарецва, 1988; Андроникова, 1980, 1996; Крылов, 2005). Многие из них успешно применяли при изучении действия на сообщество других видов загрязнения (Иванова, 1976; Руководство по..., 1983; Цимдинь, Родионов, 1989; Ривьер, 1991, 1993; Лазарева, 1993, 1994). Некоторые оказались применимы также для мониторинга изменений в сообществе, вызванных динамикой климата (Лазарева, 1997; Лазарева и др., 2001; Трифонова, Макарецва, 2006).

При оценках влияния загрязнения на отдельные чувствительные к нему виды часто применяют морфологические показатели, оценивающие степень отклонений в строении тела от нормы, а также уровень развития в популяции паразитов и комменсалов (Андроникова, 1988; Ривьер, 1993; Макрушин 1995, 2003; Столбунова, 2006). Изменения в многовидовом сообществе обычно исследуют по показателям таксономической и размерно-массовой структуры (Гиляров, Горелова, 1974; Иванова, 1976; Крючкова, 1987; Андроникова, 1980, 1996; Кузнецова, 1996; Лазарева, 1997; Столбунова, 2006; Schindler, 1987; Gray, 1989; Lazareva, 1995). Реже используют индексы трофической структуры и функциональные показатели, хотя они относятся к наиболее важным для представления о модификации энергетики сообществ (Андроникова, 1988).

Долгое время соотношение трофических уровней (индекс  $B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}}$  или  $B_3/B_2$ ) было единственной унифицированной характеристикой трофической структуры зоопланктона (Иванова, 1985; Ривьер, 1993; Андроникова, 1996). С 80-х годов прошлого века пищевые отношения в зоопланктоне описывают относительным обилием экологических групп видов, выделенных по способам передвижения и захвата пищи (Чуйков, 1981; Крылов, 2005). В последнее время много внимания уделяют анализу показателя межценотических связей между продуцентами (фитопланктон) и консументами зоопланктона  $B_z/B_{\text{ph}}$  (Андроникова, 1996; Бульон и др., 1999; Тимохина, 2000; Лазарева и др., 2007; Копылов и др., 2008). Параметры структуры трофической сети, отражающие ее сложность и устойчивость, также все чаще и чаще применяют для оценки изменений

в сообществах под влиянием факторов среды, в том числе антропогенных (Лазарева и др., 2003а,б; Pimm et al., 1991).

Продукционные характеристики зоопланктона, которые чаще всего рассчитывают методом экстраполяции некоторых известных средних величин скорости удельного роста или трат на дыхание, характеризуются невысокой индикаторной ролью. Их из-за сложности определения и многочисленных произвольных допущений не рекомендуют для мониторинга состояния сообщества (Андроникова, 1996). Кроме того, продукционные показатели, а также численность и биомасса сообществ сильно варьируют даже в ненарушенных биотопах, их динамику трудно трактовать однозначно и они не улавливают тонких изменений в окружающей среде на начальных этапах антропогенного загрязнения (Schindler, 1987; Gray, 1989).

Некоторые авторы с осторожностью относятся к использованию фаунистических индексов, например коэффициента трофности  $E$ , для индикации отклика сообщества на изменение окружающей среды (Андроникова, 1988, 1996). Этот показатель, а также другие, основанные на подробном анализе видового состава (индекс сапробности, «кислотное число Раддума»), имеют ограничения, связанные с объемом списка видов, точностью таксономических определений и требуют высокой квалификации исследователя. Кроме того, при их расчете обычно используют списки видов-индикаторов, составленные для чужих регионов, отдаленных от района исследования на многие сотни и даже тысячи километров.

Сравнительно недавно, в конце XX в. в отечественной литературе в целях индикации изменений в сообществах стали применяться показатели видового богатства, которые сильно зависят от объема выборки, количества наблюдений, их сезонной структуры. Тем не менее, при сравнимом объеме наблюдений они хорошо отражают отклик зоопланктона на закисление и загрязнение вод, а также динамику климата (Ривьер, 1991, 2000; Лазарева, 1993, 1997; Столбунова, 2006; Крылов, 2005). Анализ количества доминантных видов требует введения жесткой нижней границы относительного обилия для доминирования, например, 5% общей численности (Лазарева и др., 2001; Lazareva, 1995; Siegfried et al., 1989) или точка перегиба кривой на графиках «разнообразия-доминирования» (Федоров и др., 1980; Андроникова, 1996). За рубежом число видов в пробе (видовая плотность) относится к самым простым и часто используемым индикаторным характеристикам наряду с показателями доминирования и разнообразия. Обычно обсуждают их тренд по градиенту фактора сре-

ды или загрязнения (Schindler, 1988; Siegfried et al., 1989; Schindler et al., 1991; Locke et al., 1994).

Теоретическое обоснование и практические рекомендации по использованию для оценки состояния сообществ целого спектра показателей альфа-разнообразия, а также индексов сходства/различия и других характеристик бета-разнообразия дано в сводках (Одум, 1975, 1986; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992; Шитиков и др., 2005). В общем, принято считать (Одум, 1975, 1986; Мэгарран, 1992), что показатели видового богатства и разнообразия снижаются в подверженных стрессу сообществах, тогда как показатели доминирования возрастают.

Вследствие перекрывания пределов толерантности видов, составляющих сообщество, достаточно большую трудность представляет биологическая индикация слабых нарушений в окружающей среде на начальных этапах антропогенного воздействия. Для выявления таких изменений могут быть использованы смены состава некоторой части видов в сообществе: видов-оппортунистов (Gray, 1989), комплекса доминантов (Андроникова, 1980, 1996; Пидгайко, 1984; Крючкова, 1987; Лазарева, 1994), а также динамика отношения обычных видов к редким (уровень тривиализации) (Gray, 1989; Чернов, 1991).

### **8.1. Зоопланктон как индикатор эвтрофирования**

Изменение характеристик зоопланктона, сохраняющееся более или менее длительный период (годы) принято соотносить с трофическим статусом водоема (Мяэметс, 1980; Андроникова, 1980, 1996; Крючкова, 1987; Ривьер, 1988; Макарецца, 1988; Лазарева, 1997). Долгое время параметры этого сообщества считали второстепенными, «непоказательными» потому, что многие виды зоопланктона эврибионтны. Сейчас можно считать реабилитированным значение изменений структуры зоопланктона в качестве добротного индикатора сукцессии экосистемы, вызванной эвтрофированием (Мяэметс, 1980; Андроникова, 1980, 1996; Макарецца, 1988; Кузнецова, 1996; Лазарева и др., 2001, 2007; Крылов, 2005; Столбунова, 2006).

Уровень трофии водоемов определяется первичной продукцией автотрофов в водоеме и на водосборе, которая через систему причинно-следственных связей строго соотносится с климатическими особенностями региона (Драбкова, Сорокин, 1979; Wetzel, 1983; Бульон, 2007). Различают естественное увеличение трофии (эвтрофирование) водоемов, вызванное аккумуляцией в донных отложениях органического вещества и ростом внутренней и внешней биогенной нагрузки в геологическом мас-

штабе времени, и антропогенное аллогенное, часто локальное, связанное с ростом притока ОВ и биогенных элементов с водосбора в результате хозяйственной деятельности человека (Россоломо, 1975; Антропогенное воздействие..., 1980; Цееб, Чугунов, 1980). Антропогенное эвтрофирование крупных водоемов происходит неравномерно и значительно быстрее, чем природное (Россоломо, 1975).

На начальном этапе эвтрофирования мезотрофного озера наиболее четко проявляются смены состава доминирующих видов кладоцер (обычно в направлении *Bosmina* → *Daphnia*), резкое увеличение  $N_{\text{общ}}$  и  $B_{\text{общ}}$  сообщества (Андроникова, 1980, 1996), а также уменьшение общего количества видов в фаунистических списках (J. Patalas, K. Patalas, 1966). В последующем при усилении эвтрофирования отмечают более глубокую трансформацию структуры сообщества, а именно: изменение процентного соотношения крупных таксонов (рост доли Cladocera и Rotifera, снижение доли Copepoda, особенно Calanoida), снижение видового разнообразия и числа доминантных видов, массовое развитие видов-индикаторов эвтрофирования (коловратки рода *Brachionus*, рачки *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris* и др.) (J. Patalas, K. Patalas, 1966; Hakkari, 1972; Андроникова, 1980, 1996; Макарецца, 1988; Лазарева и др., 2007). Выявлена достоверная положительная корреляция между численностью Crustacea, фаунистическим коэффициентом трофности  $E$  зоопланктона и содержанием хлорофилла  $a$  фитопланктона (Patalas, 1972; Мязметс, 1980), между фаунистическим индексом трофности  $E/O$ ,  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона и первичной продукцией фитопланктона (Hakkari, 1972).

При эвтрофировании наблюдают рост  $N_{\text{общ}}$  и внутригодовой амплитуды колебаний  $B_{\text{общ}}$  (индексов  $B_{\text{летн}}/B_{\text{зимн}}$ ,  $B_{\text{max}}/B_{\text{min}}$ ), а также снижение общей устойчивости сообщества — возрастание вариабельности всех параметров (Андроникова, 1980, 1996; Макарецца, 1986). В гипертрофных водоемах доминируют коловратки, при этом в большинстве случаев резко снижается средняя масса организма зоопланктона ( $w_{\text{cp}}$ ) и  $B_{\text{общ}}$  сообщества (Крючкова, 1987; Андроникова, 1996; Haberman, Laugaste, 2003; Лазарева и др., 2007; ). Во многих случаях отмечают изменение (уменьшение или увеличение) линейных размеров и индивидуальной массы доминантных видов (J. Patalas, K. Patalas, 1966; Андроникова, 1980).

Трофическая сеть зоопланктона и функционирование сообщества в целом тоже изменяются при эвтрофировании. На фоне роста продукции сообщества возрастает доля фильтраторов (в основном Cladocera) и снижается доля хищников (индекс  $B_3/B_2$ ) (Андроникова, 1996; Крылов, 2005), в гипертрофных озерах увеличивается доля эврифагов (факультативных

**Таблица 60.**

Изменение характеристик зоопланктона при эвтрофировании водоемов.

Показатель	Эвтрофирование		Источник
	Озера, пруды	Водоохранилища	
Видовое богатство ( $S_{\text{общ}}$ , $S_{\text{пр}}$ , $I_{\text{Marg}}$ , число доминантов)	Снижается	Снижается	1, 2, 6, 7
Видовое разнообразие ( $H_n$ , $H_b$ , $1/I_{\text{Sim}}$ )	Снижается	Снижается	1, 2, 6, 7, 8
Состав доминантов	Изменяется	Изменяется	1, 2, 3, 4, 5, 6
Число индикаторов эвтрофирования в составе доминантов	Возрастает	Возрастает	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9
Численность и доля <i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Bosmina longirostris</i>	Возрастает	Возрастает	1, 3, 4, 5, 6, 9
Численность и доля рода <i>Brachionus</i>	Возрастает	Возрастает	1, 2, 3, 6, 9
Фаунистические индексы <i>E</i> , <i>E/O</i>	Возрастают	Варьируют, возрастают	3, 5, 6, 9
Средняя индивидуальная масса особей ( $w_{\text{cp}}$ )	Снижается	Снижается	1, 3, 4, 9, 10, 11
Общая численность ( $N_{\text{общ}}$ )	Возрастает	Возрастает	1, 2, 3, 4, 7, 9, 11
Общая биомасса ( $B_{\text{общ}}$ )	Возрастает, в гипертрофных водоемах снижается	Возрастает	1, 2, 3, 6, 7, 9,
Сезонные колебания $B_{\text{общ}}$ ( $B_{\text{летн}}/B_{\text{зимн}}$ , $B_{\text{max}}/B_{\text{min}}$ )	Возрастают	Возрастают	1, 6, 9, 12
Доля ракообразных, $B_{\text{cf}}/B_{\text{tot}}$ , $N_{\text{cf}}/N_{\text{tot}}$	Снижается	Снижается, варьирует	1, 2, 3, 4, 6, 8, 9
Доля циклопов, $B_{\text{cyc}}/B_{\text{cal}}$	Возрастает	Возрастает	1, 4, 6, 8,
Доля хищников, $B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}}$	Снижается	Варьирует	1, 2, 8
Доля фильтраторов ( $B_{\text{cf}}/B_{\text{общ}}$ )	Возрастает	Варьирует	1, 3, 7, 9, 12
Взаимодействие между фито- и зоопланктоном ( $B_z/B_{\text{ph}}$ )	Ослабляется (снижается)	Ослабляется (снижается)	1, 3, 8, 10, 11

Примечание: 1 — Андроникова, 1996; 2 — Ривьер, 1993, 2000; 3 — Лазарева и др., 2001, 2007; 4 — Крючкова, 1987; 5 — Мязметс, 1980; 6 — Столбунова, 1999, 2006; 7 — Крылов, 2005; 8 — Тимохина, 2000; 9 — Макаричева, 1988; 10 — Gulati, 1990; 11 — Haberman, Laugaste, 2003; 12 — неопубликованные данные автора.

хищников) (Копылов и др., 2008). Наблюдается ослабление связи между зоо- и фитопланктоном (снижение показателя  $B_z/B_{ph}$ ) (Андроникова, 1996; Тимохина, 2000; Haberman, Laugaste, 2003; Лазарева и др., 2007; ). Напротив, отношение чистой продукции зоопланктона к суммарному дыханию сообщества (индекс  $P/R$ ) возрастает как в сильно загрязненных участках водоемов (Алимов, Финогенова, 1976), так и при их эвтрофировании (Андроникова, 1980).

В своем обзоре И.Н. Андроникова (1996) приводит 15 характеристик, которые она рекомендует для диагностики процесса эвтрофирования озер. Списки индикаторов эвтрофирования насчитывают >15 видов (J. Patalas, K. Patalas, 1966; Hakkari, 1972; Мязметс, 1980; Андроникова, 1996). Наиболее употребимые показатели оценки отклика зоопланктона на изменение трофического статуса конкретного водоема приведены в таблице 60.

Механизмы, приводящие к формированию специфической таксономической и трофической структуры сообщества зоопланктона в высокопродуктивных озерах, проанализированы в работе Н.М. Крючковой (1987). Вслед за Ричманом и Додсоном (Richman, Dodson, 1983) она считает, что важнейшим фактором динамики и распространения кладец и кладоцер служит количество и качество пищи. В частности, кладоцеры и коловратки лучше приспособлены к питанию в среде густой взвеси водорослей, обычной в высокопродуктивных озерах. Кладоцеры, например, могут защищать фильтрационный аппарат, сужая щель между створками карапакса (Gliwicz, 1977). Коловратки ( $r$ -стратеги) при высокой концентрации пищевых частиц получают преимущество по сравнению с ракообразными за счет способности многократно увеличивать интенсивность размножения (Галковская, 1990).

В целом, при эвтрофировании в планктоне водоемов преимущественно развиваются мелкие виды с простыми жизненными циклами (Одум, 1975). Вследствие этого наблюдается измельчание организмов зоопланктона, которое многие исследователи считают главным признаком эвтрофирования (Крючкова, 1987; Gulati, 1990; Haberman, Laugaste, 2003). Такое измельчание (снижение  $w_{cp}$ ) связано не только с увеличением численности мелких видов коловраток, но и с уменьшением линейных размеров особей в доминантных популяциях рачков, а также с заменой крупных фильтраторов (*Daphnia* sp., *Eudiaptomus* sp.) более мелкими формами кладоцер (*Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*). Последнее связывают с высокой концентрацией в эвтрофных водоемах крупных синезеленых водорослей и общей массы органического ве-

щества, а также с высокой скоростью размножения указанных мелких кладоцер при избытке пищи (Крючкова, 1987).

Для индикации процесса эвтрофирования равнинных водохранилищ по зоопланктону в настоящее время используют те же показатели, что и для озер (Столбунова, 1999; Тимохина, 2000; Лазарева и др., 2001; Ривьер, 1993, 2000; Лазарева, 1997, 2007а). Это вполне оправдано, поскольку при зарегулировании крупных рек сравнительно быстро по-тамопланктон, в котором доминируют коловратки (Жадин, Герд, 1961; Крючкова, 1987), замещается лимническими комплексами видов (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Ривьер, 1998). Однако ряд показателей, широко используемых для индикации эвтрофирования озер, в водохранилищах колеблются в широких пределах и не имеют четкой связи с эвтрофированием (Лазарева, 1997; Тимохина, 2000, см. табл. 60). Например, фаунистический коэффициент трофности  $E$ , указывает на эвтрофирование в одних водохранилищах (Угличское, Ивановское), но в Рыбинском мало изменяется и его отклик запаздывает по сравнению с другими показателями (Лазарева, 1997; Столбунова, 1999). Наиболее надежны для оценки темпа эвтрофирования водохранилищ следующие характеристики зоопланктона: индексы  $B_z/B_{ph}$ ,  $B_{cyc}/B_{cal}$  (Тимохина, 2000), показатели  $N_{cr}/N_{rot}$  и  $w_{cp}$  (Лазарева и др., 2001), а также смены доминантов, изменение численности видов-индикаторов эвтрофирования, их количества в доминантном комплексе и  $B_{общ}$  (Ривьер, 1993, 2000; Столбунова, 1999; Лазарева и др., 2001). В водохранилищах, как и в озерах, наиболее чувствительны к изменению трофии показатели структуры сообщества.

Так, в Рыбинском водохранилище признаки эвтрофирования по зоопланктону наиболее четко прослеживались в 50–70-х годах (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2007а). В 70-х годах доминантные комплексы зоопланктона включали пять видов-индикаторов эвтрофии (*Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *Keratella quadrata*, *Daphnia cucullata*, *Brachionus angularis*), в целом 50% доминантов в группе ракообразных и 30% в группе коловраток составляли таксоны, предпочитающие эвтрофные водоемы. В этот период отмечены низкая индивидуальная масса зоопланктеров (<10 мкг) и смены доминантов в направлении *Bosmina longispina* → *B. coregoni*, *Keratella cochlearis* → *K. quadrata*, что обычно наблюдается в эвтрофных водоемах (Андроникова, 1996).

## 8.2. Зоопланктон как индикатор деэвтрофирования

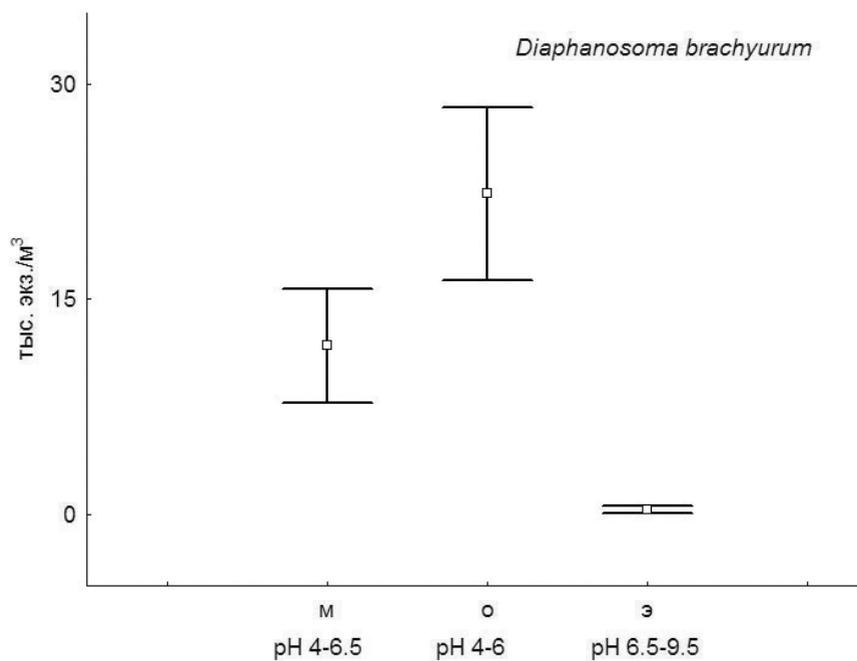
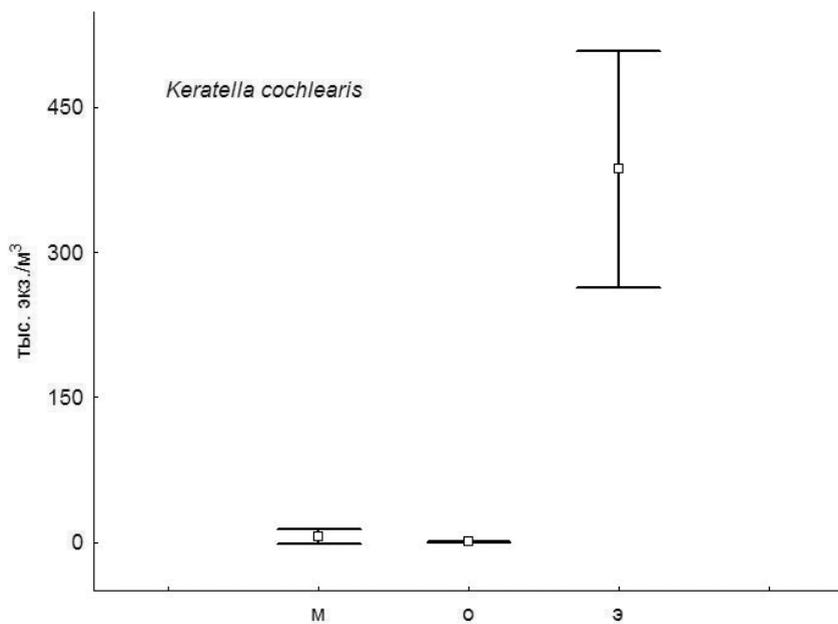
Уменьшение антропогенной биогенной нагрузки в результате мероприятий по борьбе с эвтрофированием и рационализации сельскохозяйственного использования земель приводит к деэвтрофированию или

**Таблица 61.**

Изменение характеристик зоопланктона при деэвтрофировании водоемов.

Показатель	Деэвтрофирование [источник]		Водохранилища в цикле климата
	Озера		
	При закислении	незакисленные	
Состав доминантов	Изменяется [1, 2]	Изменяется [7]	Изменяется [4]
Число индикаторов эвтрофирования в составе доминантов	Снижается, отсутствуют [1, 2]	Снижается [6]	Снижается [4]
Численность и доля рода <i>Brachionus</i>	Снижается, отсутствуют [1, 2]	Снижается [6]	Снижается [4, 8]
Средняя индивидуальная масса особей ( $w_{cp}$ )	Возрастает [2]	Возрастает [7]	Возрастает [4]
Общая численность ( $N_{общ}$ )	Снижается [2]	Снижается [7]	Снижается [4]
Общая биомасса ( $B_{общ}$ )	Варьирует [5, 8]	Снижается [7]	Снижается [4]
Доля ракообразных, $B_{cr} / B_{tot}$ , $N_{cr} / N_{tot}$	Возрастает [1, 2, 5]	Возрастает [7]	Возрастает [4]
Доля фильтраторов ( $B_{cf} / B_{общ}$ )	Возрастает	Снижается [7]	Варьирует [4, 8]

Примечание: 1 — Лазарева, 1993, 1994; 2 — Lazareva, 1995; 4 — Lazareva и др., 2001, 2007; 5 — Лазарева и др., 2003а; 6 — Лазарева, Смирнова, 2008; 7 — Кузнецова и др., 2006; 8 — неопубликованные данные автора.



реолиготрофизации водоемов (Остапеня, 2007). Снижение трофии озер наблюдают в процессе облеснения и заболачивания водосборов (дистрофикация, олиготрофизация) (Абросов, 1982; Wetzel, 1983), а также как следствие антропогенного закисления поверхностных вод (Лазарева и др., 2000; Grahn et al., 1974). Деэвтрофирование возможно также в гидроклиматическом цикле водоемов, из-за снижения внутренней биогенной нагрузки в многоводные годы (Мартынова, 1984; Лазарева и др., 2001). Этот процесс стал заметным в экосистемах водоемов Европейской России, начиная с 80–90-х годов XX в. (Лазарева и др., 2001; Кузнецова и др., 2006). Его усилило сочетание динамики климата с общим упадком промышленности и сельского хозяйства в регионе (Лазарева, 2007а).

При деэвтрофировании в сообществе зоопланктона наблюдаются изменения, в основном обратные происходящим при эвтрофировании (табл. 61). Однако в тех случаях, когда деэвтрофирование вызвано действием других специфических факторов, эти факторы существенно влияют на динамику характеристик структуры сообщества. Например, при закислении водоемов формируются экстремальные экологические условия, которые приводят к снижению видового богатства и разнообразия зоопланктона даже более сильному, чем при эвтрофировании (Андроникова, 1992; Лазарева, 1993). Поэтому о деэвтрофировании можно судить лишь по изменениям в той части сообщества зоопланктона, которая не чувствительна к закислению. В частности на снижение трофии закисленных водоемов надежно указывает уменьшение численности ацидотолерантных видов-индикаторов эвтрофных вод и увеличение ее для ацидотолерантных индикаторов олиготрофии, снижение численности всех коловраток и, особенно, обычных в эвтрофных водах *Keratella cochlearis*, *Brachionus* sp. (рис. 29).

В озерах, подверженных влиянию закисления, хорошим индикатором деэвтрофирования может служить изменение размерно-массовой структуры зоопланктона (рост  $w_{cp}$ ). В эвтрофных болотных озерах с  $pH > 6,5$   $w_{cp}$  составляла  $5 \pm 3$  мкг, что сравнимо с характерной ( $w_{cp} = 4,9 \pm 0,2$  мкг) для гипертрофных (политрофных) водоемов (по: Андроникова, 1996). В олиготрофных кислотных с  $pH < 5,3$  водоемах  $w_{cp}$  возрастала до значений  $20 \pm 5$  мкг, в мезотрофных — составила  $19 \pm 7$  мкг. Значения  $w_{cp}$  в олиготрофных кислотных озерах ниже, а в мезотрофных близки к рассчитанным И.Н. Андрониковой. Но в целом, отрицательная корреляция  $w_{cp}$  с трофи-

**Рис. 29.** Изменение численности индикатора эвтрофных вод коловратки *Keratella cochlearis* и индикатора олиготрофных вод рачка *Diaphanosoma brachyurum* в закисленных водоемах с различным трофическим статусом.

Озера: м — мезотрофные, о — олиготрофные, э — эвтрофные.

ческим статусом сохраняется и в закисленных водоемах. Исключительно высокие значения  $w_{\text{cp}}$  (32–57 мкг) зарегистрированы в олиготрофных озерах горной тундры Кольского полуострова с рН воды 5,6–6,4, в которых доминировали кладоцеры (Вандыш, 2002).

При разной направленности действия аутогенных и аллогенных, а также локальных и региональных аллогенных факторов на экосистему водоема, в сообществе зоопланктона наблюдаются признаки как эвтрофирования, так и деэвтрофирования (Лазарева и др., 2001; Лазарева, Смирнова, 2008).

В планктоне Рыбинского водохранилища признаки эвтрофирования наиболее четко прослеживались в маловодную фазу климатического цикла в 70-х годах прошлого века, признаки деэвтрофирования — в многоводную в 80–90-е (Лазарева и др., 2001). В последний период число доминантов зоопланктона — индикаторов эвтрофирования — уменьшилось с пяти видов до двух (*Chydorus sphaericus*, *Keratella quadrata*), их численность тоже снизилась. Наблюдали **обратные характерные** для эвтрофирования смены видов в доминантном комплексе *Bosmina coregoni* → *B. longispina*, *Daphnia cucullata* → *D. galeata* и рост плотности диаптомид. На снижение трофического статуса в 80–90-е годы указывали также низкая численность коловраток и значения индекса  $N_{\text{cr}}/N_{\text{tot}} > 1$  (подробнее см. главу 6).

Одну из причин деэвтрофирования пелагиали водоемов представляет распространение и фильтрационная деятельность моллюсков дрейссенид, которое характерно для Рыбинского водохранилища (Экологические проблемы..., 2001) и Нарочанских озер (Остапеня, 2007). В этом случае, если не наблюдается снижения общей продуктивности экосистемы, говорят о бентификации — переключении продукционных потоков от планктонных сообществ к бентосным и перифитонным (Ostapenya, 2005; Остапеня, 2007). В Рыбинском водохранилище по показателям размерно-массовой структуры, количеству коловраток, численности и биомассы зоопланктона деятельность дрейссен в маловодную фазу климатического цикла (с 1996 г.) усиливает проявление признаков деэвтрофирования, вызванного снижением площади пахотных земель и поголовья скота на водосборе (Лазарева, 2005б, 2007а). В то же время, смены доминантных видов кладоцер в летнем планктоне в направлении *Bosmina* sp. → *Daphnia galeata* указывают на эвтрофирование, характерный процесс для данной фазы климатического цикла.

По показателю Шеннона (2,16–2,69 бит/г) и фаунистического индекса трофности  $E$  (0,5–0,8), определенным для сообщества зоопланктона, Рыбинское водохранилище в 80–90-х годах

классифицировали как стабильно мезотрофное (Лазарева, 1997; Столбунова, 1999). До 2007 г. колебания  $V_{\text{общ}}$  также не выходили за пределы, указанные для мезотрофных вод (Ривьер, 1988, 2000; Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005б, 2007а). Однако средняя суточная продукция сообщества (0,34–0,40 ккал/м<sup>2</sup> сут) и валовая его продукция за вегетационный период (72 ккал/м<sup>2</sup>), а также соотношение трофических уровней по биомассе ( $B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}} = 0,21$ ) соответствуют наблюдаемым в водоемах эвтрофного типа. По характеристикам фитопланктона в настоящее время водоем считают умеренно-эвтрофным (Минеева, 2004, 2006).

Итак, изменение структуры зоопланктона служит надежным индикатором антропогенного и природного закисления, эвтрофирования и деэвтрофирования вод. Ускорение или ослабление скорости эвтрофирования в разных фазах климатического цикла индуцирует аллогенные циклические сукцессии сообщества.

При деэвтрофировании изменения в сообществе зоопланктона в основном обратны, наблюдаемым при эвтрофировании. Исключение составляют случаи, когда деэвтрофирование вызвано действием специфических факторов (закисление вод, биоинвазии), косвенно влияющих на продуктивность экосистемы.

Существующий набор показателей, апробированных на озерах и водохранилищах, а также накопленный объем данных позволяют разграничивать по зоопланктону не только крайние стадии сукцессионной серии (олиго- и эвтрофия), но и соседние (мезо- и эвтрофия, эв- и гипертрофия).

## Заключение

В книге на большом объеме материала проанализированы долговременная (1956–2009 гг.) динамика фауны и структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища, а также связь параметров сообщества с изменчивостью характеристик стока рек и термического режима, исследован механизм натурализации новых видов, сделана оценка современного состояния сообщества, проанализированы особенности его функционирования и взаимодействия с другими компонентами пелагической трофической сети.

Подробно обсуждена проблема оценки трофического статуса водохранилища по показателям зоопланктона. Установлено, что структура зоопланктона служит надежным индикатором эвтрофирования и деэвтрофирования экосистем водохранилищ, приведены основные индикаторные показатели состояния сообщества. По составу (фаунистический коэффициент  $E$  0,5–0,8) и таксономическому разнообразию ( $H_n$  2,16–2,69) зоопланктона Рыбинское водохранилище в 80–90-х годах классифицировалось как мезотрофное. До 2007 г. колебания средней за вегетационный период биомассы не выходили за пределы, указанные для мезотрофных вод, после — опустились до уровня олиготрофии ( $<1$  г/м<sup>3</sup>). Однако в 1991–1995 гг. средняя суточная продукция сообщества (0,34–0,40 ккал/м<sup>2</sup> сут) и валовая его продукция за вегетационный период (72 ккал/м<sup>2</sup>), а также соотношение трофических уровней по биомассе ( $B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}} - 0,21$ ) соответствовали наблюдаемым в водоемах эвтрофного типа. По характеристикам фитопланктона водоем считают умеренно-эвтрофным.

К основным факторам, влияющим на динамику и сукцессии водных сообществ водохранилищ Верхней Волги относятся динамика климата в регионе, антропогенные воздействия и сама сукцессия экосистем. На современном этапе эволюции заметную роль в волжских водохранилищах играют биоинвазионные процессы. 90-е годы прошлого века можно характеризовать как период интенсивного штурма экосистемы инвазионными видами. На рубеже веков в водохранилище отмечено увеличение численности  $>10$  видов зоопланктона, новых и впервые зарегистрированных в водоеме в 70–80-х годах прошлого века. Многие из них в настоящее время вошли в число доминантов зоопланктона отдельных участков водоема, а некоторые — всего водохранилища. Большинство вселенцев — виды южного происхождения. Главные этапы их проникновения и натурализации включают случайный занос (единичные находки

вида), формирование локальных скоплений в литорали, заливах и устьях рек-притоков и, наконец, увеличение численности и распространение в пелагиаль.

Состав и соотношение численности доминантных видов зоопланктона водохранилища каждые 10 лет претерпевают обратимые изменения, которые можно назвать циклическими сукцессиями и которые обычно с некоторым запаздыванием следуют за сменой фаз гидрологического цикла. Глубокая, но в основном обратимая, перестройка доминантного комплекса зоопланктона произошла в первой половине 70-х годов. В новом веке наблюдается также очень заметная его трансформация, при этом сохраняется, установленная ранее периодичность колебаний численности (~10 лет) и биомассы (~10 и 20 лет). Получены регрессионные модели, позволяющие сделать оценку средней за вегетационный период биомассы зоопланктона по данным за отдельные летние месяцы, а также прогнозировать биомассу по результатам измерения концентрации хлорофилла фитопланктона и гидротермических характеристик водоема.

В течение полувекового периода наблюдений наряду с циклическими сукцессиями происходили направленные смены видов в комплексе доминантов, которые на данном отрезке времени не обратимы и отражают сукцессию зоопланктона, связанную с эволюцией экосистемы водохранилища под влиянием комплекса аутогенных и аллогенных факторов. К необратимым изменениям относятся вселение и распространение новых видов, а также снижение численности коловраток, зарегистрированное с начала 90-х годов XX века. Среди ракообразных отмечен рост плотности сравнительно крупных форм и последовательное укрупнение кормового зоопланктона, что благоприятно для рыб-планктофагов.

В новом веке зарегистрировано изменение сезонного цикла развития зоопланктона в пелагиали водохранилища, в частности, позднелетний (август) пик численности и биомассы был мощнее, чем июньский, а также полностью отсутствовал осенний (октябрь) пик. В 2007–2009 гг. наблюдалась крайне низкая ( $<1 \text{ г/м}^3$ ) биомасса сообщества в течение всего вегетационного периода. «Пиковые» значения  $B_{\text{общ}}$  оказались самыми низкими за полувековой период наблюдений. В нижнем горизонте прибрежной зоны и устьях рек  $B_{\text{общ}}$  зоопланктона сохранилась на уровне 80–90-х годов XX века, что существенно ниже, чем отмечали в 50–60-х годах.

Выявлена низкая численность коловраток весной и отсутствие ранее обычного весеннего пика их численности в Главном плесе. Для современного летнего зоопланктона водохранилища характерны высокие

численность и биомасса копепод, а во второй половине лета — очень высокая численность велигеров дрейссен, особенно в речных плесах. Повсеместно их количество сравнимо с обилием копепод и коловраток.

В развитии экосистемы Рыбинского водохранилища выделено несколько периодов с различным уровнем продуктивности:

I — первичное эвтрофирование, которое было слабовыраженным и продолжалось от начала заполнения водохранилища (1941 г.) до 1955–1956 гг., в отдельных сообществах прослеживалось до начала 60-х годов прошлого века.

II — период низкой продуктивности экосистемы (деэвтрофирование) с середины 50-х до конца 60-х годов прошлого века.

III — вторичное эвтрофирование, вызванное накоплением на дне водохранилища богатых легкоусвояемым ОВ серых илов, которое началось в маловодные 70-е годы и продолжалось до середины 90-х годов XX века.

IV — период активизации инвазионных видов в маловодные 90-е годы, который продолжается до настоящего времени и сопровождается формированием биогенных биотопов, дивергенцией сукцессий зоопланктона и фитопланктона. Он протекает на фоне деэвтрофирования экосистемы водохранилища.

Максимальная продуктивность зоопланктона Рыбинского водохранилища наблюдалась в 80-е годы XX века. В 1990–1995 гг. она была вдвое выше, чем в 50–70-е годы. Анализ потребления зоопланктона беспозвоночными хищниками показал, что около 70% продукции сообщества не использовалось и было доступно для обеспечения пищевых потребностей рыб. Основным ресурсом для планктофагов служили кладоцеры, которые формировали большую часть (более 70%) «чистой» доступной для рыб продукции зоопланктона.

## Список литературы

- Абросов В.Н. 1982. Зональные типы лимногенеза. Л.: Наука. 144 с.
- Адаменко В.Н. 1985. Климат и озера. Л.: Гидрометеиздат. 263 с.
- Азовский А.И. 2001. Соотношение пространственно–временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биологии. Т.62. №6. С.451–459.
- Алексеев В.Р. 1990. Диапауза ракообразных: экологические аспекты. М. Наука. 144 с.
- Алимов А.Ф., Финогенова Н.П. 1976. Количественная оценка роли сообществ донных животных в процессах самоочищения пресноводных водоемов // Гидробиологические основы самоочищения вод. Л.: Наука. С.5–14.
- Андроникова И.Н. 1980. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука. С.78–99.
- Андроникова И.Н. 1988. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л.: Наука. С.47–53.
- Андроникова И.Н. 1992. Основные итоги исследований ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоемов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеиздат. С.81–99.
- Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука. 189 с.
- Анохина Л.А. 1960. Материалы по питанию синца в северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского госзап. Вологда. Вып.6. С.323–334.
- Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч.2. 1981. Л.: Наука. 254 с.
- Антропогенное воздействие на малые озера. 1980. Л.: Наука. 170 с.
- Баканов А.И., Митропольский В.И. 1982. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука. С.211–228.
- Бакулин К.А. 1968. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука. С.72–86.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С.58–72.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. 1993. Кинетические закономерности разложения органических веществ в притоках Рыбинского водохранилища // Фор-

- мирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат. С.111–149.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004. М.: Товарищество научных изданий КМК. 436 с.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука. 504 с.
- Бульон В. В. 2002. Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биология внутр. вод. №2. С.5–14.
- Бульон В. В. 2007. Водоем и его водосборная площадь как единое целое // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. III Междунар. науч. конф. Минск: Изд. центр. Белорусского гос. ун-та. С.10.
- Бульон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б., Степанова Л.А., Хлебович Т.В. 1999. Микробиальная «петля» в трофической сети озерного планктона // Журн. общ. биологии. Т.60. №4. С.431–444.
- Буторина Л.Г., Владимирова Т.М. 1974. Продукция *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука. С.43–61.
- Буторин Н.В. Литвинов А.С. Трифонова Н.А. 1988. Абиотические факторы формирования качества воды верхневолжских водохранилищ // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С.24–41.
- Былинкина А.А. 1993. Содержание азота и фосфора в воде Рыбинского водохранилища в период автотрофной стадии его функционирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоиздат. С.28–41.
- Былинкина А.А., Лапирова Т.Б., Петухова Л.А., Калинина Л.А. 1993. Сезонная динамика форм фосфора и оборота фосфатов в Рыбинском водохранилище // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат. С.150–165.
- Винберг Г.Г. 1969. Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера // Докл. АН СССР. Т.186. №1. С.198–201.
- Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. Т.44. №1. С. 31–42.
- Владимирова Т.М. 1971. К фауне коловраток Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. №12. С.33–34.
- Владимирова Т.М. 1974. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука. С.37–42.

- Владими́рова Т.М. 1978. Коловратки прибрежья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР. С.5–15.
- Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. 2003. СПб.: НИИ химии СПб.ГУ. 125 с.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука. 348 с.
- Воронина Н.М. 1959. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всес. гидробиол. общества. М.: Изд-во АН СССР. С.249–278.
- Вьюшкова В.П. 1965. О продуктивности зоопланктона Волгоградского водохранилища // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Т.8. С.55–61.
- Вьюшкова В.П. 1972. Продуктивность *Copepoda* Волгоградского водохранилища // Тр. Комплек. эксп. Саратов. ун-та по изуч. Волгоград. и Саратов. водохранилищ. Вып.2. С.61–71.
- Галковская Г.А. 1990. О возможных причинах функционального преимущества коловраток в сообществе зоопланктона // Коловратки. Матер. третьего Всесоюз. симпоз. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С.5–16.
- Герасимов Ю.В. 2005. Динамика распределения рыб в Рыбинском водохранилище // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С.46–58.
- Гиляров А.М. 1972. Классификация северных озер на основе данных по зоопланктону // Гидробиол. журн. Т.8. Вып.2. С.5–14.
- Гусаков В.А. 2001. Влияние гидрологического режима на распределение и динамику донных циклопов в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. Т.28. №1. С.99–109.
- Гусева К.А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона // Тр. биологической станции «Борок». Вып.3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.112–124.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. 1988. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНТИ. Т.6. 156 с.
- Девяткин В.Г., Клайн Б.И., Вайновский П.А. 1996. Связь некоторых характеристик водных экосистем с активностью геомагнитного поля // Вод. ресурсы. Т.23. №3. С.326–333.
- Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. 2000а. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: Влияние гидрофизических факторов на динамику фотосинтеза фитопланктона // Биология внутр. вод. №1. С.45–52.

- Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. 2000б. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: Влияние гидрофизических факторов на содержание хлорофилла *a* // Биология внутр. вод. №4. С.47–52.
- Деренговская Р.А., Жукова Т.В., Макаревич О.А., Остапеня А.П. 2002. Седиментация взвешенных веществ в пелагической и литоральной зонах мезотрофного водоема, заселенного дрейссеной // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докл. Всероссийской. конф. 29 окт. – 3 нояб. 2002 г. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С.85–86.
- Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. 1979. Озеро и его водосбор – единая природная система. Л.: Наука. 195 с.
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз. 597 с.
- Законнов В.В. 1981. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. №51. С.68–72.
- Законнов В.В. 1993. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб.: Гидрометеоиздат. С.3–15.
- Законнов В.В. 1995. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневожских водохранилищ // Вод. ресурсы. Т.22. №3. С. 362–371.
- Законнов В.В., Зиминова Н.А. Балансы биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги // Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. Л.: Наука, 1984. С.114–121.
- Законнов В.В., Поддубный С.А. 2002. Изменение структуры донных отложений в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. Т.29. №2. С.200–209.
- Зиганшина Р.К., Софронова Е.М. 1973. Продукция некоторых массовых ракообразных Куйбышевского водохранилища в районе Свяжского залива // Биол. науки. №12. С.7–11.
- Зиминова Н.А., Курдин В.П. 1972. Баланс взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л.: Наука. С.199–210.
- Зозуля С.С. 1976. Об образовании агрегаций у *Bythotrephes longimanus* Leydig // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л. №30. С.52–55.
- Зозуля С.С. 1977. Особенности первой генерации *Bythotrephes longimanus* Leydig, развившейся из латентных яиц // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л. №33. С.34–38.
- Зозуля С.С. 1979. Функциональная морфология и поведение *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.

- Зозуля С.С., Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1977. О сезонной изменчивости *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera) // Докл. АН СССР. Т.232. №2. С.493–495.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. 1978. Л.: Наука. 304 с.
- Иванова М.Б. 1976. Влияние загрязнения на планктонных ракообразных и возможности их использования для определения степени загрязнения реки // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Наука. С.68–80.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 222 с.
- Ивлева И.В. 1981. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. Думка. 232 с.
- Казанцева Т.И. 2003. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера // Журн. общ. биологии. Т.64. №2. С.128–145.
- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., Наука. т.1. 658 с.
- Киселева Е.И. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. Вып.2. С.22–31.
- Кияшко В.И. 2004. Трофэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопросы ихтиологии. Т.44. №6. С.811–820.
- Кияшко В.И., Слынько Ю.В. 2003. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазионным видам. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С. 247–259.
- Кияшко В.И., Халько Н.А., Лазарева В.И. 2007. О суточном ритме и избирательности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. Т.4. №3. С.389–398.
- Ключарева О.А. 1960. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. Вологда. Вып.6. С.159–252.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Гусев Е.С. 2007. Микробная «петля» в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. Т.68. №5. С.350.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та. 377 с.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б. 2008. Потоки вещества и энергии в планктонной трофической сети озера // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука. С.293–324.

- Кордэ Н.В. 1974. Планктон р. Шексна до образования Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Северо-западное книжное изд-во. С.134–145.
- Корнева Л.Г. 1993. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Л.: Гидрометеоиздат. С.50–113.
- Коровчинский Н.М. 1986. Изменчивость, систематика, распространение *Diaphanosoma orghidani* (Cladocera, Sididae) и описание *D. orientalis* sp.n. // Зоол. журн. Вып.2. С.208–220.
- Коровчинский Н.М. 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда *Stenopoda* мировой фауны. М.: Т-во научных изданий КМК. 410 с.
- Крючкова Н.М. 1987. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Зоологический ин-т АН СССР. С.184–198.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука. 263 с.
- Крылов П.И. 1989. Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНИТИ. Т.7. 145 с.
- Кузичкин А.П. 1975. Некоторые особенности строения и поведения *Leptodora kindtii* (Focke) (Cladocera) // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М. С.86–87.
- Кузнецова М.А. 1996. Структурные перестройки в зоопланктонном сообществе эвтрофированных водоемов с позиций представлений о сукцессии // Экология. №1. С.77–80.
- Кузнецова М.А., Лаврова Т.В., Баянов Н.Г. 2006. К проблеме деэвтрофикации озер // IX Съезд Гидробиологического общества РАН. Тез. докл. Т.1. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна. С.249.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.
- Лазарева В.И. 1986. К изучению водных беспозвоночных в Дарвинском заповеднике (зоопланктон) // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С.135–146.
- Лазарева В.И. 1988. Фауна Дарвинского заповедника. Зоопланктон (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников СССР. М.: Изд-во Ин-та эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. С.6–20.
- Лазарева В.И. 1993. Число видов и таксономическое разнообразие в сообществах зоопланктона малых озер, подверженных закислению // Зооценозы водоемов бассейна верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеоиздат. С.3–19.

- Лазарева В.И. 1994. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб...: Наука. С.150–169.
- Лазарева В.И. 1997. Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. №1. С.90–96.
- Лазарева В.И. 1999. Роль климатических процессов в динамике структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. ун-та. С.103–112.
- Лазарева В.И. 2004а. Состав, распределение и многолетняя динамика хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. №2. С.61–68.
- Лазарева В.И. 2004б. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток *Asplanchna priodonta* Gosse в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. №4. С.59–68.
- Лазарева В.И. 2005а. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С.182–224.
- Лазарева В.И. 2005б. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С.162–177.
- Лазарева В.И. 2005в. Экспансия аборигенных и чужеродных видов в водных экосистемах: изменение состава доминантов летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сборник материалов IV (XXVII) Международной конф. Ч.1. Вологда: Изд-во Вологодского пед. ин-та. С.243–245.
- Лазарева В.И. 2005. Цикл развития и динамика численности хищного рачка *Heterocope appendiculata* Sars (Copepoda, Temoridae) в небольшом лесном пруду // Биология внутр. вод. №4. С.40–46.
- Лазарева В.И. 2007а. Динамика структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища как индикатор флуктуаций климата и антропогенного пресса в бассейне Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сб. материалов Международ. конф. СПб.: ЛЕМА. С.240–244.
- Лазарева В.И. 2007б. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Н. Новгород: Вектор ТиС. С.127–143.

- Лазарева В.И. 2007в. Сезонная динамика численности и параметры жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Sididae) в водоемах разного типа // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С.144–199.
- Лазарева В.И. 2008. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна верхней Волги в начале XXI века // Биол. внутр. вод. №1. С.81–88.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. 2008. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор. С.86–89.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Лаптева Н.А. и др. 2000. Особенности продуцирования и деструкции органического вещества в болотных озерах, испытывающих воздействие кислотных атмосферных осадков // Биология внутр. вод. №2. С.77–80.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. 2001. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. №4. С.62–73.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М. 2005. Значение коловраток в сообществе зоопланктона гипертрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Коловратки (таксономия, биология и экология). Ярославль: изд-во Ярославского гос. техн. ун-та. С.160–175.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М. 2008. Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука. С.175–210.
- Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. 2003а. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зоопланктон // Биология внутр. вод. №1. С.49–57.
- Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. 2003б. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: бентос и литоральные зооценозы // Биология внутр. вод. №4. С.73–84.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. 2007. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Биология внутр. вод. №1. С.61–72.
- Лещинская А.С. 1974а. Зоопланктон Мшичинского залива // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Ч.3. Вологда: Северо-западное книжное изд-во. С. 128–133.
- Лещинская А.С. 1974б. Количество и биомасса зоопланктона Моложского зали-

- ва Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Ч.3. Вологда: Северо-западное книжное изд-во. С.128–133.
- Литвинов А.С., Девяткин В.Г., Рошупко В.Ф., Шихова Н.М. 2002. Многолетние изменения характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та. С.180–181.
- Литвинов А.С., Девяткин В.Г., Рошупко В.Ф., Шихова Н.М. 2005. Многолетние изменения характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С.190–199.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. 2000. Многолетняя и сезонная изменчивость водного баланса и водообмена водохранилищ Верхней Волги // Вод. ресурсы. Т.27. №4. С.424–434.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. 2007. Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища и их роль в функционировании его экосистемы // Вод. ресурсы. Т.34. №1. С.33–40.
- Литвинчук Л.Ф. 2007. Систематика и биология рода *Bythotrephes* // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Матер. Всерос. школы-конф. Н. Новгород: Вектор ТиС. С.173–198.
- Луферова Л.А. 1963. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.130–142.
- Луферова Л.А. 1966. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука. С.68–74.
- Луферова Л.А., Монаков А.В. 1966. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука. С.40–55.
- Мануйлова Е.Ф. 1958. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». Л.: Изд-во АН СССР. Вып.3. С.236–249.
- Макарецва Е.С. 1988. Изменение структуры и количественных показателей зоопланктона при повышении уровня трофии озер // Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей биогенной нагрузки. Л.: Наука. С.221–241.
- Маловицкая Л.М. 1962. Биология диаптомид *Eudiaptomus gracilis* Sars и *E. graciloides* Lill. Рыбинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 17 с.
- Маловицкая Л.М. 1965. Наблюдения над жизненным циклом *Eudiaptomus gracilis* Sars и *E. graciloides* Lill. (Copepoda, Calanoida) Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.–Л.: Наука. С.58–65.
- Макрушин А.В. 1995. Гистопатологическое обследование некоторых ветвисто-

- усых ракообразных Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. Т.74. Вып.9. С.128–129.
- Макрушин А.В. 2003. О нарушении размножения *Leptodora kindtii* (Cladocera, Crustacea) в Волге // Гидроб. журн. Т.39. №2. С.116–119.
- Макрушин А.В., Жгарева Н.Н., Худoley В.В. 2000. Гистопатологическое обследование беспозвоночных верхневолжских водохранилищ // Эколого-ихтиологические аспекты мониторинга пресноводных объектов. СПб.: Гос. науч.-исслед. ин-т озерн. реч. хоз-ва. Вып.326. С.226–234.
- Мартынова М.В. 1984. Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. М.: Наука. 160 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука. 240 с.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука. 156 с.
- Минеева Н.М. 2006. Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги (1994–2003 гг.) // Биология внутр. вод. №1. С.31–40.
- Минеева Н.М., Бикбулатова Е.М. 2005. Соотношение аллохтонного и автохтонного органического вещества в водохранилищах Верхней Волги // Современные проблемы исследования водохранилищ. Матер. Всерос. науч.-практич. конф. Пермь. С.70–74.
- Митропольская И.В. 2005. Межгодовые и сезонные изменения фитопланктона Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Т.1. Вып.3. Ярославль. С.245–250.
- Михеев В.П. 1994. Избирательность питания дрейссены // Дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*)). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. С.126–129.
- Монаков А.В. 1958. Зоопланктон волжского устьевого участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. станции «Борок». Вып.3. С.214–225.
- Монаков А.В. 1968. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука. С.33–40.
- Монаков А.В. 1976. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука. 170 с.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН. 320 с.
- Монаков А.В., Семенова Л.М. 1966. Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука. С.56–67.

- Монченко В.І. 1974. Щелепнороті циклопоподібні циклопи (Cyclopidae). Фауна України. Т.28. Вып.3. Киев: Наук. думка. 451 с.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1956. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып.2. С.108–124.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1957. О партеногенетическом размножении *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes longimanus* Leydig // Докл. АН СССР. Т.112. №6. С.1133–1135.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // Докл. АН СССР. Т.122. №4. С.723–726.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1960. О питании хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. Вып.6. С.21–22.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1965а. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.–Л.: Наука. С.3–11.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1965б. Материалы по распределению и сезонной динамике *Asplanchna priodonta* Gosse и *A. herricki* Guerne (Asplanchnidae, Rotatoria) Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.–Л.: Наука. С.15–19.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1954. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. Вып.2. С.223–241.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1958. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища // Тр. биологической станции «Борок». Вып.3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.7–19.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1974. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Ч.3. Вологда: Северо-западное книжное изд-во. С.158–195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Монаков А.В. 1963. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.78–90.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. 1966. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука. С. 98–102.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 182 с.
- Мэгарран Э. Е. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 198 с.
- Мяэметс А.Х. 1980. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., Наука: 54–64.

- Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. 1972. Л.: Советский комитет по МБП. 35 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т.2. М.: Мир. 376 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 1995. Т.2. 628 с.
- Остапеня А.П. 2007. Дезэтрофирование или бентификация? // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. III Междунар. науч. конф. Минск: Изд. центр. Белорусского гос. ун-та. С.31–32.
- Пановский Г.А., Брайер Г.В. 1972. Статистические методы в метеорологии. Л.: Гидрометеиздат. 209 с.
- Перова С.Н. 1999. Современное состояние кормовой базы бентосоядных рыб глубоководной зоны Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. ун-та. С.140–145.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. 1998. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. №2. С.52–61.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 286 с.
- Петрова М.А. 1967. Продукция планктонных ракообразных в Горьковском водохранилище // Гидробиол. журн. Т.3. №6. С.48–55.
- Петрович П.Г. 1973. Озеро Мястро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М.: Наука. С.7–123.
- Пидгайко М.Л. 1978. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. ин-т речн. и рыб. хоз-ва. Т.138. С.45–82.
- Пидгайко М.Л. 1979. Продуктивность зоопланктона Горьковского водохранилища // Горьковское водохранилище. Л.: Гос. ин-т речн. и рыб. хоз-ва. Вып.142. С.64–89.
- Пидгайко М.Л. 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука. 206 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 366 с.
- Плохинский Н.А. 1980. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 150 с.
- Поддубная Т.Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1952–1955 гг. // Тр. биологической станции «Борок». Вып.3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.195–213.

- Поддубная Т.Л. 1988. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С.112–141.
- Поддубный С.А. 1993. Комплексный метод верификации гидродинамических моделей // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеиздат. С.47–65.
- Половкова С.Н., Халько В.В. 1981. О питании сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. №49. С.39–43.
- Поддубный С.А., Сухова Э.В. 2002. Моделирование влияния гидродинамических и антропогенных факторов на распределение гидробионтов в водохранилищах. Рыбинск: Рыбинский дом печати. 120 с.
- Попов А.И. 2005. Биоинвазионные виды зоопланктона в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. 2-го Международ. симп. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С.97–98.
- Преображенская Е.Н. 1960. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып.6. Ч.2. Рыбинское водохранилище. Вологда: Вологодское книжное изд-во. С.253–321.
- Пырина И.Л. 2000. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. №1. С.36–44.
- Ривьер И.К. 1971. Материалы по размножению хищных Cladocera (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище // Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука. С.105–112.
- Ривьер И.К. 1982. Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука. С.191–210.
- Ривьер И.К. 1986. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука. 160 с.
- Ривьер И.К. 1988. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С.80–111.
- Ривьер И.К. 1991. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С.42–59.
- Ривьер И.К. 1993. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат. С.205–232.

- Ривьер И.К. 1998. Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в периоды становления, естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Вод. ресурсы. Т.25. №5. С.589–597.
- Ривьер И.К. 2000. Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбопроизводства. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та. С.175–194.
- Ривьер И.К. 2002. Пелагические Cladocera Рыбинского водохранилища: эколого-фаунистический очерк // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та. С.89–120.
- Ривьер И.К. 2007. Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Н. Новгород: Вектор ТиС. С.242–294.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. 1982. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. С.69–87.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука. 295 с.
- Романова Е.П., Кулаков Р.Г., Кузнецова С.П. 2005. Саратовское водохранилище как инвазионный коридор для зоопланктона // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. 2-го Международ. симп. Рыбинск. С.102.
- Россолимо Л.Л. 1975. Загрязнение вод и антропогенное эвтрофирование водоемов // Гидроб. журн. №.1. С.5–11.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983.(ред. Абакумов В.А.). Л.: Гидрометеоиздат. 184 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л.: Наука. 364 с.
- Саруханян Э.И., Смирнов Н.П. 1971. Многолетние колебания стока Волги. Л.: Гидрометеоиздат. 165 с.
- Семенова Л.М. 1968. Некоторые данные по биологии *Bosmina coregoni* Baird в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука. С.21–26.
- Сигарева Л.Е. 2008. Растительные пигменты в донных отложениях // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука. С.138–150.
- Скальская И.А. 2002. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН. 256 с.
- Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. 2007. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития // Ветвистоусые

- ракообразные: систематика и биология. Матер. Всероссийской школы-конф. Н. Новгород: Вектор ТиС. С.5–73.
- Смирнов Н.П., Вайновский П.А., Титов Ю.Э. 1993. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоиздат. С.20–27.
- Смирнова Т.С., Ривьер И.К., Пихтова Т.С. 1981. Зоопланктон оз. Белого // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада. Л.: Наука. Ч.2. С.77–79.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. 2002. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та. 368 с.
- Соколова Е.А. 2007. Характеристика зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2005 г. // Экология водных беспозвоночных. Н. Новгород: Вектор ТиС. С.314–336.
- Соколова Е.А. 2008. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор. С.136–139.
- Сорокин Ю.И. 1958. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. биологической станции «Борок». Вып.3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.89–111.
- Степанова И.К. 1993. Компонентный состав органического вещества донных отложений Рыбинского водохранилища и обилие бентоса // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб.: Гидрометеоиздат. С.64–73.
- Столбунова В.Н. 1976. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР. С.170–212.
- Столбунова В.Н. 1985. Многолетняя динамика зоопланктона Ивановского водохранилища // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука. С.50–59.
- Столбунова В.Н. 1999. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. №1–3. С.92–100.
- Столбунова В.Н. 2002. Динамика и структура популяции *Heterocope appendiculata* Sars (Calanoida, Temoridae) в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. №4. С.51–53.
- Столбунова В.Н. 2003а. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутр. вод. №2. С.80–85.
- Столбунова В.Н. 2003б. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжско-

- го плеса Рыбинского водохранилища: сезонная динамика // Биология внутр. вод. №3. С.67–71.
- Столбунова В.Н. 2005. Развитие и структура популяции *Heterocope appendiculata* Sars в Шекснинском водохранилище // Биология внутр. вод. №4. С.37–41.
- Столбунова В.Н. 2006. Зоопланктон оз. Плещеево. М.: Наука. 152 с.
- Столбунова В.Н. 2007. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в летний период 2003–2004 гг. // Экология водных беспозвоночных. Н-Новгород: Вектор ТиС. С.337–354.
- Телеш И.В. 2006. Видовое разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в озерах, реках и эстуариях. Автореф. дисс. докт. биол. наук. СПб. 45 с.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С. 1997. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С.21–37.
- Тимохина А.Ф. 1983. Структура сообщества зоопланктона и его энергетический баланс в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука. С.85–93.
- Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна. 193 с.
- Трибуш Т.М. 1960. Некоторые наблюдения над коловратками семейства Asplanchnidae Рыбинского водохранилища // Бюл. ин-та биологии водохранилищ. №6. С.18–19.
- Трифорова И.С., Макарецца Е.С. 2006. Сезонная и многолетняя динамика фито- и зоопланктона и их взаимоотношения в мезотрофном озере // Биология внутр. вод. №3. С.18–25.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Уломский С.Н. 1961. Сырой вес массовых форм низших ракообразных Камского водохранилища // Тр. Уральск. отд. ВНИОРХ. Т.5. С.200–210.
- Федоров В.Д., Королева А.Н., Левич А.П. 1980. Количественные закономерности в соотношении численности видов зоопланктона Белого моря // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. №5. С.101–106.
- Филимонова О.А., Филимонов Л.А. 1973. О продукции зоопланктона и потенциальной рыбопродукции Костромского разлива Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы озер и водохранилищ и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. ин-т озерн. и реч. рыб. хоз-ва. Т.84. С.175–187.
- Фортунатов М.А. 1974. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Северо-западное книжное изд-во. Ч.3. С.5–31.
- Цееб Я.В., Чугунов Ю.А. 1980. Исследования по антропогенному эвтрофированию

- нию пресных водоемов в СССР // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев: Наук. думка. С.39–53.
- Цимдинь П.А., Родионов В.И. 1989. Принципы и методы анализа речных биоценозов в системе фоновых регионального мониторинга пресноводных экосистем // Биоценотическая структура малых рек Латвии. Рига: Зинатне. С.3-15.
- Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. Т.111. №4. С.499–507.
- Чуйков Ю.С. 1981. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. №3. С.71–77.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука. 2Т: Кн.1. 281 с., Кн.2. 337 с.
- Шнитников А.В. 1969. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л.: Наука, 246 с.
- Щербина Г.Х. 2002. Роль массовых видов-вселенцев в повышении продуктивности верхне-волжских водохранилищ // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докладов. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та. С.333–334.
- Щербина Г.Х. 2008. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор. С. 23–40.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна РАН, 1999. 263 с.
- Яковлев В.Н. 2005. Процессы ценогенеза в водохранилищах Верхней Волги и Днепра // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С.325–336.
- Allen T.F., Starr T.B. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. Chicago Press, 386 p.
- Comerma M., Garcia J.C., Romero M., Arnengol J., Simek K. 2003. Carbon flow dynamics in the pelagic community of the Sau Reservoir (Catalonia, NE Spain) // Hydrobiologia. Vol. 504. P. 87–89.
- Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // Oecologia. Vol.19. P.75–97.
- Gliwicz Z.M. 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in eutrophic lake // Ecol. pol. Vol.25. No.2. P.179–225.
- Grahn O., Hultberg H., Landner L. 1974. Oligotrophication: A self-accelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substances // Ambio. Vol.3. P.93–94.

- Gray J.S. 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages // *Biol. J. Linn. Sos.* Vol.37. No.1–2. P.19–32.
- Gulati R.D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures // *Hydrobiologia.* Vol.191. P.173–188.
- Haberman J., Laugaste R. 2003. On characteristics reflecting the trophic state of large and shallow Estonian lakes (L. Peipsi, L. Võrtsjarv) // *Hydrobiologia.* Vol.506–509. P.737–744.
- Hakkari L. 1972. Zooplankton species as indicators of environment // *Aqua Fennica.* Helsinki. P. 46–54.
- Haney R.A., Taylor D.J. 2003. Testing paleolimnological predictions with molecular data: the origins of Holarctic Eubosmina // *J. Evol. Biol.* Vol.16. P.871–882.
- Hart D.R., Stone L., Berman T. 2000. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop // *Limnol. Oceanogr.* Vol.45. No.2. P.350–361.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1983. Productivity, structure and dynamics of lake biota (a synthesis of research) // *Ecol. pol.* Vol.31. No.1. P.801–834.
- Hurrell J. NAO Index // URL: <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.data.html#паорсдјfm> (обращение на 14 мая 2009 г.).
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europae // *J. Shellfish Res.* Vol.16. No.1. P.187–203.
- Lazareva V.I. 1995. Response of zooplankton communities to acidification in lakes of northern Russia // *Russian J. of Aquat. Ecology*, No.4 (1), P.41–54.
- Locke A., Sprules W.G., Keller W., Pitblado J.R. 1994. Zooplankton communities and water chemistry of Sudbery area lakes: Changes related to pH recovery // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* Vol.51. P.151–160.
- Ostapenya A.P. 2005. Narochanskiye Lakes from the Winberg's Time up to now // *Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century. An International Scientific Conference in honor of the 100<sup>th</sup> anniversary of corresponding member of the USSR Academy of Sciences, Prof. G.G. Winberg.* St-Peterburg, P.17.
- Patalas J., Patalas K. 1966. The crustacean plankton communities in Polish Lakes // *Verh. Int. Ver. Limnol.* Vol.16. P.204–215.
- Patalas K. 1972. Crustacean plankton and the eutrophication of St. Lawrence Great Lakes // *J. Fish. Res. Board Canada.* Vol.29. No.10. P.1451–1462.
- Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E. 1991. Food web patterns and their consequences (a review) // *Nature.* Vol.350. P.669–674.
- Porter K.G., Paerl H., Hodson R., Pace M.L., Priscu J., Riemann B., Scavia D., Stockner J. 1988. Microbial interactions in lake food webs // *Carpenter S.R. (ed.), Complex Interactions in Lake Communities.* N-Y: Springer-Verlag, P.209–227.

- Pourriot R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. Vol.8. P.243–260.
- Richman S., Dodson S. 1983. The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diatomus* // Limnol. and Oceanogr. Vol.28. No.5. P.948–956.
- Schindler D.W. 1987. Detecting ecosystem responses to anthropogenic stress // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol.44 (Suppl. 1). P.6–25.
- Schindler D.W. 1988. Effects of acid rain on freshwater ecosystems // Science. Vol.239. P. 149–157.
- Schindler D.W., Frost V.E., Mills K.H. et al. 1991. Comparison between experimentally- and atmospherically-acidified lakes during stress and recovery // Proc. Royal Soc. Edinburg. Vol.97. P.193–226.
- Siegfried C.A., Bloomfield J.A., Sutherland J.W. 1989. Planktonic rotifer community structure in Adirondak, New York, U.S.A. lakes in relation to acidity, trophic status and related water quality characteristics // Hydrobiologia. Vol.175. No.1. P.33–49.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3d ed. N–Y: W.H. Freeman & Co, 850 p.
- Sorokin J.I. 1972. Biological productivity of the Rybinsk Reservoir // Productivity problems of freshwaters. Warszawa: Krakow, P.493–504.
- Steele J.H. 1991. Can ecological theory cross the land-sea boundary? // J. Theor. Biol. Vol.153. P.425–436.
- Steele J.H., Henderson E.W. 1994. Coupling between physical biological scales // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. No.343. P.5–9.
- Ten Winkel E.H., Davids C. 1982. Food selection by *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca: Bivalvia) // Freshwater. Biol. Vol.12. No.4. P.553–558.
- Vanderploeg H.A., Liebig J.R., Gluck A.A. 1996. Evaluation of different phytoplankton for supporting development of zebra mussel larvae (*Dreissena polymorpha*): the importance of size and polyunsaturated fatty acids content // J. Great Lake Res. Vol.22. No.1. P.36–45.
- Wetzel R.G. 1983. Limnology. Toronto: A.B. Saunders Co. 753 p.

# Оглавление

<b>Введение</b> .....	<b>5</b>
<b>Глава 1. Общая характеристика Рыбинского водохранилища</b> ....	<b>7</b>
1.1. Бассейн .....	7
1.2. Водохранилище .....	7
<b>Глава 2. Материал и методы исследования</b> .....	<b>12</b>
2.1. Структура данных .....	12
2.2. Методы сбора и лабораторной обработки проб зоопланктона	12
2.3. Математический анализ данных .....	16
2.4. Классификация зоопланктона .....	17
2.5. Статистический анализ многолетней динамики зоопланктона	17
2.6. Оценка достоверности различия средних значений, анализ связи характеристик зоопланктона между собой и с факторами окружающей среды .....	18
<b>Глава 3. Факторы, определяющие динамику и сукцессию зоопланктона водохранилища</b> .....	<b>19</b>
3.1. Динамика регионального климата .....	19
3.2. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища .....	22
3.3. Влияние биоинвазионных процессов на сукцессию экосистемы водохранилища .....	25
<b>Глава 4. Состав и структура зоопланктона водохранилища</b> .....	<b>28</b>
4.1. Состав видов и его изменения. Виды-вселенцы .....	29
4.2. Видовое разнообразие зоопланктона .....	43
4.3. Доминантные виды .....	45
4.4. Многолетние изменения численности доминантных видов	49
<b>Глава 5. Сезонный цикл развития и распределение зоопланктона по акватории водохранилища</b> .....	<b>54</b>
5.1. Зимний зоопланктон .....	54
5.2. Весенний зоопланктон .....	56
5.3. Летний зоопланктон .....	65
5.4. Осенний зоопланктон .....	74
5.5. Сезонные вариации численности и биомассы .....	77
5.6. Массовые и ключевые виды зоопланктона .....	85
<b>Глава 6. Флуктуации структуры и обилия зоопланктона водохранилища, вызванные динамикой регионального климата</b> .....	<b>104</b>
6.1. Многолетняя динамика численности и биомассы зоопланктона.	104
6.2. Иерархия периодичностей в динамике зоопланктона: обратимые и необратимые изменения .....	112

---

<b>Глава 7. Зоопланктон как компонент пелагической трофической сети водохранилища.....</b>	<b>126</b>
7.1. Продукция зоопланктона водохранилища .....	126
7.2. Баланс вещества и энергии в трофической сети пелагиали ...	135
<b>Глава 8. Индикация эвтрофирования и деэвтрофирования экосистем озер и водохранилищ по зоопланктону.....</b>	<b>148</b>
8.1. Зоопланктон как индикатор эвтрофирования .....	150
8.2. Зоопланктон как индикатор деэвтрофирования.....	154
<b>Заключение.....</b>	<b>160</b>
<b>Список литературы .....</b>	<b>163</b>