

УДК 574.583

## СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ВОЖЕ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

**Н. В. Думнич, Е. В. Лобуничева, А. И. Литвин, М. Я. Борисов**

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Вологодский филиал, Россия*

Проанализированы сезонная и многолетняя динамика зоопланктона озера Воже Вологодской области за весь период исследований (1972–2019 гг.). В сообществе зарегистрировано 158 видов (Rotifera – 70, Cladocera – 64, Copepoda – 24). Среди зоопланктеров отсутствуют инвазионные виды. В связи с мелководностью водоема широко представлены фитофильные и прибрежные организмы. Состав доминирующего комплекса зоопланктона относительно стабилен в течение всего периода исследований. В последние десятилетия отмечено выпадение из числа доминантов пелагических видов (*Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Limnospira frontosa*) и увеличение доли коловраток. Сезонная динамика зоопланктона озера стабильна и характеризуется двумя пиками численности и биомассы в мае и июле. Обилие зоопланктона в начале вегетационного сезона зависит от термических условий. Численность и биомасса ветвистоусых ракообразных увеличивается к концу вегетационного сезона, а циклопов – снижается. Доля коловраток колеблется в зависимости от плотности крупной *Asplanchna priodonta* и мелких представителей семейства Brachionidae. Многолетние изменения зоопланктона озера связаны со спецификой антропогенного влияния. Отмена неводного лова вызвала расширение зарослевой зоны на отдельных участках озера. Увеличение численности рыб малых размеров усилило выедание крупных и многочисленных зоопланктеров. Это способствовало увеличению обилия зоопланктона в зарослях, в частности, в мелководных заливах восточной части озера и упрощению структуры доминирующего комплекса. Снижение биогенной нагрузки на водосбор озера определило уменьшение уровня развития зоопланктона в 1990-е и 2000-е гг. В последнее десятилетие наблюдается увеличение средних численности и биомассы зоопланктона.

**Ключевые слова:** зоопланктон; численность; биомасса; многолетняя динамика; сезонная динамика; озеро Воже; Вологодская область.

**N. V. Dumnich, E. V. Lobunicheva, A. I. Litvin, M. Ya. Borisov.  
ZOOPLANKTON STRUCTURE AND DYNAMICS IN LAKE VOZHE (VOLOGDA  
REGION)**

The authors analyze seasonal and long-term dynamics of zooplankton in Lake Vozhe (Vologda Region) over the entire period of observations (1972–2019). The community comprises 158 species (Rotifera – 70, Cladocera – 64, Copepoda – 24). There are no invasive species among zooplankters. The lake being shallow, phytophilous and littoral organisms are widely represented. The composition of the dominant zooplankton complex has been relatively stable over the years. Recent decades have seen a loss of pelagic species (*Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Limnospira frontosa*) and an increase

in the proportion of rotifers. The seasonal dynamics of the lake's zooplankton is stable, characterized by two peaks of abundance and biomass in May and July. Zooplankton numbers at the beginning of the growing season depend on thermal conditions. The abundance and biomass of cladocerans increases towards the end of the growing season, while the abundance of cyclops decreases. The proportion of rotifers changes depending on the density of large *Asplanchna priodonta* and small members of the Brachionidae family. Long-term changes in zooplankton in the lake are associated with the human impact. The termination of seining caused an expansion of vegetation areas in some parts of the lake. The increase in small fish numbers results in greater consumption of large and abundant zooplankters. As a consequence, zooplankton abundance in vegetation beds increased, in particular, in shallow bays in the eastern part of the lake, and the structure of the dominant complex became simpler. A decrease in the nutrient load on the lake catchment led to a decrease in zooplankton levels in the 1990s and 2000s. In the past decade, the average abundance and biomass of zooplankton have grown.

**Key words:** zooplankton; abundance; biomass; long-term changes; seasonal dynamics; Lake Vozhe; Vologda Region.

## Введение

Современное состояние водных экосистем – это результат длительной истории их формирования при совместном действии целого комплекса факторов. За время своего существования водные сообщества, в частности зоопланктон, претерпевают множественные структурно-функциональные изменения [Андроникова, 1996]. При этом одни изменения зоопланктона сравнительно устойчивы, так как отражают сезонную динамику сообществ, а другие (многолетние), напротив, изменчивы и определяются как естественными причинами, так и действием внешних факторов [Сярки, 2005]. Сезонная динамика зоопланктона зависит от температуры воды, пищевых условий [Крючкова, 1989; Gulati, DeMott, 1997; Hart, 2004; Хаберман и др., 2012] и влияния хищников [Гиляров, 1987; Gliwicz et al., 2004; Rejas et al., 2005; Heald et al., 2017]. Многолетние изменения зоопланктона водоемов определяются климатом, в том числе его циклическими колебаниями [Лазарева, 2010], антропогенным влиянием и инвазией видов [Крючкова, Деренговская, 2000; Макарецца, 2003; Pothoven, 2014].

Значительная изменчивость планктонных сообществ определяет важную роль анализа многолетних данных о структуре и уровне развития гидробионтов [Андроникова, 1980]. Фрагментарные (кадастровые) исследования часто не позволяют объективно оценить особенности зоопланктона. Длительные наблюдения за состоянием зоопланктона ведутся преимущественно на крупных водоемах [Сярки, 2008; Лазарева, 2010; Хаберман и др., 2012; Родионова, 2013 и др.]. Мониторинговые исследования зоопланктона ведутся на озерах

Красное [Макарецца, 2003], Глубокое [Коровчинский и др., 2017], Плещеево [Столбунова, 2006; Жданова и др., 2019], Неро [Лазарева, Смирнова, 2008].

На территории Вологодской области мониторинговыми гидробиологическими исследованиями охвачены самые крупные рыбохозяйственные водоемы. Наиболее длительные и регулярные наблюдения ведутся на озерах Белое, Кубенское и Воже [Думнич, Болотова, 2000; Думнич, Лобуничева, 2016].

Целью данной работы был анализ сезонных и многолетних изменений структуры и обилия зоопланктона озера Воже с 1972 по 2019 г.

## Материалы и методы

Озеро Воже расположено на севере Вологодской области, не связано с другими водоемами искусственными водными путями и относится к бассейну Белого моря, с которым связано через реку Онега, озеро Лача и реку Свидь. В настоящее время это единственный крупный водоем Вологодской области, который не зарегулирован гидротехническими сооружениями и имеет естественный гидрологический режим. Средняя площадь озера Воже 418 км<sup>2</sup>, однако она может значительно меняться в зависимости от сезона и водности года. Многолетняя амплитуда изменения уровня воды озера может достигать 2 м, при этом средняя глубина колеблется от 0,5 до 1,8 м [Татаринова, 1979]. Водоем характеризуется изрезанной береговой линией и интенсивным развитием макрофитов. В наибольшей степени зарастает южная часть озера, в особенности заливы Лохта, Варешная Лохта, Пуглино, а также заливы-озера Мольское и Еломское. Озеро Воже традиционно используется для промышленно-

го лова рыбы, однако в сравнении с другими крупными рыбохозяйственными водоемами региона интенсивность промысла на нем ниже. Это связано прежде всего с его значительной удаленностью от крупных городов области и отсутствием долгое время подъездных путей к береговой линии. По этой же причине и комплексные экологические исследования озера начались значительно позже, чем других крупных рыбохозяйственных водоемов региона.

Первые исследования разных групп гидробионтов озера Воже, в том числе зоопланктона, проведены лишь в 1972–1974 гг. Вологодско-Архангельской экспедицией Института озераведения АН СССР, организованной для прогноза изменения экосистем северных водоемов при переброске их стока в реку Волгу [Смирнова, 1978]. За указанный период выполнено 8 гидробиологических съемок на стандартной сетке станций, охватившей основные биотопы водоема. Также проведен сбор подледных проб в марте 1972 г. Сбор материала осуществлялся стандартными методами малой сетью Джеди (газ № 55). Было выяснено, что зоопланктон водоема представлен обычными для северо-запада европейской части России видами, преимущественно эврибионтами. Выявлено высокое сходство состава зоопланктона с таковым в крупных озерах соседних регионов. По состоянию зоопланктона озеро Воже оценено как средnekормный мезотрофный водоем. При этом амплитуда колебаний обилия зоопланктона озера по годам и в течение вегетационного сезона значительно меньше, чем в глубоких водоемах [Смирнова, 1978].

В середине 1980-х гг. эти исследования были продолжены. Отбор проб зоопланктона проводился с мая по сентябрь на 10 станциях, охвативших всю акваторию озера. Результаты исследований подтвердили, что озеро Воже является мезотрофным выше средней кормности, а зоопланктон открытой воды и зарослей существенно различается как по видовому составу, так и по количественным характеристикам. При этом зоопланктон водоема не оказывает влияния на зоопланктон озера Лача, так как более 99 % организмов погибают в реке Свидь, а работы по переброске стока приведут к значительным перестройкам структуры зоопланктона, в том числе к резкому снижению его кормовой ценности, в связи с изменениями гидрологического режима и гибелью макрофитов.

С 1989 г. наблюдения за состоянием гидробионтов озера Воже осуществляются Вологодским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» (ранее Вологодская лаборатория ФГБНУ «ГосНИОРХ»)

[Болотова и др., 1998; Думнич, Лобуничева, 2011]. Изначально эти исследования были направлены преимущественно на оценку кормовой ценности гидробионтов. Мониторинговые исследования планктона озера в 2000-х гг., в том числе отбор проб в зарослях макрофитов, позволили значительно расширить список видов зоопланктона озера Воже, а также охарактеризовать особенности сезонной динамики сообщества.

В статье впервые обобщена информация о зоопланктоне оз. Воже за период с 1972 по 2019 г. Данные о составе и уровне развития зоопланктона в 1972–1974, 1983, 1984 гг. получены из архивных отчетов Института озераведения РАН и опубликованных материалов [Смирнова, 1978]. Состояние зоопланктона в 1989–2019 гг. оценено по архивным материалам Вологодского филиала ФГБНУ «ВНИРО», в том числе оригинальным исследованиям авторов. Учитывая объективные различия в задачах и методах проводимых в разные годы исследований, при анализе осуществлена генерализация имеющихся данных. Всего за этот период проанализировано 575 протоколов обработки проб.

С 2000 г. наблюдения за состоянием зоопланктона озера Воже осуществляются ежегодно, с 2014 г. они проводятся на одних и тех же участках озера (рис. 1) во все основные сезоны года (весна, лето, осень), а с 2016 г. и в подледный период. Сбор гидробиологических проб в указанный период проводится единым орудием лова – малой сетью Джеди с размером ячеи 74 мкм с последующей фиксацией 4%-м раствором формалина. При сборе проб в зарослях макрофитов для уточнения видового состава организмов осуществлялись смывы с побегов растений, при этом учитывался средний размер отбираемых побегов. Всего за этот период собрано и обработано 327 проб.

Особенности пространственного распределения зоопланктона по акватории озера охарактеризованы по результатам гидробиологических съемок в августе 2007, 2009, 2011, 2015 и 2018 гг. Отбор проб был проведен по всей акватории водоема (рис. 1), на участках открытой воды и доминирующих зарослях макрофитов.

Камеральная обработка гидробиологических проб выполнялась в соответствии с общепринятыми методиками [Методика..., 1975; Методические..., 1982]. Определение таксономической принадлежности организмов осуществлялось с помощью соответствующих определителей [Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Определитель..., 1995, 2010]. Вес ракообразных и коловраток устанавливали

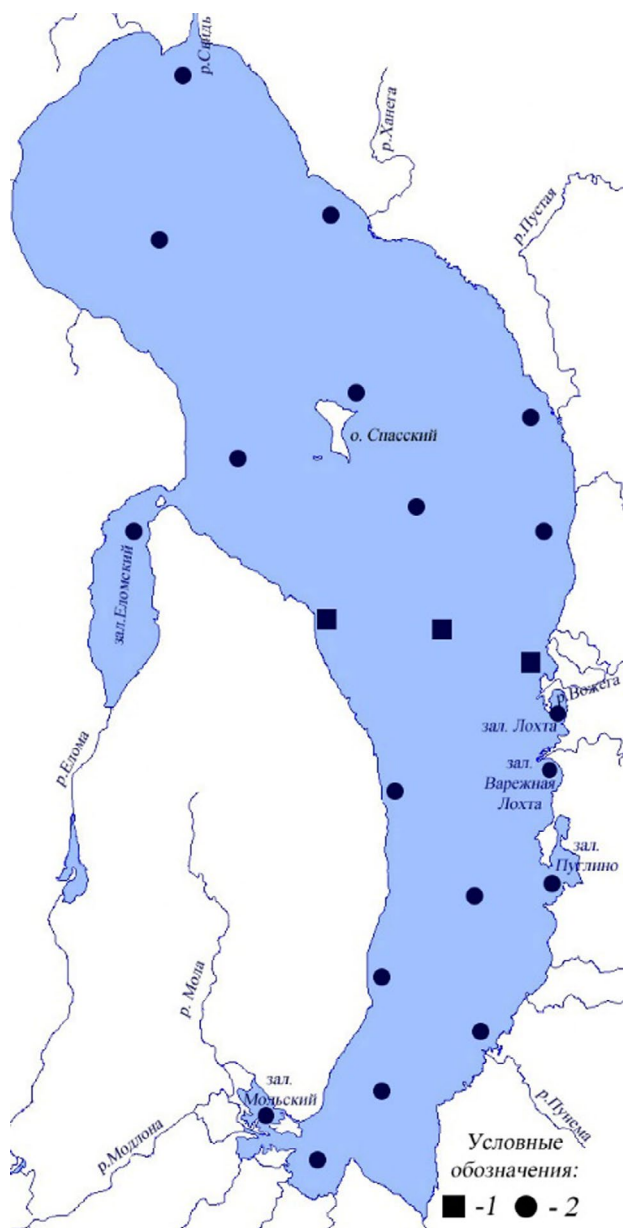


Рис. 1. Картограмма станций отбора проб на оз. Воже:

1 – станции мониторинговых исследований (2014–2019 гг.),  
2 – станции отбора проб при гидробиологических съемках

Fig. 1. Schematic map of sampling stations on Lake Vozhe:

1 – monitoring research stations (2014–2019), 2 – sampling stations during the hydrobiological surveys

по длине, используя зависимость, полученную Е. В. Балушкиной и Г. Г. Винбергом [1979]. В рамках анализа оценивали численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассу (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона, индекс доминирования Бергера – Паркера ( $I_{BP}$ ), среднюю индивидуальную массу зоопланктеров ( $W_{cp}$ , мкг), выделяли доминирующий комплекс видов с относительной численностью более 5% [Песенко, 1982; Крючкова, 1987; Лазарева и др., 2001].

Математическая обработка данных проводилась стандартными статистическими методами [Ивантер, Коросов, 2010] с использованием программного обеспечения MS Excel (встроенных функций и специально созданных для расчета отдельных параметров макросов).

## Результаты и обсуждение

В составе зоопланктона озера Воже за весь период исследований выявлено 158 видов беспозвоночных животных, среди них коловраток – 70, ветвистоусых ракообразных – 64, веслоногих ракообразных – 24. Таксономический состав зоопланктона озера типичен для водоемов таежной зоны [Пидгайко, 1984]. Наиболее богатыми по числу видов среди коловраток являются семейства Synchaetidae (14 видов) и Brachionidae (9 видов). Почти половина ветвистоусых ракообразных (31 вид) принадлежат к семейству Chydoridae, типичным обитателям дна и зарослей водоемов.

Наибольшее число видов (143) зарегистрировано в ходе исследований последнего десятилетия, что напрямую связано с расширением сети станций отбора проб. Регулярный отбор проб в разнотипных зарослях макрофитов позволил обнаружить в составе зоопланктона многие виды, ведущие придонный образ жизни и ассоциируемые с высшими водными растениями. Впервые в 2010–2019 гг. было обнаружено 74 вида зоопланктеров, среди них коловраток – 44 вида, кладоцер – 24 вида, копепод – 6 видов. Во все периоды наблюдений встречались всего 33 вида (21%) зоопланктеров.

В состав зоопланктона озера входят преимущественно эврибионтные виды. Мелководность и интенсивное развитие зарослей макрофитов обуславливают широкую представленность в зоопланктоне фитофильных и прибрежных организмов, которые составляют более 50% от общего числа выявленных видов. Отличительной особенностью оз. Воже от других крупных водоемов Вологодской области является отсутствие в составе гидробионтов инвазионных видов, что связано с его изолированностью.

Наиболее обширный комплекс доминирующих видов был характерен для зоопланктона озера в 1970–80-е гг. (табл. 1). В этот период в число доминантов входили 10–13 видов зоопланктеров, в том числе такие пелагические виды, как *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Limnospira frontosa*. Начиная с 1990-х гг. отмечается выпадение этих видов из общего числа доминантов. Сравнительно высокая их численность регистрируется локально в от-

Таблица 1. Средние значения характеристик зоопланктона озера Воже в разные периоды исследований  
Table 1. Average values of the characteristics of the zooplankton in Lake Vozhe at different periods of the research

Характеристика Characteristics	Годы Years				
	1972–1975	1983–1984	1990–1999	2000–2009	2010–2019
$I_{B/P}$	–	–	0,4	0,3	0,3
Виды-доминанты Dominant species	<i>Conochilus unicornis</i> , <b><i>Kellicottia longispina</i></b> , <i>Asplanchna priodonta</i> , <b><i>Daphnia cucullata</i></b> , <b><i>Bosmina coregoni</i></b> , <i>Limnospida frontosa</i> , <b><i>Eudiaptomus gracilis</i></b> , <b><i>Mesocyclops leuckarti</i></b> , <i>Thermocyclops oithonoides</i>	<i>Conochilus unicornis</i> , <b><i>Kellicottia longispina</i></b> , <i>Asplanchna priodonta</i> , <b><i>Daphnia cucullata</i></b> , <b><i>D. cristata</i></b> , <b><i>Bosmina coregoni</i></b> , <i>B. longirostris</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Limnospida frontosa</i> , <b><i>Eudiaptomus gracilis</i></b> , <i>Heterocope appendiculata</i> , <b><i>Mesocyclops leuckarti</i></b> , <i>Thermocyclops oithonoides</i>	<b><i>Kellicottia longispina</i></b> , <i>Asplanchna priodonta</i> , <b><i>Daphnia cucullata</i></b> , <b><i>D. cristata</i></b> , <b><i>Bosmina coregoni</i></b> , <b><i>Eudiaptomus gracilis</i></b> , <b><i>Mesocyclops leuckarti</i></b> , <i>Thermocyclops oithonoides</i>	<i>Keratella cochlearis</i> , <b><i>Kellicottia longispina</i></b> , <i>Keratella cochlearis</i> , <i>Polyarthra sp.</i> , <b><i>Daphnia cucullata</i></b> , <b><i>D. cristata</i></b> , <b><i>Bosmina coregoni</i></b> , <b><i>Eudiaptomus gracilis</i></b> , <b><i>Mesocyclops leuckarti</i></b>	<b><i>Kellicottia longispina</i></b> , <i>Keratella cochlearis</i> , <i>Polyarthra sp.</i> , <b><i>Daphnia cucullata</i></b> , <b><i>D. cristata</i></b> , <b><i>Bosmina coregoni</i></b> , <b><i>Mesocyclops leuckarti</i></b>
$W_{cp.}$ мкг $W_{av.}$ мкг	16,7	17,7	23,4 ± 1,49	13,8 ± 2,15	10,0 ± 0,78
$N_{общ.}$ тыс. экз./м <sup>3</sup> $N_{tot.}$ thous. ind./m <sup>3</sup>	71,9	141,5	41,9 ± 3,54	31,4 ± 3,92	84,4 ± 8,79
$B_{общ.}$ г/м <sup>3</sup> $B_{tot.}$ g/m <sup>3</sup>	1,2	2,5	0,8 ± 0,08	0,3 ± 0,05	1,1 ± 0,18
$N_{Rot.}/N_{tot.}$ %	27	27	18 ± 2,3	15 ± 2,5	27 ± 2,7
$N_{Clad.}/N_{tot.}$ %	20	28	47 ± 2,2	30 ± 3,6	20 ± 1,5
$N_{Cop.}/N_{tot.}$ %	53	45	43 ± 1,9	56 ± 3,2	53 ± 2,3

Примечание.  $I_{B/P}$  – индекс доминирования Бергера – Паркера, рассчитанный по численности [Песенко, 1982],  $W_{cp.}$  – средняя масса организма [Крючкова, 1987],  $N$ ,  $B$  – численность и биомасса зоопланктона в летний период (Rot. – Rotifera, Clad. – Cladocera, Cop. – Copepoda, общ. – общая); полужирным шрифтом выделены виды-доминанты, общие для всех периодов исследования. Приведены средние значения и их стандартные ошибки.

Note.  $I_{B/P}$  – Berger – Parker dominance index, calculated by number,  $W_{cp.}$  – average body weight,  $N$ ,  $B$  – summer zooplankton abundance and biomass (Rot. – Rotifera, Clad. – Cladocera, Cop. – Copepoda, tot – total); dominants common to all research periods are given in bold. Average values and their standard error are provided.

дельные периоды наблюдений. Так, например, хищная коловратка *Asplanchna priodonta* формировала до 8 % общей численности зоопланктона в начале лета 2011 г., *Conochilus unicornis* составлял более 10 % численности зоопланктона в сентябре 2012 г. Ракообразные *Limnospida frontosa* и *Leptodora kindtii* на отдельных станциях в летний период составляли до 7 % общей плотности зоопланктона.

В последние три десятилетия в разные периоды наблюдений в пелагиали водоема регистрируется до 8 (чаще 3–4) доминантных видов. Величины индекса доминирования и ядро доминирующего комплекса зоопланктона практически не меняются. В 2000-х гг. отмечается снижение относительной численности всех ракообразных, входящих в состав доминантов (табл. 1).

Средняя численность зоопланктона озера Воже за весь период исследований составляет  $56,6 \pm 3,42$  тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе

$1,0 \pm 0,10$  г/м<sup>3</sup>, что позволяет охарактеризовать его как средnekормный мезотрофный водоем [Пидгайко и др., 1968; Андроникова, 1996]. При этом уровень развития зоопланктона озера подвержен закономерным сезонным и межгодовым колебаниям, характерным для большинства водоемов таежной зоны. Минимальные численность и биомасса зоопланктона озера регистрируются в подледный период. Средняя плотность зоопланктона в марте 2016–2019 гг. составляла  $0,6 \pm 0,15$  (0,1–2,3) тыс. экз./м<sup>3</sup>, а биомасса –  $15 \pm 4,6$  (0,02–72) мг/м<sup>3</sup>. Повсеместно в составе сообщества доминировали веслоногие ракообразные – *Eucyclops serrulatus*, *Cyclops strenuus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis*. Коловратки составляли в среднем  $31 \pm 7,6$  % численности и  $6 \pm 5,5$  % биомассы зоопланктона и были представлены *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra sp.*, *Synchaeta sp.* Аналогичная структура зимнего зоопланктона была

характерна для водоема и в марте 1972 г. [Смирнова, 1978]. Лишь в составе кладоцер вместо *Daphnia cucullata*, единичные особи которой регистрировалась в 1972 г., встречалась *Daphnia cristata*, самый многочисленный вид дафний, встречающихся в озерах зимой [Ривьер, 2012]. Плотность этого вида составляла от 32 до 64 экз./м<sup>3</sup>.

Значительное увеличение обилия зоопланктона озера наблюдается после распаления льда и прогрева воды. Лишь в этот период выявлена положительная корреляция численности и биомассы зоопланктона и температуры воздуха (коэффициент корреляции 0,6). В годы, когда средняя температура воздуха в мае не превышала 10 °С, средняя численность зоопланктона составляла  $4,9 \pm 1,70$  тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $0,03 \pm 0,009$  г/м<sup>3</sup>. С 2005 по 2019 гг. (за исключением 2008 и 2017 гг.) средняя температура воздуха в мае изменялась от 10,4 до 14,3 °С. В этот период средние плотность и биомасса зоопланктона озера были значительно выше –  $84,5 \pm 13,03$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $1,3 \pm 0,21$  г/м<sup>3</sup> соответственно. Весна 1973 г., когда были получены первые материалы об обилии и структуре весеннего зоопланктона озера Воже, была также очень теплой. Средняя температура воздуха в мае 1973 г. составляла 10,2 °С, а переход среднесуточной температуры воздуха через 5 и 10 °С зарегистрирован 29 апреля и 12 мая соответственно. Благоприятные термические условия вызвали значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона, которые 31 мая 1973 г. были равны 660 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 18,5 г/м<sup>2</sup> соответственно. Во многом такое высокое обилие зоопланктона связано с первым пиком развития *Asplanchna priodonta*, численность которого достигала 400 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – 15,9 г/м<sup>2</sup>. Материалы 1984 г. также свидетельствуют о высоком обилии зоопланктона озера в конце мая. Средняя численность зоопланктона в этот период составляла 157 тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе 1,48 г/м<sup>3</sup>. Средняя температура воздуха в мае 1984 г. была 13,4 °С, а переход среднесуточной температуры воздуха через 5 и 10 °С зарегистрирован 29 апреля и 14 мая соответственно.

Структура весеннего зоопланктона озера Воже, несмотря на колебания уровня развития в зависимости от метеоусловий, во все периоды сходна. Основу численности и биомассы сообщества составляют науплии и копеподиты циклопов (*Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops strenuus*). В годы со сравнительно высокими температурами воздуха в составе зоопланктона отмечается увеличение обилия более теплолюбивых кладоцер, в частности *Bosmina coregoni*

и *Daphnia cristata*, коловраток *Asplanchna priodonta* и *Kellicottia longispina*. Пространственные различия зоопланктона озера в весенний период выражены незначительно. Более высокие численность и биомасса практически ежегодно регистрируются в центральной мелководной части водоема.

Максимум численности и биомассы зоопланктона в озере Воже наблюдается летом, что соответствует специфике сезонной динамики зоопланктона в мезотрофных водоемах таежной зоны [Андроникова, 1996]. Наиболее детальные исследования сезонных изменений структуры и обилия зоопланктона озера Воже осуществлялись в 1973 г., когда сбор проб летом проводился с интервалом в 7 дней [Смирнова, 1978]. В результате выявлено, что для зоопланктона водоема характерны частые колебания численности и биомассы. Максимальные значения биомассы зоопланктона (2,1 и 3,5 г/м<sup>2</sup>) были зафиксированы в середине июля и середине августа соответственно. Доминирующей группой зоопланктона в течение практически всего лета являлись кладоцеры. В середине июля массово в составе сообщества развивались *Daphnia cucullata*, *Mesocyclops leuckarti*. Также в этот период отмечалась высокая плотность науплиев и коловратки *Conochilus unicornis*. В августе численность зоопланктона была сравнительно невысокой (150 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Ее основу составляли копеподиты *Cyclopoida* и *Daphnia cucullata*. Пик биомассы связан с развитием *Asplanchna priodonta*, *Daphnia cucullata*, *Eudiaptomus gracilis*. Увеличение обилия зоопланктона озера к концу лета регистрируется и современными исследованиями.

В начале лета зоопланктон водоема характеризуется сравнительно высокой численностью (рис. 2). В составе сообщества в июне еще наблюдается высокая плотность науплиев и копеподитов циклопов, а также коловраток *Asplanchna priodonta* и *Kellicottia longispina* (табл. 2). В этот период отмечается максимальное за вегетационный сезон обилие *Heteroscope appendiculata* ( $1,0 \pm 0,18$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), который в дальнейшем встречается единично, что отмечалось и в 1973 г.

В середине лета обилие зоопланктона озера снижается. Доля в численности и биомассе ветвистоусых рачков увеличивается и достигает своего максимума в августе. Значительное повышение уровня развития зоопланктона озера в конце лета обусловлено именно интенсивным развитием кладоцер (рис. 2). Помимо пелагических видов, которые входят в состав комплекса доминантов в течение большей части вегетационного сезона, увеличивается

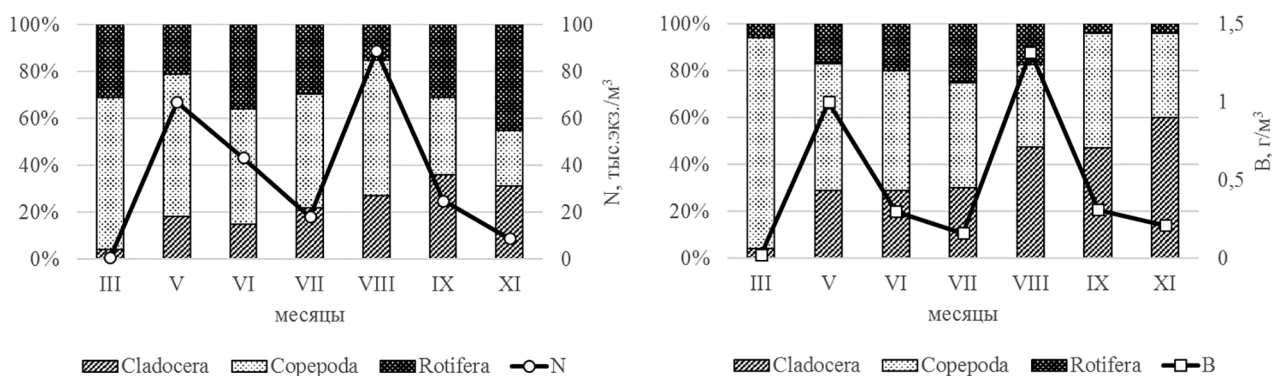


Рис. 2. Сезонная динамика численности (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>), биомассы (B, г/м<sup>3</sup>) и соотношение основных групп зоопланктона озера Воже в 2000-х гг.

Fig. 2. Seasonal dynamics of abundance (N, thous. ind./m<sup>3</sup>), biomass (B, g/m<sup>3</sup>) and ratio of major zooplankton groups (%) of Lake Vozhe in the 2000s

Таблица 2. Средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) доминирующих видов и их доля в общей численности зоопланктона (%) озера Воже в 2002–2019 гг.

Table 2. Average abundance (thous. ind./m<sup>3</sup>) of dominant species and their contribution to the total abundance of zooplankton (%) of Lake Vozhe in 2002–2019

Таксон Taxon	Месяц Month						
	Март March	Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September	Ноябрь November
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	$5,7 \pm 1,88^*$ 6 ± 1,5	$3,8 \pm 0,79$ 10 ± 2,2	$0,3 \pm 0,06$ 3 ± 1	$1,1 \pm 0,17$ 2 ± 0,3	$0,4 \pm 0,09$ 1 ± 0,2	$0,1 \pm 0,05$ 1 ± 0,5
<i>Kellicottia longispina</i>	$0,1 \pm 0,03$ 9 ± 2,7	$3,9 \pm 0,90$ 6 ± 2,5	$5,8 \pm 1,04$ 9 ± 1,0	$0,6 \pm 0,26$ 3 ± 0,9	$1,5 \pm 0,20$ 2 ± 0,3	$1,3 \pm 0,22$ 5 ± 1,0	$1,1 \pm 0,47$ 12 ± 2,3
<i>Bosmina coregoni</i>	–	$5,2 \pm 1,71$ 10 ± 2,4	$0,9 \pm 0,19$ 2 ± 0,4	$1,1 \pm 0,22$ 2 ± 0,9	$1,2 \pm 0,27$ 2 ± 0,5	$1,1 \pm 0,28$ 4 ± 1,0	$0,5 \pm 0,25$ 3 ± 1,0
<i>Daphnia cristata</i>	$0,02 \pm 0,010$ 3 ± 1,1	$2,7 \pm 0,81$ 3 ± 0,6	$4,1 \pm 0,82$ 8 ± 1,3	$2,2 \pm 0,44$ 5 ± 1,7	$2,7 \pm 0,33$ 4 ± 0,4	$1,4 \pm 0,27$ 6 ± 1,1	$3,1 \pm 1,27$ 23 ± 4,8
<i>D. cucullata</i>	–	$0,6 \pm 0,23$ 1 ± 0,2	$0,5 \pm 0,13$ 1 ± 0,2	$0,8 \pm 0,35$ 4 ± 1,9	$6,4 \pm 1,24$ 6 ± 0,7	$1,0 \pm 0,27$ 3 ± 0,5	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	$0,1 \pm 0,03$ 13 ± 5,4	$0,6 \pm 0,15$ 1 ± 0,2	$0,9 \pm 0,21$ 1 ± 0,3	$1,0 \pm 0,28$ 4 ± 1,3	$1,0 \pm 0,11$ 2 ± 0,4	$1,0 \pm 0,17$ 4 ± 0,7	$0,6 \pm 0,27$ 4 ± 1,3
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	$0,1 \pm 0,07$ 5 ± 3,2	$3,8 \pm 0,77$ 9 ± 2,4	$5,1 \pm 1,18$ 9 ± 1,4	$0,8 \pm 0,31$ 3 ± 1,1	$8,0 \pm 1,21$ 10 ± 1,1	$2,9 \pm 0,72$ 7 ± 1,2	$0,003 \pm 0,0023$ 0,02 ± 0,014
<i>M. oithonoides</i>	–	$0,2 \pm 0,09$ 0,4 ± 0,18	$0,1 \pm 0,07$ 0,1 ± 0,06	–	$5,1 \pm 1,36$ 3 ± 0,7	$0,01 \pm 0,013$ 0,1 ± 0,10	$0,01 \pm 0,003$ 0,1 ± 0,11
<i>Nauplii</i>	$0,04 \pm 0,026$ 5 ± 2,6	$15,3 \pm 4,0$ 22 ± 2,9	$7,5 \pm 1,32$ 19 ± 2,5	$2,4 \pm 0,75$ 12 ± 2,8	$14,5 \pm 1,2$ 18 ± 1,3	$1 \pm 0,2$ 4 ± 0,6	$0,1 \pm 0,06$ 4 ± 2,3

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – относительная численность. Приведены средние значения и их стандартные ошибки.

Note. The abundance is given above the line, contribution to the density – below the line. Average values and their standard error are provided.

обилие фитофильных организмов (*Sida crystallina*, *Acroperus harpae*, *Polyphemus pediculus* и др.). Среди циклопов в этот период высокой плотностью характеризуются *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides* (табл. 2).

Осенью обилие зоопланктона озера Воже снижается. В последнее десятилетие средняя численность зоопланктона в сентябре составила  $37,5 \pm 4,30$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, а биомасса –  $0,4 \pm 0,06$  г/м<sup>3</sup>. В структуре сообщества

происходят закономерные изменения. Среди клadoцер сокращается плотность дафний (табл. 2). Численность более холодноводной *Bosmina coregoni* по сравнению с летними значениями практически не меняется. Снижается численность науплиев и копепоидитов циклопов. При этом увеличивается роль в сообществе коловраток родов *Keratella* и *Polyarthra*. Межгодовые различия обилия зоопланктона осенью выражены незначительно. В отдель-

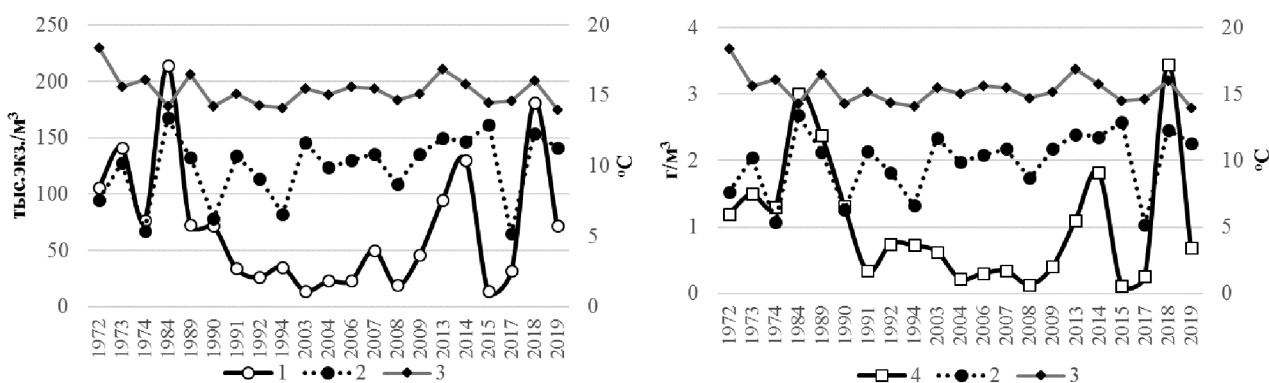


Рис. 3. Динамика летних численности (тыс. экз./м<sup>3</sup>), биомассы (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона озера Воже и температуры воздуха на станции «Вожега» (°C) в 1972–2019 гг.:

1 – численность зоопланктона, 2 – средняя температура воздуха в мае, 3 – средняя летняя температура воздуха, 4 – биомасса зоопланктона

Fig. 3. Dynamics of summer abundance (thous. ind./m<sup>3</sup>), biomass (B, g/m<sup>3</sup>) of zooplankton of Lake Vozhe and air temperature at the Vozhega station (°C) in 1972–2019:

1 – abundance of zooplankton, 2 – average air temperature in May, 3 – average summer air temperature, 4 – biomass of zooplankton

ные годы с аномально теплым началом осени, как, например, в 1992 г., регистрировались численность и биомасса зоопланктона даже выше, чем летом ( $72,7 \pm 11,62$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $1,7 \pm 0,29$  г/м<sup>3</sup> соответственно). Это связано преимущественно с высоким обилием доминанта *Bosmina coregoni*.

Наблюдения за состоянием гидробионтов озера в конце осени начались сравнительно недавно (с 2017 г.). В этот период зоопланктон водоема характеризуется упрощенной структурой. Основу численности ( $47 \pm 4,8\%$ ) составляют коловратки *Kellicottia longispina* и *Keratella cochlearis*. По величинам биомассы лидируют ракообразные. В разные годы структура доминирующего комплекса несколько меняется. Среди циклопид доминирует *Cyclops kolensis*, доля *Eudiaptomus gracilis* в общей численности сохраняется (табл. 2). В составе кладоцер снижается обилие *Bosmina coregoni* и увеличивается численность холодолюбивой *Daphnia cristata*, присутствующей в составе зоопланктона озера в течение всего года.

Многолетняя динамика зоопланктона озера Воже характеризуется колебаниями численности и биомассы (рис. 3). Выявление причин межгодовых различий уровня развития зоопланктона озера Воже осложнено определенной разрозненностью данных за отдельные периоды исследований. Прослеживается зависимость величин численности и биомассы зоопланктона водоема от температуры воздуха в мае (рис. 3). Благоприятный температурный режим в начале вегетационного сезона приводит к повышению рождаемости у многих видов зоопланктеров, особенно кладоцер [Гиляров,

1987], что влечет за собой увеличение численности зоопланктона в отдельные годы.

В 1970-х и 1984 гг. зоопланктон водоема характеризовался высокими летними численностью и биомассой (табл. 1, рис. 3). При этом вклад основных групп зоопланктеров (*Rotifera*, *Cladocera*, *Copepoda*) в численность был примерно одинаков. Начиная с 1991 г. наблюдается снижение обилия зоопланктона озера. В период с 1991 по 2009 г. общая численность зоопланктеров в летний период не превышала 50 тыс. экз./м<sup>3</sup>, что обусловлено преимущественно сокращением количества коловраток и кладоцер. Это, в свою очередь, повлекло за собой рост средней массы планктонных животных, которая в 1990-х гг. была максимальной за весь период наблюдений ( $23,4 \pm 1,49$  мкг). Однако, несмотря на это, из-за низкой плотности организмов биомасса была невысока ( $0,1-0,7$  г/м<sup>3</sup>).

За анализируемый период значительно увеличился уровень развития зоопланктона в мелководных заливах восточной части озера. В 1990–1993 гг. средняя численность зоопланктона на этих участках не превышала 50,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, составляя в среднем  $17,0 \pm 14,79$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Величины биомассы зоопланктона также были низкими ( $0,1 \pm 0,07$  г/м<sup>3</sup>). В середине 1990-х гг. на озере Воже прекратился неводный лов рыбы, благодаря которому прибрежные участки водоема, в том числе и заливы, интенсивно очищались от макрофитов. Это привело к некоторому увеличению площади зарослевой зоны. Анализ космических снимков акватории озера Воже за многолетний период выявил, что заливы вос-



точной части озера – это единственные участки водоема, где существенно увеличилась площадь, занятая гелофитами [Филоненко, Комарова, 2015]. Средняя численность зоопланктона на данных участках в 2007–2018 гг. составляла  $80,1 \pm 14,38$  тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $3,3 \pm 1,41$  г/м<sup>3</sup>, что значительно выше аналогичных показателей 1990-х гг. Структура сообщества изменилась незначительно. Относительная численность копепод осталась неизменной (47 %), а кладоцер – возросла с  $40 \pm 15,7$  до  $45 \pm 5,4$  %. За счет интенсивного развития крупных зарослевых видов (*Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*) доля ветвистоусых ракообразных в общей биомассе планктона увеличилась с  $40 \pm 6,7$  до  $65 \pm 6,6$  %.

Среди рыб озера Воже наибольшую численность имеют плотва, лещ и окунь. Большинство мирных видов характеризуются в условиях водоема тугорослостью [Жаков, 1978; Борисов и др., 2011]. Немногочисленные исследования связывают медленный рост рыб озера Воже с низкой обеспеченностью пищей [Борисов и др., 2011]. Малая доступность бентосных организмов определяет переход рыб, особенно в раннем возрасте, на питание зоопланктоном. Зоопланктеры характеризуются высокой встречаемостью в составе пищи рыб озера Воже, а у мелких особей составляют и до 90 % массы пищевого комка [Зуянова, 1994]. Наиболее часто в составе пищи рыб встречаются ветвистоусые ракообразные. Состав зоопланктеров, которые преимущественно потребляются рыбами, различается. У типичных планктофагов (сиг, ряпушка, уклея, снеток) это доминирующие виды зоопланктона (*Bosmina coregoni*, *Daphnia cristata*, *Limnosida frontosa*). У рыб, которые в условиях озера Воже являются эврифагами (лещ, плотва, язь), это организмы, обитающие в придонном слое воды (представители семейства Chydoridae). В результате отмены неводного лова в начале 1990-х гг. и переориентации промысла на вылов крупной рыбы в водоеме увеличилась численность рыб малых размеров, которые интенсивно питаются зоопланктоном. Усилилось выедание как крупных зоопланктеров (*Limnosida frontosa*, *Leptodora kindtii*), так и сравнительно мелких, но многочисленных (*Bosmina coregoni*, представители семейства Chydoridae). В результате численность этих организмов снизилась, они стали входить в состав доминирующего комплекса лишь в отдельные годы.

Произошли изменения в характере антропогенного влияния и на водосбор озера Воже, которые отразились на водных сообществах. В начале 1990-х гг. существенно сократилось

сельскохозяйственное освоение водосбора озера и количество вносимых в почву минеральных удобрений, что привело к уменьшению поступления органических веществ, в частности фосфора, через притоки в озеро [Борисов, 2004]. В сочетании с другими факторами это вызвало снижение продуктивности планктонных сообществ. Подобные структурные изменения зоопланктона отмечаются и для других водоемов как признак их деэвтрофирования [Остапеня, 1997; Макарецца, 2003; Мнацаканова, 2005; Кузнецова и др., 2006; Лазарева, 2010].

В последнее десятилетие регистрируется увеличение уровня развития зоопланктона. Средняя численность зоопланктеров в летний период в 2010–2019 гг. составила  $84,4 \pm 8,79$  тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $1,1 \pm 0,18$  г/м<sup>3</sup>, что сопоставимо с показателями 1973 г. При этом снизились средняя индивидуальная масса организмов (до  $10,0 \pm 0,78$  мкг) и плотность коловраток, что может свидетельствовать о снижении роли в сообществе крупных ракообразных. Значительное увеличение средних численности и биомассы зоопланктона озера в отдельные годы связано преимущественно с изменением обилия *Daphnia cristata* и *D. cucullata*. Количество этих тонких фильтраторов в водоеме определяется уровнем развития бактерий и мелких планктонных водорослей [Крючкова, 1989; Макарецца, 2003]. Согласно неопубликованным материалам Н. Н. Макаренко, для озера Воже в годы, когда регистрировалось высокое обилие летнего зоопланктона, отмечается увеличение численности фитопланктона, при этом биомасса остается на среднемноголетнем уровне. Это может свидетельствовать о повышении доли мелкоразмерных организмов в структуре фитопланктона.

## Заключение

Структура и динамика зоопланктона озера Воже определяется комплексом внешних и внутренних факторов. В составе зоопланктона преобладают широко распространенные в регионе эвритопные виды. Показатели видового богатства, представленность видов-индикаторов, уровень доминирования в сообществе свидетельствуют о мезотрофном статусе водоема. Сезонная динамика зоопланктона озера Воже зависит от метеоусловий и характеризуется двумя пиками численности и биомассы – в мае и августе. Наиболее выражено влияние температуры воздуха на обилие зоопланктона в весенний период. Доминантами в сообществе являются ракообразные.

За более чем 40-летний период исследований несколько изменился состав доминантов зоопланктона озера Воже. Соотношение разных групп зоопланктеров по численности осталось практически неизменным. Изменение характера рыбного промысла на водоеме усилило выедание мелкочастиковыми рыбами крупных пелагических и мелких придонных ракообразных. Отмена неводного лова повлияла и на пространственную структуру зоопланктона озера. Увеличились численность и биомасса зоопланктона мелководных заливов восточной части водоема. Многолетняя динамика зоопланктона озера Воже характеризуется колебаниями численности и биомассы. Выявлено снижение средних численности и биомассы летнего зоопланктона, что, вероятно, связано с уменьшением биогенной нагрузки на водоем. Значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона в отдельные годы последнего десятилетия вызвано высоким обилием отдельных видов зоопланктеров.

## Литература

- Андроникова И. Н.* Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука, 1980. С. 78–99.
- Андроникова И. Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 58–79.
- Болотова Н. Л., Думнич Н. В., Зуянова О. В.* Влияние антропогенного эвтрофирования на состояние зоопланктоценоза озера Воже // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск: ПетрГУ, 1998. С. 58–64.
- Борисов М. Я.* Изменение содержания фосфора в почвах водосбора озера Воже и его влияние на эвтрофирование водоема // Вестник НСО. Сер. Физико-математические и естественнонаучные дисциплины. Тем. вып. «Исследования биологического и ландшафтного разнообразия Вологодской области». Вологда: ВГПУ, Русь, 2004. С. 8–13.
- Борисов М. Я., Коновалов А. Ф., Тропин Н. Ю., Филоненко И. В.* Современное состояние рыбных ресурсов озера Воже (Вологодская область) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов: I Всерос. конф. с междунар. уч. (п. Борок, 12–16 сентября 2011 г.). Т. I. М.: АКВАРОС, 2011. С. 86–90.
- Гиляров А. М.* Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987. 192 с.
- Думнич Н. В., Болотова Н. Л.* Закономерности изменения зоопланктона крупных озер Вологодской области // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. междунар. науч. конф. (Минск – Нарочь, 20–25 сент. 1999 г.). Минск: БГУ, 2000. С. 75–80.
- Думнич Н. В., Лобуничева Е. В.* Динамика зоопланктона озерной части Шекснинского водохранилища (Вологодская область) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. докл. Всерос. конф. с междунар. уч., посв. 85-летию Татарского отд. ГосНИОРХ (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань, 2016. С. 338–349.
- Думнич Н. В., Лобуничева Е. В.* Пространственное распределение зоопланктона озера Воже (Вологодская область) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. (Минск – Нарочь, 12–17 сент. 2011 г.). Минск: БГУ, 2011. С. 105.
- Жаков Л. А.* Ихтиоценоз оз. Воже и его использование // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 179–195.
- Жданова С. М., Сабитова Р. З., Цветкова М. В.* Состав и структура зоопланктона озера Плещеево // Труды ИБВВ РАН. 2019. Т. 86(89). С. 34–56. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10010.
- Зуянова О. В.* Изменения в структуре рыбной части сообщества озера Воже: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994. 18 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В.* Элементарная биометрия: учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 104 с.
- Коровчинский Н. М., Бойкова О. С., Мнацаканова Е. А.* Долговременные наблюдения пелагического зоопланктона озера Глубокого и некоторые проблемы мониторинговых исследований // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 11. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. С. 39–62.
- Крючкова Н. М.* Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1987. Т. 165. С. 184–198.
- Крючкова Н. М.* Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука, 1989. 124 с.
- Крючкова Н. М., Деренговская Р. А.* Динамика численности зоопланктона в озерах Нарочь, Мястро, Баторино // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. междунар. науч. конф. (Минск – Нарочь, 20–25 сентября 1999 г.). Минск: БГУ, 2000. С. 186–191.
- Кузнецова М. А., Лаврова Т. В., Баянов Н. Г.* К проблеме деэвтрофикации озер // IX съезд Гидробиологического общества РАН (Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.): тез. докл. Т. I. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. 249 с.
- Кутикова Л. А.* Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В. И.* Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 183 с.

Лазарева В. И., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. № 4. С. 62–73.

Лазарева В. И., Смирнова С. М. Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 175–211.

Макарцева Е. С. Многолетние изменения зоопланктона озера Красного и динамика популяций его массовых видов // Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 2003. С. 77–101.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 327 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 239 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.

Мнацаканова Е. А. Изменения в сообществе коловраток озера Глубокого за 100-летнюю историю его изучения // Коловратки (таксономия, биология и экология): Тез. и мат. IV Междунар. конф. по коловраткам. Ярославль: ЯГТУ, 2005. С. 233–243.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб., 1995. 628 с.

Остапеня А. П. Современное экологическое состояние Нарочанских озер // Природные ресурсы. 1997. № 3. С. 95–102.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 207 с.

Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салзкин А. А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1968. Т. 67. Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. С. 205–228.

Ривьер И. К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Изд. Пермских С. А., 2012. 390 с.

Родионова Н. В. Зоопланктон // Ладога. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 377–389.

Смирнова Т. С. Зоопланктон озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 34–63.

Столбунова В. Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.

Сярки М. Т. Зоопланктон // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 54–67.

Сярки М. Т. Сезонная динамика зоопланктона Онежского озера (влияние температурного и антропогенного факторов) // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. СПб.: Наука, ВВМ, 2005. С. 215–220.

Татарина Т. А. Уровненный режим // Гидрология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1979. С. 61–70.

Филоненко И. В., Комарова А. С. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 4. С. 63–72.

Хаберман Ю., Вирро Т., Бланк К. Зоопланктон // Псковско-Чудское озеро. Тарту: Eesti Loodusfoto, 2012. С. 285–306.

Gliwicz Z. M., Jawinski A., Pawlowicz M. Cladocera densities, day-to-day variability in food selection by smelt, and the birth-rate compensation hypothesis // Hydrobiologia. 2004. Vol. 526, no. 1. P. 171–186.

Gulati R. D., DeMott W. R. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities // Freshwat. Biol. 1997. Vol. 38. P. 753–768.

Hart R. C. Cladoceran periodicity patterns in relation to selected environmental factors in two cascading warm-water reservoirs over a decade // Hydrobiologia. 2004. Vol. 526, no. 1. P. 99–117.

Heald E., Hrabik T. R., Li Y., Lawson Z. J., Carpenter S. R., Vander Zanden V. J. The effects of experimental whole-lake mixing on horizontal spatial patterns of fish and zooplankton // Aquat. Sci. 2017. Vol. 79. P. 543–556. doi: 10.1007/s00027-016-0516-x

Pothoven S. A., Fahnenstiel G. L. Spatial and temporal trends in zooplankton assemblages along a near-shore to offshore transect in southeastern Lake Michigan from 2007 to 2012 // J. Great Lakes Res. 2015. Vol. 41. P. 3. P. 95–103. doi: 10.1016/j.jglr.2014.09.015

Rejas D., Declerck S., Auwerkerken J., Tak P., De Meester L. Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control // Freshwat. Biol. 2005. Vol. 50. P. 52–69. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01306.x

Поступила в редакцию 13.10.2020

## References

Andronikova I. N. Izmeneniya v soobshchestve zooplanktona v svyazi s protsessom evtrofirovaniya [The changes in the zooplankton community to the eutrophication process]. *Evtrofirovaniye mezotrof-nogo ozera* [Eutrophication of a mesotrophic lake]. Leningrad: Nauka, 1980. P. 78–99.

Andronikova I. N. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem [Structural

and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic status]. St. Petersburg: Nauka, 1996. 189 p.

Balushkina E. V., Vinberg G. G. Zavisimost' mezhdudlinoi i massoi tela planktonnykh rakoobraznykh [Relationship between the length and body weight of planktonic crustaceans]. *Ekspierimental'nye i polevye issled. biol. osnov produktivnosti ozer* [Experimental and field

studies of the biol. foundations of lake productivity]. Leningrad: ZIN AN SSSR, 1979. P. 58–79.

*Bolotova N. L., Dumnich N. V., Zuyanova O. V.* Vliyanie antropogennogo evtrofirovaniya na sostoyanie zooplanktotsenoza ozera Vozhe [The influence of anthropogenic eutrophication on the state of zooplankton of Lake Vozhe]. *Probl. ekol. toksikologii* [Issues of ecol. toxicology]. Petrozavodsk: PetrGU, 1998. P. 58–64.

*Borisov M. Ya.* Izmenenie sodержaniya fosfora v pochvakh vodosbora ozera Vozhe i ego vliyanie na evtrofirovanie vodoema [Change in phosphorus content in the soils of the Lake Vože watershed and its effect on the eutrophication of the reservoir]. *Vestnik NSO. Ser. Fiziko-matemat. i estestvennonauch. distsipliny. Tem. vyp. "Issled. biol. i landshaftnogo raznoobraziya Vologodskoi oblasti"* [NSO Bull. Ser. Physics, mathematics, and nat. sci. disciplines. Topic: Research of biol. and landscape diversity of the Vologda Region]. Vologda: VGPU, Rus', 2004. P. 8–13.

*Borisov M. Ya., Kononov A. F., Tropin N. Yu., Filonenko I. V.* Sovremennoe sostoyanie rybnikh resursov ozera Vozhe (Vologodskaya oblast') [The current state of the fish resources of Lake Vozhe (Vologda Region)]. *Sovr. sostoyanie bioresursov vnutr. vodoemov: I Vseros. konf. s mezhdunar. uch.* (Borok, 12–16 sent. 2011 g.) [Current state of bioresources of inland water bodies: I All-Russ. conf. with int. part. (Borok, Sept. 12–16, 2011)]. Vol. I. Moscow: AKVAROS, 2011. P. 86–90.

*Dumnich N. V., Bolotova N. L.* Zakonomernosti izmeneniya zooplanktona krupnykh ozer Vologodskoi oblasti [Patterns of change in zooplankton of large lakes of the Vologda Region]. *Ozernye ekosistemy: biol. protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody: Mater. mezhdunar. nauch. konf. (Minsk – Naroch', 20–25 sent. 1999 g.)* [Lake ecosystems: biol. processes, anthropogenic transformation, and water quality: Proceed. int. sci. conf. (Minsk – Naroch, Sept. 20–25, 1999)]. Minsk: BGU, 2000. P. 75–80.

*Dumnich N. V., Lobunicheva E. V.* Dinamika zooplanktona ozernoi chasti Sheksninskogo vodokhranilishcha (Vologodskaya oblast') [Zooplankton dynamics in the lake area of Sheksna reservoir (Vologda region)]. *Sovr. sostoyanie bioresursov vnutr. vodoemov i puti ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya: Mater. dokl. Vseros. konf. s mezhdunar. uch., posv. 85-letiyu Tatarskogo otd. GosNIORKh (Kazan', 24–29 okt. 2016 g.)* [Current state of biol. resources of inland water bodies and ways of their rational use: Proceed. All-Russ. conf. with int. part., dedicated to 85<sup>th</sup> anniv. of the Tatar Br. National Research Inst. of Lake and River Fisheries (Kazan, Oct. 24–29, 2016)]. Kazan', 2016. P. 338–349.

*Dumnich N. V., Lobunicheva E. V.* Prostranstvennoe raspredelenie zooplanktona ozera Vozhe (Vologodskaya oblast') [Spatial distributions of zooplankton of Vozhe Lake (Vologda region)]. *Ozernye ekosistemy: biol. protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody: Tez. dokl. IV Mezhdunar. nauch. konf. (Minsk – Naroch', 12–17 sent. 2011 g.)* [Lake ecosystems: biol. processes, anthropogenic transformation, and water quality: Proceed. IV int. sci. conf. (Minsk – Naroch, Sept. 12–17, 2011)]. Minsk: BGU, 2011. 105 p.

*Filonenko I. V., Komarova A. S.* Mnogoletnyaya dinamika ploshchadi zarastaniya pribrezhno-vodnoi rastitel'nost'yu oz. Vozhe [Long-term dynamics of overgrowing area with coastal aquatic vegetation in Lake Vozhe]. *Pprintsipy ekol.* [Principles of Ecol.]. 2015. Vol. 4, no. 4. P. 63–72. doi: 10.15393/j1. art. 2015.4622

*Gilyarov A. M.* Dinamika chislennosti presnovodnykh planktonnykh rakoobraznykh [Dynamics of freshwater planktonic crustacea]. Moscow: Nauka, 1987. 192 p.

*Haberman Yu., Virro T., Blank K.* Zooplankton [Zooplankton]. *Pskovsko-Chudskoe ozero* [Lake Peipus]. Tartu: Eesti Loodusfoto, 2012. P. 285–306.

*Ivanter E. V., Korosov A. V.* Elementarnaya biometriya: uchebnoe posobie [Elementary biometrics: a tutorial]. Petrozavodsk: PetrGU, 2010. 104 p.

*Korovchinskii N. M., Boikova O. S., Mnatsakanova E. A.* Dolgovremennye nablyudeniya pelagicheskogo zooplanktona ozera Glubokogo i nekotorye problemy monitoringovykh issledovaniy [Long-term observations of pelagic zooplankton of Lake Glubokoye and some problems of monitoring studies]. *Trudy Gidrobiol. stantsii na Glubokom ozere* [Proceed. Lake Glubokoye Hydrobiol. Station]. Moscow: KMK, 2017. Vol. 11. P. 39–62.

*Kryuchkova N. M.* Struktura soobshchestv zooplanktona v vodoemakh raznogo tipa [Structure of zooplankton communities in reservoir of different types]. *Tr. ZINAN SSSR* [Proceed. Zool. Research Inst. Acad. Sci. USSR]. Leningrad, 1987. Vol. 165. P. 184–198.

*Kryuchkova N. M.* Troficheskie vzaimootnosheniya zoo- i fitoplanktona [Trophic relationships of zoo- and phytoplankton]. Moscow: Nauka, 1989. 124 p.

*Kryuchkova N. M., Derengovskaya R. A.* Dinamika chislennosti zooplanktona v ozerakh Naroch', Myastro, Batorino [The dynamics of zooplankton in Lakes Naroch, Myastro, Batorino]. *Ozernye ekosistemy: biol. protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody: Mater. mezhdunar. nauch. konf. (Minsk – Naroch', 20–25 sent. 1999 g.)* [Lake ecosystems: biol. processes, anthropogenic transformation, and water quality: Proceed. int. sci. conf. (Minsk – Naroch, Sept. 20–25, 1999)]. Minsk: BGU, 2000. P. 186–191.

*Kuznetsova M. A., Lavrova T. V., Bayanov N. G.* K probleme deevtrofikatsii ozer [The problem of lakes deeutrophication]. *IX S'ezd Gidrobiol. obshchestva RAN (Tol'yatti, 18–22 sent. 2006 g.)*, tez. dokl. [IX Congress of the Hydrobiol. Society RAS (Togliatti, Russia, Sept. 18–22, 2006): Abs.]. Vol. I. Tol'yatti: IEVB RAN, 2006. 249 p.

*Kutikova L. A.* Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria). Podklass Eurotatoria (otryady Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida) [Rotifera fauna of the USSR (Rotatoria). Subclass Eurotatoria (class Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida)]. Leningrad: Nauka, 1970. 744 p.

*Lazareva V. I.* Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir]. Moscow: KMK, 2010. 183 p.

*Lazareva V. I., Lebedeva I. M., Ovchinnikova N. K.* Izmeneniya v soobshchestve zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha za 40 let [Changes in the zooplankton community of the Rybinsk Reservoir for 40 years]. *Biol. vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2001. No. 4. P. 62–73.

Lazareva V. I., Smirnova S. M. Rakoobraznye i kolovratki [Crustacea and Rotifera]. *Sostoyanie ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of Lake Nero at the beginning of the XXI century]. Moscow: Nauka, 2008. P. 175–211.

Makartseva E. S. Mnogoletnie izmeneniya zooplanktona ozera Krasnogo i dinamika populyatsii ego massovykh vidov [Long-term changes in the zooplankton of Lake Krasnoe and the populations dynamics of its mass species]. *Vliyaniye klimaticheskikh izmenenii i evtrofirovaniya na dinamiku planktonnykh populyatsii mezotrofnogo ozera* [Impact of climatic changes and eutrophication on the dynamics of plankton populations of a mesotrophic lake]. St. Petersburg: NII khimii SPbGU, 2003. P. 77–101.

Manuilova E. F. Vetvistosye rachki (Cladocera) fauny SSSR [Cladocera of the fauna in the USSR]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1964. 327 p.

Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [A procedure for studying biogeocenoses of inland reservoirs]. Moscow: Nauka, 1975. 239 p.

Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya [Guidelines for collecting and processing materials in hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its production]. Leningrad, 1982. 33 p.

Mnatsakanova E. A. Izmeneniya v soobshchestve kolovratok ozera Glubokogo za 100-letnyuyu istoriyu ego izucheniya [Changes in the Rotifer community of Lake Glubokoye over the 100-year history of its study]. *Kolovratki (taksonomiya, biol. i ekol.): Tez. i mat. IV Mezhdunar. konf. po kolovratkam* [Rotifers (taxonomy, biol., and ecol.): Proceed. IV int. conf. on Rotifers]. Yaroslavl': Izd-vo YaGTU, 2005. P. 233–243.

Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii. T. 1. Zooplankton [A key to zooplankton and zoobenthos of freshwater bodies of European Russia. Vol. 1. Zooplankton]. Eds. V. R. Alekseev, S. Ya. Tsalolikhin. Moscow: KMK, 2010. 495 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [A key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territory]. St. Petersburg, 1995. Vol. 2. 628 p.

Ostapenya A. P. Sovremennoe ekologicheskoe sostoyanie Narochanskikh ozer [Current ecological state of Lakes Naroch]. *Prirod. resursy* [Nat. Resources]. 1997. No. 3. P. 95–102.

Pesenko Yu. A. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka, 1982. 287 p.

Pidgaiko M. L. Zooplankton vodoemov Evropeiskoi chasti SSSR [Zooplankton of reservoirs of the European part of the USSR]. Moscow: Nauka, 1984. 207 p.

Pidgaiko M. L., Aleksandrov B. M., Ioffe C. I., Maksimova L. P., Petrov V. V., Savateeva E. B., Salazkin A. A. Kratkaya biologo-produktsionnaya kharakteristika vodoemov Severo-Zapada SSSR [Brief biological and production characteristics of reservoirs in the North-West of the USSR]. *Izv. GosNIORKh*. Leningrad, 1968. T. 67. Uluchsheniye i uvelicheniye kormovoi bazy dlya ryb vo vnutrennikh vodoemakh SSSR [Proceed. National Re-

search Inst. of Lake and River Fisheries. Leningrad, 1968. Vol. 67. Improvement and increase in the food supply for fish in the inland waters of the USSR]. P. 205–228.

Riv'er I. K. Kholodnovodnyi zooplankton ozer basseina Verkhnei Volgi [Cold-water zooplankton of lakes in the Upper Volga basin]. Izhevsk: Ed. Permyakov S. A., 2012. 390 p.

Rodionova N. V. Zooplankton [Zooplankton]. *Ladoga* [Ladoga]. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, 2013. P. 377–389.

Smirnova T. S. Zooplankton ozer Vozhe i Lacha [Zooplankton in Lakes Vozhe and Lacha]. *Gidrobiol. ozer Vozhe i Lacha (v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)* [Hydrobiol. of Lakes Vozhe and Lacha (in connection with the forecast of the quality of waters transferred to the south)]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 34–63.

Stolbunova V. N. Zooplankton ozera Pleshcheevo [Zooplankton of Lake Pleshcheevo]. Moscow: Nauka, 2006. 152 p.

Syarki M. T. Zooplankton [Zooplankton]. *Bioresursy Onezhskogo ozera* [Bioresources of Lake Onego]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. P. 54–67.

Syarki M. T. Sezonnaya dinamika zooplanktona Onezhskogo ozera (vliyaniye temperaturnogo i antropogennogo faktorov) [Seasonal dynamics of zooplankton in Lake Onego (as influenced by the temperature curve and anthropogenic factors)]. *Ekol. sostoyaniye kontinental'nykh vodoemov severnykh territorii* [Ecol. status of Northern continental reservoirs]. St. Petersburg: Nauka, VVM, 2005. P. 215–220.

Tatarinova T. A. Urovneniy rezhim [Level regime]. *Gidrol. ozer Vozhe i Lacha* [Hydrol. of Lakes Vozhe and Lacha]. Leningrad: Nauka, 1979. P. 61–70.

Zhakov L. A. Ikhtiotosenoz oz. Vozhe i ego ispol'zovanie [Ichthyocenosis of Vozhe Lake and its use]. *Gidrobiol. ozer Vozhe i Lacha (v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)* [Hydrobiol. of Lakes Vozhe and Lacha (in connection with the forecast of the quality of waters transferred to the south)]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 179–195.

Zhdanova S. M., Sabitova R. Z., Tsvetkova M. V. Sostav i struktura zooplanktona ozera Pleshcheevo [Composition and structure of the zooplankton community in lake Pleshcheyevo]. *Trudy IBVV RAN* [Trans. IBW RAS]. 2019. Vol. 86(89). P. 34–56. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10010

Zuyanova O. V. Izmeneniye v strukture rybnoi chasti soobshchestva ozera Vozhe [The change in the structure of the fish part of the Lake Vozhe community]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 1994. 18 p.

Gliwicz Z. M., Jawinski A., Pawlowicz M. Cladocera densities, day-to-day variability in food selection by smelt, and the birth-rate compensation hypothesis. *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 526, no. 1. P. 171–186.

Gulati R. D., DeMott W. R. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwat. Biol.* 1997. Vol. 38. P. 753–768.

Hart R. C. Cladoceran periodicity patterns in relation to selected environmental factors in two cascading

warm-water reservoirs over a decade. *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 526, no. 1. P. 99–117.

Heald E., Hrabik T. R., Li Y., Lawson Z. J., Carpenter S. R., Vander Zanden V. J. The effects of experimental whole-lake mixing on horizontal spatial patterns of fish and zooplankton. *Aquat. Sci.* 2017. Vol. 79. P. 543–556. doi: 10.1007/s00027-016-0516-x

Pothoven S. A., Fahnenstiel G. L. Spatial and temporal trends in zooplankton assemblages along a near-shore to offshore transect in southeastern Lake Michigan

from 2007 to 2012. *J. Great Lakes Res.* 2015. Vol. 41. P. 3. P. 95–103. doi: 10.1016/j.jglr.2014.09.015

Rejas D., Declerck S., Auwerkerken J., Tak P., De Meester L. Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwat. Biol.* 2005. Vol. 50. P. 52–69. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01306.x

Received October 13, 2020

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Думнич Неля Васильевна**

руководитель, к. б. н., доцент  
Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ВологодНИРО»)  
ул. Левичева, 5, Вологда, Россия, 160012  
эл. почта: vologodniro@vniro.ru

### **Лобуничева Екатерина Валентиновна**

старший научный сотрудник лаб. водных биоресурсов,  
к. б. н.  
Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ВологодНИРО»)  
ул. Левичева, 5, Вологда, Россия, 160012  
эл. почта: lobunicheva\_ekater@mail.ru

### **Литвин Анатолий Иванович**

специалист лаб. водных биоресурсов  
Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ВологодНИРО»)  
ул. Левичева, 5, Вологда, Россия, 160012  
эл. почта: vologodniro@vniro.ru

### **Борисов Михаил Янович**

ведущий научный сотрудник лаб. водных биоресурсов,  
к. б. н.  
Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ВологодНИРО»)  
ул. Левичева, 5, Вологда, Россия, 160012  
эл. почта: myaborisov@mail.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Dumnich, Nelya**

Vologda Branch of the Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and Oceanography (VologodNIRO)  
5 Levicheva St., 160012 Vologda, Russia  
e-mail: vologodniro@vniro.ru

### **Lobunicheva, Ekaterina**

Vologda Branch of the Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and Oceanography (VologodNIRO)  
5 Levicheva St., 160012 Vologda, Russia  
e-mail: lobunicheva\_ekater@mail.ru

### **Litvin, Anatoly**

Vologda Branch of the Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and Oceanography (VologodNIRO)  
5 Levicheva St., 160012 Vologda, Russia  
e-mail: vologodniro@vniro.ru

### **Borisov, Mikhail**

Vologda Branch of the Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and Oceanography (VologodNIRO)  
5 Levicheva St., 160012 Vologda, Russia  
e-mail: myaborisov@mail.ru