

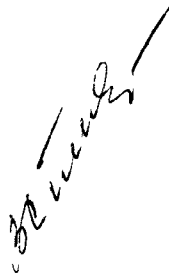
На правах рукописи

Столбунова Валентина Никитична

ЗООПЛАНКТОН ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

03.00.18 – гидробиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**



Борок 2006

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

Научный руководитель:
доктор биологических наук

Ирина Константиновна Ривьер

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, профессор Владимир Николаевич Яковлев
кандидат биологических наук Галина Васильевна Шурганова

Ведущая организация:
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, г. Москва

Защита состоится 28 апреля 2006 г. в 9³⁰ часов на заседании диссертационного совета К 002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742 п. Борок, Некоузского района, Ярославской области, тел./факс (48547) 24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан «25» апреля 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета:
кандидат биологических наук



Корнева Л.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

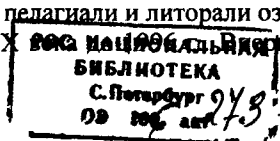
Актуальность темы. Озерные экосистемы за период их естественного существования претерпевают закономерные изменения в сторону увеличения их трофического статуса. В современный период в связи с антропогенной нагрузкой на водоемы происходит не только ускорение этого процесса, но в отдельных случаях проявляются нарушения естественного состояния их среды и биоты. В связи с этим очевидна актуальность исследований лимнических экосистем. Проблема сохранения качества воды и биологических ресурсов водоемов на современном этапе жизни общества приобрела глобальный характер. Зоопланктон является одним из наиболее существенных компонентов в трофической цепи и жизнедеятельности водоема в целом. Общеизвестна роль его в процессах самоочищения и использования как индикатора при биологическом анализе качества вод. Чрезвычайную ценность для изучения зоопланктона имеют многолетние ряды наблюдений на водоеме, что позволяет оценить не только значение межгодовых гидрометеорологических различий, но и тенденции развития зоопланктонных сообществ в процессе естественного эвтрофирования и вызванного антропогенным воздействием. Отсюда вытекает необходимость изучения таксономического состава зоопланктона, количественного развития не только групп, но и отдельных его видов, а также структуры, динамики и пространственного распределения сообщества. Накопленный по зоопланктону большой массив данных в системе экологического мониторинга оз. Плещеево можно рассматривать как одно из основных звеньев в описании современного состояния и прогностических оценок развития этого водоема – уникального памятника природы и истории России.

Цель и задачи исследования. Основная цель работы заключалась в изучении состояния зоопланктонного сообщества оз. Плещеево в изменяющихся условиях среды в результате естественного эвтрофирования и антропогенного влияния.

В задачи исследования входило:

1. Определить видовой состав и сезонные комплексы зоопланктона оз. Плещеево.
2. Выяснить характер пространственного распределения (горизонтального и вертикального) организмов зоопланктона.
3. Выявить специфику зоопланктоценозов прибрежной мелководной зоны озера.
4. Изучить динамику зоопланктона в сезонном, внутригодовом и многолетнем аспектах и оценить значимость отдельных видов и групп.
5. Оценить современное состояние экосистемы оз. Плещеево по структурным характеристикам зоопланктона в связи с эвтрофированием и антропогенной нагрузкой.
6. Провести сравнительный анализ зоопланктонных сообществ близко расположенных озер Плещеево и Неро как водоемов разного трофического типа.

Научная новизна исследований. Работа представляет собой первый обобщающий научный труд по зоопланктону оз. Плещеево. Впервые дана наиболее полная характеристика зоопланктонных сообществ пелагиали и литорали озера, определены изменения, которые произошли с начала XX века.



став, вертикальное и горизонтальное распределение планктонных организмов в годовом цикле, некоторые черты биологии массовых видов, сезонная, внутrigодовая и межгодовая динамика зоопланктона. Впервые приводится продукционная оценка кормовых ракообразных. По видам-индикаторам сапробности оценено качество воды в озере. Проведено сопоставление и выявлены особенности в зоопланктонных сообществах озер Плещеево и Неро – водоемов разного трофического типа. Перечисленные аспекты структуры и функционирования зоопланктонного сообщества оз. Плещеево расширяют и обогащают сведения об озерных экосистемах.

Практическое значение. Результаты многолетних исследований зоопланктонного сообщества оз. Плещеево включены в математическую модель водоема и использованы для прогнозирования современного состояния озера, положены в основу докладов, ответов на запросы различных заинтересованных организаций. Представленные материалы заслуживают внимания в плане сравнительно-лимнологических исследований и представляют ценность с точки зрения их дальнейшего использования при экологическом контроле и слежении за состоянием экосистемы этого интереснейшего природного объекта центральной России, экологического ядра национального парка «Плещеево озеро», подвергающегося загрязнению в результате хозяйственной деятельности на водосборе.

Апробация работы. Материалы работы докладывались на: III Всесоюзном симпозиуме «Антропогенное эвтрофирование природных вод» (Москва, 1983); II региональном совещании гидробиологов Урала «Биологические ресурсы водоемов, их охрана и рациональное использование» (Пермь, 1983); Всероссийской научной конференции «Когда Россия молодая мужала с гением Петра», посвященной 300-летию юбилею Отечественного флота (Переславль-Залесский, 1992); российско-финском симпозиуме "Symposium on monitoring of water pollution" (Борок, 1994); Международной конференции «Современные проблемы гидроэкологии» (Санкт-Петербург, 1995); Международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» (Борок, 2003); II Всероссийской конференции "Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана" (Борок, 2004); IV Международной конференции «Коловратки (таксономия, биология и экология)» (Борок, 2005), а также неоднократно обсуждались на межлабораторных отчетных сессиях ИБВВ РАН.

Публикации. Результаты исследований изложены в монографиях: коллективной – "Экосистема озера Плещеево" (1989) и авторской – "Зоопланктон озера Плещеево", находящейся в издательстве "Наука" (Москва, 2005). По материалам диссертации опубликована 21 работа.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и списка литературы. Материал изложен на 180 машинописных страницах, проиллюстрирован 44 таблицами и 46 рисунками. Список литературы составляют 169 работ, из которых 32 иностранные.

Автор выражает благодарность И.К. Ривьер за ценные советы в работе, руководителям гидробиологических исследований на оз. Плещеево В.Л. Складенко, Э.С. Бикбулатову, В.В. Законнову, приносит искреннюю признательность за консультации А.Н. Дзюбану, Э.С. Бикбулатову, И.Л. Пыриной, О.А. Ляшенко, З.М. Мыльни-

ковой, Н.Н. Жгаревой, В.П. Семерному. За помощь в сборе полевого материала благодарю М.А. Белякову. Глубоко признательна А.В. Крылову за всестороннюю помощь и содействие и В.Т. Комову – за поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ. Обоснованы тема диссертации, цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

В истории исследования зоопланктона оз. Плещеево можно рассматривать три периода. В начальный (1919–1931 гг.) выполненные работы были в основном фаунистическими, наиболее подробно изучалась литораль озера (Ласточкин, 1922, 1928, 1930; Кордэ, 1928). Незначительные данные о зоопланктоне глубоководной зоны содержатся в работах П.Г. Борисова (1924), М.И. Первухина (1927), М.А. Кастальской-Карзинкиной (1934).

Второй период (60-е – начало 70-х гг.) характеризовался спорадичностью сбора материалов на водоеме. Зоопланктон озера не был объектом систематических регулярных наблюдений (Маковеева, Кулемин и др., 1964; Максимова, 1974).

Характерной чертой третьего периода (1979–1996 гг.) были крупномасштабные комплексные исследования, проводимые Институтом биологии внутренних вод АН СССР (РАН) на всем водоеме по широкой программе и с охватом годового цикла процессов. Синхронность гидрологических, химических и биологических исследований позволила оценить состояние зоопланктонного сообщества более целостно (Ривьер, 1983; Столбунова, 1983, 1989, 1992, 1994, 1999, 2002). В конце 80-х – начале 90-х гг. к работам ИБВВ РАН на оз. Плещеево подключился Ярославский университет (Хлынина, 1992; Медянцева, Семерной, 1997).

ГЛАВА 2. ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены результаты обработки 1500 проб зоопланктона, собранных в 64 экспедициях, из которых 9 проведены в зимний период. Работы велись на 42 станциях, охватывающих всю акваторию озера: в глубоководной зоне, открытом мелководье и в заросшей макрофитами литорали. В период открытой воды исследования проводили с мая по октябрь в 1979–1981, 1983–1985, 1987–1992, 1996 гг. (в 1983 г. – и в ноябре до ледостава). Зимний зоопланктон отбирали в январе, феврале и марте 1983 г., в марте 1984–1985 и 1988–1992 гг., в 1996 г. – в начале апреля. Для сбора зоопланктона применялись одинаковые орудия лова, что имеет существенное значение для сравнения полученных данных. На глубоководных участках отбор проб производился видоизмененной моделью планктобатора ДК объемом 5 л (Столбунова, Кожевников, 1977), на самых малых глубинах (до 1 м) – мерным ведром, профильтровывая от 50 до 100 л воды через планктонную сеть (размер ячеек 0.064 мм) с последующей фиксацией 4% раствором формалина. Камеральная обработка сборов проводилась согласно принятой в гидробиологии методике (Методика изучения..., 1975).

Зоопланктон оценивали по видовому составу, числу видов и доминантов, средней индивидуальной массе (W_{cp}) зоопланктона за вегетационный период, численности (N), биомассе (B), а также соотношению между различными таксономическими группами (Андроникова, 1996): B_{Crust}/B_{Rot} – отношение биомасс ракообразных и коловраток, B_{Cycl}/B_{Cul} – отношение биомасс циклопов и калянид, $B_{летн}/B_{зимн}$ – отношение летних и зимних биомасс, N_{Clud}/N_{Cop} – отношение численностей кладоцер и ко-

пепод, B_z/B_{ph} – отношение биомасс зоо- и фитопланктона.

Использовались показатели биоразнообразия (Мэгарран, 1992): индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (H_N ; H_H) и индекс Бергера-Паркера (d), выражающий относительную значимость наиболее обильного вида. Оценивалась трофность озера (Мязметс, 1980) (E), сапробность (S) (Pantle, Buck, 1955; Sládeček, 1973, 1983), видовое сходство зоопланктонных сообществ – по индексу Чекановского-Сьеренсена (Песенко, 1982) (I). Рассчитывалась продукция по П/Б-коэффициентам (Иванова, 1985) с использованием уравнения Г.А. Печень (1964).

Параллельно со сбором зоопланктона проводились измерения глубины ручным лотом или эхолотом, температура воды – водным термометром в оправе или электротермометром, в самое светлое время суток определялась прозрачность воды диском Секки ($d=30$ см).

ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ И ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ОЗЕРА И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА

Оз. Плещеево расположено на территории Европейской части России в подзоне смешанных лесов на юге Ярославской области. Особенности его морфологического и гидролого-гидрохимического режимов оказывают существенное влияние на развитие зоопланктона.

Площадь водной поверхности озера составляет 51.5 км^2 , средняя глубина – 11.2 м, наибольшая – 24.3 м, литоральная площадь до глубины 3 м составляет 21.2%. Для водоема характерна ветровая активность и сильное взмучивание литорали (Экосистема озера..., 1989). Мелководье, открытое действию прибойной волны, представляет собой песчаные отмели с бедным зоопланктоном (Столбунова, 1983). При любом из преобладающих направлений ветра образуются две вихревые зоны интегральной циркуляции, расположенные симметрично относительно продольной или поперечной оси озера (Поддубный, Литвинов, 1983). В этих вихревых зонах циркуляции вод наблюдается тенденция к увеличению биомассы зоопланктона и разрежению его плотности между ними (Столбунова, 1989).

В озеро впадает более 15 притоков (Фортунов, Московский, 1970). Главным является р. Трубеж, в нижнем течении которой раскинулся старинный г. Переславль-Залесский, оказывающий сильное влияние на качество ее воды. Так, в пределах городской зоны реки отмечается большое количество α - β -мезосапробов из рода *Brachionus*, что свидетельствует о загрязнении. Полная замена воды в водоеме водой с водосборной площади происходит через 5.6 года.

По особенностям температурного режима оз. Плещеево относится к метагипотермическим водоемам (Тихомиров, 1982). Круглогодичный температурный режим характеризуется непродолжительной весенней гомотермией, устойчивой температурной стратификацией летом, продолжительной осенней гомотермией и обратной стратификацией по глубине зимой (Литвинов, Рощупко, 1983). Распределение зоопланктона по вертикали озера изменяется в зависимости от термического режима и связанной с ним стратификации водной массы (Столбунова, 1992).

Типичное распределение кислорода по глубине в течение года почти повторяет распределение температуры воды. В 20-60-е гг. sporadически наблюдался дефицит кислорода у дна, в 1983-1985 гг. отмечались в придонных слоях летний и зимний

дефицит кислорода. В период летней стратификации гипolimнион характеризовался наличием мощной анаэробной зоны (7–8 м) (Экосистема озера..., 1989). В 1996 г. она достигала 12–14 м, что привело к экстремальному сокращению экологической ниши холодолюбивых зоопланктеров-стенобионтов.

По нашим многолетним данным, прозрачность воды в озере остается высокой с максимумом в марте – до 800 см и более, а в 1988 г. – до 1150 см. Круглогодичная цветность воды незначительна и не превышает 10–20°, поэтому она не оказывает значительного влияния на прозрачность.

Обилие фито-, бактериопланктона и планктонных инфузорий обеспечивает существование многочисленных популяций зоопланктона. Общая биомасса водорослей в 80-е годы в весенний максимум их развития составляла 6–10 г/м³, увеличение доли динофитовых и «цветение» синезелеными явилось прямым признаком эвтрофирования водоема (Экосистема озера..., 1989). Величины биомасс фитопланктона в 90-е годы были несколько ниже, не отмечалось массовой вегетации синезеленых (Пырина, Ляшенко, 1992; Ляшенко, 1999). Наибольшая плотность бактериопланктона отмечалась в прибрежной мелководной зоне, особенно на литорали у р. Трубезж (4.35–4.98 млн. кл./мл). В пелагиали численность бактерий в поверхностном слое колебалась от 0.55 до 3.93 млн. кл./мл (Дзюбан, 1989). Летом максимум общего количества бактерий наблюдается над термоклинном (3–4 млн. кл./мл), зимой основная часть бактерий концентрируется в самых глубоких слоях. Максимальные показатели планктонных инфузорий отмечаются в мае (1419 тыс. экз./м³ и 178 мг/м³), с июня по август их численность уменьшается, в придонных слоях инфузории отсутствуют (Мыльникова, 2005).

ГЛАВА 4. ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА

Разнообразие зоопланктона определяет трофические взаимоотношения гидробионтов, составляет значительную долю в общей продуктивности водоема. Зоопланктон является кормовой базой рыб-планктофагов озера, в том числе «знаменитой» ряпушки. Исследование зоопланктонного сообщества проводилось в различных аспектах. Изучались следующие параметры: видовой состав пелагического планктона и зоопланктоценозы мелководной прибрежной зоны, сезонные комплексы зоопланктона в годовом цикле, некоторые черты экологии и биологии отдельных видов, особенности горизонтального и вертикального распределения организмов в водной толще озера.

4.1. Видовой состав и сезонные комплексы зоопланктона

По результатам наших исследований (1979–1996 гг.), в зоопланктоне оз. Плещеево обнаружен 171 вид: Rotatoria – 105, Cladocera – 45, Copepoda – 21 и личинка *Dreissena*, найденная в 1987 г. Наши работы пополнили список 20–30-х годов новыми, не указанными ранее видами, из которых Rotatoria – *Keratella hiemalis*, *K. cochlearis macracantha*, *Conochiloides natans*, *Notholca squamula*, *N. s. frigida*, *Brachionus calyciflorus*, *B. c. anuraeiformis*, *B. c. amphiceros*, *B. angularis*, *B. a. bidens*, *B. quadridentatus*, *B. q. melheni*, *B. q. zernovi*, *B. q. brevispinus*, *B. q. ancylognathus*, *B. q. chuniorbicularis*, *B. diversicornis homoceros*, *B. variabilis*, *B. leydigii*, *Euchlanis lucksiana*, *Collotheca mutabilis*, *Filinia maior*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. longiremis*, *P. luminosa*, *Lecane quadridentata*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Anuraeopsis fissa*, *Trichocerca*

elongata, *Trichotria truncata*; Copepoda – *Cyclops kolensis*; Cladocera – *Camptocercus rectirostris*, *Rhynchotalona falcata*, *Daphnia galeata*. Это пополнение произошло в основном за счет планктонных и зимних форм, ранее недостаточно изученных, а также появления в озере коловраток α - β -мезосапробов из рода *Brachionus* в связи с эвтрофированием и загрязнением водоема.

В разделе подробно рассматривается видовая структура зоопланктона в годовом цикле и приводится краткая эколого-биологическая характеристика основных коловраток и ракообразных озера в отдельные сезоны.

4.2. Горизонтальное распределение зоопланктона

Горизонтальное распределение зоопланктона в озере далеко неравномерно и определяется комплексом факторов: глубиной, динамикой водных масс, температурой, а также пищевым фактором.

В зимний период, когда влияние гидродинамических факторов на водную массу ослабляется, зоопланктон распределен особенно неравномерно. Его максимальное развитие наблюдается в марте. Наиболее богата центральная часть озера и участки с глубинами до 7 м, где летом располагается эпилимнион (до $1.05\text{--}1.57\text{ г/м}^3$). Основу зоопланктона составляют холодолюбивые коловратки и *Eudiaptomus graciloides*.

После вскрытия водоема прогрев мелководий от 7.5 до 13.4°C вызывал массовое развитие коловраток (до 70 тыс. экз./м³). В глубоководных менее прогретых участках с температурой воды у поверхности $6.8\text{--}8.1^\circ\text{C}$ развивался в основном холодолюбивый *Cyclops kolensis* (до 135 тыс. экз./м³ и 2.51 г/м^3).

С наступлением лета, когда температура воды у поверхности достигает $21\text{--}24^\circ\text{C}$, возрастает роль кладоцер и летних веслоногих. В поверхностном слое (0–2 м) в центре озера *Daphnia cucullata* достигала 2.22 г/м^3 , *Bosmina coregoni* – до 1.95 г/м^3 , *Mesocyclops leuckarti* – до 0.50 г/м^3 . В глубоководной зоне озера, а также на свале глубин образуются наиболее плотные скопления зоопланктона (биомасса до 5 г/м^3 и более). При любом из преобладающих направлений ветра наблюдается тенденция к увеличению биомассы зоопланктона в двух вихревых зонах циркуляции вод в озере и разрежения плотности между ними (рис. 1).

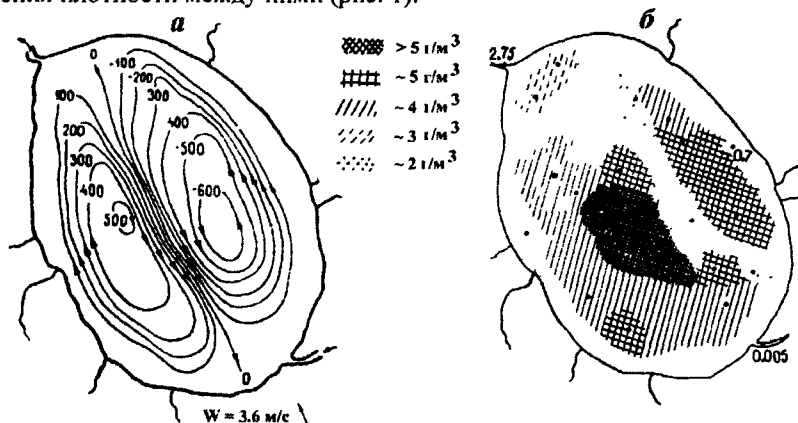


Рис. 1. Схема интегральной циркуляции вод (а, по: Поддубный, Литвинов, 1983) и горизонтальное распределение зоопланктона (б) в слое 0–2 м в летнее время.

В осенний период с понижением температуры воды до 11–13°C в планктоне еще присутствуют летние *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Conochilus unicornis*, из ракообразных – многочисленна *Bosmina coregoni*, встречаются *Daphnia cucullata* и *Eudiaptomus graciloides*. Распределение зоопланктона в поверхностном слое определяется погодными условиями, и при ветровом перемешивании воды оно более равномерное.

Межгодовые колебания общей численности зоопланктона в поверхностном слое пелагиали озера за вегетационный период мало отражались на величине биомассы, так как основу последней составляли ракообразные, за исключением 1989 г., когда преобладала крупная *Asplanchna priodonta* (табл. 1).

Таблица 1. Средние количественные показатели зоопланктона в поверхностном слое 0–2 м глубоководной зоны оз. Плещеево за вегетационный период в разные годы

Показатель	1980	1983	1984	1985	1989	1990	1991	1996
<i>N</i> , тыс. экз./м ³	753	310	308	416	219	522	277	216
<i>B</i> , г/м ³	3.06	4.74	5.18	3.92	6.91	3.16	3.16	3.57

4.3. Вертикальное распределение зоопланктона

Вертикальное распределение зоопланктона в озере изменяется в зависимости от условий сезона года, прежде всего от термического режима, других факторов стратификации водной массы, а также от немаловажного пищевого фактора.

В зимний период при устойчивой стратификации водной толщи и температуре воды 0–2.9°C, в поверхностном слое наиболее многочисленны коловратки родов *Keratella*, *Polyarthra*, *Synchaeta*; здесь максимальное содержание кислорода, минимальная температура, присутствуют бактерии и водоросли. Придонные скопления образуют *Filinia maior* и *Conochiloides natans*, хорошо переносящие дефицит кислорода, а также *Asplanchna priodonta*. В некоторые годы придонные скопления образовывал эвритермный *Conochilus unicornis*. *Eudiaptomus graciloides* заселяет всю толщу пелагиали озера с тенденцией возрастания численности к поверхности. Его количество значительно больше, чем *Cyclops kolensis*, который образует небольшие скопления в придонных слоях. Ветвистоусые *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Daphnia longispina* и *D. cristata* сосредоточены в металимнионе и придонных слоях.

Весной в период гомотермии при температуре 5–6°C коловратки и ракообразные распределяются по вертикали относительно равномерно. В конце мая, когда температура воды повышается до 17.0–17.5°C, начинает формироваться слой температурного скачка. В период летней стратификации водной толщи вертикальное распределение популяций зоопланктона позволяет выделить два основных комплекса: тепловодный многокомпонентный (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Pompholyx sulcata*, *Conochilus unicornis*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Eudiaptomus graciloides* и др.) и холодноводный малокомпонентный (*Keratella hiemalis*, *Filinia maior*, *Daphnia cristata*) (рис. 2–4).

Наибольшей плотности зоопланктон достигает в эпилимнионе, где интенсивно идут первичные продукционные процессы (Пырина и др., 1989). По мере охлаждения озера, ускорения циркуляции вод и значительном ветровом перемешивании водной толщи наступает осенняя гомотермия. Распределение коловраток и ракообразных по вертикали становится более равномерным.

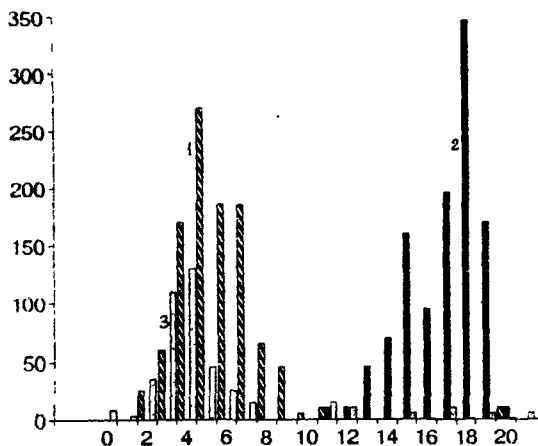


Рис. 2. Распределение основных видов коловраток 26 июля 1984 г. в центре озера. 1 – *Conochilus unicornis*; 2 – *Filinia maior*; 3 – *Keratella quadrata*. По оси ординат – численность, тыс. экз./м³; по оси абсцисс – глубина, м.

truncata; из ракообразных – *Camptocercus rectirostris*, *Rhynchotalona falcata*. Расцелился по всему озеру *Acanthocyclops vernalis*, ранее встречавшийся только в придаточных водоемах (Ласточкин, 1928). Появившаяся личинка дрейссены присутствует в планктоне и в прибрежной зоне, но в меньшем количестве, чем в глубоководной (Столбунова, 1994).

Количественное развитие зоопланктона в литорали неоднородно и зависит от степени зарастания мелководной зоны и ее глубины. Мелководья с разреженными зарослями рдеста немного богаче (588 тыс. экз./м³ и 2.58 г/м³) открытой литорали (440 тыс. экз./м³ и 1.49 г/м³). Из-за доступности открытых участков волновому перемешиванию биомасса преобладающих здесь пелагических видов в среднем в 3 раза ниже, чем в глубоководной зоне озера. В заросшем мелководье с глубиной 0.5 м отмечается наибольшее обилие зоопланктеров: численность в среднем достигает 550 тыс. экз./м³, биомасса – 9.5 г/м³. Прибрежную заросшую макрофитами зону озера населяют специфические прибрежно-фитофильные формы: *Sida crystallina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. reticulata*, *Polyphemus pediculus*, *Eucyclops macrurus*, *E. macruroides*, *E. serrulatus*, *Macrocyclus albidus* и др. *Sida* отдает предпочтение плавающим макрофитам с максимально выраженной листовой поверхностью. Совместно с сидой доминируют цериодафнии (табл. 2).

Таблица 2. Среднемаксимальные летние биомассы (г/м³) доминирующих кладоцер в макрофитах литорали озера

Cladocera	Тростянка	Хвощ	Камыш	Роголистник	Рдест	Гречица	Кубышка
<i>Sida crystallina</i>	3.00	2.93	0.87	1.03	5.50	11.51	16.74
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	6.47	13.23	1.04	1.00	1.50	12.00	15.61

4.4. Зоопланктоценозы прибрежной мелководной зоны

Литораль оз. Пleshчево с глубиной до 3 м составляет 21.2% всей его акватории. Мелководьям свойственны песчаные грунты (Законнов, 1989). Степень зарастания водоема несколько понизилась с 6% (Артеменко, 1989) до 5.3% (Папченко, Бобров, 1996). За годы наблюдений в заросшей литорали озера выявлено 140 видов. Состав зоопланктона мало изменился по сравнению с 20–30 гг. Выявлены не указанные ранее виды рода *Brachionus* (*B. calyciflorus*, *B. angularis*, *B. quadridentatus*, *B. diversicornis*, *B. leydigii*, *B. variabilis*) и их формы, а также *Euchlanis lucksiana*, *Collotheca mutabilis*, *Lecane quadridentata*, *Amuraeopsis fissa*, *Trichocerca elongata*, *Trichotria*

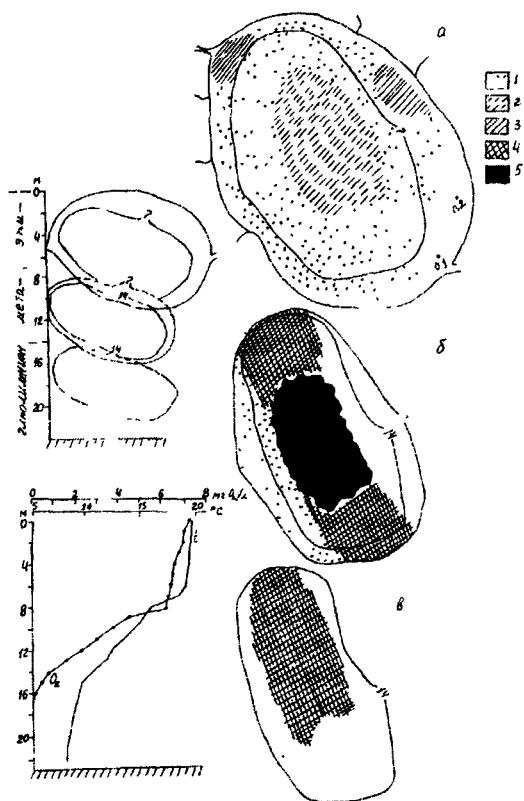


Рис. 3. Численность *Daphnia cristata* в эпи- (а), мета-(б) и гипolimнионе (в) озера 8 августа 1983 г. 1 – <1 тыс. экз./м³; 2 – 1–5; 3 – 5–20; 4 – 20–30; 5 – 30–60. t – температура; O₂ – кислород; цифры на изобатах – глубины, м.

По исследованиям В.В. Халько (1983), зарослевый планктон намного калорийнее пелагического: у прибрежно-фитофильных кладоцер калорийность достигает 0.50–0.82, в пелагиали – 0.14–0.59 ккал/г. Исследования зоопланктоценозов литоральных участков с глубинами 1.0–1.3 м показали, что биомассы зоопланктона в восточной части литорали ниже (средняя в июле 1984–1985 гг. – 0.51–1.16 г/м³), чем в западной (2.22–4.18 г/м³, соответственно). У восточного берега наблюдается повышенный уровень волнового воздействия, вследствие преобладающих в данном регионе ветров юго-западного и северо-западного направлений (Поддубный, Литвинов, 1983). Здесь обнаруживаются скопления нитчатых водорослей и отмирающих растительных остатков, что способствует дефициту кислорода. В течение длитель-

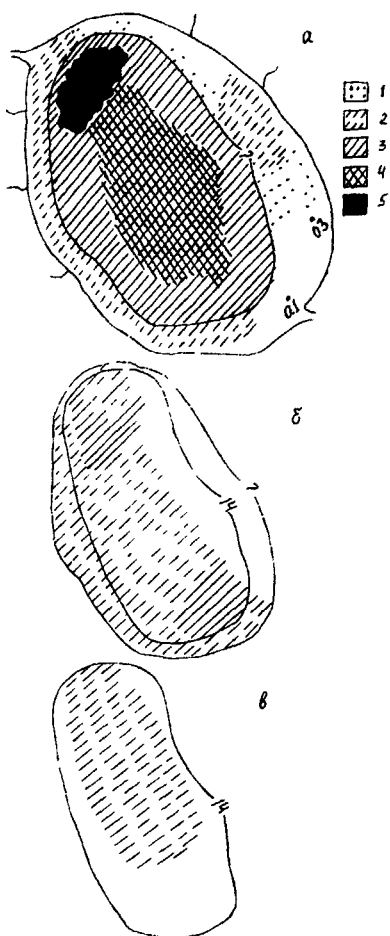


Рис. 4. Численность *D. sicullata* в эпи- (а), мета-(б) и гипolimнионе (в) озера 8 августа 1983 г. 1 – 1–2 тыс. экз./м³; 2 – 2–6; 3 – 6–30; 4 – 30–75; 5 – >100.

ного периода у восточного берега велись строительные работы автотрассы с выемкой грунта, в результате в озеро поступали загрязнения с дождевыми водами. На западном берегу экологические условия относительно более благоприятны.

ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА

Сезонная динамика зоопланктона определяется изменениями численности и биомассы его руководящих видов. В годовом цикле сезонный характер количественных изменений популяций массовых зоопланктеров видоспецифичен. Количественные показатели вариабельны, их межгодовые величины могут значительно различаться.

В озере во все месяцы по численности преобладают коловратки. Максимум зимнего *Conochiloides natans* наблюдается в марте-мае, а холодолюбивых *Keratella hieimalis*, *K. cochlearis macracantha*, *Filinia maior* – в мае-начале июня и вторично в сентябре-октябре. Численность *K. quadrata* и *K. cochlearis* возрастает в мае, в июне-августе – достигает максимальной величины, вторичное нарастание – в сентябре. Весенне-летние виды рода *Synchaeta* максимальной численности достигают в мае и июле-августе. Типичные летние *Filinia longiseta* и *Pompholyx sulcata* имеют максимумы в июле-августе, *Asplanchna priodonta* – в июне и в августе-сентябре. Колониальный *Conochilus unicornis* встречается в мае (в отдельные годы и зимой), первый максимум численности наблюдается в июне, второй – в июле-августе.

Из ракообразных зимой преобладает *Eudiaptomus graciloides*, его средняя многолетняя зимняя биомасса составляет 0.55 г/м^3 при максимуме – 1.55 г/м^3 . В июне наблюдается первый подъем биомассы рачка, к концу лета – второй максимум. Численность *Cyclops kolensis* зимой в среднем по озеру составляет около 2 тыс. экз./м³, в начале мая повышается до 135 тыс. экз./м³, биомасса – до 2.54 г/м^3 . Летом рачки уходят в придонные слои и в состоянии диапаузы опускаются в пелоген. В летнем планктоне довольно много *Mesocyclops leuckarti*, но из-за малых размеров его биомасса невелика – $0.4\text{--}0.5 \text{ г/м}^3$. Первый пик биомассы рачка отмечается в июне, второй – в сентябре. Кладоцеры приступают к массовому размножению уже с прогревом водоема и составляют значительную биомассу в летний период – в среднем до 2.33 г/м^3 . Наибольшие величины ее у *Daphnia cucullata* отмечаются в июле-августе, у *D. cristata* – в июле, у *D. longispina* – в июне-июле и в октябре. С конца июня-начала июля появляется летняя *Diaphanosoma brachyurum*, биомасса которой максимальна в августе. Биомасса *Bosmina coregoni* достигает максимума в июне-августе, в сентябре-октябре наблюдается второй пик.

Таким образом, для сезонной динамики численности и биомассы зоопланктона озера характерны весенне-летний и летне-осенний максимумы (рис. 5). По численности в озере преобладают коловратки (рис. 6). Роль веслоногих в водоеме более значительна, чем ветвистоусых. Основную биомассу зоопланктона образуют ракообразные-фильтраторы – *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, а также хищный рачок *Cyclops kolensis*.

На основании данных по биомассе зоопланктона рассчитана его продукция. М.Б. Иванова (1985) на обширном материале показала высокую устойчивость П/Б-коэффициентов различных групп зоопланктеров независимо от трофического статуса водоемов. Это явление, по-видимому, можно объяснить тем, что виды, развивающиеся в массе, находятся в пределах своего экологического оптимума, где их продукционные потенции проявляются наиболее полно.

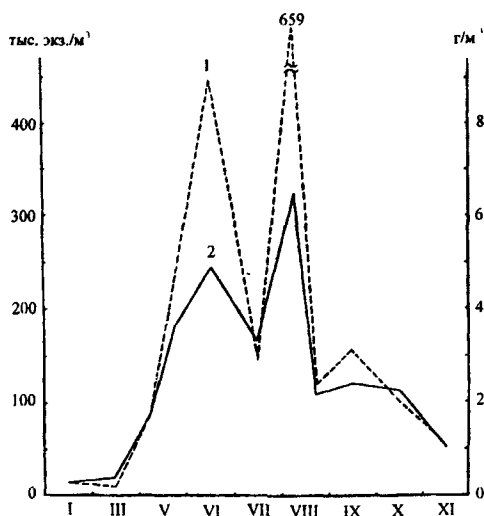


Рис. 5. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) всего зоопланктона в центральной части озера в 1983 г.

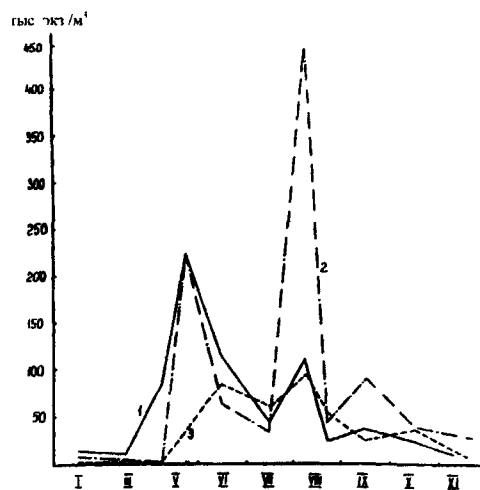


Рис. 6. Сезонная динамика численности групп зоопланктона в центральной части озера в 1983 г. 1 – Copepoda; 2 – Rotatoria; 3 – Cladocera.

Расчеты показали, что максимум продуцирования кормового мирного зоопланктона приходится на лето, на период максимального развития *Daphnia*, *Bosmina*, *Eudiaptomus*. Осенью (сентябрь-октябрь) продукционные показатели несколько снижаются, хотя и остаются на довольно высоком уровне (Столбунова, 1989).

ГЛАВА 6. МНОГОЛЕТНИЕ ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ ЗООПЛАНКТОНА

Рассматриваемый период наблюдений включает относительно теплые годы. По водности лет они входят в многоводную фазу, за исключением 1996 г., отличающегося маловодностью. Анализ межгодовой динамики развития зоопланктона показывает, что за период наблюдений состав планктона и его доминантный комплекс почти не менялись, а величины численности и биомассы зоопланктона в целом и его основных групп испытывали ежегодные флуктуации (табл. 3).

Таблица 3. Средние количественные показатели зоопланктона в центральной части оз. Плещеево в период открытой воды в разные годы (в числителе – N , тыс. экз./м³, в знаменателе – B , г/м³)

Группа	1979	1980	1983	1984	1985	1989	1990	1991	1996
Rotatoria	390 0.13	394 0.22	118 0.27	92 0.10	226 0.57	62 2.01	261 0.25	147 0.12	165 0.99
Copepoda	63 1.18	71 1.03	88 1.88	111 2.35	107 1.77	56 0.78	108 1.42	87 1.40	26 0.31
Cladocera	52 0.92	27 0.57	42 1.23	33 1.01	18 0.41	23 0.61	30 0.81	48 0.89	31 0.68
Veliger Dreissena	0	0	0	0	0	10 0.04	1 0.006	9 0.04	4 0.01
Общая	505 2.23	492 1.82	248 3.38	236 3.46	351 2.75	151 3.44	400 2.49	291 2.45	226 1.99

Максимальная численность зоопланктона, образованная коловратками, отмечалась в 1979–1980 гг., (77–80% от общей, соответственно). Максимум биомассы прослеживался в 1983–1984 гг. за счет интенсивного развития ракообразных. Высокая биомасса наблюдалась и в 1989 г., когда в планктоне доминировала крупная коловратка *Asplanchna priodonta* (в июле общая биомасса зоопланктона составляла 10.10 г/м³). Во все годы наблюдений по среднегодовой величине и среднемноголетней среди ракообразных преобладали Copepoda, за исключением 1996 г. В этом году отмечалась низкая биомасса ракообразных в зимне-весенний период. Обычно многочисленная зимняя генерация диаптомуса была представлена единичными экземплярами, а весенний кольский циклоп характеризовался в мае низкими количественными показателями: 2 тыс. экз./м³ и 0.05 г/м³. В предыдущие годы обилие рачка колебалось в пределах 30–135 тыс. экз./м³ и 0.68–2.51 г/м³. Летом при высокой температуре воды до 24°C наблюдалось массовое поражение *Daphnia cucullata* (важного кормового объекта планктофагов в озере) грибом-паразитом – эпобионтом *Aphanomyces* из сапролегниевых (до 70%) (рис. 7). Однако среднетлетняя биомасса зоопланктона для толщи воды в озере оставалась значительной, как и в предыдущие годы (около 3.0 г/м³).

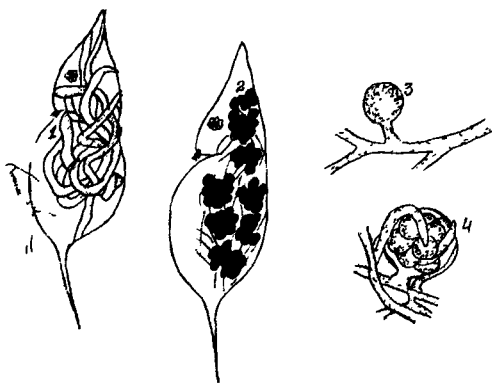


Рис. 7. *Daphnia cucullata*, пораженная грибковым паразитом *Aphanomyces* 1 – мицелий; 2 – ооспоры; 3 – зооспорангий; 4 – оогоний и антеридии.

Характер сезонной динамики планктона по годам довольно устойчив. Наибольшие биомассы отмечают- ся летом.

Снижение и увеличение численности коловраток мало отражаются на величине общей биомассы зоопланктона, так как его основу образуют ракообразные. Во все летние месяцы биомасса была высокая; 1983–1984 гг. выделялись большими показателями (до 5.11 г/м³) благодаря максимальному развитию ракообразных – *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Diaphanosoma brachyurum*.

По среднемноголетним показателям в годовом цикле индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера, рассчитанный по численности (H_N), изменяется в среднем в пределах 2.15–3.85, а H_B , рассчитанный по биомассе, колеблется от 0.97 до 3.30. В ходе сезонных изменений весной видовое разнообразие растет, летом (от июля к августу) – стабилизируется, осенью и зимой – снижается (табл. 4).

Таблица 4. Сезонные изменения среднемноголетних показателей индекса видового разнообразия в пелагиали оз. Плещеево

H	Весна	Лето			Осень		Зима
	V	VI	VII	VIII	IX	X	III
H_N	2.64	3.13	3.27	3.08	3.00	3.21	2.72
H_B	1.98	2.71	2.61	2.77	2.70	2.47	1.88

Продолжительный период наблюдений показал, что помимо количественных изменений зоопланктона в среднем по годам, имеются существенные флуктуации и размерных показателей зоопланктеров (табл. 5). Средние показатели биомассы в разные годы наименее вариабельны. Вариабельность численности и среднего веса зоопланктера оценивается выше. Зоопланктонное сообщество по годам зависит от соотношения размерных групп и численности всего зоопланктона.

Таблица 5. Средние значения (за май-июль, октябрь) численности (N , тыс. экз./м³), биомассы (B , г/м³) зоопланктона и среднего веса (W , мг) зоопланктера в оз. Плещеево

Показатели	1979	1980	1983	1984	1985	1990	1991	1996
B	2.57	2.10	3.12	3.49	2.88	2.49	2.73	2.15
N	675	567	194	250	492	400	401	236
W	0.0038	0.0037	0.0161	0.0140	0.0058	0.0062	0.0068	0.0091

За исследованный период количественные показатели зоопланктона в озере свидетельствуют о его высоком кормовом потенциале. Значительных изменений состояния зоопланктона в сторону его ухудшения не наблюдается.

ГЛАВА 7. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ЗООПЛАНКТОНА В ПРОЦЕССЕ ЭВТРОФИРОВАНИЯ И ВОЗРАСТАНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

В начале XX в. оз. Плещеево относили к олиготрофному типу. Оно оставалось бы таким еще долго, если бы не испытывало антропогенного эвтрофирования – «сверхудобрения» вод из-за загрязнения сельскохозяйственными и коммунальными стоками, а также влияния промышленных предприятий г. Переславля-Залесского. В настоящее время водоем является мезотрофным с четко намечившимися признаками эвтрофирования, а впадающая в него р. Трубеж остается поставщиком бытовых и промышленных сточных вод. Кроме того, на берегах озера расположены теперь многочисленные зоны отдыха, дачные комплексы, в непосредственной близости – деревни, бензозаправочные станции, авторемонтные мастерские. Загрязнителями водоема являются и ливневые стоки, поступающие с территории города и площадок промышленных предприятий.

В первые годы наших исследований (1979–1980 гг.) на оз. Плещеево видовой состав зоопланктона по сравнению с 30-ми годами обогатился новыми видами, среди которых коловратки α - β -мезосапробы из рода *Brachionus* свидетельствуют о загрязнении озера. Олигосапроб *Pompholyx complanata*, будучи летним доминантом в 20–30-е гг., в настоящее время утратил свое преобладающее положение и присутствует в планктоне в единичных экземплярах, его заменил *P. sulcata* – β -мезосапроб, достигающий в озере 520 тыс. экз./м³. Постоянно встречаются β -мезосапробы *Filinia longisetata* и *F. maior* (до 230 и 430 тыс. экз./м³, соответственно). В 90-е годы перестали попадаться в зоопланктоне озера следующие олигосапробы: ветвистоусые *Bosmina crassicornis* и *B. longispina*, а также коловратка *Polyarthra longiremis* (в 1979 г. ее численность достигала 70 тыс. экз./м³), а веслоногие β -мезосапробы *Acanthocyclops vernalis* и *Macrocyclops albidus* распространились по всему озеру. Из основного комплекса зоопланктеров – β и β - α -мезосапробы составляют 47% от общего числа видов.

В зоопланктонном сообществе р. Трубеж – главном притоке озера у с. Красное (выше города) присутствуют коловратки – олигосапробы родов *Trichotria* и

Notholca, встречаются *Kellicottia*, *Polyarthra*, *Keratella*, а также единичные экземпляры ветвистоусого рачка *Bosminopsis deitersi* – типичного речного олигосапроба. В 20-е годы прошлого столетия этот рачок встречался в реке в больших количествах. На этом участке количественные показатели зоопланктона невелики: 0.5–12 тыс. экз./м³ и 0.001–0.03 г/м³. Индекс сапробности по Пантле и Букк отражает здесь относительное благополучие качества воды и соответствует олигосапробной зоне (0.99–1.46). На участке, подверженном загрязнению в пределах городской зоны, отмечается наибольшее разнообразие и численность (до 30% от общей) α - β -мезосапробных коловраток из р. *Brachionus*, из которых доминируют 1–2 вида. Общая плотность и биомасса зоопланктеров составляет 15–32 тыс. экз./м³, биомасса – 0.03–0.04 г/м³, индекс сапробности достигает 1.90. В устье реки среди 23 видов преобладают β и β - α -мезосапробы. Численность и биомасса возрастают до 256 тыс. экз./м³ и 0.41 г/м³, доминируют – 2–3 вида, индекс сапробности – 1.92, что свидетельствует о загрязняющем влиянии на р. Трубеж г. Переславль-Залесского.

В полосе зарослей приустьевое участка, благодаря процессам самоочищения, уже в полукilометровой от устья зоне озера число доминантов увеличивается до 4, индекс сапробности (1.63) и доля зоопланктеров – индикаторов α - β -мезосапробных вод снижаются. В центре озера индекс сапробности составляет 1.60. Поступающие загрязнители, видимо, разрушаются уже в прибрежных участках.

Весной в пелагиали озера, при большом поступлении паводковых вод индекс сапробности высокий – в среднем 1.76. Прогрев водоема и усиление минерализационной деятельности микроорганизмов, а также обилие зоопланктеров-фильтраторов способствуют интенсификации процессов самоочищения. Индекс сапробности в пелагиали в июле-августе снижается до 1.49–1.50, в открытой литорали – 1.48–1.52. В целом озеро можно охарактеризовать как β -мезосапробный водоем.

За период наших исследований видовой состав зоопланктона в озере почти не изменился, не наблюдалось закономерного снижения показателей индекса видового разнообразия. За вегетационный период (май-октябрь) величины H_{cum} в многолетнем ряду в среднем колебались от 2.77 до 3.31. Доминантный комплекс ракообразных, составляющих основную биомассу зоопланктона в водоеме, также остался за этот период неизменным, наблюдались лишь межгодовые колебания его численности и биомассы. В многолетнем ряду более стабильны количественные величины *Daphnia cucullata* и *Mesocyclops leuckarti* (табл. 6).

Наибольшая степень доминирования везде по озеру наблюдалась в марте и, особенно, в мае, вследствие преобладания зимой – диаптомуса, весной – кольского циклопа. Индекс d изменялся в пределах 0.13–0.45, летом он был максимален – до 0.84, степень доминирования – минимальная. Осенью индекс d остается высоким – до 0.78.

Для оценки изменений, происходящих в озерных экосистемах в связи с загрязнением и эвтрофированием, в настоящее время широко применяются индикационные показатели, приведенные И.Н. Андрониловой (1980, 1988, 1993, 1996). Автор показывает возможность использования зоопланктона как показателя процесса эвтрофирования водоема, отмечая одновременно обязательное наличие многолетних наблюдений.

Таблица 6. Изменение численности (N , тыс. экз./м³) и биомассы (B , г/м³) доминирующих ракообразных за май-октябрь в центральной части озера

Годы	<i>Daphnia cucullata</i>		<i>Bosmina coregoni</i>		<i>Eudiaptomus graciloides</i>		<i>Mesocyclops leuckarti</i>	
	N	B	N	B	N	B	N	B
1980	12.0	0.44	14.7	0.27	14.0	0.51	3.6	0.10
1983	14.1	0.54	15.6	0.40	22.2	1.17	2.5	0.18
1984	8.8	0.45	10.7	0.26	42.2	1.73	2.6	0.07
1985	22.5	0.29	7.5	0.08	18.7	0.59	1.9	0.31
1989	9.5	0.33	7.3	0.14	10.2	0.60	1.0	0.03
1990	14.8	0.47	12.0	0.19	11.0	0.52	4.0	0.13
1991	7.5	0.31	36.5	0.39	12.8	0.44	3.6	0.12
1996	19.8	0.63	9.5	0.12	4.0	0.26	3.5	0.11
Среднегодовья:								
80-е гг.	13.4	0.41	11.2	0.23	21.5	0.92	2.3	0.14
90-е гг.	14.0	0.47	19.3	0.23	9.3	0.41	3.7	0.12

Согласно И.Н. Андрониковой, с увеличением эвтрофирования изменяется соотношение между различными таксономическими группами: уменьшается показатель отношения биомассы ракообразных к биомассе коловраток (B_{Crust}/B_{Rot}) и увеличиваются показатели отношения численности кладоцер к численности копепоид (N_{Clad}/N_{Cope}) и отношения биомассы циклопов к биомассе каланид (B_{Cyc}/B_{Cal}). По данным наших исследований, в 90-е годы прослеживается увеличение показателей B_{Cyc}/B_{Cal} , наблюдается тенденция к увеличению показателя N_{Clad}/N_{Cope} . По отношению B_{Crust}/B_{Rot} четкой закономерности снижения этого показателя не прослеживается, хотя его среднегодовья величина в 90-е годы ниже (табл. 7).

Таблица 7. Структурные показатели зоопланктона в пелагиали озера в годовом цикле

Годы	Отношение биомассы (B) и численности (N) отдельных групп				
	B_{Cyc}/B_{Cal}	N_{Clad}/N_{Cope}	B_{Crust}/B_{Rot}	$B_{лет}/B_{зим}$	E
1980	0.63	0.37	7.53	3.14	1.75
1983	0.56	0.48	11.59	12.03	1.63
1984	0.34	0.30	38.62	7.75	2.00
1985	0.69	0.16	4.11	4.61	1.85
1989	0.59	0.40	0.77	15.80	0.71
1990	1.33	0.27	9.25	9.36	0.84
1991	1.37	0.52	9.14	3.00	0.80
1996	2.39	1.18	1.00	96.33	3.20

Отношение показателя $B_{лет}/B_{зим}$ укладывается в уровень мезотрофных озер, за исключением 1996 г., когда зимняя биомасса была низкой. По индексу Мязмеса E просматривается тенденция от мезотрофии к эвтрофии озера.

В 1996 г. проводились наблюдения по влиянию действующего открытого водозабора на зоопланктоценозы. Изучение доминирующих экологических групп зоопланктона, доминирующих видов, колебаний видового разнообразия, количественных показателей зоопланктона, степени трофии не выявило особых изменений в районе водозабора по сравнению с фоновым центральным участком.

Сукцессия зоопланктонного сообщества оз. Плещеево, вызываемая антропогенным воздействием на экосистему водоема, протекает относительно медленно.

ГЛАВА 8. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ДВУХ ОЗЕР ОДНОГО РЕГИОНА

В пределах Ярославского Поволжья на расстоянии около 60 км от оз. Плещеево, в южной части Ростовской низины расположено мелководное эпитермическое оз. Неро. Эти соседние озера, являясь наиболее крупными в центре Средней полосы Европейской России, по генезису и времени образования подобны (Тюремнов, 1956). Имея одновременное ледниковое происхождение (Чижилов, 1956), в своем далеком прошлом они были, возможно, заселены единой фауной. Однако характерные черты озер были изменены многовековыми последующими природными процессами. В настоящее время оз. Неро – мелководный, эвтрофирующийся водоем, с большой зарастаемостью и мощными донными отложениями (до 20 м) (Современное состояние..., 1991). По площади зеркала оно сходно с оз. Плещеево и при среднем многолетнем уровне составляет 57,8 км². Однако по другим морфометрическим показателям отличается: наибольшая глубина – 4,7 м, средняя – 1,6 м, глубины, близкие к 1,5 м, составляют более 50% всей акватории, объем воды в 6,5 раз меньше (Бикбулатов и др., 2003). Оз. Неро отличается от оз. Плещеево высокой интенсивностью обмена. В озеро впадает 20 притоков, из них основной – р. Сара, вытекает – р. Векса Ростовская. В связи с частым ветровым перемешиванием кислородный режим летом благоприятный. Зимой дефицит кислорода во всей толще воды наступает уже в первой половине зимы, в то время как в оз. Плещеево дефицит кислорода наблюдается только в 2–3-х-метровом слое. Вертикальное распределение температуры воды в безледный период почти равномерное. По сравнению с оз. Плещеево холодный изотермический слой в оз. Неро совсем не выражен из-за малых глубин и высокой теплоемкости иловых отложений. Прозрачность летом мала – 30–50 см, что определяется близостью дна и ветровой взмучиваемостью, зимой увеличивается до 200 см. По уровню развития бактериопланктона (Лаптева, Монакова, 1976), фитопланктона, концентраций хлорофилла «а» и других пигментных характеристик (Ляшенко, 1991; Сигарева, Ляшенко, 1991; Бабаназарова, Ляшенко и др., 2004) оз. Неро относится к водоемам высокоэвтрофного типа. По зоопланктону озера имеются незначительные ранние сведения в работе А.А. Кулемина (1930) по питанию леща, в желудках которого были найдены остатки 17 видов зоопланктеров. В проведенных в 1951–1952 гг. палеоолимологических исследованиях донных отложений отмечены остатки 15 видов ветвистоусых (Кордэ, 1956). В июне-июле 1962 г. изучались зоопланктоценозы зарослей (Монаков, Экзерцев, 1970). Обнаружено 70 видов зоопланктона. Наиболее обстоятельно зоопланктон изучался в 1980, 1982, 1987–1990 гг. (Ривьер, Столбунова, 1991). Зоопланктоценозы зарослей исследовались в 1987–1989 гг. (Баканов, Столбунова и др., 2001).

Видовой состав зоопланктона оз. Неро своеобразен и типичен для мелководного водоема – озера-пруда. В связи с мелководностью, высокой мутностью и значительной степенью эвтрофирования планктон качественно беднее, чем в оз. Плещеево. Из обнаруженных в планктоне 130 видов коловраток – 71, ракообразных – 59. В главе приводится полный список коловраток и ракообразных оз. Неро, включая зоопланктоценозы зарослей.

На уровне семейств и родов сходство зоопланктонных сообществ в озерах велико, индекс Чекановского-Сьеренсена составляет 90–87%; по числу видов он меньше

– 66%; общих видов – 58–77%. В обоих озерах из коловраток наиболее богато представлено сем. *Brachionidae*, более насыщен р. *Brachionus*. Озерные коловратки *Kellcottia longispina* и виды рода *Notholca* представлены в оз. Неро бедно. *Conochilus unicornis* дает кратковременные всплески развития, а многочисленный холодолюбивый *Conochiloides natans*, обычный в оз. Плещеево, в оз. Неро отсутствует. Из ракообразных преимущественное развитие в оз. Неро имеет *Bosmina longirostris*. *Daphnia longispina* и *D. galeata* встречаются единичными экземплярами, в большем количестве регистрируется *D. cucullata*. Летом доминирует *Mesocyclops leuckarti*, зимой и весной – *Cyclops kolensis*. *Thermocyclops oithonoides* и *T. crassus* отмечены в пробах единичными экземплярами, диаптомид в озере фактически нет. «Хищное звено», кроме *Mesocyclops*, образует немногочисленная *Leptodora* и факультативный хищник – *Asplanchna*. Массовый вид осенью – *Chydorus sphaericus*.

Отличительная особенность оз. Неро – наибольшее видовое разнообразие зоопланктона и присутствие лимнических форм в свободной от макрофитов центральной части Левского залива (здесь выше прозрачность воды и меньше взвесей), по сравнению с центральной, открытой, интенсивно перемешиваемой части самого озера.

В зимний период в оз. Неро отсутствует взмучивание, наблюдается большая прозрачность водной толщи и значительный прогрев. Однако уже в январе отмечается дефицит кислорода. В связи с заморными явлениями коловратки к весне отмирают, их численность в 4–40 раз меньше, чем в это время в оз. Плещеево (табл. 8).

Таблица 8. Количественные показатели зоопланктона в марте в разные годы

Показатели	Оз. Неро		Оз. Плещеево	
	1988	1989	1988	1989
Весь зоопланктон	21 / 0.79	24 / 0.87	48 / 1.02	33 / 0.64
Rotatoria	4 / 0.002	0.4 / 0.001	16 / 0.02	16 / 0.02
<i>Cyclops kolensis</i> +Copepodit	17 / 0.74	23 / 0.87	4 / 0.09	9 / 0.24

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

В котловине озера вследствие дефицита кислорода копеподиты *C. kolensis* поднимались от дна, скапливались у нижней кромки льда, находились в угнетенном состоянии, что никогда не наблюдается в оз. Плещеево. Средняя биомасса зимнего зоопланктона в озерах в 1988–1989 гг. оказалась сходной (0.83 г/м³), однако в оз. Плещеево ее определял *Eudiaptomus graciloides*, а *Cyclops kolensis* составлял всего 0.09–0.24 г/м³.

Мелководность оз. Неро, восприимчивость к смене метеоусловий, скорый прогрев, большая перемешиваемость в период открытой воды создают условия для быстрой, полной смены сообществ, чего никогда не бывает в стратифицированном оз. Плещеево. Там весеннее сообщество передвигается по вертикали, частично опускаясь в гипolimнион, а в эпилимнионе появляется летнее. В оз. Неро происходит смена доминантов в течение месяца и расселение их по всему водоему.

Весной в период расцвета коловраточного зоопланктона в оз. Неро доминируют *Brachionus calyciflorus* и *B. angularis bidens*. Из ракообразных в начале мая в центральной зоне размножается популяция *Cyclops kolensis*. Первый максимум численности зоопланктона завершается размножением *Bosmina longirostris*, ее пик наблюдается в июне. Этот рачок-фильтратор достигал высокой численности в Левском за-

ливе и в юго-восточной заросшей части озера и избегал открытых, наиболее взмучиваемых участков. Благодаря раннему вскрытию озера в 1988–1989 гг. (по сравнению с 1987 г.) и его интенсивному прогреву (в середине мая температура воды достигала 17.5°C), по всему озеру расселилась летняя *Keratella quadrata*, в центральной части и у истоков р. Вексы – *Asplanchna priodonta*, а в первой декаде июня при температуре воды 20.0–23.5°C – *Filinia longiseta* и *Conochilus unicornis*. Коловратки озерного комплекса давали вспышки развития при кратковременных периодах штилевой погоды.

Высокие температуры воды в июне-июле 1988–1989 гг. создали благоприятные условия для массового развития *Brachionus diversicornis*, характерного для южных эвтрофных водоемов, в июне 1988 г. развивался и *B. quadridentatus*. Среди ракообразных в озере кратковременно отмечалась лимническая *Daphnia cucullata*, она заселяла открытую часть. В июле-августе преобладала *Asplanchna priodonta*, в сентябре-октябре господствовал *Chydorus sphaericus* и *Keratella quadrata*, в отдельные годы – *Bosmina longirostris*.

Набор доминирующих видов в холодном 1987 г. был уже, чем в 1988–1989 гг., которые отличались более интенсивным развитием зоопланктона (табл. 9).

Таблица 9. Изменения средних количественных показателей зоопланктона (1 – тыс. экз./м³, 2 – г/м³) открытых участков оз. Неро за май-октябрь

Группа	V		VI		VII		VIII		IX		X	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1987 г.												
Rotatoria	483	1.42	37	0.13	70	1.34	435	3.36	256	0.24	391	0.27
Copepoda	44	0.39	142	1.04	14	0.09	85	0.51	21	0.16	3	0.02
Cladocera	1	0.01	265	1.84	8	0.11	28	0.26	166	1.71	21	0.25
Всего	528	1.82	444	3.01	92	1.54	548	4.13	443	2.11	415	0.54
1988 г.												
Rotatoria	389	0.61	1816	2.75	1130	7.36	–	–	160	1.12	411	1.81
Copepoda	296	3.16	256	1.73	86	0.40	–	–	27	0.19	0.30	0.003
Cladocera	1	0.01	434	2.07	66	0.33	–	–	188	0.75	175	1.04
Всего	686	3.78	2506	6.55	1282	8.09	–	–	375	2.06	586	2.85
1989 г.												
Rotatoria	1602	13.53	–	–	312	2.42	–	–	56	0.30	114	0.41
Copepoda	64	0.42	–	–	140	1.11	–	–	28	0.12	21	0.62
Cladocera	39	0.25	–	–	24	0.09	–	–	27	0.13	76	0.41
Всего	1705	14.20	–	–	476	3.62	–	–	111	0.55	211	1.44

При сопоставлении количественных показателей отдельных групп и всего зоопланктона в разные годы видно, что зоопланктон в оз. Неро обилен, особенно его численность. Это связано с доминированием в сообществе коловраток и малой доли ракообразных, из которых многочисленны мелкие *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*.

Сопоставление видового состава зарослевого зоопланктона озер Плещеево и Неро обнаруживает очень близкое сходство. Повышенные концентрации зоопланктонов в этих водоемах относятся к зарастающим участкам, особенно на малых глубинах (0.5–0.7 м). Многочисленные фитофильные ракообразные из родов *Ceriodaphnia*, *Sida*, *Simocephalus*, *Eucyclops*, *Macrocylops* приурочены более к по-

груженной растительности. *Bosmina longirostris* – единственный ветвистоусый рачок, достигающий по всему оз. Неро высокой плотности, обильно размножается в зарослях воздушно-водной растительности. Его численность в «окнах» воды среди растений достигает более 2 млн. экз./м³. В оз. Плещеево рачка несколько меньше; максимальная плотность за годы наблюдений – 819 тыс. экз./м³ (ст. р. Кухмарь). В оз. Неро преобладают коловратки – зоопланктеры с коротким жизненным циклом, диаптомид с длительным циклом развития почти нет, в то время как в оз. Плещеево диаптомус господствует.

Общее число видов и доминантов в оз. Неро меньше, значительно сокращена численность дафний; кривая сезонной динамики имеет хорошо выраженный весенне-летний максимум. По сравнению с мезотрофным оз. Плещеево структурные показатели зоопланктона оз. Неро характеризуют его как эвтрофное и соответствуют данным, приводимым И.Н. Андрониковой для этого типа водоемов (1996) (табл. 10).

Таблица 10. Структурные показатели зоопланктона озер за вегетационный сезон

Показатель	Оз. Плещеево	Оз. Неро
Общее число видов	171	130
Число доминирующих видов	22	11
Rotatoria, ч/б	168/0.76	527/2.67
Copepoda, ч/б	86/1.50	83/0.68
Cladocera, ч/б	25/0.65	99/0.59
Индекс видового разнообразия (<i>H</i>)	3.32	2.30
B_{Cruz}/B_{Rot}	2.83	0.48
B_{Cycl}/B_{Clad}	0.75	> 100
B_z/B_{ph}	0.89	0.31

Примечание. Показатели биомассы групп зоопланктона в оз. Плещеево взяты по средней 80-х гг. за вегетационный сезон; ч – численность, тыс. экз./м³; б – биомасса, г/м³; B_{ph} – (по: Экосистема озера..., 1989).

ВЫВОДЫ

1. Зоопланктон оз. Плещеево представляет собой совокупность типичных озерных организмов, характерных для Центрального региона России. В озере обнаружен 171 вид: Rotatoria – 105, Cladocera – 45, Copepoda – 21 и личинка *Dreissena*. Впервые для озера указаны 35 видов. Основной фаунистический комплекс зоопланктеров за годы исследований остался неизменным, наблюдаются изменения лишь в их количественном соотношении.
2. Зоопланктон состоит из двух экологических комплексов – холодолюбивого, развивающегося зимой и переживающего лето в пелогене, и теплолюбивого, функционирующего летом, зимующего на дне в виде покоящихся стадий.
3. В горизонтальном распределении зоопланктона наблюдается тенденция к увеличению биомассы в двух вихревых зонах циркуляции вод в озере и разрежения плотности между ними. В вертикальном распределении выделяются фазы: весенне-осенняя с наиболее равномерным распределением зоопланктеров при гомотермии и полном перемешивании водной толщи; устойчивая летняя с хорошо выраженной прямой температурной стратификацией и наибольшей плотностью организмов в эпилимнионе, зимняя с наличием обратной стратификации, когда зоопланктон сосредоточен в основном в придонных слоях.
4. Сезонная динамика зоопланктона определяется последовательной сменой доминирующих видов с весенне-летним и летне-осенним максимумами. По численности в озере во все месяцы преобладают коловратки. Основную биомассу зоопланктона образуют ракообразные: *Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops kolensis*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*. Максимальная продукция кормового мирного зоопланктона наблюдается летом.
5. Наибольшее обилие зоопланктеров в литорали отмечается в заросшем мелководье с глубиной 0,5 м, где развиваются специфические прибрежно-фитофильные формы, достигающие в среднем численности 550 тыс. экз./м³ и биомассы 9,5 г/м³. На открытых мелководьях, доступных волновому перемешиванию, преобладают пелагические виды; их биомасса в 3 раза ниже, чем в глубоководной зоне озера.
6. Многолетние количественные показатели зоопланктона в озере высокие. Биомасса в пелагиали в среднем варьировала от 2,0 до 3,5 г/м³. Значительных изменений состояния зоопланктона не наблюдалось.
7. Биологическая оценка качества воды озера показала, что в пределах городской зоны и в устье р. Трубуж в зоопланктоне возрастает доля α - β -мезосапробов, повышаются величины индекса сапробности. Однако благодаря процессам биологического самоочищения в полосе зарослей приустьевое участка уже в полукилометровой от устья зоне озера доля зоопланктеров – индикаторов α - β -мезосапробных вод и величина индекса сапробности снижаются. В целом озеро характеризуется как β -мезосапробный водоем.
8. Индикационные показатели зоопланктона свидетельствуют о принадлежности оз. Плещеево к мезотрофному типу.
9. Сравнительный анализ зоопланктонных сообществ оз. Плещеево и соседнего оз. Неро показал, что в условиях эвтрофирования и антропогенной нагрузки сукцессия зоопланктона оз. Плещеево протекает медленней в связи с иной морфологией водоема и наличием охранной зоны вокруг озера – центра национального парка.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево как компонент его экосистемы // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 46–62.
- Столбунова В.Н. О некоторых показателях эвтрофирования оз. Плещеево // Антропогенное эвтрофирование природных вод: тез. докл. III Всесоюз. симпоз. Москва, 1983. С. 190–191.
- Халько В.В., Столбунова В.Н., Базаров М.И. Некоторые закономерности формирования продукционных показателей молоди рыб с разной экологией // Биологические ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование: тез. докл. II регион. совещ. гидробиол. Урала. Пермь, 1983. Ч. 2. С. 66–68.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н., Жгарева Н.Н. Особенности сезонных изменений и долговременных сукцессий зоопланктонных сообществ в водоемах различного типа // V съезд ВГБО: тез. докл. Куйбышев, 1986. Ч. 2. С. 133–134.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. С. 156–173.
- Столбунова В.Н. О нахождении *Conochilus unicornis* Rousselet (Rotatoria) в зимнем зоопланктоне оз. Плещеево и особенностях его экологии // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 88. С. 51–56.
- Столбунова В.Н. Характеристика вертикального распределения зоопланктона оз. Плещеево в годовом цикле // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль, 1992. С. 50–67.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Оценка степени эвтрофирования и загрязнения оз. Плещеево по состоянию летнего и зимнего зоопланктонных сообществ // Тез. докл. Всерос. науч. конф. «Когда Россия молодая мужала с гением Петра», посвященной 300-летию юбилею Отечественного флота. Переславль-Залесский, 1992. С. 120–121.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Оценка степени эвтрофирования и загрязнения оз. Плещеево по состоянию летнего и зимнего зоопланктонных сообществ // Тр. Всерос. науч. конф. «Когда Россия молодая мужала с гением Петра», посвященной 300-летию юбилею Отечественного флота. Переславль-Залесский, 1992. Вып. 3. С. 77–81.
- Столбунова В.Н. Фаунистический состав озера Плещеево // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб, 1994. № 96. С. 25–35.
- Rivier I.K., Stolbunova V.N. State of zooplankton in waterbodies of the Upper Volga basin under the effect of eutrophication and pollution // Symposium on monitoring of water pollution. Borok, 1994. P. 27–28.
- Лебедев Ю.М., Столбунова В.Н., Столбунов И.А. Оценка структуры пресноводного зоопланктона с использованием индекса разнообразия и кривых значимостей видов // Современные проблемы гидроэкологии: тез. докл. Междунар. конф. СПб, 1995. С. 36.
- Столбунова В.Н. Особенности состояния зоопланктона озера Плещеево в современный период // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: Яросл. гос. ун-т, 1999. С. 118–126.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево в условиях различной антропогенной нагрузки // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Матер. II науч.-

- практич. конф. Ярославль: ВВО РЭА, 2002. С. 167–170.
- Столбунова В.Н. Многолетняя динамика развития зоопланктона в оз. Плещеево // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 3: тез. докл. Междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 276.
- Столбунова В.Н. Планктонные ракообразные оз. Плещеево как кормовая база рыб // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Матер. Междунар. конф. Борок, 2003. С. 123.
- Столбунова В.Н. Мониторинг состояния сообщества зоопланктона озера Плещеево – памятника природы российского значения // Проблемы особо охраняемых природных территорий европейского Севера: Матер. докл. науч.-практич. конф. Сыктывкар, 2004. С. 152–154.
- Столбунова В.Н. Оценка состояния р. Трубеж по показателям зоопланктона // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: тез. докл. II Всерос. конф. Борок, 2004. С. 82–83.
- Столбунова В.Н. Зоопланктоценозы прибрежной мелководной зоны оз. Плещеево в условиях антропогенного воздействия // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Матер. Всерос. науч.-практич. конф. Ярославль, 2004. С. 125–130.
- Столбунова В.Н. Коловратки озер Неро и Плещеево – водоемов разного трофического типа // Коловратки (таксономия, биология и экология): Матер. IV Междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 294–307.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М., «Наука», 2006. 154 с. (в печати).

Лицензия ПД 00661 от 30.06.2002 г.
Печ. л. 1. Заказ 402. Тираж 100.
Отпечатано в типографии Ярославского государственного
технического университета
г. Ярославль, ул. Советская, 14 а, тел. 30-56-63.

2006 A

6810

12-6810