

## Водные беспозвоночные

УДК 574.583. (285.2):591

### ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ) В ПЕРИОД ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

С. М. Жданова<sup>1</sup>, В. И. Лазарева<sup>1</sup>, Р. З. Сабитова<sup>1</sup>, С. И. Сиделев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: zhdanova@ibiw.ru,

<sup>2</sup> Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, 150057, г. Ярославль, ул. Матросова, д. 9, e-mail: sidelev@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2021

Представлены сведения о численности и биомассе, составе доминантного комплекса зоопланктона мелководного гипертрофного оз. Неро (Ярославской области) в период с 2007 по 2017 гг. Проанализировано сезонное и пространственное распределение зоопланктона, сделано сравнение результатов с данными исследований до 2007 г. Озеро Неро характеризуется высоким видовым богатством зоопланктона (>100 видов в общем списке и до 22–27 видов в пробе). С 2007 по 2011 гг. отмечено низкое количество зоопланктона (в среднем <37.9 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0.15 г/м<sup>3</sup>), при сравнительно высокой доле копепод (до 83% численности зоопланктона). С 2012 года обилие планктонных животных возрастало (в среднем 313 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1.20 г/м<sup>3</sup>). В 2007–2017 гг. состав доминантов остался близким к таковому в предыдущие годы, в сообществе доминировали мелкие ракообразные (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*) и коловратки родов *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella*, *Trichocerca* и *Anuraeopsis*. В аномально теплые летние периоды складывались сообщества с доминированием коловраток (31–65% численности зоопланктона) с преобладанием теплолюбивого *Brachionus diversicornis*. Сезонный ход развития зоопланктона, как и ранее, сильно варьировал год от года. Выделены две сезонные группы видов: первая доминировала весной, ранним летом и осенью, вторая – во второй половине лета. Наибольшее количество зоопланктона (>5 млн. экз./м<sup>3</sup> и 10 г/м<sup>3</sup>) отмечено в зарослях макрофитов, это в 8–9 раз выше, чем в открытой литорали и пелагиали. Сравнительно мало зоопланктона (в среднем <1 г/м<sup>3</sup>) в открытой литорали у г. Ростова вблизи западного берега озера, что может быть связано с локальным загрязнением, высокой концентрацией хлорофилла *a* и биомассой фитопланктона, представленного малоприспособленными для питания ничтатыми цианобактериями. Центр и прилегающая к нему открытая литораль озера по составу и обилию доминирующих видов отличались от занятых макрофитами южных заливов. Трофический статус экосистемы озера по зоопланктону с 1980-х годов гипертрофный. Обилие, состав и структура сообщества в многолетнем аспекте можно характеризовать как стабильные с обычными для высокопродуктивного мелководного озера межгодовыми флуктуациями.

**Ключевые слова:** гипертрофное озеро, зоопланктон, состав, виды-индикаторы, структура, динамика, численность и биомасса.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-30-55

#### ВВЕДЕНИЕ

Потепление климата часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования в неглубоких водоемах [Adrian et al., 2009]. Структура зоопланктона служит хорошим индикатором воздействия динамики климата на водные сообщества, поскольку она быстро реагирует на прямые и косвенные последствия климатических изменений в экосистемах озер [Jeppesen et al., 2011; de Senerpont Domis et al., 2013]. Повышение температуры воды влечет за собой усиление пресса хищников (рыб) на зоопланктон, как следствие, наблюдается более высокая встречаемость мелких форм [Jeppesen et al., 2010; Meerhoff et al., 2012; Iglesias et al., 2011]. Механизмы такого отклика не до конца понятны [Vadadi-Fulop et al., 2012]. Рост температуры воды благоприятствует теплолюбивым видам, что также может изменять структуру зоопланктона [Wagner, Adrian, 2011]. Способ-

ность зоопланктона контролировать развитие фитопланктона, оцененная как соотношение биомассы зоо- и фитопланктона, может снижаться с повышением температуры или в направлении с севера на юг [Gyllstrom et al., 2005; Meerhoff et al., 2012]. Потепление климата, вероятно, усиливает развитие цианобактерий в эвтрофных озерах [Kostenet et al., 2012]. Это, в свою очередь, снижает рост крупных дафний из-за низкого качества пищи [DeMott et al., 2001]. Показано, что существуют обратные статистически значимые связи между биомассой токсигенных цианобактерий и обилием некоторых представителей ветвистоусых ракообразных [Сиделев и др., 2016 (Sidelev et al., 2016)]. Массовое развитие цианобактерий часто сопровождается увеличением численности мелкого зоопланктона. Гипотеза о том, что токсичные цианобактерии приводят к доминированию

мелкоразмерного зоопланктона, подтверждена путем изучения результатов конкуренции трех распространенных видов кладоцер *Daphnia pulex* Leydig, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller), *Bosmina longirostris*, анализа остатков ветвистых ракообразных в отложениях и выявления в них латентных яиц [Jiang et al., 2017]. Колебания уровня воды в озерах и реках, их масштаб, частота и продолжительность, являются важными факторами, контролирующими функционирование водных экосистем [Leira, Cantonati, 2008; Jeppesen et al., 2015; Špoljar et al., 2018; Adamczuk et al., 2020]. Реакция мелководных озер на колебания уровня может привести к сдвигу соотношения между состояниями “мутной воды с преобладанием фитопланктона без макрофитов” и “чистой воды с макрофитами” [Scheffer et al., 1993, Scheffer, van Nes, 2007].

Озеро Неро – уникальный водоем, находящийся на последней стадии эвтрофирования достаточно длительный период своего существования. Он может служить в качестве модельного водоема в исследованиях воздействия на водные экосистемы динамики климата. Интерес к структуре и функционированию экосистемы водоема поддерживается тем, что он служит источником водоснабжения г. Ростов Великий и имеет рекреационное значение. В современную эпоху оз. Неро находится в фазе обмеления, его котловина почти полностью заполнена озерными осадками [Козловская, 1956 (Kozlovskaya, 1956); Корде, 1956 (Korde, 1956)]. В истории озера отмечали периоды почти полного зарастания акватории макрофитами и преобладания фитопланктона

в чистом от макрофитов центральном участке. Показано [Babanazarova et al., 2018], что ключевым пусковым механизмом смены макрофитного типа функционирования оз. Неро фитопланктонным было повышение уровня воды в озере. В настоящее время северная часть водоема функционирует по “фитопланктонному” типу (примерно 70–75% акватории), а южная – по макрофитному (около 20–25% по площади) [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. В фитопланктоне озера в летний период доминируют цианобактерии (синезеленые водоросли) [Babanazarova et al., 2018; Ляшенко, Бабаназарова, 2008 (Lyashenko, Babanazarova, 2008), Корнева и др., 2020 (Korneva et al., 2020)], что оказывает значительное влияние на состав планктонных животных.

Зоопланктон озера Неро изучен достаточно хорошо, история исследования этого сообщества отражена во многих работах [Ривьер, Столбунова, 1991 (River, Stolbunova, 1991); Лазарева и др., 2007 (Lazareva et al., 2007); Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. В настоящее время данные о фауне зоопланктона водоема продолжают пополняться новыми находками видов [Zhdanova, 2018]. Длительный ряд (1987–2017 гг.) гидробиологических наблюдений, позволяет отследить изменения, происходящие в экосистеме озера.

Целью настоящей работы стало изучение современных (2007–2015, 2017 гг.) состава, структуры и обилия зоопланктона оз. Неро, а также анализ изменений в сообществе за последние годы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

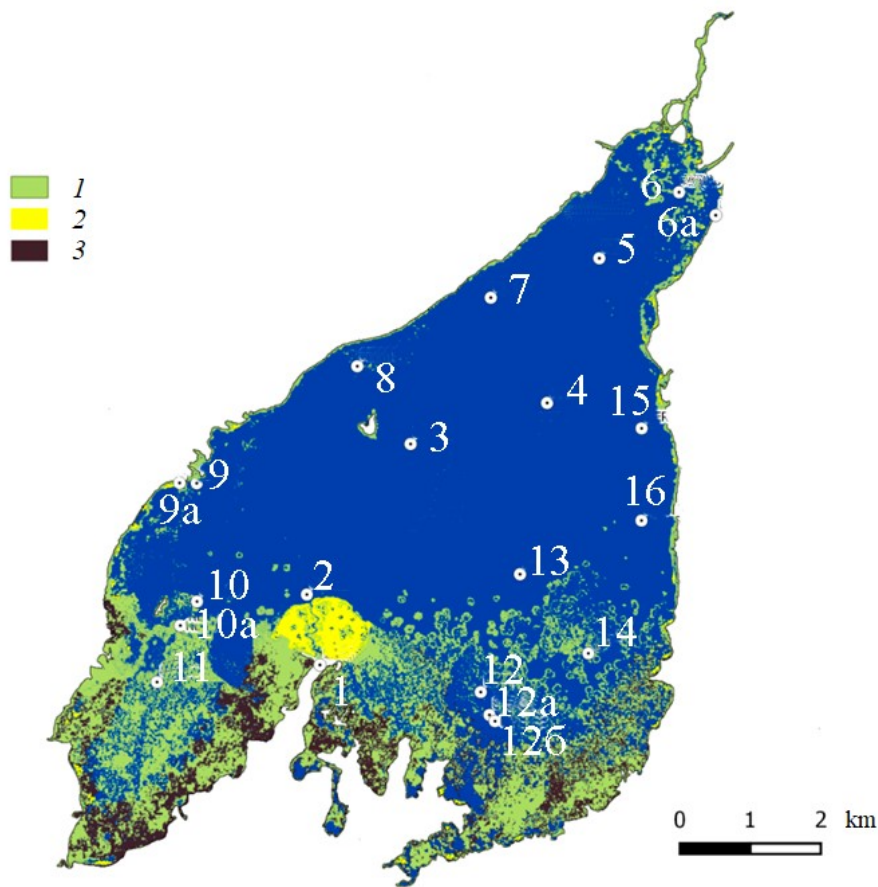
Озеро Неро расположено в южной части Ростовской низины (Ярославская область) и принадлежит бассейну Горьковского водохранилища. Озеро мелководно, более 80% акватории составляют глубины 0.7–1.2 м. При среднемноголетнем уровне 93.75 м БС средняя глубина озера 1.6 м, максимальная – 4.7 м, площадь зеркала 57.8 км<sup>2</sup>. Сезонные колебания уровня воды в озере превышают 0.3 м, межгодовые достигают 0.94 м [Состояние..., 2008 (Sostoyanie ..., 2008); Бикбулатов и др., 2003 (Bikbulatov et al., 2003)]. Озеро Неро – проточный водоем (годовой коэффициент водообмена – 2.44). Оно принимает сток р. Сары и еще около 20 небольших речек и ручьев (Ишня, Кучебеж, Ворженка, Глубокая, Серебрянка, и др.). Вытекает из озера одна р. Векса, которая после слияния с р. Устье образует р. Которосль, впадающую в Волгу в центре г. Ярославль.

В апреле–октябре 2007–2015 гг. изучена сезонная динамика зоопланктона на ст. 3, расположенной в акватории оз. Неро у Городского острова (рис. 1). Пространственное распределение планктонных животных исследовали на основной акватории озера и в устьевой области р. Сара в июле 2012 г. (11 станций) и июне – июле 2017 г. (21 станция). Глубины в точках отбора проб варьировали в пределах 0.4–4 м, прозрачность воды – 20–150 см. Часть исследованных участков (ст. 6а, 9а, 10а, 12, 12а, 12б) характеризовалась наличием макрофитов. На ст. 6а присутствовали тростник (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), рдесты плавающий (*Potamogeton natans* L.) и пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), ст. 9а – кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smit), ст. 10а – рогоз (*Typha angustifolia* L.), ст. 12 – рогоз и тростник, ст. 12а – камыш (*Scirpus lacustris* L.), ст. 12б – тростник и рогоз. Пробы отбирали

мерным ведром с поверхности с последующей фильтрацией через планктонное сито (размер ячеек 64 мкм), концентрировали 50 л воды. Также использовали вертикальное траление от дна до поверхности воды сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, размер ячеек 64 мкм). Пробы фиксировали 4%-формалином.

Лабораторную обработку сборов зоопланктона проводили в камере Богорова под микроскопом МБС-9, МС-2 и StereoDiscovery. V12 согласно методике [Методические..., 1984 (Metodicheskie ..., 1984)]. Для идентификации планктонных животных использовали работы [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Определитель..., 2010 (Opredelitel'..., 2010)]. Биомассу зоопланктона рассчитывали на основе уравнений зависимости массы

организмов от длины их тела [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg, 1979); Ruttner-Kolisko, 1977]. Численность популяций копепод устанавливали с учетом копеподитов и науплиусов, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием взрослых рачков. Относительное обилие рассчитывали отдельно для коловраток и ракообразных. Доминантными считали виды, образующие  $\geq 5\%$  суммарного обилия группы [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. Для частотного анализа обилия некоторых видов ракообразных выделяли классы численности 0.1–1, 1.1–10, 10.1–50, 50.1–100, >100 тыс. экз./м<sup>3</sup> [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)].



**Рис. 1.** Схема расположения гидробиологических станций на оз. Неро: 1 – воздушно-водная растительность; 2 – плавающая растительность; 3 – погруженная растительность.

**Fig. 1.** Scheme of hydrobiological stations on the Lake Nero: 1 – emergent (aero-aquatic) vegetation; 2 – floating vegetation; 3 – submersed vegetation.

Классификацию сообществ зоопланктона выполняли с использованием иерархического кластерного анализа на основе коэффициента сходства Брея-Кертиса методом попарного присоединения. Оценку трофического статуса экосистемы озера производили по фаунистическому индексу трофности

А.Х. Мяземца (1980):  $E = k(x+1)/((A+Y) \times (y+1))$ , где  $k$  – число видов Rotifera,  $A$  – число видов Copepoda;  $Y$  – число видов Cladocera;  $x$  – число видов, свойственных мезо- и эвтрофным озерам;  $y$  – число видов, свойственных олиго- и мезотрофным озерам. Значения индекса  $E < 0.2$  соответствуют олиготрофно-

му статусу озера; 0.2–1.0 – мезотрофному; 1.0–4.0 – эвтрофному; >4.0 – гипертрофному. Значения показателей зоопланктона усредняли по четырем сезонам: весна (13 апреля–15 мая), первая половина лета (Лето-1, 9–16 июня), вторая половина лета (Лето-2, 11 июля–13 сентября) и осень (15 сентября–13 октября).

Концентрацию хлорофилла *a* определяли стандартным спектрофотометрическим методом [Сигарева, 1993 (Sigareva, 1993)], а биомассу фитопланктона и цианобактерий – счет-

но-объемным методом [Кузьмин, 1975 (Kuz'min, 1975)].

Для оценки статистических различий средних значений параметров использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни. Уровень связи биотических и абиотических параметров устанавливали вычислением коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Математическую обработку проводили в пакетах статистических программ Excel, Statistica 6.0 и Past 2.09.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### Современный состав зоопланктона.

С 2007 по 2017 гг. в водоеме найдены 25 семейств, 54 рода и 105 видов зоопланктона, среди них Rotifera – 61 вид, Cladocera – 32, Copepoda – 12 (табл. 1). Не обнаружены 12 видов коловраток и 17 видов рачков, которые отмечены в списке за 2000–2006 гг. [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)], а также 30 видов, зарегистрированных в 1987–1989 гг. [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)] и 5 видов, известных из озера до конца 80-х годов XX века [Монаков, Экзерцев, 1970

(Monakov, Ekzertsev, 1970)]. Большинство из них зарослевые и бентосные формы. Среди пелагических видов не найдены ветвистоусые рачки *Bosmina coregoni*, коловратки *Trichocerca cylindrica* и *T. elongata*.

В современный период впервые для озера выявлены 14 таксонов коловраток и 4 вида ракообразных (табл. 1). Впервые обнаружены такие пелагические виды летнего зоопланктона, как коловратки *Ascomorphella volvocicola*, *Ascomorpha minina*, *A. saltans*, *Polyarthra euryptera* и *Asplanchna herricki*, а также кладоцера *Diaphanosoma mongolianum*.

**Таблица 1.** Список видов коловраток и ракообразных оз. Неро, обнаруженных в 2007–2015, 2017 гг.

**Table 1.** Species composition of rotifers and crustaceans in the Lake Nero in 2007–2015, 2017

Таксон/Taxon	Индикатор/ indicator of trophic conditions	2007–2011	2012–2015	2017
<b>Rotifera</b>				
Сем. Notommatidae				
<i>Notommata</i> sp.*		–	–	+
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg)*		–	–	+
Сем. Trichocercidae				
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. et Zachar.)	МЭ/МЕ	–	+	–
<i>T. rattus carinata</i> (Ehrenberg)	МЭ/МЕ	–	–	+
<i>T. mucosa</i> (Stokes)	МЭ/МЕ	+	+	
<i>T. pusilla</i> (Lauterborn)	МЭ/МЕ	++	++	++
<i>T. similis</i> (Wierz.)	МЭ/МЕ	+++	+	+
<i>T. porcellus</i> (Gosse)	МЭ/МЕ	–	+	+
<i>T. stylata</i> (Gosse)*	МЭ/МЕ	–	–	+
Сем. Gastropodidae				
<i>Ascomorphella volvocicola</i> (Plate)*		–	–	+
<i>Ascomorpha minina</i> Hofsten*		–	–	+
<i>A. saltans</i> Bartsch*		–	–	++
Сем. Synchaetidae				
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	МЭ/МЕ	++	+	+
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller)		+	+	+
<i>S. kitina</i> Rousselet	ОМ	+	–	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson		++	+	++
<i>P. vulgaris</i> Carlin		++	++	++
<i>P. major</i> Bruckhardt		–	–	++
<i>P. minor</i> Voigt		–	–	+
<i>P. longiremis</i> Carlin		–	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova	МЭ/МЕ	+	++	++

Таксон/Taxon	Индикатор/ indicator of trophic conditions	2007–2011	2012–2015	2017
<i>P. euryptera</i> Wierzejski*		–	–	+
Сем. Dicranophoridae				
<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg)*		–	–	+
<i>D. forcipatus</i> (O.F. Müller)		–	+	–
Сем. Asplanchnidae				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse		++	+++	++
<i>A. girodi</i> Guerne		++	+++	++
<i>A. henrietta</i> Langhaus		+	++	+
<i>A. herrickii</i> de Guerne*	OM	–	+	++
Сем. Lecanidae				
<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller)		+	–	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>L. stenrossi</i> (Meissner)*		–	–	+
<i>L. cornuta</i> (Müller)*		–	–	+
<i>L. ungulata</i> (Gosse)*		–	–	+
Сем. Trichotriidae				
<i>Trichotria pocillum</i> (O.F. Müller)		–	+	+
<i>T. similis</i> (Stenroos)		–	–	+
Сем. Mytilinidae				
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>M. mucronata</i> (Müller)*		–	–	+
Сем. Colurellidae				
<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>L. ovalis</i> (O.F. Müller)*		–	–	+
Сем. Euchlanidae				
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg		+	++	+++
<i>E. lucksiana</i> Hauer		–	–	+
<i>E. lyra</i> Hudson		–	–	+
<i>E. deflexa</i> Carlin		–	+	++
<i>E. incisa</i> Carlin		–	–	+
<i>E. triquetra</i> Ehrenb.		–	–	+
<i>E. oropha</i> Gosse*		–	–	+
Сем. Brachionidae				
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	МЭ/ ME	++	+++	+++
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	МЭ/ ME	+++	+++	++
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	МЭ/ ME	+++	++	+
<i>B. quadridentatus</i> Herman	МЭ/ ME	+	+	++
<i>Platias quadricornis</i> (Ehrenberg)		–	+	+
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller)	МЭ/ ME	++	++	+++
<i>K. hiemalis</i> Carlin				+
<i>K. cochlearis cochlearis</i> Carlin		+++	+++	+++
<i>K. tecta</i> (Gosse)	МЭ/ ME	+++	+++	+++
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg)		–	–	+
<i>N. squamula</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse)	МЭ/ ME	–	+	++
Сем. Conochilidae				
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	OM	++	+++	+++
Сем. Testudinellidae				
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)		–	+	+
Сем. Filiniidae				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	МЭ/ ME	++	+++	+++
<i>F. major</i> (Colditz)		+	+	+
Сем. Philodinidae gen. sp.		–	–	+
<i>Rotaria</i> sp.		–	+	++
<b>Crustacea</b>				
Сем. Sididae				
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)		–	–	++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	OM	–	+	++
<i>D. mongolianum</i> Ueno*		+	+	+
Сем. Daphniidae				

Таксон/Taxon	Индикатор/ indicator of trophic conditions	2007–2011	2012–2015	2017
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	ОМ	–	–	+
<i>D. galeata</i> Sars		+	+	+++
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars		–	–	+++
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)		+	–	+
<i>C. rotunda</i> (Straus)*		–	–	+
Сем. Hyocryptidae				
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz		–	–	+
Сем. Chydoridae				
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>Pleuroxus adunctus</i> (Jurine)		–	–	+
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller)*		–	–	+
<i>Alonella nana</i> (Baird)		–	–	++
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg)		–	+	–
<i>A. sp.</i>		+	+	
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)				+
<i>Chydorus sphaericus sphaericus</i> (Müller)	МЭ/ ME	+++	+++	+++
<i>C. sphaericus alexandrovi</i> Pogg.		–	+	+
<i>C. gibbus</i> Sars		–	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz		–	–	+
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)		–	–	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars)		++	++	++
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)		–	–	+
<i>A. guttata</i> Sars		–	–	+
<i>A. costata</i> Sars		–	–	++
<i>A. affinis</i> (Leydig)		+	–	+
<i>Acroperus harpae</i> Baird		+	+	
<i>A. angustatus</i> Sars*		–	–	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)		–	–	+
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler)		–	–	+
Сем. Bosminidae				
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	МЭ/ ME	+++	+++	+++
Сем. Polyphemidae				
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)		–	+	++
Сем. Leptodoridae				
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)		+++	+++	+++
Сем. Cyclopidae				
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)		–	–	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)		–	–	+
<i>E. macrurus</i> Sars		–	+	+
<i>Paracyclops</i> sp.		+		+
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg	МЭ/ ME	++	+	+
<i>C. strenuus</i> Fischer		–	–	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)		–	–	+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)		–	+	+++
<i>Microcyclops</i> sp.		–	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus		+++	+++	+++
<i>Thermocyclops crassus</i> Sars	МЭ/ ME	+	+++	+++
<i>T. oithonoides</i> Sars		–	–	++
Сем. Diaptomidae				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)		+	+	+++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)		–	+	+

**Примечание.** “\*” – виды, впервые обнаруженные в 2007–2017 гг. ОМ – индикаторы олиго-мезотрофных условий, МЭ – индикаторы мезо-эвтрофных условий. Встречаемость: +++ – вид широко распространен (>50% проб), ++ – вид обычен (25–49% проб), + – вид редок (<24% проб).

**Note.** “\*” – species, first noted for the lake in 2007–2017, ОМ – indicators of oligo-mesotrophic conditions, ME – indicators of meso-eutrophic conditions. Occurrence: +++ – the species is widespread (>50% of the samples), ++ – the species is common (25–49% of the samples), + – the species is rare (<24% of the samples).

Во все периоды исследования высокую встречаемость (>50%) имели коловратки *Keratella cochlearis*, *K. tecta* и ракообразные *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Leptodora kindtii* и *Mesocyclops leuckarti* (табл. 1). Начиная с 2012 г. заметно реже стали встречаться такие индикаторы мезо-эвтрофных условий как *Trichocerca similis* и *Synchaeta pectinata*. К 2017 г. возросла встречаемость индикатора эвтрофных условий *Anuraeopsis fissa* и олиготрофных условий – *Asplanchna herricki*. Так же следует отметить, что в 2017 г. По сравнению с более ранними исследованиями [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)] стали значительно чаще встречаться ветвистые ракообразные *Daphnia galeata* и веслоногие *Eudiaptomus graciloides* и *Megacyclops virens* (табл. 1).

В целом, видовой состав зоопланктона озера характерен для водоемов Верхней Волги [Экологические..., 2001 (Ekologicheskie..., 2001)]. Большая часть видов – это представители прудового и прудово-озерного сообществ, а также эвритопные виды, широко распространенные во всей Палеарктике и Голарктике [Пидгайко, 1984 (Pidgaiko, 1984)].

#### Сезонная динамика зоопланктона.

Весной (апрель–май) в открытой части озера число видов в пробе изменялось от 10 до 17 (табл. 2). Численность и биомасса сообщества обычно характеризовались очень низкими (<15 тыс. экз./м<sup>3</sup> и <0.5 г/м<sup>3</sup> соответственно) значениями (табл. 3), доминировали коловратки или веслоногие ракообразные (табл. 4). Среди Rotifera чаще всего преобладали представители семейств *Brachionidae* и *Synchaetidae* (табл. 5), среди ракообразных – *Cyclops kolensis* и *Mesocyclops leuckarti*. Только в мае 2014–2015 гг. отмечено большое количество зоопланктона (до 750 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 4.8 г/м<sup>3</sup>), вызванное массовым развитием коловраток *Asplanchna priodonta* (48–51% численности коловраток).

В первой половине лета (июнь – середина июля) число видов в пробе возрастало до 11–22 (табл. 2). Значения численности и биомассы зоопланктона обычно заметно возрастали (в 4–30 раз) относительно весенних показателей. Основной вклад в общую численность, как правило, вносили коловратки, в биомассу – ракообразные (табл. 4). Доминантный комплекс коловраток включал *Conochilus unicornis* и в отдельные годы типично летнего *Brachionus diversicornis* (в 2012–2013 гг. 72–82% численности коловраток) (табл. 5). Среди ракообразных были многочис-

ленны три вида *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti*.

Во второй половине лета (с середины июля до середины сентября) видовое богатство снижалось фактически до уровня весеннего (5–19 видов в пробе) (табл. 2). Численность и биомасса зоопланктона в 2009–2011, 2014 и 2017 гг. снижались относительно показателей начала лета в 2–50 и 1.5–2 раза соответственно. Напротив, в 2012–2013 и 2015 г. обилие зоопланктона возрастало в 3–10 раз (табл. 3). Основу численности и биомассы в 2007–2011, 2017 гг. чаще всего формировали веслоногие ракообразные, тогда как 2012–2015 гг. коловратки (табл. 4). Состав доминантных коловраток и ракообразных существенно трансформировался относительно весны и раннего лета (табл. 5). Среди коловраток преобладали *Brachionus diversicornis*, *Asplanchna girodi*, *A. henrietta*, *Trichocerca similis*, однако отмечены значительные вариации соотношения их обилия. Так, в июле 2007–2009 гг. была высокой (35–71%) доля *Trichocerca similis*, а в 2012–2015 гг. – *Brachionus diversicornis* (66–95%) (рис. 2). Свообразием отличались доминантные комплексы в 2010 и 2017 гг. В 2010 г. при очень низкой общей численности зоопланктона, в состав доминантов входили *Trichocerca similis*, *Polyarthra vulgaris* и *Brachionus quadridentatus*. В 2017 г. доминировали *Anuraeopsis fissa*, *Conochilus unicornis* и *Keratella cochlearis*+*K. tecta*. Среди ракообразных чаще преобладали особи разных возрастов копепоид *Mesocyclops leuckarti* и кладоцера *Chydorus sphaericus*.

Осенние наблюдения на озере были редкими, число видов в пробе в этот период изменялось от 10 до 13 (табл. 2). Численность и биомасса в октябре в 3–6 раз возрастали относительно сентябрьских значений. Основу обилия сообщества формировали кладоцеры и коловратки (табл. 4). Состав доминантов был близок к весенне-летнему, но с другим соотношением их обилия (табл. 5).

В высокотрофных водоемах отмечают пильчатую кривую сезонных изменений обилия зоопланктона с пиками в летний период за счет развития короткоциклового вида [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В открытой части оз. Неро весенне-летний пик численности зоопланктона наблюдался в мае–июне 2009–2011, 2014–2015 гг. В 2007–2008, 2012–2013 и 2015 гг. отмечен максимум численности зоопланктона во второй половине лета.

**Таблица 2.** Сезонные изменения числа видов в пробе**Table 2.** Season changes of species richness (number of species in the sample) in the open part of the Lake Nero

Месяц Month	Год / Year									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
IV	17	13	–	–	–	–	–	–	–	–
V	–	–	14	17	10	12	15	15	15	–
VI	–	–	15	11	15	15	19	–	13	22
VII	17	7	7	5	–	15	9	10	9	19
VIII	7	9	11	–	10	18	12	7	10	–
IX	12	12	–	10	11	15	19	19	17	–
X	10	–	–	–	11	13	–	–	–	–

**Примечание.** “–” – данные отсутствуют.

**Note.** “–” – no data available.

**Таблица 3.** Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона**Table 3.** Season changes of density and biomass of zooplankton in the open part of the Lake Nero

Месяц Month	Год / Year									
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
IV	<u>7.0</u> 0.02	<u>9.9</u> 0.04	–	–	–	–	–	–	–	–
V	–	–	<u>69.9</u> 0.30	<u>14.2</u> 0.07	<u>2.6</u> 0.03	<u>2.4</u> 0.03	<u>2.0</u> 0.01	<u>515.9</u> 2.14	<u>752.7</u> 4.79	–
VI	–	–	<u>311.5</u> 0.37	<u>51.6</u> 0.15	<u>33.6</u> 0.10	<u>75.7</u> 0.19	<u>342.6</u> 0.64	–	<u>186.0</u> 0.68	<u>579.5</u> 2.05
VII	<u>41.0</u> 0.40	<u>5.3</u> 0.04	<u>27.4</u> 0.22	<u>2.3</u> 0.02	–	<u>760.0</u> 2.42	<u>422.9</u> 0.78	<u>194.8</u> 0.58	<u>1047.3</u> 3.62	<u>221.8</u> 1.05
VIII	<u>43.5</u> 0.33	<u>34.7</u> 0.14	<u>24.3</u> 0.18	–	<u>18.9</u> 0.09	<u>367.0</u> 0.84	<u>203.6</u> 1.12	<u>190.8</u> 0.98	<u>202.1</u> 0.97	–
IX	<u>5.2</u> 0.02	<u>49.6</u> 0.19	–	<u>0.8</u> 0.01	<u>5.1</u> 0.05	<u>296.1</u> 0.69	<u>127.8</u> 0.47	<u>202.3</u> 0.79	<u>147.5</u> 0.33	–
X	<u>18.8</u> 0.08	–	–	–	<u>30.3</u> 0.21	<u>248.1</u> 0.92	–	–	–	–

**Примечание.** Над чертой – численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>), под чертой – биомасса (г/м<sup>3</sup>).

**Note.** Above the line – the density (thous. ind./m<sup>3</sup>), below the line – biomass (g/m<sup>3</sup>).

**Таблица 4.** Относительная численность и биомасса основных таксономических групп зоопланктона в открытой части оз. Неро**Table 4.** Contribution (%) of Rotifera, Cladocera, Copepoda to abundance of total zooplankton in the open part of Nero Lake

Сезон Season	Показатель Indicator	Год / Year									
		2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
Весна Spring	$N_{rot}$ , %	78	86	92	76	30	53	19	70	97	–
	$N_{clad}$ , %	3	4	2	2	1	36	46	18	1	–
	$N_{cop}$ , %	19	10	6	22	69	11	35	12	2	–
	$B_{rot}$ , %	22	77	64	37	3	54	5	88	97	–
	$B_{clad}$ , %	18	7	5	2	1	4	27	11	0	–
	$B_{cop}$ , %	61	15	31	61	97	42	68	1	2	–
Лето-1 First half of summer	$N_{rot}$ , %	–	–	87	61	48	60	31	–	26	28
	$N_{clad}$ , %	–	–	4	7	50	34	59	–	7	47
	$N_{cop}$ , %	–	–	9	32	1	5	9	–	67	25
	$B_{rot}$ , %	–	–	12	4	20	46	39	–	2	2
	$B_{clad}$ , %	–	–	29	14	79	43	43	–	11	59
	$B_{cop}$ , %	–	–	59	82	1	11	18	–	86	39



Сезон Season	Показатель Indicator	Год/ Year									
		2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017
Лето-2 Second half of summer	$N_{rot}$ , %	3	22	13	12	22	31	39	31	38	8
	$N_{clad}$ , %	15	13	9	4	33	10	24	14	28	13
	$N_{cop}$ , %	82	66	77	83	45	25	37	55	34	79
	$B_{rot}$ , %	0	31	3	1	5	66	34	19	36	1
	$B_{clad}$ , %	8	14	8	9	43	10	18	31	29	16
	$B_{cop}$ , %	92	55	89	91	52	24	49	50	35	83
Осень Autumn	$N_{rot}$ , %	36	–	–	–	20	32	–	36	–	–
	$N_{clad}$ , %	32	–	–	–	71	51	–	22	–	–
	$N_{cop}$ , %	32	–	–	–	9	17	–	42	–	–
	$B_{rot}$ , %	19	–	–	–	27	31	–	35	–	–
	$B_{clad}$ , %	44	–	–	–	62	42	–	16	–	–
	$B_{cop}$ , %	37	–	–	–	11	27	–	49	–	–

**Примечание.**  $N_{rot}$ , % – вклад коловраток в общую численность зоопланктона,  $N_{clad}$ , % – вклад ветвистоусых ракообразных в общую численность зоопланктона,  $N_{cop}$ , % – вклад веслоногих ракообразных в общую численность зоопланктона,  $B_{rot}$ , % – вклад коловраток в общую биомассу зоопланктона,  $B_{clad}$ , % – вклад ветвистоусых ракообразных в общую биомассу зоопланктона,  $B_{cop}$ , % – вклад веслоногих ракообразных в общую биомассу зоопланктона.

**Note.**  $N_{rot}$ , % – the contribution of rotifers to the total number of zooplankton,  $N_{clad}$ , % – the contribution of cladocerans to the total number of zooplankton,  $N_{cop}$ , % – the contribution of copepods to the total number of zooplankton,  $B_{rot}$ , % – the contribution of rotifers to the total biomass of zooplankton,  $B_{clad}$ , % – the contribution of cladocerans to the total biomass of zooplankton,  $B_{cop}$ , % – contribution of copepods to the total biomass of zooplankton.

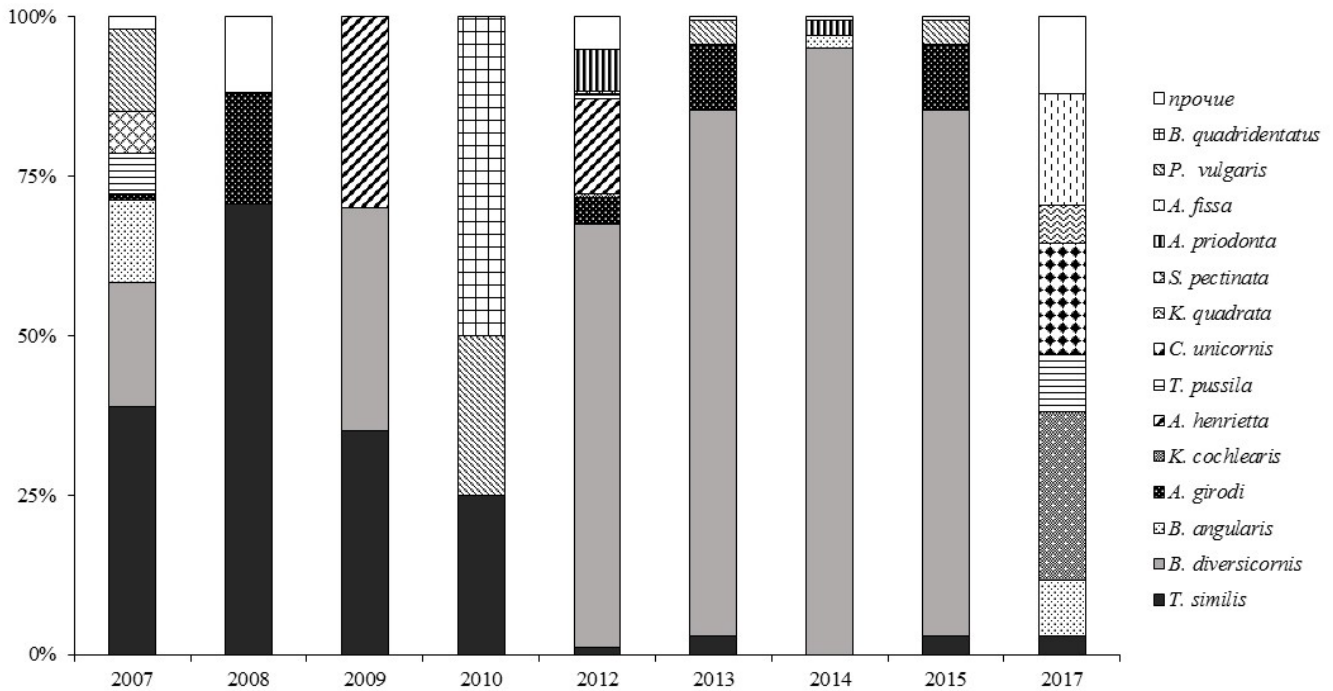
**Таблица 5.** Вклад (%) доминантных видов в численность коловраток и ракообразных в оз. Неро в разные сезоны 2007–2015, 2017 гг.

**Table 5.** Contribution (%) of dominant species to abundance of rotifer and crustacean of Lake Nero in the different season 2007–2015, 2017

Таксон Taxon		Весна Spring	Лето-1 First half of summer	Лето-2 Second half of summer	Осень Autumn
Rotifera	<i>Keratella quadrata</i>	20	5	–	–
	<i>Asplanchna priodonta</i>	20	–	–	31
	<i>Brachionus calyciflorus</i>	15	–	–	15
	<i>Synchaeta pectinata</i>	6	–	–	–
	<i>Polyarthra dolichoptera</i>	6	–	–	–
	<i>Conochilus unicornis</i>	7	51	–	–
	<i>Brachionus diversicornis</i>	–	23	44	9
	<i>Asplanchna girodi</i>	–	–	13	–
	<i>Trichocerca similis</i>	–	–	10	–
	<i>Asplanchna henrietta</i>	–	–	7	8
	<i>Keratella cochlearis</i>	–	–	–	9
Crustacea	<i>Cyclops kolensis</i>	34	–	–	13
	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	28	40	70	22
	<i>Chydorus sphaericus</i>	22	19	16	33
	<i>Bosmina longirostris</i>	12	37	5	29
	<i>Megacyclops viridis</i>	7	–	–	–

**Примечание.** “–” – вид не доминирует.

**Note.** “–” – species is not dominant species.



**Рис. 2.** Вклад (%) доминантных видов в общую численность коловраток в открытой части оз. Неро в июле 2007–2015 и 2017 гг.

**Fig. 2.** Contribution (%) of dominant species to abundance of rotifers in the open part of the Lake Nero in July 2007–2015, 2017.

В отдельные годы (2007, 2008 и 2011 гг.) регистрировали дополнительный осенний ее подъем (в сентябре–октябре). В 1987–1989 гг. регистрировали один–два пика его обилия: весенне-летний и осенний. Отмечали, что в середине лета численность и биомасса сообщества снижалась [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Как и ранее, в качестве особенности сезонной динамики зоопланктона озера отмечена быстрая смена состава доминантных коловраток и высокая вариация их численности в течение сезона и год от года. Это различие сезонного хода развития зоопланктона описано ранее [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. В целом для зоопланктона открытой части озера можно выделить две сезонные группировки: первую составляли весенние, раннелетние и осенние виды, вторую – летние виды. Значения численности представителей одного комплекса положительно коррелировали между собой, тогда как с видами другого комплекса выявлены отрицательные взаимосвязи (табл. 6–8).

В настоящее время регистрируют значительные изменения в функционировании водных экосистем умеренной зоны, вызванные глобальным потеплением. Важным его проявлением служит изменение ледового режима рек

и озер [Лазарева, 2014 (Lazareva, 2014)], что проявляется в более раннем вскрытии водоемов и/или в более позднем замерзании. Так в 2011 г. для Рыбинского водохранилища было характерно освобождение ото льда в сроки близкие к норме [Доклад об особенностях, 2012 (Doklad ob osobennostyakh, 2012)], тогда как в последующие годы отмечали его более раннее вскрытие [Доклад об особенностях, 2015 (Doklad ob osobennostyakh, 2015) и др.]. Характер сезонных изменений обилия и состава зоопланктона связывают со стартовыми условиями вегетационного периода (сроки вскрытия водоема ото льда, темп весеннего прогрева воды) и особенностями биологии доминантных видов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996); Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Стремительной весной и быстрым подъемом температуры воздуха отличались 2014 и 2015 гг. [Доклад о состоянии, 2015, 2017 (Doklad o sostoyanii, 2015, 2017)]. При интенсивном прогреве воды в мае (~17°C 14–15 мая) в эти годы в озере формировались сообщества с преобладанием коловраток *Asplanchna priodonta*. Подобное наблюдали также в очень раннюю и теплую весну 1989 г. [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)].

**Таблица 6.** Взаимосвязь численности основной части доминантов группировки 1 в открытой части оз. Неро в 2007–2015 и 2017**Table 6.** Relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans of the spring-autumn complex in the open part of Lake Nero in 2007–2015, 2017

Вид Species	<i>B. cal</i>	<i>C. uni</i>	<i>K. quad</i>	<i>S. pec</i>	<i>P. dol</i>	<i>A. priod</i>	<i>B. long</i>	<i>C. kol</i>
<i>B. ang</i>	<b>0.35</b>	0.27	<b>0.47</b>	<b>0.46</b>	<b>0.49</b>	<b>0.34</b>	<b>0.34</b>	<b>0.41</b>
<i>B. cal</i>	1.00	0.24	<b>0.40</b>	<b>0.38</b>	<b>0.63</b>	<b>0.54</b>	<b>0.36</b>	<b>0.69</b>
<i>C. uni</i>	0.24	1.00	<b>0.49</b>	0.09	0.29	<b>0.37</b>	<b>0.48</b>	<b>0.41</b>
<i>K. quad</i>	<b>0.40</b>	<b>0.49</b>	1.00	0.29	<b>0.54</b>	<b>0.52</b>	<b>0.45</b>	<b>0.41</b>
<i>S. pec</i>	<b>0.38</b>	0.09	0.29	1.00	<b>0.48</b>	<b>0.51</b>	0.15	<b>0.33</b>
<i>P. dol</i>	<b>0.63</b>	0.29	<b>0.54</b>	<b>0.48</b>	1.00	<b>0.45</b>	0.01	<b>0.65</b>
<i>A. priod</i>	<b>0.54</b>	<b>0.37</b>	<b>0.52</b>	<b>0.51</b>	<b>0.45</b>	1.00	<b>0.47</b>	<b>0.43</b>
<i>B. long</i>	<b>0.36</b>	<b>0.48</b>	<b>0.45</b>	0.15	0.01	<b>0.47</b>	1.00	0.28

**Примечание.** Группировка 1 – весенние, ранне-летние и осенние виды-доминанты. Жирным выделены значимые ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента корреляции Спирмена. *B. ang* – *Brachionus angularis*, *B. cal* – *B. calyciflorus*, *C. uni* – *Conochilus unicornis*, *K. quad* – *Keratella quadrata*, *S. pec* – *Synchaeta pectinata*, *P. dol* – *Polyarthra dolichoptera*, *A. priod* – *Asplanchna priodonta*, *B. long* – *Bosmina longirostris*, *C. kol* – *Cyclops kolensis*.

**Note.** Significant ( $p < 0.05$ ) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

**Таблица 7.** Взаимосвязь численности основных доминантов группировки 2 (летний комплекс видов) в открытой части оз. Неро в 2007–2015, 2017 гг.**Table 7.** Relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans of the summer complex in the open part of Lake Nero in 2007–2015, 2017

Вид Species	<i>B. div</i>	<i>A. gir</i>	<i>M. leuck</i>	<i>Ch. sph</i>
<i>T. sim</i>	<b>0.37</b>	<b>0.48</b>	<b>0.39</b>	0.15
<i>B. div</i>	1.00	<b>0.42</b>	0.10	<b>0.47</b>
<i>A. gir</i>	<b>0.42</b>	1.00	0.15	0.15
<i>M. leuck</i>	0.10	0.15	1.00	<b>0.71</b>

**Примечание.** Жирным выделены значимые ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента корреляции Спирмена. *B. div* – *Brachionus diversicornis*, *T. sim* – *Trichocerca similis*, *A. gir* – *Asplanchna girodi*, *M. leuck* – *Mesocyclops leuckarti*, *Ch. sph* – *Chydorus sphaericus*.

**Note.** Significant ( $p < 0.05$ ) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

**Таблица 8.** Взаимосвязь численности основных доминантов группировок 1 и 2 в открытой части оз. Неро в 2007–2015 и 2017 гг.**Table 8.** Relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans of different complexes in the open part of Lake Nero in 2007–2015, 2017

Вид Species	<i>B. cal</i>	<i>C. uni</i>	<i>K. quad</i>	<i>P. dol</i>	<i>A. priod</i>	<i>B. long</i>	<i>C. kol</i>
<i>T. sim</i>	<b>-0.50</b>	<b>-0.35</b>	<b>-0.41</b>	-0.28	<b>-0.37</b>	<b>-0.34</b>	<b>-0.38</b>
<i>B. div</i>	<b>-0.37</b>	-0.20	-0.13	<b>-0.47</b>	-0.08	0.13	-0.22
<i>A. gir</i>	-0.30	<b>-0.31</b>	<b>-0.45</b>	<b>-0.43</b>	<b>-0.38</b>	-0.03	-0.25
<i>M. leuck</i>	<b>-0.44</b>	0.05	-0.06	<b>-0.32</b>	-0.25	-0.02	<b>-0.33</b>
<i>Ch. sph</i>	-0.12	0.17	0.17	-0.19	0.17	<b>0.39</b>	-0.27

**Примечания.** Обозначения как к табл. 6–7.

**Note.** Designations as for tabl. 6–7.

Для ряда водоемов Верхней и Средней Волги показано, что в жаркое лето 2010 г. наблюдалась перестройка структуры зоопланктона, указывающая на усиление темпа эвтрофирования экосистем [Lazareva et al., 2014]. Летний зоопланктон оз. Неро в 2010 г. харак-

теризовался минимальными значениями видового богатства и обилия. Значительные изменения зафиксированы в фитопланктоне, в частности, наблюдалось массовое развитие цианобактерии *Cylindrospermopsis raciborskii* – потенциально токсичного вселенца из субтро-

пической зоны [Бабаназарова и др., 2016 (Babanazarova et al., 2016); Babanazarova et al., 2015]. В 2010–2016 гг. на территории Европейской России наблюдали ряд аномально теплых летних периодов [Доклад об особенностях, 2012 (Doklad ob osobennostyakh, 2012) и др.], что способствовало развитию теплолюбивых коловраток (*Brachionus diversicornis*). В 2007–2010 и в 2017 гг. в летнем зоопланктоне преобладали только мелкие копеподы (*Mesocyclops leuckarti*). Существенно отличался от предыдущих лет по климатическим параметрам 2017 г., когда весна (апрель и май) была очень холодной на всей территории Европейской России [Доклад об особенностях, 2018 (Doklad ob osobennostyakh, 2018)]. Это отразилось на составе доминантных видов коловраток, в летний период преобладали индикаторы олиготрофных условий *Conochilus unicornis* и ранее малочисленные *Anuraeopsis fissa* (индикатор эвтрофных условий). Кроме того, увеличился (до 79% общей численности и 83% общей биомассы) вклад в сообщество веслоногих рачков в летний период. Сходную картину с доминированием *Conochilus unicornis* летом отмечали холодным 1987 г. [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)].

**Распределение состава и обилия зоопланктона по акватории.** В течение летнего периода зоопланктон крайне неравномерно распределен по акватории озера, это обусловлено наличием плотных зарослей макрофитов и степенью их развития. Куртины зарослей отгораживают от центра озера небольшие участки чистой воды в устьях притоков, у истока р. Векса и два больших залива в южной части водоема (рис. 1).

В июне 2017 г. в озере зарегистрированы 73 вида зоопланктона. Чаще всего встречались коловратки *Conochilus unicornis* (95% проб), *Filinia longiseta* (90%), *K. quadrata* (90%), *Keratella cochlearis* (85%), *Brachionus diversicornis* (65%) и рачки *Mesocyclops leuckarti* (100%), *Bosmina longirostris* (95%), *Chydorus sphaericus* (95%), *Daphnia galeata* (90%), *Leptodora kindtii* (90%), *Ceriodaphnia pulchella* (85%), *Eudiaptomus gracilis* (85%), *Thermocyclops crassus* (70%), *Megacyclops viridis* (65%). Только в зарослях макрофитов найдены *Euchlanis lyra*, *E. oropha*, *Platias quadricornis*, *Polyarthra minor*, *Acroperus angustatus*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus truncatus* и *P. trigonellus*. Число видов в пробе в среднем по акватории озера было высоким ( $22 \pm 1$ ), максимальные значения (30–31) наблюдались на участках с зарослями макрофитов: кобышки желтой (ст. 9а), тростника и

рогоза (ст. 12б). Минимальные значения (8) видового богатства, а также индекса видового разнообразия ( $< 0.1$ ) отмечены в зарослях макрофитов у истока р. Векса (ст. 6а) при массовом развитии *Bosmina longirostris* ( $> 36$  млн. экз./м<sup>3</sup>) (табл. 9).

В июле 2012 г. в центральной части озера выявлено 44 таксона зоопланктона. Сравнительно низкое количество видов в списке относительно 2017 г. обусловлено отсутствием наблюдений в зарослях макрофитов. На свободной от зарослей акватории озера были широко распространены коловратки *Asplanchna girodi* (100%), *A. henrietta* (100%), *A. priodonta* (100%), *Brachionus diversicornis* (100%), *Keratella cochlearis* (100%), *Brachionus angularis* (91%), *Trichocerca similis* (91%), *Filinia longiseta* (91%), *Polyarthra luminosa* (82%), *Euchlanis dilatata* (72%), *Conochilus unicornis* (63%) и рачки *Mesocyclops leuckarti* (100%), *Bosmina longirostris* (100%), *Chydorus sphaericus* (100%), *Leptodora kindtii* (64%), *Thermocyclops crassus* (64%). Открытая литораль озера характеризовалась высокими показателями видового богатства и видового разнообразия (табл. 9, 10).

В июле 2017 г. число зарегистрированных таксонов в акватории озера достигало 93. Это обусловлено большим вкладом представителей литоральных, зарослевых форм коловраток и ракообразных, а также теплолюбивых планктонных животных. Среди коловраток чаще всего встречались *Anuraeopsis fissa* (95% проб), *Keratella tecta* (85%), *Conochilus unicornis* (81%), *Trichocerca pusilla* (76%), *Brachionus angularis* (71%), *Polyarthra luminosa* (71%), *Keratella quadrata* (67%), *Polyarthra major* (52%), а среди ракообразных – *Mesocyclops leuckarti* (95%), *Eudiaptomus gracilis* (95%), *Thermocyclops crassus* (90%), *Chydorus sphaericus* (90%), *Leptodora kindtii* (86%), *Bosmina longirostris* (71%), *Ceriodaphnia pulchella* (52%). Исключительно в зарослях макрофитов отмечены *Cephalodella forficula*, *Euchlanis lyra*, *Lecane cornuta*, *L. unguolata*, *Lepadella patella*, *Notomatta* sp., *Mytilina mucronata*, *M. ventralis*, *Platias quadricornis*, *Acroperus angustatus*, *Alona quadrangularis*, *Disparalona rostrata*, *Pleuroxus truncatus*, *Eucyclops serullatus*. В среднем число видов в пробе составляло  $27 \pm 2$ , максимальные значения характерны для зарослей макрофитов (табл. 9, 10), минимальные – на открытых участках озера. Видовое разнообразие в разные месяцы было сходным на всех участках акватории озера.

Таблица 9. Структура и обилие зоопланктона оз. Неро в июле 2012, июне–июле 2017 гг.

Table 9. Structure and abundance of zooplankton in Lake Nero in July 2012, June–July 2017

Станции Station	Месяц/Год / Month/year											
	VII/2012				VI/2017				VII/2017			
	S	N	B	H <sub>n</sub>	S	N	B	H <sub>n</sub>	S	N	B	H <sub>n</sub>
1	23	625.5	0.28	3.05		39.4	0.10	2.06	24	18.0	0.03	2.21
2	25	650.0	1.48	2.43	26	581.8	1.26	2.10	31	119.7	0.88	3.46
3	15	760.0	2.42	2.32	22	579.4	2.05	2.44	19	221.8	1.05	1.47
4	15	593.22	1.05	2.19	18	558.6	1.80	2.32	26	385.1	1.89	2.83
5	19	518.4	1.33	2.33	17	499.2	1.56	2.13	18	127.5	0.29	1.74
6	–	–	–	–	20	441.2	1.42	2.33	32	229.4	0.49	2.46
7	16	363.2	0.47	2.64	20	551.0	1.88	2.40	23	156.2	0.25	2.66
8	17	529.2	1.88	2.28	20	416.8	1.28	1.82	22	159.3	0.58	1.90
9	17	401.7	1.31	2.42	20	419.9	1.52	2.17	24	187.8	0.31	2.60
10	26	358.0	1.28	2.78	24	932.6	3.13	1.71	35	278.6	0.76	3.22
11	–	–	–	–	22	852.7	3.13	1.68	23	531.4	1.30	2.07
12	–	–	–	–	22	1570.9	4.40	1.67	27	318.8	0.93	1.97
13	23	1070.9	2.80	2.24	–	–	–	–	19	482.3	2.23	2.64
14	–	–	–	–	23	616.8	1.08	2.19	24	251.4	1.39	1.52
15	17	429.9	0.63	2.19	20	520.4	1.11	2.39	20	216.8	0.56	1.98
16	–	–	–	–	27	755.3	2.58	2.30	18	121.4	0.47	2.37
6a	–	–	–	–	8	36399.0	108.37	0.06	25	385.8	4.36	2.80
9a	–	–	–	–	30	517.9	5.96	2.77	39	266.4	6.24	3.38
10a	–	–	–	–	26	559.3	1.29	2.61	46	148.5	0.47	3.70
12a	–	–	–	–	25	1000.4	2.81	1.60	36	329.2	1.80	2.75
12б	–	–	–	–	31	2866.6	8.67	1.16	36	357.1	1.50	2.23

**Примечание.** S – число видов в пробе, N – общая численность зоопланктона, тыс. экз./м<sup>3</sup>, B – биомасса зоопланктона, г/м<sup>3</sup>, H<sub>n</sub> – индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по численности, бит/экз. Прочерк – данные отсутствуют.

**Note.** S – number of species in the sample, N – density, thous. ind./m<sup>3</sup>, B – biomass, g/m<sup>3</sup>, H<sub>n</sub> – Shannon-Weaver index, bit/ind. Dash – no data available.

Таблица 10. Показатели зоопланктона на разных участках оз. Неро в 2012 и 2017 гг.

Table 10. Indicators of zooplankton in different parts of the Lake Nero in 2012 and 2017

Месяц / год Month / year	Показатель Indicator	Заросли Thickets of macrophytes	Литораль без зарослей Littoral without macro- phyte thickets	Центр Center	Среднее Average
VI/ 2017	S	22±2.5*	21±1	19±2	22±1
	N	5262.4±4449.8	576.7±74.1	545.8±24.0	2516.5±1883.7
	B	16.04±13.20	1.85±0.28	1.80±1.40	7.72±5.60
	H <sub>n</sub>	1.84±0.30	2.16±0.11	2.30±0.09	2.04±0.13
	N <sub>rot.</sub> %	27±7	46±4	35±9	35±4
	N <sub>clad.</sub> %	58±9	32±5	42±9	47±5
	N <sub>cop.</sub> %	15±3	22±2	23±1	18±2
	B <sub>rot.</sub> %	6±3	7±3	3±1	6±2
	B <sub>clad.</sub> %	74±8	52±3	59±5	64±4
B <sub>cop.</sub> %	20±7	41±5	38±4	30±4	
VII/ 2012	S	–	20±2	16±1	–
	N	–	543.3±96.3	623.9±71.41	–
	B	–	1.41±0.30	1.60±0.42	–
	H <sub>n</sub>	–	2.43±0.08	2.28±0.05	–
	N <sub>rot.</sub> %	–	70±1	81±2	–
	N <sub>clad.</sub> %	–	10±7	1±0	–
	N <sub>cop.</sub> %	–	20±5	18±1	–
	B <sub>rot.</sub> %	–	84±3	91±0	–
	B <sub>clad.</sub> %	–	4±2	1±0	–
B <sub>cop.</sub> %	–	12±2	8±0	–	

Месяц / год Month / year	Показатель Indicator	Заросли Thickets of macrophytes	Литораль без зарослей Littoral without macro- phyte thickets	Центр Center	Среднее Average
VII/2017	<i>S</i>	33±2	24±2	21±3	27±2
	<i>N</i>	591.5±287.3	231.5±35.5	244.8±75.3	370.9±121.8
	<i>B</i>	2.91±0.96	0.78±0.21	1.07±0.46	1.66±0.45
	<i>H<sub>n</sub></i>	2.61±0.28	2.37±0.17	2.01±0.42	2.41±0.14
	<i>N<sub>rob</sub></i> %	17±5	18±3	26±12	19±3
	<i>N<sub>clad</sub></i> %	27±8	12±3	11±3	20±4
	<i>N<sub>cop</sub></i> %		70±3	64±13	61±4
	<i>B<sub>rob</sub></i> %	7±2	3±1	1±0	4±1
	<i>B<sub>clad</sub></i> %	54±9	20±4	33±19	37±5
	<i>B<sub>cop</sub></i> %	39±8	78±3	66±19	59±6

**Примечание.** “\*” – среднее ± ст. ошибка. Обозначения показателей как в таблицах 4 и 10.

**Note.** “\*” – mean ± standard error of mean. Indicator designations as in Tables 4 and 10.

Видовое богатство зоопланктона было достоверно выше (примерно в 1.5 раза) на участках с зарослями макрофитов, чем в открытой акватории озера. Значимые различия между участками с макрофитами и без них по численности, биомассе и видовому разнообразию планктонных животных за период исследований отсутствовали (табл. 10).

В июне 2017 г. наименьшие значения численности и биомассы зоопланктона зафиксированы в устье р. Сара. Обилие зоопланктона на разных участках озера изменялось от 417 до 36399 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.1 до 108.4 г/м<sup>3</sup> (табл. 9). Низкая концентрация планктонных животных была характерна для открытой литорали западного (ст. 8, 9) берега озера, наименьшую биомассу отмечали у восточного (ст. 14) берега. Максимальные значения численности и биомассы зафиксированы в смешанных зарослях макрофитов на глубине <1 м в районе истока р. Векса (ст. 6а). Кроме того, значительная плотность зоопланктона отмечена в Левском (ст. 10, 11) и Воржинском заливах (ст. 12, 12а, 12б), где рачок *Bosmina longirostris* формировал плотные скопления (до 2360 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Ранее (1987–1989 гг. и 2000–2005 гг.) также отмечали массовое развитие босмин среди макрофитов южной части озера [Ривьер, Столбунова, 1991; Столбунова, 2006; Лазарева, Смирнова, 2008 (Riv'er, Stolbunova, 1991; Stolbunova, 2006; Lazareva, Smirnova, 2008)]. Высокие значения биомассы характерны для зарослей кубышки желтой (ст. 9а), где были многочисленны крупные рачки *Sida crystallina* (57% общей биомассы зоопланктона).

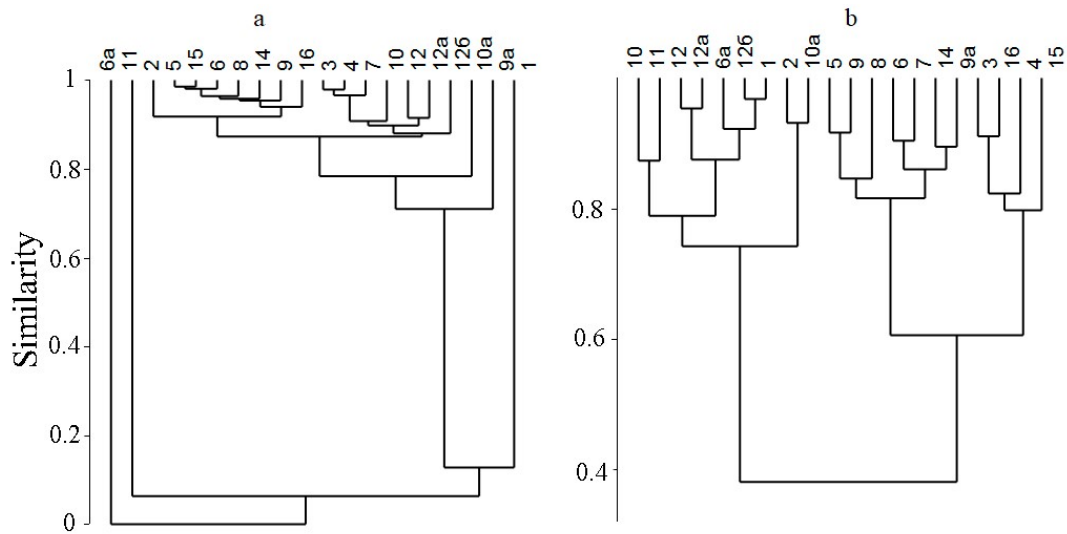
На акватории озера в июне формировались сходные комплексы видов коловраток (рис. 3а). Основу их численности образовывали главным образом *Conochilus unicornis* (60–93% численности коловраток) и *Filinia longisetata* (6–17%). Уникальные сообщества отмечены

в р. Сара (ст. 1), где преобладали *Brachionus angularis* (27%), *Notholca squamula* (15%), *Synchaeta tremula* (11%), и в Левском заливе (ст. 11) при доминировании *Asplanchna priodonta* (55%), *Keratella quadrata* (23%). У уреза воды вблизи истока р. Векса (ст. 6а) коловратки отсутствовали. Для июня характерен невысокий (<0.4) уровень сходства структуры сообщества ракообразных (рис. 3б), при этом выделялись две группы станций. Первая включала южные заливы озера, р. Сара и урез воды в районе истока р. Векса, где *Bosmina longirostris* формировала 61–93% численности ракообразных. Вторая группа охватывала открытую литораль и центр озера при доминировании *Mesocyclops leuckarti* (20–53%) и *Chydorus sphaericus* (17–44%).

В июле 2012 г. обилие зоопланктона на разных участках озера варьировало в широких пределах: от 358 до 1071 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.5 до 3.5 г/м<sup>3</sup> (табл. 9). Наименьшие значения численности и биомассы зарегистрированы в литорали у городского берега (ст. 7). Высокая концентрация планктонных животных характерна для открытой литорали юго-восточного берега (ст. 13) и устья р. Сара. На всех участках озера основу численности формировали коловратки (табл. 10), среди которых были многочисленны представители р. *Asplanchna*. В июле 2012 г. уровень сходства комплекса видов коловраток был высоким (>0.5), что обеспечивалось общими для всей акватории доминантными видами *Brachionus diversicornis* и *Asplanchna henrietta* (рис. 4а). Отдельный кластер за счет преобладания *Brachionus diversicornis* (51–66% численности коловраток) формировали центральные участки, открытая литораль вдоль северного и восточного берега. На других участках преобладали коловратки р. *Asplanchna* (38–52%). Уровень сходства группировок ракообразных по акватории был низким (<0.4). В южной части озера

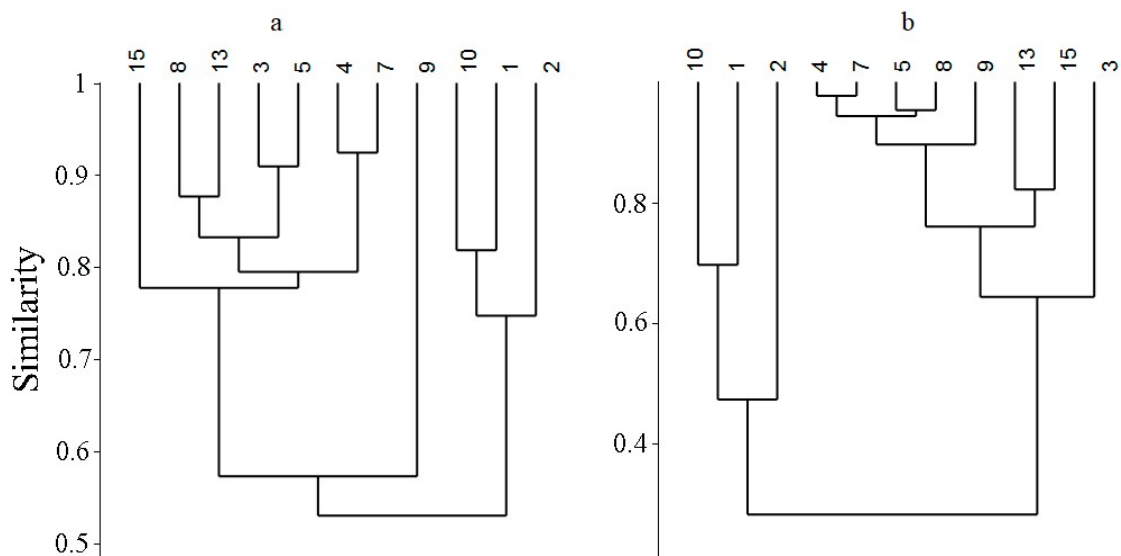
среди рачков преобладали *Bosmina longirostris* (18–65%), *Thermocyclops crassus* (14–70%), *Me-*

*socyclops leuckarti* (3–24%), а на других участках – только *M. leuckarti* (55–98%) (рис. 4b).



**Рис. 3.** Дендрограмма сходства структуры сообщества коловраток (а) и ракообразных (b) оз. Неро в июне 2017 г. по индексу сходства Брея-Кертиса.

**Fig. 3.** Dendrogram of the similarity of the structure of the community of rotifers (a) and crustaceans (b) of Lake Nero in June 2017 by the Brey-Curtis similarity index.



**Рис. 4.** Дендрограмма сходства структуры сообщества коловраток (а) и ракообразных (b) оз. Неро в июле 2012 г. по индексу сходства Брея-Кертиса.

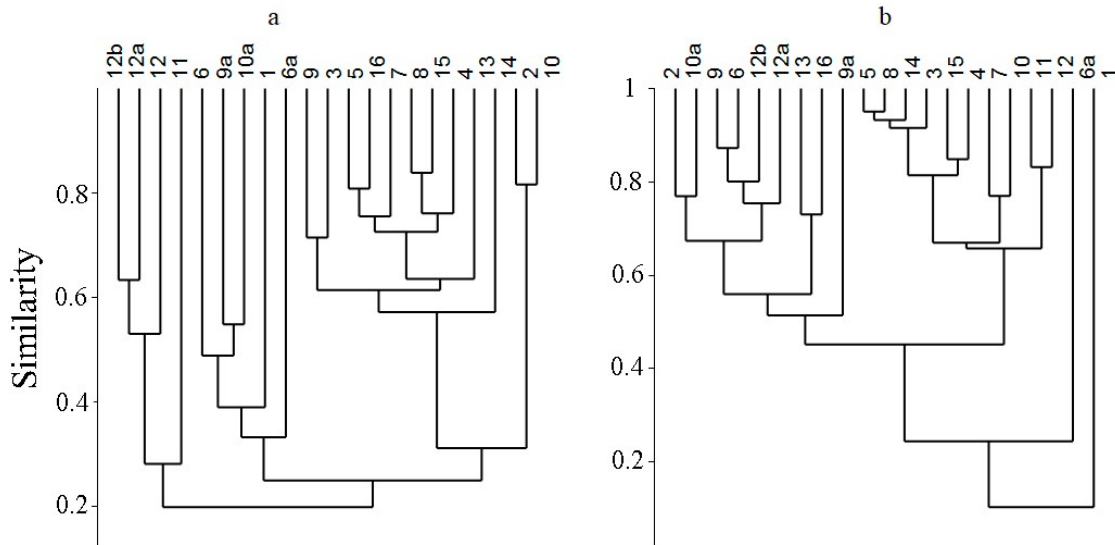
**Fig. 4.** Dendrogram of the similarity of the structure of the community of rotifers (a) and crustaceans (b) of Lake Nero in July 2012 by the Brey-Curtis similarity index.

В июле 2017 г. минимальные значения обилия зоопланктона наблюдались в устье р. Сара. На акватории озера значения численности и биомассы изменялись от 120 до 531 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.2 до 6.2 г/м<sup>3</sup> соответственно (табл. 9). Низкая численность отмечена в районе устья р. Сара, минимальная биомасса – в литорали вдоль городского берега (ст. 7). Максимальные значения численности зарегистрированы в южной части Левского залива

(ст. 11), а биомассы – в зарослях кубышки желтой (ст. 9а). Кроме того, высокую плотность планктонных животных наблюдали в центральной части озера (ст. 4), в Воржинском заливе (станции 12, 12а, 12б, 13), в зарослях макрофитов в районе р. Векса (ст. ба). Пятна высокой плотности формировали рачки *Mesocyclops leuckarti*, доля которых достигала 25–71% общей биомассы зоопланктона (станции 4, 12, 12а, 12б, 13), а также *Sida crystallina*

(станции 6а, 9а, 12а) – 33–55%. Отмечен очень низкий уровень сходства (0.2) структуры сообщества коловраток по акватории водоема (рис. 5а). Плотную группу формировали станции, расположенные в центре озера и в литорали без зарослей, где были многочисленны *Anuraeopsis fissa* (16–31%), *Trichocerca pusilla* (9–45%), *Keratella tecta* (8–21%). Другие участки озера были не однородны по составу доминантных коловраток, они различались распределением обилия между выше перечисленными видами, а также развитием представите-

лей родов *Polyarthra* и *Euchlanis*. На акватории озера формировались два комплекса ракообразных (рис. 5б). В первом основу численности составляли *Eudiaptomus gracilis* (13–57% численности ракообразных) и *Mesocyclops leuckarti* (21–51%). Во втором, включающем в основном открытую литораль и центр озера, – *M. leuckarti* (50–91%). Своеобразие сообщества уреза воды вблизи истока р. Векса обеспечивали *Chydorus sphaericus* (47%) и *Eucyclops macrurus* (24%), а р. Сапа – *Bosmina longirostris* (65%).



**Рис. 5.** Дендрограмма сходства структуры сообщества коловраток (а) и ракообразных (б) оз. Неро в июле 2017 г. по индексу сходства Брея-Кертиса.

**Fig. 5.** Dendrogram of the similarity of the structure of the community of rotifers (a) and crustaceans (b) of Lake Nero in July 2017 by the Brey-Curtis similarity index.

За период исследований отсутствовали значимые различия между участками с макрофитами и без них по численности и биомассе планктонных животных (табл. 10). Смешанные заросли макрофитов наиболее богаты зоопланктоном в прибрежье на малых глубинах в районе истока р. Векса (6а). В 1987–1989 гг. тоже отмечали увеличение концентрации зоопланктона в направлении от центра водоема к прибрежью, особенно на малых глубинах (0.5–0.7 м) [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], и указывали, что район вблизи истока р. Векса наиболее богат зоопланктоном [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Численность в зарослях воздушно-водной растительности в южных заливах озера на глубине 1–1.9 м была ниже по сравнению со смешанными зарослями макрофитов на глубине <1 м в районе истока р. Векса (табл. 6). Количество коловраток и ракообразных в зарослях рогоза и тростника, камыша Воржинского залива

(ст. 12, 12а, 12б) выше, чем в зарослях рогоза в Левском заливе (ст. 10а). В зарослях кубышки у западного берега озера (ст. 9а) при сравнительно небольшой численности планктонных животных отмечены высокие значения биомассы (табл. 6), что обеспечивалось развитием крупных фитофильных рачков *Sida crystallina*. В общем, наиболее богаты зоопланктоном оказались смешанные заросли на глубинах <1 м и чистые куртины рогоза в Левском заливе.

Особенностью распределения группировок доминантов коловраток и ракообразных по акватории озера являлось преобладание в центральной части и открытой литорали у городского берега индикаторов органического загрязнения и эвтрофных условий (*Brachionus diversicornis*, *Anuraeopsis fissa*, р. *Trichocerca*, *Chydorus sphaericus*). Это, вероятно, связано с локальным загрязнением данных участков, а также с высокой концентрацией хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона, представленного ма-



лопригодными для пищи ничатыми цианобактериями [Корнева и др., 2020 (Korneva et al., 2020), Сигарева и др., 2020 (Sigareva et al., 2020)] (табл. 11).

**Таблица 11.** Взаимосвязь численности некоторых видов коловраток и ракообразных с параметрами фитопланктона по данным пространственных съемок летом 2017 г.

**Table 11.** The relationship between the abundance of some species of rotifers and crustaceans with the parameters of the phytoplankton according to spatial surveys in the summer of 2017

Вид Species	Хл <i>a</i> , мкг/л Chl <i>a</i> , µg/L	<i>B</i> phyto, г/м <sup>3</sup> <i>B</i> phyto, g/m <sup>3</sup>	<i>B</i> cyano г/м <sup>3</sup> <i>B</i> phyto, g/m
<i>Anuraeopsis fissa</i>	<b>0.49</b>	<b>0.48</b>	<b>0.44</b>
<i>Keratella</i> <i>tecta+cochlearis</i>	<b>0.34</b>	<b>0.49</b>	<b>0.45</b>
<i>Trichocerca</i> <i>pusilla</i>	<b>0.60</b>	<b>0.57</b>	<b>0.53</b>
<i>T. similis</i>	<b>0.49</b>	<b>0.50</b>	<b>0.48</b>
<i>Bosmina</i> <i>longirostris</i>	<b>-0.61</b>	<b>-0.54</b>	<b>-0.57</b>
<i>Eudiptomus</i> <i>gracilis</i>	-0.24	<b>-0.34</b>	<b>-0.42</b>

**Примечание.** Жирным выделены значимые ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента корреляции Спирмена.

**Note.** Significant ( $p < 0.05$ ) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

**Многолетние изменения численности и биомассы зоопланктона.** Первые количественные данные о зоопланктоне оз. Неро приведены в работе [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monaikov, Ekzertsev, 1970)]. Из нее следует, что летом 1962 г. биомасса ракообразных и коловра-

**Таблица 12.** Средние значения численности *N*, тыс. экз./м<sup>3</sup> и биомассы *B*, г/м<sup>3</sup> зоопланктона оз. Неро летом в разные периоды исследования

**Table 12.** The average values of the density and biomass of zooplankton in Lake Nero in the summer at different periods of the study

Год Year	Открытые участки озера Open areas of the lake		Участки с зарослями Areas with thickets of macrophytes	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
1962	–	–	–	2.5±0.5
1987–1989 *	879±511	4.56 ±1.50	740±237	5.66±2.27
2002–2006**	121±50	0.61±0.21	258±151	1.44±0.51
2007–2011	47±19	0.18±0.06	–	–
2012–2015	309±47	0.99±0.15	–	–
2017	413±155	1.36±0.47	2931±2332	9.58±6.47

**Примечание.** Здесь и в табл. 13: “\*” – данные из [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], “\*\*” – данные из [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Прочерк – данные отсутствуют.

**Note.** Here and in table 13: “\*” – data from (Rivier, Stolbunova, 1991; Stolbunova, 2006), “\*\*” – data from (Lazareva, Smirnova, 2008). Dash – no data available.

ток была очень высокой и достигала в июне в среднем 3 г/м<sup>3</sup> (максимально – до 10 г/м<sup>3</sup>), в июле – 2 г/м<sup>3</sup>. В 1980-х годах в озере тоже наблюдалось большое количество зоопланктона, сопоставимое с таковым в предшествующий период. Так, в 1987–1989 гг. средняя за вегетационный период биомасса составляла 4.0±0.9 г/м<sup>3</sup> [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. В 2000–2005 гг. количество зоопланктона заметно снизилось. Средняя за вегетационный период биомасса в северной части озера составила всего 0.6±0.2 г/м<sup>3</sup> [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Ее уровень соответствовал олиготрофии по шкалам [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007); Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В 2007–2011 гг. средняя биомасса в этой части акватории уменьшилась до 0.15±0.04 г/м<sup>3</sup>. Однако в 2012–2015 гг. она стала увеличиваться и в среднем за период составила 1.2±0.3 г/м<sup>3</sup>, что связано с возрастанием обилия всех таксономических групп.

В 2000–2006 гг. в зарослях на глубинах 1.1–1.4 м отмечены сравнительно низкие значения биомассы зоопланктона (<3.5 г/м<sup>3</sup>) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Ранее в 1987–1989 гг. она была выше в среднем в 4 раза (достигала >8 г/м<sup>3</sup>) [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Вновь высокие показатели обилия (>9 г/м<sup>3</sup>) планктонных животных в зарослях зарегистрированы в 2017 г. В целом, летняя биомасса зоопланктона в 2012–2015 и 2017 гг. на участках озера без зарослей и среди макрофитов оказалась выше таковой в 2002–2011 гг., но существенно ниже по сравнению с данными 1960-х и 1980-х годов (табл. 12).

Выделены несколько периодов изменения уровня воды озера, которые сопровождались трансформацией планктонных сообществ и макрофитов [Babanazarova et al., 2018]. До 1970-х гг. в период сравнительно низкого (93.7 м БС<sup>1</sup>) уровня биомасса зоопланктона была достаточно высокой (табл. 12), а состав доминантов скорее отвечал зоофитосу, чем зоопланктону, что было сопряжено с обширным распространением растительности [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. Период повышения уровня воды (до 94 м БС) в 1970–1980-х годах привел к сокращению площади зарослей и их плотности [Довбня, 1991 (Dovbnya, 1991)]. Значения биомассы зоопланктона оставались на уровне предшествующих лет, но в структуре сообщества произошли значительные изменения: фитфильная фауна в центральной части озера была вытеснена пелагической [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. В 1999–2017 гг. уровень воды поднялся до 94.3 м БС [Babanazarova et al., 2018]. В этот период количество зоопланктона заметно снизилось, отмечены большие межгодовые колебания численности и биомассы.

**Многолетние изменения доминантного комплекса зоопланктона.** До 1980-х сведения о структуре доминантного комплекса коловраток оз. Неро отсутствовали. В 1962 г. указано, что коловратки многочисленны в некоторых зарослях макрофитов, иногда в качестве доминирующего отмечен *Brachionus diversicornis* [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. В последующих работах показано, что доминантный комплекс коловраток наиболее сильно изменился в период с 1987 по 2005 гг. [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Перераспределение обилия между видами-доминантами определялось в основном снижением численности *A. priodonta*, *Brachionus angularis*, *Keratella quadrata* и увеличением обилия *Asplanchna girodi*, *A. henrietta*, *Trichocerca pusilla* и *T. similis*. В период 2007–2017 гг. состав доминантных коловраток был близок к таковому в 2000–2005 гг., как и ранее он сильно варьировал год от года. Вариации доминантного комплекса во многом обусловлены климатическими изменениями.

Доминантный комплекс ракообразных озера сильно изменился, вероятно, еще до начала 1980-х годов. В начале 60-х годов по всей акватории водоема, сильно заросшего макрофитами, были распространены крупные непланктонные

виды *Sida crystallina*, *Alona quadrangularis*, составлявшие >20% численности кладоцер [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekzertsev, 1970)]. В 1980-х годах макрофиты занимали не >20% акватории. В планктоне доминировали мелкие эвритопные кладоцеры *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и Cyclopoida [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. В этот период по составу ракообразных сообщество толщи воды стало типичным для зоопланктона мелководных озер и прудов. В 2000–2005 в состав доминантов ракообразных входили 3–5 видов (постоянно – *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, в отдельные годы – *Thermocyclops crassus*, *Paracyclops fimbriatus*) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. Практически те же виды были массовыми в 2007–2017 гг. То есть, на протяжении 30 лет (1987–2017 гг.) в оз. Неро состав доминантных ракообразных фактически оставался постоянным.

**Индикаторные виды и оценка трофического статуса экосистемы по зоопланктону.** Соотношение числа видов индикаторов эвтрофных и олиготрофных условий во все периоды исследования соответствует гипертрофным условиям (>5) [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)], за исключением 2017 г., когда соотношение было ниже благодаря увеличению числа обнаруженных видов индикаторов олиготрофных вод. Число видов индикаторов эвтрофных условий в списке видов зоопланктона в 2007–2017 гг. ниже по сравнению с периодами 1987–1989 и 2002–2006 гг. (табл. 12), поскольку не были обнаружены коловратки *Trichocerca cylindrica*, *T. elongata*, *Pompholyx sulcata* и ветвистоусый рачок *Daphnia cucullata*. Наименьшее число индикаторов эвтрофных условий зарегистрировано в период 2007–2011 гг. – в пробах не были отмечены *Anuraeopsis fissa*, *Trichocerca porcellus*, *T. capucina*, *T. rattus*. Число видов индикаторов эвтрофных условий в доминантном комплексе было наименьшим в 2012–2015 гг., что обусловлено выпадением из числа доминантов *T. similis*, *T. pusilla*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra luminosa* и *Cyclops kolensis* и значительным возрастанием обилия *Brachionus diversicornis*, тогда как в остальные годы исследования их число было близким (9–12) (табл. 13). Представители р. *Trichocerca* имеют иной тип питания (всасывание) по сравнению с р. *Brachionus* [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970)], для которых характерна вертификация, и, вероятно, смена доминантных видов обусловлена изменением структуры пищевых ресурсов (фитопланктон, бактериальный детрит).

<sup>1</sup> Балтийская система высот.

**Таблица 13.** Оценка динамики трофического статуса экосистемы озера за 1987–2017 гг.**Table 13.** Assessment of the dynamics of the trophic status of the lake ecosystem in 1987–2017

Показатель Indicator	1987–1989 *	2000–2006**	2007–2011	2012–2015	2017
$S_{ИЭВ}/S_{ИО}$	22/4	22/4	16/2	19/3	20/5
$S_{ИЭВ}/S_{ИЮ}$					
$S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$	10/1	12/1	11/1	5/1	9/1
$S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$					
$E$	4.8	3.9	9.0	8.3	4.7
Трофический статус Trophic state	гипертрофный hypertrophic	высокоэвтрофный eutrophic	гипертрофный hypertrophic	гипертрофный hypertrophic	гипертрофный hypertrophic

**Примечание.**  $S_{ИЭВ}/S_{ИО}$  – число видов-индикаторов эвтрофии/олиготрофии в списке зоопланктона,  $S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$  – то же в доминантном комплексе.

**Note.**  $S_{ИЭВ}/S_{ИЮ}$  – the number of species-indicators of eutrophy / oligotrophy in the zooplankton list,  $S_{ИДЭВ}/S_{ИДО}$  – the same in the dominant complex.

Все виды р. *Brachionus* относятся к индикаторам эвтрофных условий [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В оз. Неро наиболее многочисленный представитель этого рода *Brachionus diversicornis* (табл. 5 и [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]). Вид в 2012–2015 гг. имел высокую встречаемость (44%) значений численности >60 тыс. экз./м<sup>3</sup>, по сравнению с 2000–2005 гг. [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)] и 2007–2011 гг. (0%). В 1988 г. отмечали массовое размножение этого вида, что связывали с жарким летом [Ривьер, Столбунова, 1991 (Rivier, Stolbunova, 1991)]. Аномально теплые летние пе-

риоды, начиная с 2010 г. способствовали массовому развитию теплолюбивого *B. diversicornis*. Обилие вида в 2007–2017 гг. положительно коррелировало с концентрацией хлорофилла *a*, биомассой цианобактерий и температурой воды, отрицательно – с прозрачностью воды (табл. 14). В 2017 г. зарегистрирована вспышка численности коловратки – индикатора мезоэвтрофных вод *Anuraeopsis fissa* (<45 тыс. экз./м<sup>3</sup> в центре водоема). Появление в составе зоопланктона или резкое увеличение численности видов-индикаторов свидетельствует об усилении процессов эвтрофирования [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

**Таблица 14.** Взаимосвязь численности и относительного обилия некоторых видов коловраток и ракообразных с параметрами фитопланктона в открытой части озера в период 2007–2015 гг.**Table 14.** Relationship between the abundance, relative abundance of some species of rotifers and crustaceans with the parameters of the environment and phytoplankton in the open part of the lake in the period 2007–2015

Вид Species	Хл <i>a</i> , мкг/л Chl <i>a</i> , µg/L	<i>B</i> phyto, г/м <sup>3</sup> <i>B</i> phyto, g/m <sup>3</sup>	<i>B</i> суано г/м <sup>3</sup> <i>B</i> суано, g/m <sup>3</sup>	$T$ , °C	O <sub>2</sub> , мкг/л O <sub>2</sub> , µg/L	Прозрачность, см Secchi depth, cm
<i>Brachionus diversicornis</i>	0.15	0.07	<b>0.61</b>	0.30	<b>0.45</b>	<b>-0.76</b>
% <i>B. diversicornis</i>	<b>0.32</b>	0.19	<b>0.47</b>	<b>0.34</b>	0.24	<b>-0.63</b>
<i>Conochilus unicornis</i>	<b>-0.52</b>	<b>-0.53</b>	-0.24	-0.21	<b>0.32</b>	0.03
% <i>C. unicornis</i>	<b>-0.54</b>	<b>-0.55</b>	-0.34	-0.26	0.25	0.10
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.10	0.11	0.39	<b>0.49</b>	<b>0.37</b>	<b>-0.71</b>
% <i>M. leuckarti</i>	<b>0.37</b>	0.27	0.29	<b>0.57</b>	-0.25	-0.02
<i>Chydorus sphaericus</i>	-0.02	0.03	<b>0.54</b>	0.14	<b>0.42</b>	<b>-0.67</b>
% <i>Ch. sphaericus</i>	-0.16	-0.12	0.06	-0.26	0.10	-0.24
<i>Bosmina longirostris</i>	-0.18	-0.14	0.25	<b>-0.31</b>	<b>0.44</b>	-0.29
% <i>B. longirostris</i>	-0.22	-0.19	0.03	<b>-0.38</b>	<b>0.37</b>	-0.11

**Примечание.** Жирным выделены значимые ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента корреляции Спирмена.

**Note.** Significant ( $p < 0.05$ ) values of the Spearman correlation coefficient are highlighted in bold.

*Bosmina longirostris* включена в тепловодный комплекс умеренных широт [Пидгайко, 1984 (Pidgaiko, 1984)] и относится к индикаторам мезо- и эвтрофных вод [Мяэметс, 1980 (Mяэmets, 1980)]. Плотность рачка в 2007–2015 гг. северной части озера была невысока (до 166 тыс. экз./м<sup>3</sup>), тогда как в южной части озера могла достигать 313 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В июне

2017 г. концентрация рачков в открытой части озера доходила до 229 тыс. экз./м<sup>3</sup> и до 2360 тыс. экз./м<sup>3</sup> в зарослях макрофитов. Это сопоставимо с данными, полученными в 2004 г. и 1987–1989 гг. Численность рачка в открытой части озера негативно связана с температурой воды.

Обилие рачка *Chydorus sphaericus*, индикатора мезо- и эвтрофных вод [Мяэметс, 1980 (Myaemets, 1980)], в июне – июле 2017 г. было значительно выше (до 112 тыс. экз./м<sup>3</sup>) по сравнению с наблюдаемой в летний период прошлых лет (в 1987–1989 гг. – до 89 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в 2000–2005 гг. – до 50 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 2007–2015 гг. – до 56 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Следует отметить, что в 2007–2011 гг. отмечена большая встречаемость низких значений численности как *Bosmina longirostris*, так и *Chydorus sphaericus* (0.1–10 тыс. экз./м<sup>3</sup>) – 90% и 93% соответственно, тогда как в 2012–2015 гг. – высоких (10.1–50 тыс. экз./м<sup>3</sup>) 43% и 60% соответственно. Концентрация *Chydorus sphaericus* в открытой части озера положительно связана с биомассой цианобактерий и отрицательно с прозрачностью воды. Рачок часто обитает на живых и отмирающих водорослях, питается детритом, но водоросли также входят в его рацион [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)].

В 2007–2011 гг. численность рачка *Mesocyclops leuckarti* (ad. +juv.) в открытой северной части озера была невелика (<41 тыс. экз./м<sup>3</sup>), обычно встречались (53% проб с присутствием вида) значения от 10–50 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В 2012–2015 гг. его обилие достигало 143 тыс. экз./м<sup>3</sup>, часто встречались высокие концентрации (50–100 тыс. экз./м<sup>3</sup> – 39% и >100 тыс. экз./м<sup>3</sup> – 26% проб). Это значительно выше его встречаемости в 1987–1989 гг. и 2000–2005 гг. В 2007–2015 гг. наблюдалась максимальная численность взрослых особей *M. leuckarti* во второй половине лета (конец июля – август), тогда как в предыдущие годы – в конце июня – июле [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)]. В открытой части озера обилие *M. leuckarti* положительно связано с температурой воды и концентрацией хлорофилла *a*, обратная зависимость отмечена с прозрачностью воды (табл. 13).

За многолетний период исследований (1987–2017 гг.) в озере выявлено пять индикаторов олиготрофных условий – *Conochilus unicornis*, *Daphnia longispina*, *Synchaeta kitina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Asplanchna herricki*. Наименьшее число индикаторов характерно для 2007–2011 гг. (*Conochilus unicornis* и *Diaphanosoma brachyurum*). В 2012–2017 г. впервые зарегистрирована коловратка *Asplanchna herricki* – индикатор олиго-мезотрофных вод [Мяэметс, 1980 (Myaemets, 1980)]. Численность другого индикатора олиготрофии *Conochilus unicornis* возросла в 10 раз относительно 2000–2005 гг. и достигала 268 тыс. экз./м<sup>3</sup> (в июне 2009 г.) и 360 тыс. экз./м<sup>3</sup> (в июне 2017 г.), что сопоставимо с данными 1987–1989 гг. (до 530 тыс. экз./м<sup>3</sup> в центре водоема). Для этого вида за период 2007–2017 гг. выявлена отрицательная взаимосвязь его плотности и вклада в численность коловраток с биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a* (табл. 13) в открытой части озера.

Начиная с 1987 г., для зоопланктона озера характерна низкая средняя индивидуальная масса особей (5.9±0.9 мкг) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)], ее значения близки к таковым для эвтрофных и гипертрофных озер [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В 2007–2017 гг. она составила 5.4±0.8 мкг, что свидетельствовало о преобладании мелкокоразмерных видов и высоком трофическом статусе водоема. Соотношение биомассы зоопланктона и фитопланктона в период с 2007 по 2011 г. составило <0.01, в 2012–2017 гг. – 0.1±0.03, что также соответствует значениям характерным для эвтрофных и гипертрофных водоемов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Трофический фаунистический индекс *E* в 2007–2017 гг. составил 4.9, по периодам он изменялся от 4.7 до 9. Приведенные данные указывают на то, что в настоящее время по показателям зоопланктона экосистему озера можно отнести к гипертрофным водоемам.

Начиная с 1987 г., для зоопланктона озера характерна низкая средняя индивидуальная масса особей (5.9±0.9 мкг) [Лазарева, Смирнова, 2008 (Lazareva, Smirnova, 2008)], ее значения близки к таковым для эвтрофных и гипертрофных озер [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В 2007–2017 гг. она составила 5.4±0.8 мкг, что свидетельствовало о преобладании мелкокоразмерных видов и высоком трофическом статусе водоема. Соотношение биомассы зоопланктона и фитопланктона в период с 2007 по 2011 г. составило <0.01, в 2012–2017 гг. – 0.1±0.03, что также соответствует значениям характерным для эвтрофных и гипертрофных водоемов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Трофический фаунистический индекс *E* в 2007–2017 гг. составил 4.9, по периодам он изменялся от 4.7 до 9. Приведенные данные указывают на то, что в настоящее время по показателям зоопланктона экосистему озера можно отнести к гипертрофным водоемам.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как и ранее оз. Неро характеризуется высоким видовым богатством зоопланктона (>100 видов в общем списке и до 22–27 в пробе). Сообщество составляют преимущественно мелкие коловратки и ракообразные. Состав доминантов и структура сообщества изменились на рубеже 1960–1980-х годов, когда фитфильная фауна на значительной части акватории была вытеснена пелагической. С конца 1980-х годов зоопланктон испытывает большие межгодовые флуктуации состава, структуры и обилия. Количество зоопланктона так-

же сильно различается по годам. С 2007 по 2011 гг. отмечено низкое количество зоопланктона, при относительно высокой доле веслоногих ракообразных. В 2007–2017 гг. состав доминантов остался близким к таковому в предыдущие годы, в сообществе доминировали мелкие ракообразные (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*) и коловратки родов *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella*, *Trichocerca* и *Anuraeopsis*. Вариации структуры сообщества год от года происходят в рам-

ках гипертрофных условий (доминантные виды представлены главным образом индикаторами эвтрофных вод) и обусловлены динамикой климатических характеристик, связанных с интенсивностью прогрева водной массы в весенний и ранне-летний периоды. Также они, вероятно, связаны с перестройками на нижнем трофическом уровне, и требуют более подробного изучения. В аномально теплые летние периоды складываются сообщества с доминированием коловраток при массовом развитии теплолюбивого *Brachionus diversicornis*. Ход сезонного развития зоопланктона, как и ранее, сильно варьирует год от года. Выделены две сезонные группы видов: первая – весенние, ранне-летние, осенние виды и вторая – летние виды. Наибольшее количество зоо-

планктона наблюдается в зарослях макрофитов ( $>5$  млн. экз./м<sup>3</sup> и 10 г/м<sup>3</sup>), это в 8–9 раз выше, чем в открытой литорали и пелагиали. Сравнительно мало зоопланктона (в среднем  $<1$  г/м<sup>3</sup>) в открытой литорали вблизи западного берега у г. Ростова, что может быть связано с локальным загрязнением. Центр озера и прилегающая к нему открытая литораль по составу и обилию доминирующих видов отличаются от занятых макрофитами южных заливов. Трофический статус экосистемы озера по зоопланктону с 1980-х годов характеризуется как гипертрофный. Общее состояние сообщества (обилие, состав и структура) в многолетнем аспекте (с 1980-х годов до 2017 г.) можно характеризовать как стабильное с обычными для мелководного озера межгодовыми флуктуациями.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН: Малину М.И., Цветкову А.И. за помощь в сборе материала. Отбор, обработка и анализ проб зоопланктона в 2017 г. выполнен в рамках государственного контракта “Комплекс мероприятий по анализу состояния озера Неро и необходимости проведения работ по его комплексной экологической реабилитации” и государственного задания ФАНО России (№ г/р ААААА181180126901067-7), Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-04-04030а.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 186 с.
- Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Семенова А.С., Жданова С.М., Плигин Д.Н., Коровкина К.П. Структура фито- и зоопланктона высокоэвтрофного оз. Неро как фактор вселения пантропической токсичной цианобактерии *Cylindrospermopsis raciborskii* // Морские биологические исследования достижения и перспективы. Сб. мат. Всерос. научно-практ. конф. с междунар. уч., приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. Севастополь. 2016. С. 237–240.
- Балушкина Е.В. Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела у планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–79.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский дом печати”, 2003. 192 с.
- Довбня И.В. Высшая водная растительность оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск. 1991. С. 62–73.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ярославской области в 2014 году. Ярославль, 2015. 358 с. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> дата обращения 11.02.2021
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ярославской области в 2015–2016 гг. Ярославль, 2017. 250 с. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> дата обращения 11.02.2021
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. Москва, Росгидромет, 2016. 68 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 год. Москва, Росгидромет, 2012. 68 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. Москва, 2018. 69 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2007. 395 с.
- Козловская Л.С. История оз. Неро по данным изучения животных остатков // Тр. Лаб. сапропелевых отложений. 1956. Вып. 6. С. 173–180.
- Кордэ Н.В. История микрофлоры и микрофауны оз. Неро // Тр. Лаб. сапропелевых отложений. 1956. Вып. 6. С. 181–200.
- Корнева Л.Г., Митропольская И.В., Сиделев С.И., Соловьева В.В., Сахарова Е.Г., Макарова О.С. Фитопланктон озера Неро в летний период 2017 г. // Тр. Инст. биол. внутр. вод. 2020. Вып. 91(94). С. 61–74. DOI: 10.47021/0320-3557-2020-61-73
- Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73–87.

- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 181 с.
- Лазарева В.И. Потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги // Экологический мониторинг. Часть 3. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского государственного университета, 2014. С. 181–207
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток гипертрофного озера Неро (Ярославская область) // Биология внутренних вод. 2007. №1. С. 61–72.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М. Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века Москва: Наука, 2008. С. 175–211.
- Ляшенко О.А., Бабаназарова О.В. Фитопланктон // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. Москва: Наука, 2008. С. 71–89.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1984. 34 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Тип. Россельхозакадемии, 1998. 318 с.
- Монаков А. В., Экзерцев В. А. Сообщества прибрежных и водных растений оз. Неро и их фауна // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Яросл. гос. пед. ин-т; Яросл. геогр. о-во, 1970. С. 304–318.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 1. Зоопланктон. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 206 с.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Неро // Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 1991. С. 74–108.
- Сигарева Л.Е. Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 75–85.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Метелева Н. Ю. Содержание пигментов в фитопланктоне, эпифитоне и донных отложениях озера Неро // Тр. Инст. биол. внутр. вод. 2020. Вып. 91(94). С. 49–60. DOI: 10.47021/0320-3557-2020-49-60
- Сиделев С.И., Семенова А.А., Бабаназарова О.В., Жданова С.М. Зоопланктон и токсигенные цианобактерии: согласуются ли полевые данные с защитной гипотезой? // Международная научная школа-конференция “Цианопрокарियोты (цианобактерии): систематика, экология, распространение”. Апатиты 5-9 сентября 2016 г. Тезисы докладов. Апатиты. 2016. С. 117–119.
- Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. Москва, Наука, 2008. 406 с.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. Москва: Наука, 2006. 152 с.
- Экологические проблемы верхней Волги. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2001. 427 с.
- Adamczuk M., Pawlik-Skowrońska B., Solis M. 2020. Do anthropogenic hydrological alterations in shallow lakes affect the dynamics of plankton? // Ecological Indicators. Vol. 114. 106312. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.106312.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Ocean. 2009. Vol. 54. № 6 (2). P. 2283–2297. DOI: 10.4319/lo.2009.54.6\_part\_2.2283
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Fastner J. 2015. Northern Expansion of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) Observed in Shallow Highly Eutrophic Lake Nero (Russia) // International Journal on Algae. 2015. 17(2). P. 131–141. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v17.i2.20
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Zhdanova S.M. et al. 2018. Water Level in a Shallow Highly Eutrophic Lake: Development Factor by Macrophyte or Phytoplankton Type: Case Study of Lake Nero, Yaroslavl Oblast // Water Resour. Vol. 45. P. 897–907. DOI: 10.1134/S0097807818060027
- de Senerpont Domis L.N., Elser J.J., Gsell A.S., Huszar V.L.M., Ibelings B.W., Jeppesen E. et al. 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time // Freshwater Biology. Vol. 58. P. 463–482. DOI: 10.1111/fwb.12053
- DeMott W.R., Gulati R.D., Van Donk E. 2001. Daphnia food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria // Limnol Oceanogr. Vol. 46. P. 2054–2060. DOI: 10.4319/lo.2001.46.8.2054
- Gyllström M., Hansson L.-A., Jeppesen E., Garcia-Criado F., Gross E., Irvine K., Kairesalo T., Kornijow R., Miracle M.R., Nykänen M., Nöges T., Romo S., Stephen D., Donk E. van, Moss B. 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes // Limnology and Oceanography. Vol. 50. № 6. P. 2008–2021. DOI: 10.4319/lo.2005.50.6.2008
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J., Scasso F., Kruk C., Goyenola G., Garcia J., Amsinck S.L., Paggi J.C., Jose de Paggi, S., Jeppesen E. 2011. High predation is the key factor for dominance of small-bodied zooplankton in warm lakes—evidence from lakes, fish enclosures and surface sediment // Hydrobiologia. Vol. 667. P. 133–147. DOI: 10.1007/s10750-011-0645-0
- Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L., Papastergiadou E., Stefanidis K., Nöges T., Nöges P., Attayde J.L., Zohary T., Coppens J., Bucak T., Menezes R.F., Freitas F.R.S., Kernan M., Søndergaard M., Beklioglu M. 2015. Ecological

- impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and salinity // *Hydrobiologia*. Vol. 750. P. 201–227. DOI: 10.1007/s10750-014-2169-x
- Jeppesen E., Moss B., Bennion H., Carvalho L., DeMeester L., Feuchtmayr H., Friberg N., Gessner M.O., Hefting M., Lauridsen T.L., Liboriussen L., Malmquist H.J., May L., Meerhoff M., Olafsson J.S., Soons M. B., Verhoeven J.T.A. Interaction of Climate Change and Eutrophication // *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems* (Eds. Kernan M., Battarbee R. and Moss B.). Blackwell Publishing Ltd. 2010. P. 119–151. DOI: 10.1002/9781444327397.ch6
- Jeppesen E., Nøges P., Davidson T.A., Haberman J., Nøges T., Blank K. et al. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD) // *Hydrobiologia*. Vol. 676. P. 279–297.
- Jiang X., Xie J., Xu Y., Zhong W., Zhu X., Zhu Ch. 2017. Increasing dominance of small zooplankton with toxic cyanobacteria // *Freshwater Biology*. Vol. 62. № 2. P. 429–443. DOI: 10.1111/fwb.12877
- Kosten S., Huszar V.L.M., Becares E., Costa L.S., van Donk E., Hansson L.A. et al. 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes // *Global Change Biology*. Vol. 18. № 1. P. 118–126. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. 2014. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* Vol. 41. № 10. P. 869–878. DOI: 10.1134/S1062359014100070
- Leira M., Cantonati M. 2008. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography // *Hydrobiologia*. Vol. 613. P. 171–184. DOI: 10.1007/s10750-008-9465-2
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., González-Bergonzoni I., Pacheco J.P., Lacerot G., Arim M., Beklioglu M., Brucet S., Goyenola G., Iglesias C., Mazzeo N., Kosten S., Jeppesen E. 2012. Environmental Warming in Shallow Lakes: A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches // *Advances in Ecological Research*. Vol. 46. P. 259–349. DOI: 10.1016/B978-0-12-396992-7.00004-6.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1977. № 8. P. 71–76.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M-L., Moss B., Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 8. № 8. P. 275–279.
- Scheffer M., van Nes E.H. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // *Hydrobiologia*. Vol. 584. P. 455–466. DOI: 10.1007/s10750-007-0616-7
- Špoljar M., Dražina T., Lajtner J., Kovačević G., Pestić A., Matijašec D. & Tomljanović T. 2018. Impact of water level fluctuation in the shaping of zooplankton assemblage in a shallow lake // *Croatian Journal of Fisheries*. Vol. 76. № 1. P. 27–34. DOI: 10.2478/cjf-2018-0003.
- Vadadi-Fülöp C., Sipkay C., Mészáros G. et al. 2012. Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? // *Aquat. Ecol.* Vol. 46. P. 501–519. DOI: 10.1007/s10452-012-9418-8
- Wagner C., Adrian R. 2011. Consequences of changes in thermal regime for plankton diversity and trait composition in a polymictic lake: a matter of temporal scale // *Freshwater Biology*. Vol. 56. P. 1949–1961. DOI:10.1111/j.1365-2427.2011.02623.x
- Zhdanova S.M. 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia) // *Inland Water Biol.* Vol. 11. P. 145–152. 10.1134/S1995082918020207

#### REFERENCES

- Adamczuk M., Pawlik-Skowrońska B., Solis M. Do anthropogenic hydrological alterations in shallow lakes affect the dynamics of plankton? *Ecological Indicators*, 2020, vol. 114, 106312. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106312.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change. *Limnol. Ocean.*, 2009, vol. 54, no. 6 (2), pp. 2283–2297. doi: 10.4319/lo.2009.54.6\_part\_2.2283
- Andronikova I.N. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem* [Structural and Functional Organization of Zooplankton in Lacustrine Ecosystems]. St. Petersburg, Nauka, 1996. 186 p. (In Russian)
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Fastner J. Northern Expansion of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) Observed in Shallow Highly Eutrophic Lake Nero (Russia). *International Journal on Algae*, 2015, vol. 17(2), pp. 131–141. doi: 10.1615/InterJAlgae.v17.i2.20
- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Semenova A.S., Zhdanova S.M., Pligin D.N., Korovkina K.P. *Struktura fito- i zooplanktona vysokoefrofnogo oz. Nero kak faktor vseleniya pantropicheskoy toksichnoy tsianobakterii Cylindrospermopsis raciborskii* [The phyto- and zooplankton structures of high trophic lake Nero as the factor for invasion of pantropic cyanobacteria *Cylindrospermopsis raciborskii*]. *Morskiye biologicheskiye issledovaniya: dostizheniya i perspektivy: v 3-kh t.: sbornik materialov Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem, priurochennoy k 145-letiyu Sevastopol'skoy biologicheskoy stantsii* [Marine biological research: achievements and perspectives: in 3 vol.: Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station]. Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 237–240. (In Russian)

- Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Zhdanova S.M., Litvinov A.S., Ovseenko A.S., Korovkina K.P. Water level in a shallow highly eutrophic lake: development factor by macrophyte or phytoplankton type: case study of lake Nero, Yaroslavl oblast. *Water Resources*, 2018, vol. 45, no 6, pp. 897–907. doi: 10.1134/S0097807818060027
- Balushkina E.V., Vinberg G.G. *Zavisimost' mezhduraznitsy dliny i massy tela planktonnykh rakoobraznykh* [The relationship between the length and body weight of planktonic crustaceans]. *Eksperimental'nyye i polevyye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer* [Experimental and field studies of the biological foundations of lake productivity]. Leningrad, ZIN AN SSSR, 1979, pp. 58–79. (In Russian)
- Bikbulatov E.S., Bikbulatova E.M., Litvinov A.S., Poddubnyj S.A. *Gidrologiya i gidrokhimiya ozera Nero* [Hydrology and hydrochemistry of lake Nero]. Rybinsk, Izd-vo OAO "Rybinskiy dom pechati", 2003, 192 p. (In Russian)
- de Senerpont Domis L.N., Elser J.J., Gsell A.S., Huszar V.L.M., Ibelings B.W., Jeppesen E. et al. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*, 2013, vol. 58, pp. 463–482. doi: 10.1111/fwb.12053
- DeMott W.R., Gulati R.D., Van Donk E. Daphnia food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. *Limnol. Oceanogr.*, 2001, vol. 46, pp. 2054–2060. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.2054
- Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Yaroslavskoy oblasti v 2014 godu* [A report on the state and protection of the environment of the Yaroslavl region in 2014]. Yaroslavl', 2015, 358 p. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> data obrashcheniya 11.02.2021 (In Russian)
- Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Yaroslavskoy oblasti v 2015–2016 gg* [A report on the state and protection of the environment of the Yaroslavl region in 2015–2016]. Yaroslavl', 2017, 250 p. <https://www.yarregion.ru/depts/doosp/Pages/Reports.aspx> data obrashcheniya 11.02.2021
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2011 god* [A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2011]. Moscow, Rosgidromet, 2012. 68 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god* [A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2015]. Moscow, Rosgidromet, 2016. 68 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2017 god* [A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2017]. Moscow, Rosgidromet, 2018. 69 p. (In Russian)
- Dovbnaya I.V. *Vyssshaya vodnaya rastitel'nost' oz. Nero* [Higher aquatic vegetation of the Lake Nero]. *Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy oz. Nero* [The current state of the ecosystem of the Lake Nero]. Rybinsk, Izd-vo IBVV RAN, 1991, pp. 62–73 (In Russian)
- Ekologicheskiye problemy verkhney Volgi* [Ecological Problems of the Upper Volga]. Yaroslavl, Yaroslav. Gos. Tekhn. Univ., 2001, 427 p. (In Russian)
- Gyllström M., Hansson L.-A., Jeppesen E., Garcia-Criado F., Gross E., Irvine K., Kairesalo T., Kornijow R., Miracle M.R., Nykänen M., Nöges T., Romo S., Stephen D., Donk E. van, Moss B. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 2005, vol. 50, no. 6, pp. 2008–2021. doi: 10.4319/lo.2005.50.6.2008
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J., Scasso F., Kruk C., Goyenola G., Garcí'a J., Amsinck S.L., Paggi J.C., Jose de Paggi, S., Jeppesen E. High predation is the key factor for dominance of small-bodied zooplankton in warm lakes—evidence from lakes, fish enclosures and surface sediment. *Hydrobiologia*, 2011, vol. 667, pp. 133–147. doi: 10.1007/s10750-011-0645-0
- Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L., Papastergiadou E., Stefanidis K., Nöges T., Nöges P., Attayde J.L., Zohary T., Coppens J., Bucak T., Menezes R.F., Freitas F.R.S., Kernan M., Søndergaard M., Beklioglu M. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and salinity. *Hydrobiologia*, 2015, vol. 750, pp. 201–227. doi: 10.1007/s10750-014-2169-x
- Jeppesen E., Moss B., Bennion H., Carvalho L., DeMeester L., Feuchtmayr H., Friberg N., Gessner M.O., Heffing M., Lauridsen T.L., Liboriussen L., Malmquist H.J., May L., Meerhoff M., Olafsson J.S., Soons M. B., Verhoeven J.T.A. Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems. *Interaction of Climate Change and Eutrophication*, Blackwell Publishing Ltd, 2010, pp. 119–151. doi: 10.1002/9781444327397.ch6
- Jeppesen E., Nöges P., Davidson T.A., Haberman J., Nöges T., Blank K. et al. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 2011, vol. 676, pp. 279–297. doi: 10.1007/s10750-011-0831-0
- Jiang X., Xie J., Xu Y., Zhong W., Zhu X., Zhu Ch. Increasing dominance of small zooplankton with toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology*, 2017, vol. 62, no. 2, pp. 429–443. doi: 10.1111/fwb.12877
- Kitaev S.P. *Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov* [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk, Karel. nauch. tsentr Ross. Akad. Nauk, 2007, 395 p. (In Russian)
- Korde N.V. *Istoriya mikroflory i mikrofauny oz. Nero* [The history of microflora and microfauna of Lake Nero]. *Trudy Laboratorii sapropelevykh otlozheniy* [Proceedings of the Laboratory of Sapropel Deposits], 1956, no. 6, pp. 181–200. (In Russian)
- Korneva L.G., Mitropolskaya I.V., Sidelev S.I., Solovyeva V.V., Sakharova E.G., Makarova O.S. *Fitoplankton ozera Nero v letniy period 2017 g* [Phytoplankton and water quality of Lake Nero in summer 2017]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 2020, vol. 91 (94), pp. 61–74. doi: 10.47021/0320-3557-2020-61-73 (In Russian)



- Kosten S., Huszar V.L.M., Becares E., Costa L.S., van Donk E., Hansson L.A. et al. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*, 2012, vol. 18, no. 1, pp. 118–126. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x
- Kozlovskaya L.S. *Istoriya oz. Nero po dannym izucheniya zivotnykh ostatkov* [History of the lake Nero according to the study of animal remains]. *Trudy Laboratorii sapropelevykh otlozheniy* [Proceedings of the Laboratory of Sapropel Deposits], 1956, no. 6, pp. 173–180. (In Russian)
- Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR* [Rotifer Fauna of the USSR (Rotatoria)]. Leningrad, Nauka, 1970. 744 p. (In Russian)
- Kuz'min G.V. *Fitoplankton. Vidovoy sostav i obilnye* [Phytoplankton. Species composition and abundance]. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov* [Methods for studying biogeocenoses of inland water bodies]. M., Nauka, 1975, pp. 73–87. (In Russian)
- Lazareva V.I. Potepleniye klimata i yego vliyaniye na zooplankton vodokhranilishch Volgi [Climate warming and its influence on zooplankton in the Volga reservoirs] // *Ekologicheskiy monitoring. Chast' 3. Sovremennyye problemy monitoringa presnovodnykh ekosistem* [Ecological monitoring. Part 3. Modern problems of monitoring freshwater ecosystems]. Nizhny Novgorod, Izd-vo Nizhegorodskogo gosuniversiteta, 2014, pp. 181–207. (In Russian)
- Lazareva V.I. *Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha* [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir]. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. 181 p. (In Russian)
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.*, 2014, vol. 41, no. 10, pp. 869–878. doi: 10.1134/S1062359014100070
- Lazareva V.I., Smirnova S.M., Phrolova A.N. *Dominantnyye komplekсы rakoobraznykh i kolovratok gipertrofnogo oze- ra Nero (Yaroslavskaya oblast')* [Dominant Complexes of Crustaceans and Rotifers in Hypertrophic Lake Nero (Yaroslavl Region, Russia)]. *Biol. Vnutr. Vod.* 2007, no. 1, pp.61–72. (In Russian)
- Lazareva V.I., Smirnova, S.M. *Rakoobraznye i kolovratki* [Crustaceans and Rotifers]. *Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The State of Lake Nero Ecosystem in the Early XXI Century]. Moscow, Nauka, 2008, pp. 175–211. (In Russian)
- Leira M., Cantonati M. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography. *Hydrobiologia*, 2008, vol. 613, pp. 171–184. doi: 10.1007/s10750-008-9465-2
- Lyashenko O.A., Babanazarova O.V. *Fitoplankton* [Phytoplankton]. *Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of the Lake Nero in the beginning of XXI century]. Moscow, Nauka, 2008. pp. 71–89. (In Russian)
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., González-Bergonzoni I., Pacheco J.P., Lacerot G., Arim M., Beklioglu M., Brucet S., Goyenola G., Iglesias C., Mazzeo N., Kosten S., Jeppesen E. Environmental Warming in Shallow Lakes: A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches. *Advances in Ecological Research*, 2012, vol. 46, pp. 259–349. doi: 10.1016/B978-0-12-396992-7.00004-6.
- Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zooplankton i yego produktsiya.* [Methodological Recommendations for the Collection and Processing of Data in Hydrobiological Studies in Freshwater Bodies. Zooplankton and Its Production]. Leningrad, Gos. Nauch.-Issled. Inst. Ozer. Rech. Ryb. Khoz., Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1984. 34 p. (In Russian)
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of Invertebrates]. Moscow, Tip. Rosselkhozacademii. 1998, 318 p. (In Russian)
- Monakov A.V., Ekhzertsev V.A. *Soobshchestva pribrezhnykh i vodnykh rasteniy oz. Nero i ikh fauna* [Communities of inshore and aquatic plants in the Lake Nero and their fauna]. *Ozera Yaroslavskoy oblasti i perspektivy ikh khozaystvennogo ispol'zovaniya* [Lakes of Yaroslavl oblast and prospects of their economic use]. Yaroslavl', Yarosl. gos. ped. in-t, Yarosl. geogr. o-vo, 1970, pp. 304–318. (In Russian)
- Myaemets A.Kh. *Izmeneniya zooplanktona* [Changes in zooplankton]. *Antropogennoye vozdeystviye na малыye озера* [Anthropogenic Impact on Small Lakes]. Leningrad, Nauka, 1980. pp. 54–64. (In Russian)
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Yevropeyskoy Rossii* [Guide to identifying zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia]. vol. 1. Zooplankton. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. 495 p. (In Russian)
- Pidgaiko M.L. *Zooplankton vodoyemov yevropeyskoy chasti SSSR* [Zooplankton of Water Bodies in the European USSR]. Moscow, Nauka, 1984. 206 p. (In Russian)
- Rivier I.K., Stolbunova V.N. *Zooplankton ozera Nero* [Zooplankton of the Lake Nero]. *Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy oz. Nero* [The current state of the ecosystem of the Lake Nero]. Rybinsk, Izd-vo IBVV RAN, 1991, pp. 74–108. (In Russian)
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 1977, no. 8. pp. 71–76.
- Scheffer M., Houser S.H., Meijer M-L., Moss B., Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*. 1993, vol. 8, no. 8, pp. 275–279.
- Scheffer M., van Nes E.H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 584, pp. 455–466. doi: 10.1007/s10750-007-0616-7

- Sidelev S.I., Semonova A.A., Babanazarova O.V., Zhdanova S.M. *Zooplankton i toksigennyye tsianobakterii: soglasuyutsya li polevyye dannyye s zashchitnoy gipotezoy?* [Zooplankton and toxigenic cyanobacteria: do field data agree with the protective hypothesis?]. *Mezhdunarodnaya nauchnaya shkola-konferentsiya "Tsianoprokarioty (tsianobakterii): sistematika, ekologiya, rasprostraneniye"*. Apatity 5-9 sentyabrya 2016 g. Tezisy dokladov [International Conference and the Field Course "Cyanoprokaryota (Cyanobacteria): Systematics, Ecology, Distribution". Apatity, Murmansk Province 5-9th September 2016: Abstracts]. Apatity, 2016, pp. 117–119. (In Russian)
- Sigareva L.E. *Spektrofotometricheskyy metod opredeleniya pigmentov fitoplanktona v smeshannom ekstrakte* [Spectrophotometric method for the determination of phytoplankton pigments in a mixed extract]. *Metodicheskiye voprosy izucheniya pervichnoy produktsii planktona vnutrennikh vodoyomov* [Methodological issues of studying the primary production of plankton in inland water bodies]. SPb, Gidrome-teoizdat, 1993, pp. 75–85. (In Russian)
- Sigareva L.E., Timofeeva N.A., Meteleva N.Yu. *Soderzhaniye pigmentov v fitoplanktone, epifitone i donnykh otlozheniyakh ozera Nero* [Pigment content in phytoplankton, epiphyton and bottom sediments of Lake Nero]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2020, vol. 91(94), pp. 49–60. doi: 10.47021/0320-3557-2020-49-60 (In Russian)
- Sostoyaniye ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka* [State of the lake Nero ecosystem at the beginning of the XXI century]. Moscow, Nauka, 2008. 406 p. (In Russian)
- Špoljar M., Dražina T., Lajtner J., Kovačević G., Pestić A., Matijašec D., Tomljanović T. Impact of water level fluctuation in the shaping of zooplankton assemblage in a shallow lake. *Croatian Journal of Fisheries*, 2018, vol. 76. no. 1. pp. 27–34. doi: 10.2478/cjf-2018-0003.
- Stolbunova V.N. *Zooplankton ozera Pleshcheyevo* [The Lake Pleshcheyevo zooplankton]. Moscow, Nauka, 2006. 152 p. (In Russian)
- Vadadi-Fülöp C., Sipkay C., Mészáros G. et al. Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? *Aquat. Ecol.*, 2012, vol. 46, pp. 501–519. doi: 10.1007/s10452-012-9418-8
- Wagner C., Adrian R. Consequences of changes in thermal regime for plankton diversity and trait composition in a polymictic lake: a matter of temporal scale. *Freshwater Biology*, 2011, vol. 56, pp. 1949–1961. doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02623.x
- Zhdanova S.M. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia). *Inland Water Biol*, 2018, vol. 11. pp. 145–152. doi: 10.1134/S1995082918020207

## FEATURES OF THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE ZOOPLANKTON IN LAKE NERO (YAROSLAVL REGION) DURING CLIMATE WARMING

S. M. Zhdanova<sup>1</sup>, V. I. Lazareva<sup>1</sup>, R. Z. Sabitova<sup>1</sup>, S. I. Sidelev<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia e-mail: zhdanova@ibiw.ru

<sup>2</sup> Yaroslavl State University, Matrosova, 9, Yaroslavl, 150057, Russia

Data on the abundance, biomass, and composition of the dominant complex of zooplankton in the shallow hypertrophic lake Nero (Yaroslavl region) from 2007 to 2017 are present. The spatiotemporal distribution of zooplankton is analyzed. The high zooplankton species richness is characteristic of Lake Nero (>100 species in the general list and up to 22–27 species in the sample). 2007 to 2011, a low amount of zooplankton was noted (<37.9 thous. ind./m<sup>3</sup> and 0.15 g/m<sup>3</sup>), with a relatively high proportion of copepods (up to 83%). Since 2012, the abundance of planktonic animals has increased (313 thous. ind./m<sup>3</sup> and 1.20 g/m<sup>3</sup>). In 2007–2017 the composition of dominants remained close to that in previous years; small crustaceans (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*), rotifers (genera *Asplanchna*, *Brachionus*, *Keratella*, *Trichocerca* and *Anuraeopsis*) dominated the zooplankton community. Rotifer-dominated communities (with a high abundance of thermophilic *Brachionus diversicornis*) formed during abnormally warm summers. Two species groups are determined: the first dominates in spring, early summer, and autumn, and the second in the second half of summer. The high abundance of zooplankton (>5 mil. ind./m<sup>3</sup> and 10 g/m<sup>3</sup>) is in the thickets of macrophytes, which is 8–9 times higher than in the open littoral and pelagic zones. In the western littoral zone, the low abundance of zooplankton (<1 g/m<sup>3</sup>) may be associated with local pollution, high concentration of chlorophyll *a*, high phytoplankton biomass, represented by low food cyanobacteria. The center part and the adjacent open littoral zone differed in composition and abundance of dominant species from the southern bays occupied by macrophytes. The trophic status of the lake ecosystem in terms of zooplankton is hypertrophic since the 1980s. The abundance, composition and structure of the community in the long-term aspect are stable with interannual fluctuations common for a high-trophic shallow lake.

**Keywords:** hypertrophic lake, zooplankton, composition, indicator species, structure, dynamics, abundance and biomass