

УДК 574.583(282.2):591

СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В. И. Лазарева, Е. А. Соколова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.16 г.

Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище. – Лазарева В. И., Соколова Е. А. – Зимой 2008 – 2016 гг. изучены состав, сезонная динамика, вертикальное и горизонтальное распределение зоопланктона в пелагиали и прибрежье водохранилища. Установлено, что его обилие не велико (численность < 10 тыс. экз./м³, биомасса < 0.1 г/м³), на порядок ниже, чем регистрировали в 1970 – 1980-х годах. Пик численности сообщества, как и ранее, наблюдался в марте. Среди ракообразных преобладал холодолюбивый *Cyclops kolensis*. Впервые зарегистрирована размножающаяся популяция нового для водохранилища *C. bohater*. Отмечено снижение обилия ранее многочисленных коловраток рода *Notholca* и *Conochiloides natans*. Их заменили представители рода *Synchaeta* (*S. kitina* и *S. tremula*), которые формировали подо льдом в среднем ~50% численности коловраток. Обсуждаются смены видов подледного зоопланктона и особенности фенологии и динамики популяции *Cyclops kolensis*.

Ключевые слова: Рыбинское водохранилище, зимний зоопланктон, состав, динамика, распределение обилия.

Specific composition and abundance of the winter zooplankton in the Rybinsk reservoir. – Lazareva V. I. and Sokolova E. A. – The specific composition, seasonal dynamics, vertical and horizontal zooplankton distribution were studied in the pelagic zone and littoral of the Rybinsk reservoir in the winters of 2008 – 2016. The zooplankton abundance was found to be low (the abundance < 10,000 ind./m³, the biomass < 0.1 g/m³), by an order of magnitude lower than the values recorded in the 1970 – 1980s. As earlier, the abundance peak was observed in March. The cryophilic *Cyclops kolensis* prevailed among the crustaceans. A reproducing population of *C. bohater* (new for the reservoir) was recorded for the first time. The numbers of the previously abundant rotifers from the *Notholca* and *Conochiloides natans* genera decreased. They have been replaced by representatives of the *Synchaeta* genus (*S. kitina* and *S. tremula*) which formed ~50% (on the average) of the rotifer population under ice. The replacement of the under-ice zooplankton species and features of the phenology and dynamics of the *Cyclops kolensis* population are discussed.

Key words: Rybinsk reservoir, winter zooplankton, specific composition, dynamics, abundance distribution.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-136-146

ВВЕДЕНИЕ

Зимний подлёдный зоопланктон умеренной зоны представлен в основном двумя группами видов: эвритермными формами, присутствующими в водоёмах в течение всего года, и холодолюбивыми (криофильными), развитие которых происходит зимой и ранней весной до начала интенсивного прогрева воды, а в гипolim-

нионе глубоких водоёмов круглый год. Пик численности криофилов обычно наблюдается при температуре ниже 10°C (Ривьер, 2012). Кроме того, в первую половину зимы подо льдом единично присутствуют некоторые летние планктонные и бентосные виды, не успевшие полностью отмереть до ледостава (Ривьер, 1986; Лазарева, 1991; Гусаков, 2007).

В обширных водохранилищах Волги становление льда происходит медленно, ему предшествует длительный период ветрового перемешивания и выстуживания вод, когда их температура опускается до +2°C и ниже. Вследствие этого поздней осенью количество планктона в водохранилище, особенно в речных плёсах, очень мало, после становления льда чаще всего зоопланктон тоже крайне беден и малочислен (Воронина, 1959; Ривьер, 1986; Лазарева, 1986, 2010 *а*). Небольшие водоёмы замерзают быстро, что способствует сохранению в планктоне эвритермных видов и массовому их развитию в первую половину зимы (ноябрь – январь) (Лазарева, 1991).

Зимний и зимне-весенний зоопланктон Рыбинского водохранилища изучали в 1940 – 1980-х гг. (Воронина, 1959; Лазарева, 1986; Ривьер, 1982, 1986). Наиболее подробное его описание приведено в монографиях И. К. Ривьер (1986, 2012) и В. И. Лазаревой (2010 *а*).

Цель нашей работы – анализ изменения состава, структуры, динамики и распределения обилия зимнего зоопланктона водохранилища в современный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2008 – 2016 гг. изучены состав, сезонная динамика, вертикальное и горизонтальное распределение зимнего зоопланктона в пелагиали и прибрежье водохранилища. Материал собирали 1–2 раза в месяц на двух – четырех станциях в течение пяти зимних сезонов: с февраля по апрель 2008, с декабря 2009 по апрель 2010, с декабря 2013 по март 2014, с декабря 2014 по февраль 2015 и в феврале – марте 2016 г. Всего обследовано 10 станций в Волжском (станции 1 – 4) и Главном (станции 5 – 10) плёсах водохранилища. Большую часть работ проводили со льда. Однако в начале декабря 2009 г. пробы отбирали с лодки по открытой воде при ее температуре 2–3°C и температуре воздуха 8 – 9°C. Для анализа сезонной динамики зоопланктона использовали данные ранне-весенней (первая декада мая 2010 г.) съемки зоопланктона, когда в центре водохранилища еще сохранялась зимняя водная масса с температурой воды 2.7 – 4.5°C.

Толщину льда, высоту снежного покрова и прозрачность воды измеряли общепринятыми методами (Богословский и др., 1984). Концентрацию растворенного кислорода и температуру воды определяли с помощью профессионального ручного зонда YSI-85 (YSI Inc., USA).

В качестве орудия сбора зоопланктона использовали малую сеть Джеди: модель с диаметром входного кольца 12 см, тканевым конусом высотой 12 см, конусом из сита высотой 45 см с диагональю ячеи 105–120 мкм. Уловистость данной сети сопоставима с таковой планктобатометра (Лазарева, 2010 *б*). В 2010 г. на отдельных станциях делали послойные ловы 5-литровым батометром Дьяченко – Кожевникова для исследования вертикального распределения зоопланктона.

Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили в лаборатории в камере Богорова под микроскопами МБС-9, МС-2 и StereoDiscovery V.12. Малочисленные виды просчитывали в трети, половине или целой пробе. Доминантные виды выделяли по относительной численности отдельно в таксономических группах ракообразных и коловраток (Лазарева, 2010a). Биомассу животных определяли по формулам связи массы с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрофизические условия. Зимой на водохранилище во все годы наблюдений отмечали позднее становление льда (конец ноября – декабрь) и небольшую его толщину (в среднем 50 см) в феврале – марте, на отдельных участках <50 см (табл. 1). Для сравнения, до 1980 г. лед обычно становился во второй – третьей декаде ноября, а мощность ледового покрова в марте достигала 80 – 100 см (Экологические проблемы..., 2001; Буторин и др., 1982).

Таблица 1

Гидрофизические характеристики точек отбора проб на Рыбинском водохранилище в декабре–марте 2008 – 2016 гг.

Номер	Станция	Координаты	Глубина, м	Лед*, см	Прозрачность, см	$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}$	O_2 , мг/л
1	Коприно	58° 04.228' N 38° 17.563' E	9–12	40–60	200–300	0–1.3 0.4–2.0	7.3–11.3 8.0–9.2
2	Молога	58° 12.472' N 38° 27.336' E	10–13	45–70	150–260	-0.1–0.3 0.4–2.0	9.0–13.0 8.2–11.0
3	Липняги	58° 05.774' N 38° 17.534' E	4.0–5.5	55–60	95–350	0.1–0.8 0.5–0.6	8.3–11.3 7.8–8.6
4	Шуморовский	58° 08.830' N 38° 22.746' E	3.5–4.4	55–60	140–320	0.1–0.7 0.4–0.6	8.7–11.0 7.4–8.9
5	Наволоч	58° 22.378' N 38° 23.217' E	7–8	40–50	150–200	0.4–0.6 0.5–1.6	9.0–13.8 8.0–12.4
6	Измайлово	58° 27.444' N 38° 28.473' E	4–5	40–55	150–200	0.1–0.3 0.4–1.8	9.0–14.1 8.0–11.3
7	Средний Двор	58° 30.305' N 38° 21.006' E	10–11	45–60	150–200	-0.1–0.7 2.3–3.4	15.3–15.5 0.5–7.7
8	Милушино	58° 19.604' N 38° 46.536' E	10–13	50–51	150–250	0–0.7 0.9–2.2	15.6–16.4 8.2–13.7
9	Брейтово	58° 19.198' N 37° 56.577' E	5–10	40–45	180–200	0.2–0.8 1.0–1.9	14.1–15.0 8.2–13.2
10	Первомайка	58° 17.546' N 37° 52.543' E	14–15	40–45	120–180	0.2–0.3 0.2–1.9	12.2–15.3 10.3–13.9
Среднее		–	7.6±0.6	50±2	200±15	0.4±0.07 1.4±0.18	10.7±0.54 8.8±0.58

Примечание. $T_{\text{воды}}$ – температура, O_2 – содержание растворенного кислорода; $T_{\text{воды}}$ и O_2 над чертой – значения у поверхности воды, под чертой – у дна; * – приведена максимальная толщина льда по наблюдениям в феврале–марте.

В подлёдный период воды водохранилища отличались очень высокой прозрачностью (до 3.5 м) вследствие слабого развития планктона и оседания взвеси

(см. табл. 1). Сразу после становления льда формировалась обратная термическая стратификация. Наибольшая температура придонного слоя воды ($1.8 - 3.4^{\circ}\text{C}$) отмечена в марте на глубоководных участках водоёма вдоль затопленного русла рек Волги (станции 1 – 2), Мологи (станции 9 – 10) и Шексны (станции 7 – 8), разница между поверхностной и придонной температурой составляла в среднем 1°C , максимум – более 2°C (см. табл. 1). Мощность слоя сравнительно «теплой» воды составляла 3 – 5 м над дном. На мелководных (<6 м) участках Волжского плёса (станции 3 – 4) с песчаными грунтами температура воды всю зиму не превышала 0.6°C и почти не отличалась от таковой у поверхности. На участках затопленной поймы в центре Главного плёса (станции 5 – 6) над песчано-илистыми грунтами при сравнимой глубине к марту вода прогревалась до $1.6 - 1.8^{\circ}\text{C}$. Таким образом, Рыбинское водохранилище большую часть зимы отличалось сравнительно низкой ($<2.5^{\circ}\text{C}$) температурой воды. Ранее в марте в Главном плёсе придонная вода прогревалась до $4 - 5^{\circ}\text{C}$ (Буторин и др., 1982). Наиболее благоприятные термические условия для развития зоопланктона формировались во второй половине зимы на глубоководных участках водоёма.

Концентрация растворенного кислорода в поверхностном горизонте воды составляла обычно >8 мг/л (см. табл. 1). У нижней кромки льда в феврале–марте локально регистрировали небольшое перенасыщение воды кислородом ($103 - 105\%$ насыщения) по причине массового развития водорослей. В придонном горизонте содержание кислорода в большинстве случаев тоже было высоким (>7 мг/л), сравнимым с таковым у поверхности воды. Дефицит кислорода регистрировали только однажды в конце марта 2014 г. на русле Шексны (станция 7). Мощность слоя с концентрацией <4 мг/л ($<30\%$ насыщения) достигала 2 м над дном. Благоприятный для развития зоопланктона кислородный режим в период ледостава связан с мягкими зимами и регулярным поступлением под лед свежей воды во время оттепелей.

Для сравнения, в 1950-х гг. шесть зим из десяти отличались недостатком кислорода в воде и заморными явлениями, в отдельные годы содержание кислорода <2.5 мг/л регистрировали по всему руслу Мологи, а также Волги в южной части Главного плёса (Аничкова, 1959; Безлер, Трифонова, 1960). Особенно сильный придонный дефицит кислорода формировался в феврале – марте после сильного осеннего снижения уровня воды водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972).

Зоопланктон. За пять зимних сезонов выявлено 52 вида, среди которых разнообразные составляли 29 (*Cladocera* 17, *Cyclopoida* 10 и *Calanoida* 2), а коловратки – 23 вида (табл. 2). Преобладали ($>75\%$) планктонные формы, обитающие в водохранилище круглый год (20 видов), а также летние виды (18), которые в небольшом количестве встречались до конца февраля. Зимние холодолюбивые виды составляли только четверть списка (13 видов). В 2008 – 2010 гг. подлёдное сообщество насчитывало 35 видов, среди которых только коловратку *Notholca cinetura* обнаруживали почти повсеместно ($>80\%$ проб). Зимой 2013 – 2016 гг. зарегистрировано 47 видов, постоянно встречались копепода *Cyclops kolensis* и коловратки *Synchaeta kitina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*.

Количество зоопланктона на мелководье и в речных плёсах было существенно (в 2.5 – 3 раза) меньше, чем в пелагиали Главного плёса водохранилища (табл. 3).

Наблюдали заметное снижение (на порядок и более) обилия сообщества в Главном плёсе водохранилища по сравнению с таковым в 1970 – 1980-х гг. Однако по-прежнему пик его численности приходился на март (рис. 1).

Таблица 2

Встречаемость видов ракообразных и коловраток, обнаруженных
в Рыбинском водохранилище зимой 2008 – 2016 гг.

Таксон	Встречаемость		Экотип
	2008 – 2010 гг.	2013 – 2016 гг.	
1	2	3	4
Crustacea			
<i>Daphnia galeata</i> Sars	–	++	ПЛ, КГ
<i>D. cristata</i> Sars	+	+	ПЛ, КГ
<i>D. longiremis</i> Sars	–	+	ПЛ, КГ
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller)	+	++	ПЛ, КГ
<i>B. longispina</i> Leydig	–	++	ПЛ, КГ
<i>B. coregoni</i> Baird	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>B. crassicornis</i> (P. E. Müller)	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>Macrothrix laticornis</i> (Fischer)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller)	+	+	ПЛ, КГ
<i>C. gibbus</i> Lilljeborg	–	+	МБ, ЛТ
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller)	+	+	МБ, ЛТ
<i>A. affinis</i> (Leydig)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Alonella nana</i> (Baird)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	+	–	МБ, ЛТ
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	+	–	МБ, ЛТ
<i>Monospilus dispar</i> Sars	+	+	МБ, ЛТ
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+	+	ПЛ, КГ
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	++	+++	ПЛ, ЗМ
<i>C. strenuus</i> Fischer	+	+	ПЛ, ЗМ
<i>C. insignis</i> Claus	+	+	ПЛ, ЗМ
<i>C. bohater</i> Kozminski	–	+	ПЛ, ЗМ
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	–	+	ПЛ, КГ
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	+	+	ПЛ, ДП
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+	МБ, КГ
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+	–	МБ, КГ
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	+	МБ, КГ
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	++	ПЛ, КГ
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)	+	++	ПЛ, КГ
Rotifera			
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	++	++	ПЛ, КГ
<i>S. tremula</i> (O. F. Müller)	–	+	ПЛ, КГ
<i>S. kitina</i> Rousset	+	+++	ПЛ, ЗМ
<i>S. lakowitziana</i> Lucks	–	+	ПЛ, КГ
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	+	++	ПЛ, ЗМ
<i>P. major</i> Bruckhardt	+	+	ПЛ, ЛТ
<i>P. luminosa</i> Kutikova	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	–	++	ПЛ, ЛТ
<i>Platias patulus</i> (O. F. Müller)	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>B. angularis</i> Gosse	+	+	ПЛ, КГ

СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	–	+	ПЛ, Лт
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	++	+++	ПЛ, Кг
<i>K. quadrata</i> (O. F. Müller)	++	+++	ПЛ, Кг
<i>K. hiemalis</i> Carlin	+	+	ПЛ, Зм
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	+	+++	ПЛ, Кг
<i>Notholca cinetura</i> Skorikov	+++	++	ПЛ, Зм
<i>N. squamula</i> (O. F. Müller)	+	+	ПЛ, Зм
<i>N. cornuta</i> Carlin	+	–	ПЛ, Зм
<i>N. acuminata</i> (Ehrenberg)	+	–	ПЛ, Зм
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	–	+	ПЛ, Лт
<i>Conochiloides natans</i> (Seligo)	–	++	ПЛ, Зм
<i>Filinia major</i> (Colditz)	+	+	ПЛ, Зм

Примечание. Встречаемость: +++ – встречается в большинстве проб (>80%), ++ – обьчен (30 – 80% проб), + – редок (<30% проб), прочерк – вид не обнаружен. Экотип: ПЛ – планктонный, МБ – мейобентосный, Зм – зимний, Лт – летний, Кг – круглогодичный, Дп – в состоянии диапаузы.

Вертикальная структура зоопланктона с декабря по февраль характеризовалась преобладанием коловраток в верхнем слое воды и концентрацией рачков у дна. В марте молодь циклопидных копепод (копеподиты 4 – 5-й стадий развития) встречалась во всей толще воды, но наибольшую численность формировала в придонном слое. В феврале и, особенно, в марте общее количество зоопланктона резко возрастало в глубоких (>4 м) наиболее прогретых слоях воды, максимальную численность наблюдали у дна водоёма (рис. 2). В условиях недостатка кислорода (концентрация <2 мг/л) скопление зоопланктона обычно наблюдается над оксиклином, а не у дна (Ривьер, 1986, 2012).

Таблица 3

Средняя численность и биомасса зоопланктона различных участков Рыбинского водохранилища зимой (декабрь – апрель) 2008 – 2016 гг.

Участок	$B_{\text{общ}}$, мг/м ³	Численность, тыс. экз./м ³			
		$N_{\text{общ}}$	N_{rot}	N_{cl}	N_{cop}
Главный плёс	74±49	7.9±3.5	5.7	0.3	1.9
Волжский плёс	16±12	2.5±1.2	1.5	0.2	0.7
Пелагиаль	46±18	6.5±2.2	4.6	0.3	1.7
Прибрежье	7±4	2.5±1.9	1.6	<0.1	0.3

Примечание. $B_{\text{общ}}$ – общая биомасса, $N_{\text{общ}}$ – общая численность, N_{rot} , N_{cl} , N_{cop} – численность Rotifera, Cladocera и Copepoda соответственно.

Повсеместно основу зимнего сообщества составляли коловратки (60 – 70% общей численности). В пелагиали доминировали зимние *Synchaeta kitina* (31% N_{rot}), *Notholca cinetura* (17%), *Polyarthra dolichoptera* (7%) и круглогодичные эвритермные виды *Synchaeta tremula* (18%), *Keratella quadrata* (14%). В литорали Волжского плёса была сравнительно многочисленна только эвритермная *Synchaeta pectinata* (80% N_{rot}). Наибольшая численность коловраток зарегистрирована в центре и

западной части Главного плёса водохранилища (станции 5 и 9), здесь сразу после становления льда (декабрь) и в конце зимы (март) она достигала 50 – 54 тыс. экз./м³.

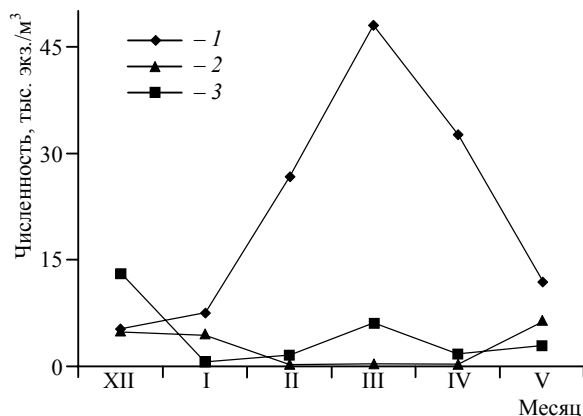


Рис. 1. Сезонная динамика численности зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище в разные годы: 1 – 1978 – 1983 гг. Главный плёс (по: Ривьер, 1986); 2 – 1982 – 1988 гг. Моложский плёс (по: Лазарева, 2010 а); 3 – 2008 – 2016 гг. Главный и Волжский плёсы (наши данные)

Циклопоидные копеподы формировали заметную численность (>1 тыс. экз./м³) только в марте, наибольшее их обилие (14 тыс. экз./м³) отмечали на русле Шексны (станция 7) в восточной части Главного плёса водохранилища. В этом плёсе количество Cyclopoidea было в среднем в три раза выше, чем в речном Волжском, а в пелагиали почти в 6 раз выше, чем на мелководьях (см. табл. 3). Доминировал ($>50\%$ $N_{\text{сop}}$) один вид *Cyclops kolensis* (преимущественно копеподиты). Помимо этого вида регулярно в течение зимы регистрировали *C. vicinus*, изредка и единично

C. strenuus, *C. insignis*, *C. bohater* и *Megacyclops viridis*.

В марте 2014 г. в восточной части Главного плёса (станция 7) единственный раз за пять зим при температуре 0.7 – 3.4°C обнаружена малочисленная (< 30 экз./м³)

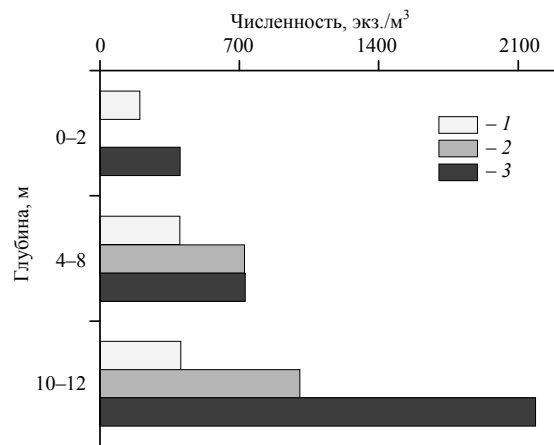


Рис. 2. Вертикальное распределение численности зоопланктона в Волжском плёсе (ст. 2) Рыбинского водохранилища зимой 2010 г.: 1 – январь, 2 – февраль, 3 – март

размножающаяся популяция нового для водохранилища крупного (1.8 – 2.4 мм) *Cyclops bohater*. Она была представлена в основном ($> 80\%$) яйценосными самками, которые несли ~30 яиц в каждом мешке. В глубоких озерах Западной Европы (Боденское, Цюрихское, Миндельзе), где этот вид обычен, его считают зимней моноциклической формой с периодом размножения в январе – марте и диапаузой летом на пятой копеподитной стадии развития (Einsle, 1993).

В течение всей зимы находили каляноидных копепод *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, оба вида эвритермны и в

условиях водохранилища размножаются круглый год (Ривьер, 1986; Лазарева, 2010 а). Например, зимой 2013/2014 гг. на большинстве станций в пелагиали Главного и Волжского плёсов они размножались с декабря по март при температуре 0.3 – 3.4°C, самки несли по 5 – 12 субитанных яиц.

Популяция *Cyclops kolensis* в Главном плёсе водохранилища приступала к размножению в конце марта локально на отдельных глубоководных станциях (станция 7, температура воды 1 – 3°C). Количество яйценосных самок (длина тела 1.2 мм) было небольшим <50 экз./м³ (~4% численности взрослых самок), они несли по 18 – 20 яиц в каждом из двух мешков. Чаше в марте на большей части акватории водохранилища присутствовали только взрослые самцы этого вида, значительная доля (20 – 50%) копеподитов (4 – 5-й стадии развития) находилась в состоянии диапаузы (рис. 3).

Интенсивное созревание основной массы копеподитов отмечали поздно в начале мая. В 2010 г. в первой декаде мая при температуре воды в пелагиали Главного плёса 3 – 6°C доля взрослых самок составляла только 6%, яйценосных – <1% численности популяции. В более теплую весну 2007 г. в те же сроки при температуре 6 – 7°C фактически вся популяция была представлена взрослыми размножающимися особями, доля яйценосных самок достигала 30 – 40%, несозревших (зимних) копеподитов 5-й стадии не превышала 5%. Соотношение самок и самцов составляло 56 и 44% соответственно, что характерно для пика размножения этого вида (Ривьер, 1986).

Во все годы максимум размножения вида приходился на начало – середину мая. В третьей декаде мая количество взрослых особей резко сокращалось и с этого времени в популяции доминировали (>90% численности) копеподиты новой весенней генерации. Популяция переходила к диапаузе не ранее конца июня (Лазарева, 2010 а). В 1980-х гг. это происходило обычно почти на месяц раньше в первой декаде июня, длительный период размножения *Cyclops kolensis* с переходом к диапаузе в конце месяца отмечали только в отдельные годы (Ривьер, 1986).

Кладоцеры зимой малочисленны (см. табл. 3), из типично планктонных видов с декабря до конца марта регулярно регистрировали *Daphnia galeata*, *D. cristata*, *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *Chydorus sphaericus* и изредка *Daphnia longire-*

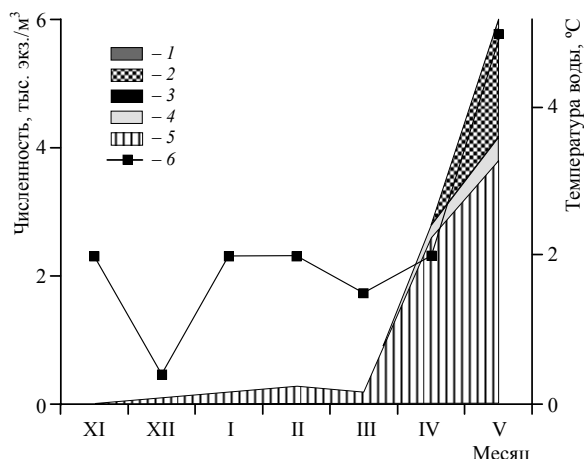


Рис. 3. Динамика численности и структуры популяции *Cyclops kolensis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в конце ноября – начале мая 2010 – 2014 гг.: 1 – копеподиты 1 – 3-й стадий развития, 2 – самцы, 3 – яйценосные самки, 4 – самки без яиц, 5 – копеподиты 4 – 5-й стадий, 6 – температура воды в слое 1 – 5 м над дном

mis, *Bosmina coregoni* и *B. crassicornis* (см. табл. 2). Почти ежегодно в феврале, реже в декабре и марте, у дна водоёма (температура воды 0.5 – 2°C) наблюдали размножение *Bosmina longirostris*, самки несли по 1 – 2 эмбриона. В марте 2014 г. подо льдом при температуре воды 1 – 3°C отмечены яйценосные самки *Daphnia galeata* (станция 7). Численность популяции достигала >1 тыс. экз./м³, самки (длина тела 1.2 – 1.3 мм) несли по 1 – 4 эмбриона в выводковой камере. Количество молоди составляло >50% численности популяции. Другие виды ветвистоусых в это время года не размножались. Сравнительно часто в сборах планктона отмечали летние бентосные виды сем. Chydoridae (см. табл. 2). Пик их численности приходится на конец лета и осень, подо льдом некоторое количество этих рачков сохраняется до января – февраля (Гусаков, 2007).

Слабое развитие зоопланктона подо льдом в литорали и речных плёсах водохранилища отмечают большинство исследователей (Преображенская, 1960; Воронина, 1959; Лазарева, 1986; Ривьер, 1986). Особенно это характерно для открытых мелководий с песчаными и илисто-песчаными грунтами, которые характеризуются низким запасом тепла и, следовательно, низкой температурой воды над ними (Лазарева, 1986; Ривьер, 1986). Напротив, Главный плёс водохранилища в конце 1970-х – начале 1980-х гг. отличался богатым зимним сообществом (Ривьер, 1982, 1986). В монографии И. К. Ривьер (1986) отмечено, что наибольшие скопления зоопланктона в этом плёсе, состоящие из копепоидов *Cyclops kolensis* в состоянии диапаузы (до 188 тыс. экз./м³ и 5 – 8 г/м³), наблюдаются над затопленными руслами рек Мологи и Шексны. В речных плёсах подобных скоплений диапаузирующих циклопов мы не наблюдали ни ранее (Лазарева, 1986), ни теперь. Вероятно, их образованию препятствуют сильные стоковые течения.

До 1980 г. коловратки формировали зимний максимум (25 – 40 тыс. экз./м³) численности в феврале – марте, реже в марте – апреле (Ривьер, 1986). В современный период за пять зим наблюдений ни разу не зарегистрировано подлёдного зимне-весеннего пика численности коловраток. Обычно его наблюдали во второй – третьей декадах мая (температура воды 10 – 15°C) после снижения численности *Cyclops kolensis* (Лазарева, 2010 а). С 1990-х гг. в западноевропейском оз. Мюггельзее (Германия) зимне-весенний максимум численности коловраток (род *Keratella*) также регистрируют в более поздние сроки (середина мая) (Gerten, Adrian, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом зимой 2008 – 2016 гг. обилие зоопланктона было небольшим (численность < 10 тыс. экз./м³, биомасса < 0.1 г/м³), на порядок ниже, чем регистрировали в 1970 – 1980-х гг. Наибольшее его количество наблюдалось на глубоководных участках пелагиали Главного плёса водохранилища, тогда как на мелководьях и в речных плёсах оно было в 2.5 – 3 раза меньше. Состав ракообразных существенно не изменился, как и прежде, среди них доминировал холодолюбивый *Cyclops kolensis*. Отмечено изменение фенологии этого вида, а именно сдвиг пика размножения на период открытой воды (начало мая) и более позднее завершение

цикла развития. Впервые зарегистрирована размножающаяся популяция нового для водохранилища *C. bohater*.

По сравнению с периодом до 1985 г. заметно изменился состав зимнего сообщества коловраток. Сократилось видовое богатство и численность видов зимнего рода *Notholca*, стал редким и малочисленным обильный в прежние годы криофил *Conochiloides natans*. В пелагиали водохранилища стали доминантными сравнительно недавние вселенцы из рода *Synchaeta*, которые формировали подо льдом в среднем ~50% численности коловраток. Причины указанных изменений не ясны и требуют дополнительного изучения. Весьма вероятно, что снижение численности подледного зоопланктона и смены видов вызваны трансформацией гидрологического и гидротермического режима водохранилища в период потепления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аничкова Н. И. Некоторые черты гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда : Волог. кн. изд-во, 1959. Вып. 5. С. 191 – 209.

Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1979. С. 58 – 72.

Безлер Ф. И., Трифонова Н. А. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 8 – 9. С. 72 – 78.

Богословский Б. Б., Самохин А. А., Иванов К. Е., Соколов Д. П. Общая гидрология (гидрология суши). Л. : Гидрометеиздат, 1984. 422 с.

Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 221 с.

Воронина Н. М. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. 9. 1959. С. 249 – 278.

Гусаков В. А. Мейобентос Рыбинского водохранилища. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 155 с.

Лазарева В. И. К изучению водных беспозвоночных в Дарвинском заповеднике (зоопланктон) // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР / Центр. науч.-исслед. лаб. Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 135 – 146.

Лазарева В. И. Состав и обилие зимнего зоопланктона малых озер Дарвинского заповедника // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1991. № 90. С. 19 – 24.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010 а. 181 с.

Лазарева В. И. Сопоставимость различных методов сбора зоопланктона в равнинном водохранилище // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала : Изд-во Даг. науч. центра РАН, 2010 б. С. 251 – 261.

Преображенская Е. Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда : Волог. кн. изд-во, 1960. Вып. 6. С. 253 – 322.

Ривьер И. К. Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. С. 191 – 210.

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

Ривьер И. К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск : Изд-во Пермякова, 2012. 390 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.

Экологические проблемы Верхней Волги / Ярославский гос.-техн. ун-т. Ярославль, 2001. 427 с.

Gerten D., Adrian R. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45, № 5. P. 1058 – 1066.

Einsle U. Crustacea, Copepoda : Calanoida und Cyclopoida. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1993. 209 p.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft/Ergebnisse der Limnologie*. 1977. Bd. 8. S. 71 – 78.