

УДК 574.583(28):581+574.5(285.2)(47)

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ШЕКСНИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА, РОССИЯ)

© 2022 г. В. И. Лазарева*

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 03.03.2022 г.

После доработки 21.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

В июле 2017 г. исследован пелагический зоопланктон Шекснинского водохранилища (бассейн Верхней Волги). В его составе зарегистрировано 60 видов, среди которых пять новых для водоема (копепода *Cyclops kikuchii*, коловратки *Cephalodella gibba*, *Trichocerca rattus*, *Euchlanis pyriformis* и *Notolca labis*). На большей части акватории преобладают обычные для водохранилища кладоцеры *Limnoscida frontosa* и *Daphnia galeata*, копеподы *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*. Впервые выявлено массовое развитие редкой копеподы *Arctodiaptomus laticeps*. Средняя биомасса зоопланктона водохранилища достигала 1.22 ± 0.15 г/м³, максимум (2.5–3.4 г/м³) зарегистрирован в западной части оз. Белое – вдвое ниже наблюдаемого в 1970-х и 1990-х годах. Установлено, что индивидуальная плодовитость массовых видов ракообразных заметно ниже по сравнению с другими водохранилищами Волжского каскада.

Ключевые слова: река Шексна, Белое озеро, водохранилище, зоопланктон, состав видов, структура, распределение обилия, плодовитость

DOI: 10.31857/S0320965222060122

ВВЕДЕНИЕ

Зоопланктон водохранилищ отличается богатством видов, высокой динамичностью состава и структуры (Лазарева, 2010; Shurganova et al., 2019). Водохранилища каскада р. Волги служат транзитным коридором для расселения северных видов на юг, а южных – на север, в том числе чужеродных форм (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Lazareva, 2019). Сложная морфометрия водохранилищ, разнообразие биотопов и вариаций гидродинамического режима способствуют неравномерному распределению планктона по акватории и в толще воды по вертикали (Структура..., 2018).

Шекснинское водохранилище – один из самых северных водоемов в каскаде р. Волги, северная граница Ковжинского участка расположена на 60° с.ш. Изучение зоопланктона водоема начато в первые годы после его заполнения (Смирнов, 1966; Луферова, 1966; Пидгайко, 1969) и продолжается до настоящего времени (Антропогенное..., 1981; Современное..., 2002; Думнич, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013; Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). Формированию сообщества речных участков водохранилища способствовало поступление лимнического планктона из

оз. Белое (Луферова, 1966; Пидгайко, 1969). Летом в современном зоопланктоне доминируют ракообразные, в основном Copepoda (Ривьер, 1982; Современное..., 2002; Думнич, 2005; Лазарева и др., 2013). Максимального развития он достигает в июне–августе, биомасса сообщества близка к таковой в неглубоких озерах региона Воже, Лача и Кубенское (Антропогенное..., 1981).

Распределение обилия зоопланктона по акватории водохранилища крайне неравномерно, это определяется гидрофизическим режимом водоема, особенностями его морфометрии, а также уровнем развития фитопланктона (Пидгайко, 1969; Ривьер, 1982; Антропогенное..., 1981; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013). Анализ многолетней динамики показал, что с середины 1990-х годов увеличился вклад циклопоидных копепод в обилие сообщества, а также кладоцер *Bosmina coregoni* cf. *gibbera* (Schoedler, 1863), в середине 2000-х годов на Шекснинском участке – *Bosmina* s. cf. *crassicornis* (Современное..., 2002; Лазарева и др., 2013). Также исследовано вертикальное распределение обилия массовых видов в оз. Белое и приплотинном участке водохранилища (Антропогенное..., 1981; Ривьер, Литвинов,

2006). Результаты представленной работы продолжают многолетнее изучение зоопланктона, характеризуют его состав и пространственное распределение в конце 2010-х годов.

Цель работы – оценить богатство фауны, выявить изменения состава и обилия зоопланктона, а также особенности его распределения по акватории Шекснинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Шекснинское водохранилище образовано в 1963 г., водоем вытянут с севера на юг на 262 км от 60°50' до 59°30' с.ш. и включает три участка: Ковжинский – пойма рек Ковжа Белозерская и Кема в подпоре водохранилища, Белозерский – оз. Белое, а также речной Шекснинский – затопленные русло и пойма р. Шексна (Современное..., 2002). На Шекснинском участке расположены крупные озеровидные расширения Сизьменское и Приплотинное, отличающиеся значительными глубинами до 11 и 20 м соответственно. Площадь акватории водохранилища 1665 км², средняя глубина 3.9 м, коэффициент условного водообмена 0.96 год⁻¹ (Современное..., 2002).

По концентрации хлорофилла и биомассе фитопланктона трофический статус экосистемы до начала 2000-х годов определяли как мезо-эвтрофный (Современное..., 2002). Во второй половине 2000-х годов по содержанию хлорофилла *a* фитопланктона (8.5–12.8 мкг/л) трофический статус водохранилища соответствовал мезотрофному уровню (Лазарева и др., 2013).

В работе использованы данные комплексной экспедиции Института биологии внутренних вод РАН. С 12 по 14 июля 2017 г. обследованы 23 станции преимущественно в пелагиали, расположение точек отбора проб близко к таковому в 2007 г. (Лазарева и др., 2013). Концентрацию растворенного в воде кислорода, электропроводность и температуру воды измеряли портативным прибором YSI–85 (YSI, Inc., USA).

Пробы зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) отбирали малой сетью Джели (диаметр входа 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм) тотально от дна до поверхности воды. Кроме того, исследовали вертикальное распределение зоопланктона на одной из наиболее глубоких станций (17 м) вблизи плотины Шекснинской ГЭС. Для этого отбирали пробы 10-литровым планктометром Дьяченко-Кожевникова с четырех горизонтов 0–5, 6–10, 11–15 и 16–17 м утром в 7 ч. Весь зоопланктон фиксировали 4%-ным формалином. Состав видов определяли по методикам (Кутикова, 1970; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010; Степаньянц и др., 2015; Коровчинский и др., 2021; Wilke et al., 2018).

В пробах оценивали численность и биомассу каждого вида, их суммарные значения для трех таксономических групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda) и общие для всего зоопланктона. Биомассу рассчитывали по формулам связи индивидуальной массы с длиной тела животных (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979). Доминантные виды выделяли по их относительной численности (>5% количества Crustacea или Rotifera). Для массовых видов ракообразных учитывали индивидуальную плодовитость самок, которую рассчитывали как среднее количество яиц на одну яйценосную самку. У Cladocera количество яиц в кладке подсчитывали на борту корабля на живых рачках, наркотизированных 5%-ным этанолом.

Для оценки полученных данных использовали пакет статистических программ STATISTICA for Windows v. 12.5 (StatSoft Russia). Индексы сходства состава видов и структуры доминантных комплексов вычисляли по формулам Чекановского–Сьеренсена в формах “*a*” и “*b*” соответственно (Песенко, 1982). Трофический индекс *E* рассчитывали по общему списку зоопланктона согласно формуле и градации значений, приведенной в работах (Андроникова, 1996; Лазарева, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрофизические характеристики. В 2017 г. глубина в точках отбора проб на русле р. Шексны в Сизьменском разливе и у плотины Шекснинской ГЭС достигала 10–20 м, на других участках – от 4 до 6 м (табл. 1). Вода водохранилища отличалась сравнительно высоким уровнем цветности (>55 град), особенно на Ковжинском участке (180 град). Прозрачность воды определялась цветностью и содержанием взвеси, она была наибольшей на глубоководных станциях Шекснинского участка, у плотины ГЭС достигала 120 см (табл. 1). Воды водохранилища отличаются низкой минерализацией, среднегодовые значения варьируют от 104 до 152 мг/л (Современное..., 2002). В 2017 г. минерализация воды в летнюю межень была крайне низкой – на всех участках <100 мг/л.

Температура воды была невысокой для июля, варьировала от 15.8 до 18.5°C у поверхности и от 14.8 до 18.4°C у дна водоема. Среднегодовые значения температуры в июле достигают 19.1°C для оз. Белое и 19.5°C для Шекснинского участка (Современное..., 2002). В 2017 г. по всему водоему прогрев воды был ниже нормы в среднем на 1.9–2.6°C. Это способствовало развитию в планктоне водохранилища северных холодолюбивых видов. У поверхности оз. Белое вода прогревалась слабее на 1°C по сравнению с речными участками, в то же время разница придонных значений температуры

Таблица 1. Гидрофизические и гидрохимические характеристики Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Показатель	Участок		
	Ковжинский <i>n</i> = 1	Белозерский <i>n</i> = 11	Шекснинский <i>n</i> = 11
Глубина, м	6	5.3 ± 0.2	10 ± 2
Прозрачность, см	85	67 ± 6	94 ± 7
Цветность воды, град Pt-Co	180	74 ± 5	84 ± 5
Температура воды, °С	17.9	16.5 ± 0.2	17.6 ± 0.2
	17.9	16.0 ± 0.2	16.2 ± 0.5
Электропроводность, мкСм/см*	105.7	123 ± 5	152 ± 3
Минерализация воды, мг/л**	69	80 ± 3	99 ± 2
Концентрация O ₂ в воде, мг/л	7.5	9.9 ± 0.1	9.6 ± 0.1
	7.5	9.4 ± 0.1	8.4 ± 0.4

* Приведено к 25°.

** По электропроводности, концентрация O₂ и температура воды: над чертой – на глубине 0–1 м, под чертой – у дна.

воды была незначительной (табл. 1). Различный прогрев воды на озерном и речных участках – характерная особенность водохранилища (Современное..., 2002). По вертикали наибольшая разница поверхностной и придонной температуры отмечена вблизи плотины ГЭС, здесь при глубине 17–20 м она достигала 3.2°С. Содержание растворенного в воде кислорода было высоким по всей акватории (табл. 1). Даже в придонном горизонте глубоководных станций насыщение воды кислородом не опускалось ниже 70%, а у поверхности было близко к 100%.

Состав зоопланктона. Летом 2017 г. в составе зоопланктона (Cladocera, Cyclopoidea, Calanoida, Rotifera) зарегистрировано 60 видов (табл. 2), преобладали ракообразные (55% списка). Это почти вдвое меньше, чем выявлено в теплом (температура воды 19–23°С) августе 2005 и 2007 гг. (Лазарева и др., 2013). Наибольшее видовое богатство (54 вида в списке) наблюдали на Шекснинском участке (табл. 3), который характеризуется максимальным разнообразием биотопов и обширными мелководьями. Среднее число видов в пробах было высоким и варьировало от 24 до 26, как и в общем списке 55–70% формировали ракообразные.

В 2017 г. выявлено пять видов, отсутствующих в опубликованных списках зоопланктона исследованного водохранилища (Смирнов, 1966; Лужерова, 1966; Пидгайко, 1969; Антропогенное..., 1981; Современное..., 2002; Думнич, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013; Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). Среди них копепода *Cyclops kikuchii* Smirnov, 1932, коловратки *Cephalodella gibba* (Ehrenberg, 1832), *Trichocerca rattus* (O.F. Müller, 1776), *Euchlanis pyriformis* Gosse, 1851 и *Notholca labis* Gosse, 1887.

Копепода *Cyclops kikuchii* распространена по всей акватории водохранилища (встречаемость 87% проб), численность максимальна (>600 экз./м³) в северной половине оз. Белое. Большинство новых видов коловраток относилось к редким зарослевым формам, найденным единичными экземплярами. Малочисленная коловратка-вселенец *Kellicottia bostoniensis* Rousselet, 1908 обнаружена единично в оз. Белое вблизи устья р. Ковжа. Впервые она зарегистрирована в водоеме в 2005 г. (Лазарева и др., 2013).

В 2017 г. в Шекснинском участке водохранилища от створа дер. Аристово до плотины Шекснинской ГЭС отмечена сравнительно редкая кладоцера *Bythotrephes brevimanus* Lilljeborg, 1901, численность вида не превышала 55 экз./м³. На озерном участке водохранилища зарегистрирован лишь обычный для водоемов бассейна р. Волги гибрид *Bythotrephes brevimanus* × *B. cederstroemii*, его количество также не велико (<70 экз./м³). По составу зоопланктона трофический статус водохранилища в 2005–2007 гг. соответствовал эвтрофии (индекс *E* 1.31), тогда как в 2017 г. – мезотрофии (индекс *E* 0.59). Уровень сходства состава Crustacea между этими периодами был высоким (60–80%), однако состав Rotifera заметно различался (сходство 46%).

Доминантные виды. Основу численности зоопланктона (75–85% Crustacea и до 95% Rotifera) определяли 10 видов (табл. 4). Наиболее разнообразным был комплекс доминантов Шекснинского участка, в котором отмечено максимальное число видов ракообразных и коловраток. Напротив, сообщество Ковжинского участка структурно и количественно было крайне бедным (5 доминантов). Это вызвано сильным дождевым паводком в начале второй декады июля, когда приток по рекам Кема и Ковжа увеличился почти втрое.

Таблица 2. Список видов летнего зоопланктона Шекснинского водохранилища, выявленных в 2005–2017 гг.

Таксон	2005–2007	2017
Класс Ракообразные – CRUSTACEA		
Сем. Sididae		
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	+++	+++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	++	++
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982	++	–
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
Сем. Daphniidae		
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller, 1776) s. str.	+	–
<i>D. cristata</i> Sars, 1862	+++	+++
<i>D. longiremis</i> Sars, 1862	+	++
<i>D. galeata</i> Sars, 1863	+++	+++
<i>D. hyalina</i> Leydig, 1860	–	+
<i>D. cucullata</i> Sars, 1862	++	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
<i>S. serrulatus</i> (Koch, 1841)	+	–
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785) s. l.	+	–
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862 s. l.	+	++
<i>C. dubia</i> (Richard, 1894 s. l.)	+	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
Сем. Macrothricidae		
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	–
Сем. Пьюкрипиды		
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	+	–
<i>I. sordidus</i> (Lievin, 1848)	+	–
Сем. Еурицериды		
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
Сем. Чидориды		
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	++	++
<i>C. gibbus</i> Sars, 1890	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz, 1875	+	–
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird, 1850	–	+
<i>P. adunctus</i> (Jurine, 1820)	+	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–
<i>P. striatus</i> (Schoedler, 1863)	+	–
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	+	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) s. l.	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	+	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1861)	+	–
<i>Flavalona rustica</i> (Scott, 1895)	+	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	–
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	+	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1861)	+	–
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	–
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	+	+
<i>Oxiurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	+	–
Сем. Босминиды		
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+
<i>B. coregoni</i> Baird, 1857 s. str.	++	–
<i>B. c. cf. gibbera</i> (Schoedler, 1863)	++	+++
<i>B. c. cf. longicornis</i> Schoedler, 1886	–	+

Таблица 2. Продолжение

Таксон	2005–2007	2017
<i>B. c. cf. longispina</i> Leydig, 1860	++	+++
<i>Bosmina c. cf. crassicornis</i> (P.E. Müller), 1887	++	++
Сем. Polyphemidae		
<i>Polyphemus pediculus</i> (L., 1758)	+	+
Сем. Cercopagidae		
<i>Bythotrephes brevimanus</i> Lilljeborg, 1901*	–	+
<i>Bythotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederstroemii</i> (ранее определяли как <i>B. longimanus</i> Leydig)	++	++
Сем. Leptodoridae		
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+++	+++
Сем. Cyclopidae		
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	+	–
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1861)	+	–
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	–
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	+
<i>P. affinis</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	++	–
<i>C. kikuchii</i> Smirnov, 1932*	–	+++
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	–	++
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	++	++
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	–
<i>A. robustus</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+++	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+++	+++
<i>T. crassus</i> (Fischer, 1853)	+	+
Сем. Diaptomidae		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+++	+++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	–
<i>Arctodiaptomus laticeps</i> (Sars, 1863)	+	++
Сем. Temoridae		
<i>Hetercope appendiculata</i> Sars, 1863	++	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	+	–
Класс Rotifera		
Сем. Notommatidae		
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)*	–	+
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	+	–
Сем. Trichocercidae		
<i>Trichocerca (T.) cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	–
<i>T. capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	+	–
<i>T. longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	–
<i>T. rattus</i> (O.F. Müller, 1776)*	–	+
<i>T. porcellus</i> (Gosse, 1886)	+	+
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	–
<i>T. rousseleti</i> (Voigt, 1902)	+	–
<i>T. intermedia</i> (Stenroos, 1898)	–	+
Сем. Synchaetidae		
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+	+
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1831	+	++
<i>S. kitina</i> Rousselet, 1902	–	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+	–
<i>P. dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	–

Таблица 2. Окончание

Таксон	2005–2007	2017
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	+	+
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	+	+
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	++	+++
<i>P. major</i> Bruckhardt, 1900	++	+++
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	–
<i>P. lenticulare</i> Herrick, 1885	+	–
Сем. Asplanchnidae		
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	++	++
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	+	+
Сем. Lecanidae		
<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
Сем. Trichotriidae		
<i>Trichotria truncata</i> (Whitellegge, 1889)	+	–
Сем. Euchlanidae		
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i> (Hauer, 1939)	++	+
<i>E. meneta</i> Myers, 1930	+	–
<i>E. deflexa</i> Gosse, 1851	+	–
<i>E. pyriformis</i> Gosse, 1851*	–	+
Сем. Brachionidae		
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	–
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	–
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	–
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	++	+++
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	++	+
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	+++	+++
<i>K. bostoniensis</i> Rousselet, 1908	+	+
<i>Notholca labis</i> Gosse, 1887*	–	+
<i>Anureopsis fissa</i> Gosse, 1851	+	–
Сем. Conochilidae		
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	++	+++
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+++
<i>C. coenobasis</i> Skorikov, 1914	+	–
Сем. Collothecidae		
<i>Collotheca pelagica</i> Rousselet, 1893	–	+
Сем. Testudinellidae		
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	+	+
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	–
Сем. Filiniidae		
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+
Сем. Hexarthridae		
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	+	–
Число видов Crustacea	64	33
Число видов Rotifera	42	27
Суммарное число видов зоопланктона	106	60
Трофический индекс <i>E</i>	1.31	0.59

Примечание. * – виды, впервые отмеченные в планктоне водохранилища в 2017 г.; +++ – вид встречается в большинстве проб (>80%), “++” – обычен (30–80% проб), “+” – редок (<30% проб), прочерк – не обнаружен.

Таблица 3. Распределение видового богатства зоопланктона по главным участкам Шекснинского водохранилища летом 2017 г.

Таксон	Участок				Весь водоем ($n = 23$)	
	Белозерский ($n = 11$)		Шекснинский ($n = 11$)			
	S	$S_{\text{общ}}$	S	$S_{\text{общ}}$	S	$S_{\text{общ}}$
Cladocera	9 ± 0.3	14	11 ± 1.0	21	10 ± 0.5	23
Soropoda	7 ± 0.3	9	7 ± 0.5	9	7 ± 0.3	10
Rotifera	8 ± 0.5	14	8 ± 1.0	24	8 ± 0.5	27
Все группы	24 ± 0.6	37	26 ± 1.8	54	24 ± 0.7	60

Примечание. S – среднее число видов в пробе, $S_{\text{общ}}$ – количество видов в списке, n – число наблюдений (проб).

Результатом был вынос в устьевую область этих рек сильно гумифицированной воды с водосбора, в которой почти отсутствовали гидробионты. Уровень сходства структуры группировок доминантов был наименьшим для Ковжинского участка (14–55%), тогда как между Белозерским и Шекснинским участками сходство ядра зоопланктона достигало 45–64%, минимальные значения относились к Rotifera.

Более 80% биомассы сообщества формировали всего шесть видов ракообразных (рис. 1), среди них преобладали *Limnospira frontosa* (25–34%), *Eudiaptomus gracilis* (23–28%), *Daphnia galeata* (15–18%) и *Mesocyclops leuckarti* (15%). Их состав и со-

отношение в Белозерском и Шекснинском участках водоема были очень близки, индекс сходства структуры группировок доминантов превышал 85%.

В 2017 г. в оз. Белое зарегистрировано массовое развитие сравнительно редкой и крупной (длина тела 1.4–1.8 мм) копеподы *Arctodiaptomus laticeps* (Sars, 1863), вид встречался на всех станциях. В северной части озера его численность достигала 12 тыс. экз./м³, средний вклад в биомассу сообщества достигал 7%, что сравнимо с таковым *Heteroscope appendiculata* Sars, 1863 (7–12%). В небольшом количестве (<2 тыс. экз./м³) *A. laticeps* встречался и на Шекснинском участке водоема (55% проб) от дер. Аристово до плотины Шекснинской ГЭС.

Помимо отмеченных в табл. 4 и на рис. 1, часто встречались (>80% проб) еще четыре вида Crustacea, которые в июле не образовывали высокой численности или биомассы (табл. 2). Это клadoцеры *Bosmina coregoni* cf. *gibbera*, *B. c.* cf. *longispina* Leydig, 1860, *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) и на Шекснинском участке *Bosmina c.* cf. *crassicornis* (P.E. Müller, 1887).

Плодовитость массовых видов. В июле 2017 г. на пике размножения размер кладки всех массовых видов копепод был существенно выше (в 2–8 раза), чем таковой клadoцер (табл. 5). Вероятно, это способствовало превышению численности копепод над таковой клadoцер (табл. 4), несмотря на сравнительно низкую скорость популяционного

Таблица 4. Встречаемость и обилие доминантных видов ($N > 5\% N_{\text{общ}}$) зоопланктона Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Вид	Участок водохранилища							
	Ковжинский		Белозерский			Шекснинский		
	N	$N\%$	$B\%$	N	$N\%$	$B\%$	N	$N\%$
Crustacea								
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.3	34	100	72.7 ± 8.6	58 ± 6	100	34.3 ± 7.6	50 ± 5
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.2	26	100	17.8 ± 1.7	14 ± 2	91	17.3 ± 3.4	25 ± 7
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0.3	36	100	4.7 ± 0.9	–	91	4.5 ± 1.1	7 ± 2
<i>Daphnia cristata</i>	0	0	100	1.1 ± 0.4	–	100	4.2 ± 0.6	7 ± 2
Rotifera								
<i>Conochilus hippocrepis</i>	0	0	100	48.2 ± 16.4	58 ± 6	73	4.9 ± 1.8	7 ± 2
<i>Kellicottia longispina</i>	0	0	100	15.0 ± 2.7	18 ± 3	91	21.5 ± 6.5	31 ± 5
<i>Conochilus unicornis</i>	0.4	22	100	6.8 ± 2.5	8 ± 2	91	10.5 ± 8.0	15 ± 3
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0	100	4.2 ± 0.6	5 ± 1	91	13.6 ± 8.0	19 ± 3
<i>Polyarthra luminosa</i>	0.1	6	100	6.2 ± 1.0	7 ± 2	64	11.2 ± 6.1	16 ± 4
<i>P. major</i>	0	0	100	2.6 ± 0.5	–	82	5.1 ± 1.6	7 ± 2

Примечание. $B\%$ – встречаемость, %; N – численность доминанта, тыс. экз./м³; $N\%$ – относительная численность, %, рассчитана отдельно для ракообразных и коловраток (по: Лазарева, 2010); для N и $N\%$ приведено среднее и его ошибка; “–” – вид не входит в состав доминантов, 0 – вид отсутствует в сборах.

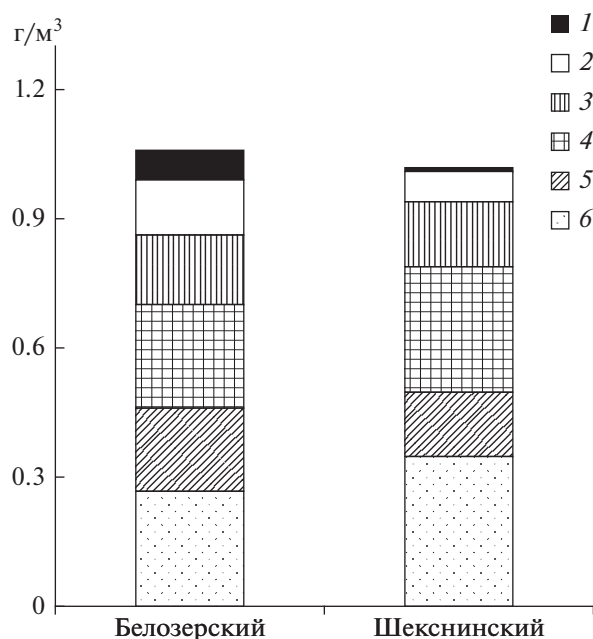


Рис. 1. Вклад массовых видов ракообразных в общую биомассу зоопланктона основных участков Шекснинского водохранилища в июле 2017 г. 1 – *Arctodiaptomus laticeps*, 2 – *Heteroscope appendiculata*, 3 – *Mesocyclops leuckarti*, 4 – *Eudiaptomus gracilis*, 5 – *Daphnia galeata*, 6 – *Limnoscida frontosa*.

роста копепод (Иванова, 1985; Андроникова, 1996).

В оз. Белое наибольшая плодовитость отмечена у *Arctodiaptomus laticeps* (в среднем 14 яиц/♀) и *Mesocyclops leuckarti* (12 яиц/♀), на Шекснинском участке лидировали те же виды, но размер кладки был заметно выше (табл. 5). В целом, по акватории водохранилища максимальный размер кладки зарегистрирован у *M. leuckarti* на приплотинном участке (24 яйца/♀), у *Arctodiaptomus laticeps* (15 яиц/♀) и *Thermocyclops oithonoides* (14 яиц/♀) на русле р. Шексна у дер. Аристово, у *Eudiaptomus gracilis* в Сизьменском разливе (13 яиц/♀). Однако в отдельных биотопах озера и Сизьменского расширения водохранилища зарегистрированы случаи крайне маленьких кладок (2–3 яйца в мешке) у копепод *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*, на Приплотинном участке – у *Arctodiaptomus laticeps* (табл. 5). Вероятно, это связано с особенностями условий питания рачков.

Размер кладки всех пяти видов кладоцер в Белом озере был небольшим (в среднем 2–3 яйца/♀), сходную картину наблюдали и в большинстве биотопов Шекснинского участка (табл. 5). Наибольшая плодовитость зарегистрирована у четырех видов в Сизьменском расширении: *Daphnia galeata* (6 яиц/♀), *Limnoscida frontosa* и *Daphnia cristata* (по 4 яйца/♀), *Bosmina c. cf. gibbera* (3 яйца/♀).

Вертикальное распределение. В июле ранним утром массовые виды ракообразных по-разному распределялись по вертикали. Так, кладоцеры *Daphnia cristata*, *Bosmina c. cf. gibbera* и копеподы *Eudiaptomus gracilis* формировали скопления (45–50% численности популяций) в верхнем 5-метровом горизонте вод (рис. 2). У поверхности держалась и основная часть *Heteroscope appendiculata* (60%). В то же время, *Daphnia galeata*, *Bosmina c. cf. longispina* и *Mesocyclops leuckarti* в основном концентрировались (70–90%) в нижнем горизонте на глубине 11–17 м. Большая часть (70%) копеподитов и взрослых особей *M. leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* также находилась на глубине от 11 до 17 м (рис. 2б, рис. 2в). Количество их науплиусов до глубины 15 м было почти одинаковым, лишь у дна оно было немного выше (рис. 2в). Минимальное количество всех перечисленных видов и возрастных групп отмечали в слое 6–10 м, но именно здесь находилась половина (50%) популяции фильтраатора *Arctodiaptomus laticeps*.

Численность коловраток на приплотинном участке водоема была низкой (<6 тыс. экз./м³). Оба вида рода *Conochilus* формировали скопления на глубине 16–17 м в 2-метровом слое над дном (60% обилия популяций). Обилие *Kellicottia longispina* Kellicott, 1879 распределялось по вертикали почти равномерно с минимумом в слое 6–10 м (<5% популяции).

Численность и биомасса. В июле численность сообщества была максимальной (>200 тыс. экз./м³) на Белозерском участке, тогда как биомасса была сравнительно высокой (>1 г/м³) на большей части акватории (табл. 6). Наибольшую биомассу зоопланктона на Белозерском участке регистрировали на разрезе урочище Кустово – р. Водоба (1.4–3.4 г/м³) в западной части озера. Локально высокую биомассу (до 2.5 г/м³) регистрировали также вблизи плотины Шекснинской ГЭС. Однако по среднему уровню биомассы глубоководные участки (10–20 м) в Сизьменском расширении и у плотины ГЭС фактически не отличались от мелководных (1–6 м) биотопов Шекснинского участка водохранилища и оз. Белое (рис. 3). Минимальный уровень обилия отмечали в Ковжинском участке. Основу численности везде формировали копеподы (40–55%) и коловратки (40–50%), тогда как биомассу почти полностью (>95%) и фактически поровну образовывали обе группы ракообразных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По литературным данным зоопланктон Шекснинского водохранилища насчитывает ~155 видов, большинство из которых (~60%) относятся к Crustacea (Смирнов, 1966; Луферова, 1966; Пидгайко, 1969; Антропогенное..., 1981; Современ-

Таблица 5. Плодовитость массовых видов ракообразных (яиц/♀) на разных участках Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Вид	n	Участок водохранилища			
		Белое озеро	Сизьменский разлив	Приплотинный участок	Прочие*
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	39	$\frac{12 \pm 1.0}{6-22}$	$\frac{12 \pm 2.1}{4-20}$	$\frac{24 \pm 12.0}{10-36}$	$\frac{16 \pm 2.2}{10-24}$
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	45	$\frac{10 \pm 0.3}{7-13}$	$\frac{13 \pm 0.4}{9-16}$	$\frac{11 \pm 1.1}{9-16}$	$\frac{11 \pm 0.9}{7-15}$
<i>Arctodiaptomus laticeps</i>	69	$\frac{14 \pm 0.4}{8-20}$	—	$\frac{11 \pm 1.5}{6-16}$	$\frac{15 \pm 0.9}{14-17}$
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	33	$\frac{8 \pm 0.4}{4-12}$	$\frac{12 \pm 1.0}{8-16}$	$\frac{10 \pm 1.2}{6-14}$	$\frac{14 \pm 2.0}{12-16}$
<i>Limnosida frontosa</i>	220	$\frac{3 \pm 0.2}{1-6}$	$\frac{4 \pm 0.5}{2-7}$	$\frac{2 \pm 0.4}{1-4}$	$\frac{3 \pm 0.3}{1-10}$
<i>Daphnia galeata</i>	310	$\frac{3 \pm 0.2}{1-8}$	$\frac{6 \pm 0.6}{4-9}$	$\frac{3 \pm 0.3}{1-6}$	$\frac{4 \pm 0.6}{2-10}$
<i>D. cristata</i>	275	$\frac{2 \pm 0.1}{1-4}$	$\frac{4 \pm 0.2}{1-6}$	$\frac{2 \pm 0.1}{1-3}$	$\frac{3 \pm 0.7}{1-8}$
<i>Bosmina coregoni</i> cf. <i>gibbera</i>	335	$\frac{2 \pm 0.2}{1-7}$	$\frac{3 \pm 0.6}{1-6}$	$\frac{2 \pm 0.1}{2-5}$	$\frac{4 \pm 0.3}{1-6}$
<i>B. c.</i> cf. <i>longispina</i>	80	$\frac{3 \pm 0.3}{2-6}$	$\frac{2 \pm 0.6}{1-4}$	$\frac{2 \pm 0.2}{1-3}$	$\frac{3 \pm 0.7}{1-6}$
<i>B. c.</i> cf. <i>crassicornis</i>	45	—	—	$\frac{2 \pm 0.3}{1-4}$	$\frac{3 \pm 0.4}{1-7}$

Примечание. Над чертой — среднее и его ошибка, под чертой — min—max, “—” — вид не обнаружен, n — число подсчитанных кладок.

*Станции Шекснинского участка, кроме Сизьменского разлива и глубоководного участка у плотины Шекснинской ГЭС.

ное..., 2002; Думнич, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006; Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). С учетом данных, представленных в настоящей работе (табл. 2), видовое богатство сообщества возрастает до 180 видов, 54% списка формируют ракообразные. Состав зоопланктона Шекснинского водохранилища (табл. 2) сходен с таковым в Рыбинском водохранилище (по: Лазарева, 2007а), следующем в каскаде водоемов рек Шексны и Волги. Сходство списков Crustacea достигает 60%, Rotifera — 51%. Фауна зоопланктона Шекснинского водохранилища достаточно динамична. Каждое его обследование приносит находки новых видов, отсутствующих в ранее опубликованных списках. Так, в 2005–2007 гг. выявлено 24 новых для водоема видов (Лазарева и др., 2013), в 2017 г. — 5 видов.

Впервые отмеченную в 2017 г. копеподу *Cyclops kikuchii* ранее считали подвидом *C. vicinus* Uljanin, 1875 (Определитель..., 2010). В 2005–2007 гг. в водохранилище находили только *C. vicinus* s. str. Lilljeborg, 1901 (Лазарева и др., 2013). Возможно,

C. kikuchii и ранее появлялся в водоеме, но в публикациях его указывали в составе *C. vicinus* s. l. Крупная кладоцера *Bythotrephes brevimanus* впервые определена в Шекснинском водохранилище Н.М. Коровчинским из сборов Е.В. Лобуничевой 2011–2012 гг. (Korovchinsky, 2018). Не известно, как давно *B. brevimanus* обитает в водоеме, для фауны оз. Белое он указан в работах (Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). На Шекснинском участке водоема вид был обнаружен впервые.

Копепода *Arctodiaptomus laticeps* в небольшом количестве впервые зарегистрирована в оз. Белое М.Л. Пидгайко (1969). В последующем, ее единично отмечали в 1970-х годах (Антропогенное..., 1981; Ривьер, Литвинов, 2006), также вид обнаружен в сборах 2007 г. В.Н. Столбуновой (устное сообщение). Далее до 2017 г. *A. laticeps* в Шекснинском водохранилище не регистрировали (Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). Его массовое развитие и широкое распространение в водоеме выявлено было впервые.

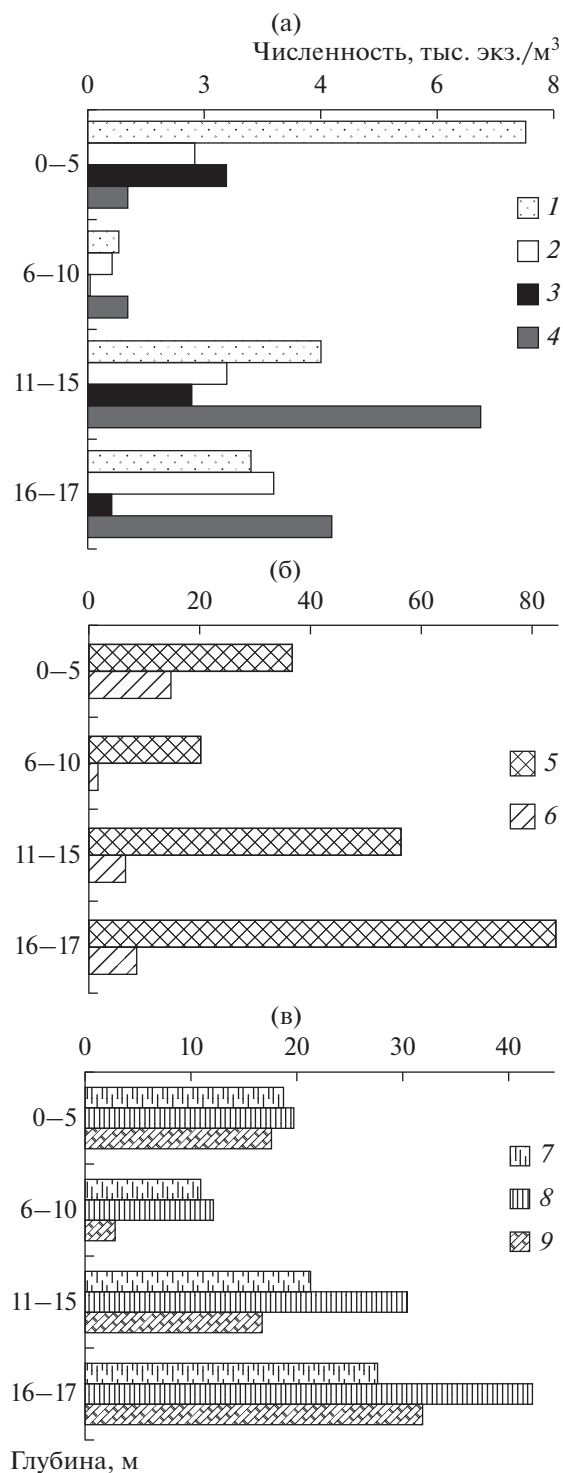


Рис. 2. Вертикальное распределение зоопланктона в приплотинном участке Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.: а – массовые виды Cladocera (1 – *Daphnia cristata*, 2 – *D. galeata*, 3 – *Bosmina coregoni* cf. *gibbera*, 4 – *B. c.* cf. *longispina*); б – массовые виды Copepoda (5 – *Mesocyclops leuckarti*, 6 – *Eudiaptomus gracilis*); в – Copepoda разновозрастных стадий развития (7 – науплиусы, 8 – копеподиты, 9 – взрослые особи).

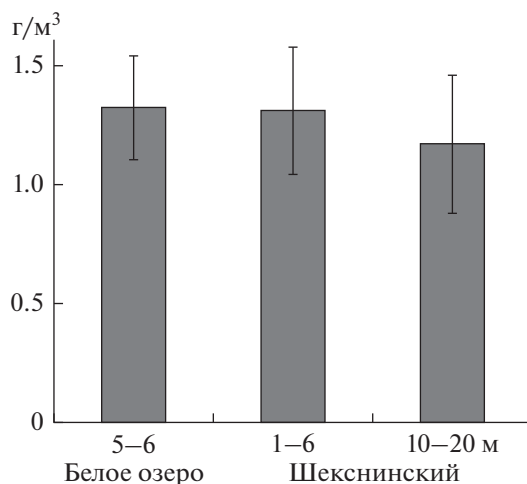


Рис. 3. Биомасса зоопланктона (г/м³) на участках с разными глубинами (м) в Шекснинском водохранилище в июле 2017 г.

В целом, состав и структура доминантного комплекса зоопланктона водохранилища в холодном июле 2017 г. (температура воды 16–18°C) близки к отмеченному в сходном по прогреву (18–19°C) июле 1987 г. (Ривьер, Литвинов, 2006). Однако в 2017 г. в планктоне почти отсутствовал *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), а из дафний была многочисленна весенняя *Daphnia cristata* Sars, 1862, а не летняя *D. cucullata* Sars, 1862. Вероятно, к середине июля сообщество водохранилища еще не трансформировалось в характерное для лета. Причиной такого запаздывания, по-видимому, стала низкая температура воды. Обычно *D. cristata* и *D. longiremis* характерны для зоопланктона водохранилища в июне, тогда как *D. cucullata* – в июле–августе (Антропогенное..., 1981; Лазарева и др., 2013).

Состав доминантных коловраток в 2017 г. (табл. 4) почти совпадал с таковым в 1987 и 2001 гг. (Ривьер, Литвинов, 2006). Однако среди представителей рода *Polyarthra* многочисленными были *P. luminosa* Kutikova, 1962 и *P. major* Bruckhardt, 1900, а не *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943. Сравнение группировок доминантов в июле 2017 г. (табл. 4) и августе 2005–2007 гг. (по: Лазарева и др., 2013) показало, что их состав и структура существенно различались. Индексы общности структуры не превышали 42% для ракообразных и 34% для коловраток.

Сведения об индивидуальной плодовитости зоопланктонов редко приводят в гидробиологических работах, обычно эти данные анализируют для оценки продуктивности сообщества (Иванова, 1985; Андроникова, 1996; Тимохина, 2000; Лазарева, 2010). Для Шекснинского водохранилища такие исследования ранее не проводили, анализ плодовитости массовых форм ракообразных сле-

Таблица 6. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) главных таксонов зоопланктона Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Таксон	Участок водохранилища			Весь водоем
	Ковжинский*	Белозерский	Шекснинский	
N_{clad}	0.06	9.7 ± 2.1	13.7 ± 1.7	11.2 ± 1.7
N_{cop}	0.7	116.6 ± 14.1	55.4 ± 9.6	82.3 ± 10.5
N_{rot}	1.8	83.5 ± 17.6	70.1 ± 32.8	73.5 ± 14.8
$N_{\text{общ}}$	2.6	209.8 ± 26.3	139.2 ± 43.2	167.0 ± 21.8
B_{clad}	0.001	0.66 ± 0.11	0.67 ± 0.12	0.63 ± 0.09
B_{cop}	0.002	0.63 ± 0.11	0.53 ± 0.12	0.55 ± 0.07
B_{rot}	0.003	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.01
$B_{\text{общ}}$	0.006	1.33 ± 0.20	1.23 ± 0.19	1.22 ± 0.15

Примечание. Численность, биомасса: N_{clad} , B_{clad} – Cladocera, N_{cop} , B_{cop} – Copepoda, N_{rot} , B_{rot} – Rotifera, $N_{\text{общ}}$, $B_{\text{общ}}$ – всего сообщества. * – данные по одной станции.

лан в данной работе впервые. Уровень индивидуальной плодовитости копепод (размер кладки самки) в Шекснинском водохранилище оказался существенно ниже наблюдаемого в р. Волге. Так, для *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* в Куйбышевском водохранилище размер кладки в июле достигает в среднем 24 и 18 яиц/♀ соответственно (Тимохина, 2000). В Чебоксарском водохранилище для *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* плодовитость в августе составляет в среднем 22 и 16 яиц/♀ соответственно (Лазарева и др., 2022). Подобный уровень плодовитости перечисленных видов в Шекснинском водохранилище отмечен только локально (табл. 5).

Размер кладки массовых видов клadoцер в исследованном водоеме в основном невелик (табл. 5). Для *Limnoscida frontosa* он сопоставим с отмеченным в Рыбинском водохранилище (в среднем 2–4 яйца/♀) (Соколова, 2007). Плодовитость *Daphnia galeata* близка к наблюдаемой в том же водохранилище в июле–августе (в среднем 4 яйца/♀), а для *Bosmina c. cf. longispina* она ниже отмеченной даже в сентябре (4–5 яиц/♀) (Лазарева, 2010).

В Куйбышевском водохранилище при сходной температуре воды размер кладки *B. c. cf. longispina* достигает в среднем 12 яиц/♀, а *Daphnia galeata* – 10 яиц/♀ (Тимохина, 2000), что в 2–3 раза больше по сравнению с Шекснинским водохранилищем. В озерах Карельского перешейка плодовитость *Daphnia cristata* достигает в среднем 6 яиц/♀ (Иванова, 1985), что вдвое выше таковой на большей части акватории исследованного водоема. Однако для *D. cristata* из озер Карелии приводят и меньшие значения (2 яйца/♀) (Андроникова, 1996). Сравнительно низкий темп размножения клadoцер в Шекснинском водохранилище, вероятно, определялся низкой температурой воды в летнем сезоне 2017 г. и недостаточной обеспеченностью

пищей. Ранее показано, что количество водорослей положительно влияет на обилие зоопланктона (Лазарева и др., 2013). К сожалению, данные о развитии фитопланктона водохранилища в 2017 г. до сих пор не опубликованы.

Общее количество (масса) яиц у ракообразных возрастает с увеличением размера и массы тела самки, а число яиц в кладке сильно варьирует в течение вегетационного периода (Иванова, 1985; Ривьер, 1986; Сушеня и др., 1990; Тимохина, 2000; Лазарева, 2010). Репродуктивная способность самок снижается с возрастом, наибольшее количество яиц обычно наблюдается в двух первых кладках (Филимонов, Соколова, 1973; Гламазда, 1974; Лазарева, 2007б). У пелагических клadoцер наиболее плодовитые самки выходят из покоящихся яиц весной (май–начало июня), они же дают большее число партеногенетических пометов и суммарное количество яиц в течение жизни (Иванова, 1985; Сушеня и др., 1990; Тимохина, 2000; Лазарева, 2007б; Лазарева, 2010). У копепод (*Cyclopoidea* и *Calanoida*) максимальная индивидуальная плодовитость и наибольшая частота пометов тоже отмечены в начале их размножения в водоеме, что связывают с более крупными размерами самок первых генераций (Тимохина, 2000). Однако некоторые авторы отмечают (Ривьер, 1986), что самые мелкие самки *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901 в первых пометах откладывают мало яиц, но их плодовитость возрастает в последующих пометах и в течение жизни они даже могут откладывать больше яиц, чем крупные особи. Кроме того, индивидуальная плодовитость ракообразных сильно зависит от количества и доступности пищи, – в олиготрофных водоемах часто наблюдают меньшую индивидуальную плодовитость рачков, по сравнению с эвтрофными (Иванова, 1985). При низкой плодовитости ракообразных в Шекснинском водохранилище в середине июля их

максимальная весенняя плодовитость, теоретически должна быть более высокой.

Вертикальные миграции зоопланктона в водохранилищах определяются в основном совокупностью экологических условий (Маркевич, 1982; Гладышев, 1990). Из этого следует, что характер миграций различается в течение сезона и год от года даже в одном водоеме. Для оз. Белое показано (Антропогенное..., 1981), что летом в дневное время массовые виды коловраток, в том числе род *Conochilus*, обычно концентрируются у поверхности водоема, крупные дафнии и *Heteroscope appendiculata* – в придонном слое, а остальные копеподы распределяются равномерно во всем столбе воды. Для глубокого участка у плотины Шекснинской ГЭС установлено (Ривьер, Литвинов, 2006), что в первой половине дня массовый вид коловраток *Kellicottia longispina* держится в верхнем 4-метровом слое, кладоцеры *Daphnia galeata* и *Bosmina c. cf. longispina* – глубже 7 и 9 м соответственно, а все массовые виды копепод образуют скопления глубже 5 м.

В июле 2017 г. типичным для глубоководной части водоема было распределение по вертикали *B. c. cf. longispina*, *Daphnia galeata* и копепод *Mesocyclops leuckarti*, концентрировавшихся на глубине. Остальные виды распределялись совершенно иначе (рис. 3), нежели указано в литературе (Антропогенное..., 1981; Маркевич, 1982; Ривьер, Литвинов, 2006). Одной из причин нетипичного распределения части планктонных популяций по вертикали могла быть их перегруппировка между придонным горизонтом и поверхностью воды ранним утром. Это так называемые “сумеречные” миграции, при которых ночью часть планктона поднимается к поверхности, а утром опускается в более глубокие слои воды (Киселев, 1980). Так, в дневное время скопление на глубине коловраток рода *Conochilus* отмечали в оз. Сиверском, тогда как коловратки рода *Kellicottia* ранним утром перемещались с глубины к поверхности водоема (Маркевич, 1982). Типично дневное распределение устанавливается ближе к 12 ч дня (Гладышев, 1990).

В июле 2017 г. средняя биомасса зоопланктона (1.22 ± 0.15 г/м³) в водохранилище была сравнительно высокой. Ее значения близки к зарегистрированным (1.48 ± 0.14 г/м³) 10 лет назад в августе 2007 г., но почти вдвое ниже таковых (2.19 ± 0.29 г/м³) в августе 2005 г. (Лазарева и др., 2013). Не выявлено существенного различия в среднем уровне биомассы зоопланктона между Белозерским и Шекснинским участками водохранилища, ранее отмечали ее увеличение в направлении от озера к плотине ГЭС (Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013). Современный уровень биомассы заметно ниже такового (2.5 – 2.6 г/м³) в конце 1970-х и середине 1990-х годов (Ривьер,

1982; Современное ..., 2002). Значительные колебания обилия сообщества год от года обычны для водохранилищ (Лазарева, 2010), в том числе для Шекснинского водохранилища (Современное ..., 2002; Думнич, Лобуничева, 2016). Межгодовые вариации биомассы определяются пищевой обеспеченностью зоопланктона и термическим режимом, от которых зависит сезонный ход развития сообщества (Антропогенное ..., 1981; Современное ..., 2002; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013). Так, с 1974 по 2015 гг. осенняя биомасса сообщества в оз. Белое варьировала в пределах 0.1 – 3.4 г/м³ и год от года различалась в 2–34 раза (Думнич, Лобуничева, 2016).

Выводы. Летом 2017 г. в зоопланктоне Шекснинского водохранилища зарегистрировано 60 видов, среди них пять новых для водоема. Анализ литературных данных показал, что видовое богатство сообщества достигает 180 видов, среди которых преобладают Crustacea (54%). Впервые зарегистрировано массовое развитие и широкое распространение в водохранилище редкой копеподы *Arctodiaptomus laticeps*. На большей части акватории преобладают обычные для водохранилища кладоцеры *Limnosedia frontosa* и *Daphnia galeata*, копеподы *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*. Показано, что численность летнего зоопланктона водохранилища (75–85% Crustacea и до 95% Rotifera) определяют 10 видов, а >80% биомассы сообщества формируют только шесть видов Crustacea. Структура зоопланктона в холодном июле 2017 г. сходна с таковой в другие годы с низким летним прогревом вод водохранилища. Впервые проанализирована плодовитость ракообразных, установлено, что в водохранилище размер кладки массовых видов копепод и кладоцер заметно ниже, отмеченного в те же сроки в других водохранилищах Волжского каскада. Средняя биомасса зоопланктона достигает 1.22 ± 0.15 г/м³, локально – 2.5 – 3.4 г/м³. Крайне низкое обилие сообщества (< 0.01 г/м³) отмечено выше оз. Белое на Ковжинском участке. Средний уровень биомассы сообщества летом 2017 г. вдвое ниже такового (2.5 – 2.6 г/м³) в 1970-х и 1990-х годах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания № 121051100109-1, тема “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.

- Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. 1981. Ленинград: Наука. Ч. 2.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука.
- Гладышев М.И. 1990. Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища // Известия Сибирского отделения АН СССР. Сер. Биологические науки. Вып. 3. С. 78.
- Гламзда В.В. 1974. Рост, размножение и продукция массовых видов кладоцер и копепод Цимлянского водохранилища // Тр. Волгоград. отделения Гос. ин-та реч. рыб. хоз-ва. С. 41.
- Думнич Н.В. 2005. Особенности формирования структуры зоопланктона крупных озер Вологодской области // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. Санкт-Петербург: Наука ВВМ. С. 121.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. 2016. Динамика зоопланктона озерной части Шекснинского водохранилища (Вологодская область) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. докл. Всерос. конф. с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГосНИОРХ (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 338.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. 2018. Сезонная динамика зоопланктона озерной части Шекснинского водохранилища (по материалам 2016 г.) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Матер. 2-ой Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 2–4 апреля 2018 г. С. 162.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР.
- Киселев И.А. 1980. Планктон морей и континентальных водоемов. Ленинград: Наука. Т. 2.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea, Cladocera) северной Евразии. Т. 2. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Ленинград: Наука.
- Лазарева В.И. 2007а. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 127.
- Лазарева В.И. 2007б. Сезонная динамика численности и параметры жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Sidaidea) в водоемах разного типа // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 144.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И., Жданова С.М., Сабитова Р.З. 2022. Расселение восточно-азиатской копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Cyclopoidea) в бассейне реки Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 147. <https://doi.org/10.31857/S0320965222010065>
- Лазарева В.И., Столбунова В.Н., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2013. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутр. вод. № 3. С. 46. <https://doi.org/10.7868/S0320965213030091>
- Луферова Л.А. 1966. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. Москва: Наука. С. 68.
- Маркевич Г.И. 1982. Суточная динамика вертикального распределения массовых форм зоопланктона в оз. Сиверском // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР. № 45(48). С. 100.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. 1976. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Ленинград: Наука. С. 67.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука.
- Пидгайко М.Л. 1969. Зоопланктон Белого озера в связи с рыбохозяйственным значением водоема // Изв. Гос. ин-та реч. рыб. хоз-ва. Ленинград. Т. 65. С. 111.
- Ривьер И.К. 1982. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Ленинград: Наука. С. 90.
- Ривьер И.К. 1986. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Ленинград: Наука.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. 2006. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Вод. ресурсы. Т. 33. № 5. С. 615.
- Смирнов Н.Н. 1966. Прибрежные ветвистоусые ракообразные Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. Москва; Ленинград: Наука, С. 146.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. 2002. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та.
- Соколова Е.А. 2007. Многолетние изменения численности и биомассы, структурные характеристики и некоторые черты биологии *Limnosida frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: Матер. Всерос. шк.-конф. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 327.
- Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р. и др. 2015. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2: Стрекающие, гребневики, многоще-

- тинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. Санкт-Петербург; Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: РАН. 2018.
- Суцня Л.М., Семенченко В.П., Семенюк Г.А., Трубецкова И.Л. 1990. Продукция планктонных ракообразных и факторы среды. Минск: Наука и техника.
- Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН.
- Филимонов Л.А., Соколова Г.В. 1973. О продукционных возможностях двух массовых видов планктонных циклопов Костромского разлива // Тр. Костромского гос. пед. ин-та. Вып. 31. С. 62.
- Korovchinsky N.M. 2018. Further revision of the genus *Bythotrephes* Leydig (Crustacea: Cladocera: Onychopoda): redescription of *B. brevimanus* Lilljeborg, reevaluation of *B. cederströmii* Schödler, and description of a new species of the genus // *Zootaxa*. V. 4379 (3). P. 347. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4379.3.2>
- Lazareva V.I. 2019. Spreading of Alien Zooplankton Species of Ponto-Caspian Origin in the Reservoirs of the Volga and Kama Rivers // *Russian Journal of Biological Invasions*. V. 10. № 4. P. 328. <https://doi.org/10.1134/S2075111719040040>
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* Bd 8. P. 71.
- Shurganova G.V., Zhikharev V.S., Gavrillo D.E. et al. 2019. Zooplankton Communities of the Middle River Part of the Cheboksary Reservoir and Factors Influencing Their Species Structure // *Povolzhskiy Journal of Ecology*. № 3. P. 384. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-384-395>
- Wilke T., Ahlrichs W.H., Bininda-Emonds O.R.P. 2018. A comprehensive and integrative re-description of *Synchaeta oblonga* and its relationship to *Synchaeta tremula*, *Synchaeta rufina* and *Synchaeta littoralis* (Rotifera: Monogononta) // *Organisms Diversity & Evolution*. V. 18. P. 407. <https://doi.org/10.1007/s13127-018-0380-8>

Composition, Structure and Features of the Spatial Distribution of Zooplankton in the Sheksna Reservoir (Upper Volga, Russia)

V. I. Lazareva*

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In July 2017 pelagic zooplankton of the Sheksna reservoir (Upper Volga basin) was studied. It includes 60 species, including five new to the reservoir (copepod *Cyclops kikuchii*, rotifers *Cephalodella gibba*, *Trichocerca (T.) rattus*, *Euchlanis pyriformis* и *Notholca labis*). Most of the reservoir water area is dominated by common crustaceans *Limnospira frontosa*, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus gracilis*, and *Mesocyclops leuckartii*. Mass development of the rare copepod *Arctodiaptomus laticeps* was revealed for the first time. The average zooplankton biomass is $1.22 \pm 0.15 \text{ g/m}^3$; maximum 2.5–3.4 g/m^3 in the western part of Lake Beloe. This is half that observed in the 1970s and 1990s. It has been established that the individual fecundity of mass species of crustaceans is noticeably lower compared to other reservoirs of the Volga cascade.

Keywords: Sheksna River, Lake Beloe, reservoir, zooplankton, species composition, structure, abundance distribution, individual fecundity