

РАННЕ-ЛЕТНИЙ ЗООПЛАНКТОН ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославской обл., e-mail: lazareva_v57@mail.ru
Поступила в редакцию 18.02.2021

В июне 2015 г. исследован зоопланктон (Cladocera, Copepoda, Rotifera) озер Воже и Лача, р. Свидь и верховьев р. Онега (водосбор р. Онега, бассейн Белого моря). Установлено, что в сообществе доминировали ракообразные (в основном копеподы *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis*). Биомасса зоопланктона ($<1 \text{ г/м}^3$) указывала на низкую кормовую обеспеченность рыб (малокормные водоемы), по сравнению с началом 1970-х годов она снизилась в 4–10 раз. Состав и структура сообщества характеризовали статус экосистемы оз. Воже как эвтрофный, а оз. Лача – как мезотрофный. Изменения в структуре сообщества за 40 лет свидетельствовали об эвтрофировании экосистемы оз. Воже и стабилизации на уровне мезотрофии оз. Лача. В озерах выявлено расселение и сравнительно высокая численность некоторых теплолюбивых видов (*Polyarthra luminosa*, *Thermocyclops crassus*) – индикаторов эвтрофных условий, ранее отсутствовавших в сообществе. Продуктивность ($14\text{--}34 \text{ кал/м}^2 \times \text{сут}$) и интенсивность дыхания зоопланктона ($61\text{--}122 \text{ кал/м}^2 \times \text{сут}$) озер соответствовали уровню северных олиготрофных водоемов. Показано, что в начале лета значительную часть продукции зоопланктона потребляли планктонные хищники (в основном копеподы). Рыбам было доступно около 15% суточной продукции зоопланктона в оз. Воже и до 43% – в оз. Лача. Отмечена небольшая доля фильтраторов (30–60% общей биомассы) в современном зоопланктоне озер. Фильтрационная способность планктона озер Воже и Лача к 2015 г. снизилась на порядок по сравнению с таковой в 1980-х годах. Обсуждается низкая самоочищающая способность вод озер как основная причина растущего органического загрязнения и усиления илонакопления в их экосистемах.

Ключевые слова: озера Воже, Лача, реки Свидь, Онега, зоопланктон, состав, структура, обилие, пространственное распределение, оценка качества воды

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-56-76

ВВЕДЕНИЕ

Озера Воже ($60^{\circ}34' \text{ с.ш.}, 39^{\circ}06' \text{ в.д.}$) и Лача ($61^{\circ}19' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}44' \text{ в.д.}$) относятся к бассейну р. Онега, впадающей в Белое море. Котловины озер имеют ледниковое происхождение [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Озеро Воже (418 км^2) вытянуто с юго-востока на северо-запад на 48 км, в устьевой области его притоков – рек Елома и Модлона, расположены большие заливы. В его северной части находится исток р. Свидь, которая связывает оз. Воже с оз. Лача. Свидь впадает в южную часть оз. Лача и дренирует территорию в 6850 км^2 (57% бассейна озера). Оз. Лача (345 км^2) вытянуто с юга на север на 33 км и имеет выровненную береговую линию, из его северной части вытекает р. Онега. Общий водосбор двух озер, замыкаемый створом по истоку р. Онега, занимает 12130 км^2 [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)].

Последствия хозяйственного освоения водосборов особенно быстро вызывают изменения в мелководных озерах. Помимо соотношения площади угодий, большое значение в развитии этого процесса имеет структура природных и антропогенных ландшафтов на водосборе [Алябина, Сорокин, 1983; Коплан-Дикс и др., 1985 (Alyabina, Sorokin, 1983; Koplan-Diks et al., 1985)]. Л. А. Жако-

вым [1984 (Zhakov, 1984)] рассмотрена история формирования рыбной части биоты оз. Воже во взаимосвязи с этапами лимногенеза, ландшафтной структурой, климатом и их изменениями. Эту работу отмечают как попытку анализа процессов самоорганизации системы “водосбор–озеро” [Болотова, 1999, 2005 (Bolotova, 1999, 2005)].

Первые комплексные исследования экосистем озер Воже и Лача (1963–1973 гг.) выполнены Институтом озероведения РАН в рамках Программы переброски части стока северных рек в бассейн Волги [Гидробиология..., 1978; Гидрология..., 1979 (Gidrobiologiya..., 1978; Gidrologiya..., 1979)]. Было установлено, что термический режим водоемов характерен для мелководных озер Северного лимно-фаунистического региона [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Установлено, что по обилию зоопланктона оба озера относятся к средnekормным (мезотрофным) водоемам, средняя летняя биомасса зоопланктона в пелагиали $1.2\text{--}1.5 \text{ г/м}^3$ [Озера..., 1975 (Ozera..., 1975)]. Еще меньше ($<1 \text{ г/м}^3$) она была в зарослях макрофитов [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. С 1989 г. по настоящее время сотрудники ВологодНИ-

РО проводят регулярные наблюдения за зоопланктоном оз. Воже [Думнич, 1996; Болотова и др., 1998; Думнич, Лобуничева, 2011, 2014 (Dumnich, 1996; Bolotova i dr., 1998; Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014)]. Зоопланктон оз. Лача исследован существенно слабее [Озера..., 1975; Думнич, Лобуничева, 2014 (Ozera..., 1975; Dumnich, Lobunicheva, 2014)].

Современное исследование влияния изменений в системе озеро–водосбор на функционирование биотических сообществ и экосистемы в целом выполнено М.Я. Борисовым (2006) на примере многолетних (2001–2006 гг.) наблюдений с использованием обширных архивных данных Вологодского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВологодНИРО – ранее Вологодское отделение ГосНИОРХ) и различных региональных

служб мониторинга (1929–2006 гг.). Выявлено накопление в значительных количествах тяжелых металлов (11 элементов) в воде, донных отложениях, макрофитах и тканях рыб оз. Воже. Установлена высокая интенсивность потока биогенных элементов по трофической цепи экосистемы этого озера, о чем свидетельствуют показатели развития фитопланктона и сезонная динамика содержания биогенных элементов в воде. Анализ многолетних наблюдений позволил выявить заметное увеличение содержания в почвах, воде притоков и озера общего и минерального фосфора, всех форм азота и органического вещества.

Целью работы было изучение современного состояния зоопланктона озер Воже и Лача, а также ретроспективный анализ изменений в сообществе и их потенциальных причин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. Зоопланктон собирали в середине июня 2015 г. на 23 станциях, из которых 10 располагались на оз. Воже, 9 на оз. Лача, три на р. Свидь и одна на р. Онега выше г. Каргополь (табл. 1). Большинство точек отбора проб (65%) приурочены к акватории без зарослей в центральной части обоих озер, остальные – в зарослях макрофитов или на их границе. Наиболее сильно (проективное покрытие 90–100%) зарастали рдестами ст. 5В в южной части оз. Воже и ст. 4–6Л на западном побережье и в южной части оз. Лача. В устье Свидь (ст. 2Р) и северной части озера (ст. 8Л) макрофиты были представлены тростником с проективным покрытием 30–60%.

На момент отбора проб глубина на станциях в обоих озерах варьировала в пределах 1–3 м. Минимальные глубины (<2 м) в оз. Воже зарегистрированы в середине северного разреза и у восточного берега выше устья р. Кинема (ст. 4В и 7В), в оз. Лача самыми мелководными (<1.5 м) были участки по южному разрезу и у западного берега против устья р. Лекшма (ст. 3–6Л).

Методы отбора и лабораторной обработки проб. Зоопланктон на большинстве станций собирали мерным сосудом с горизонта 0–1 м, концентрировали 50 л воды через сачок из сита с ячейей 81 мкм. На отдельных участках (ст. 2Р, 9Л) с глубиной более 2 м выполняли тотальные ловы от дна до поверхности малой сетью Джели (диаметр входного кольца 12 см) с тем же ситом. Сборы фиксировали 4%-формалином и просматривали в лаборатории в камере Богорова под микроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss) по схеме, опи-

санной в работе [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. В составе зоопланктона учитывали коловраток (Rotifera) и ракообразных (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida). Биомассу организмов зоопланктона рассчитывали по уравнениям связи индивидуальной массы с линейными размерами тела [Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977 (Balushkina, Vinberg, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977)]. Общую численность и биомассу сообщества оценивали в расчете на 1 м³ и в столбе воды под 1 м². Видовую принадлежность ракообразных определяли по работам [Монченко, 1974; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010 (Monchenko, 1974; Boruckij et al., 1991; Opredelitel'..., 2010)], коловраток по [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970)].

Расчетные характеристики сообществ. Видовое богатство зоопланктона оценивали по числу видов в пробе на каждой станции (видовая плотность, S) и общему числу видов ($S_{\text{общ}}$) в списке каждого водоема. Видовое разнообразие зоопланктона и зообентоса определяли по индексу Шеннона (H), рассчитанному по численности. Доминантные виды зоопланктона выделяли по их относительной численности, отдельно в таксоценозах ракообразных (>5% общего количества рачков) и коловраток (более 5% общего количества коловраток), а также по биомассе (более 5% общей биомассы зоопланктона). Встречаемость видов оценивали в процентах от общего количества проб в водоеме: +++ – вид встречается постоянно в большинстве проб (>80%), ++ – вид обычен (30–80% проб), + – вид редок (<30% проб), прочерк – вид не обнаружен.

Таблица 1. Описание станций отбора проб планктона и макрозообентоса на озерах Воже и Лача летом 2015 г.**Table 1.** Description of sampling stations for plankton and macrozoobenthos on lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Водоем Waterbody	Станция Station	Название Name	Координаты с.ш., в.д. Latitude, N Longitude, E	Привязка на местности/наличие зарослей Binding on the ground / presence of macrophytes
Воже	1В	Центральный разрез, ЛБ	60°33.891' 39°03.772'	У западного берега, без зарослей
Воже	2В	Центральный разрез, середина	60°34.359' 39°05.712'	Середина озера, без зарослей
Воже	3В	Центральный разрез, ПБ	60°34.658' 39°09.589'	У восточного берега, выше устья р. Вожега, без зарослей
Воже	4В	Оз. Еломское (Елом- ский залив)	60°36.332' 38°53.615'	1 км выше устья р. Елома, без зарослей
Воже	5В	Верхний разрез, ЛБ	60°25.620' 39°03.220'	Южная часть против устья р. Модлона, в зарослях рдеста
Воже	6В	Верхний разрез, се- редина	60°26.010' 39°05.380'	Южная часть, середина без зарослей
Воже	7В	Верхний разрез, ПБ	60°25.930' 39°07.810'	Южная часть у восточного берега, без зарослей
Воже	8В	Нижний разрез, ЛБ	60°40.310' 38°55.420'	Северная часть у западного берега, без зарослей
Воже	9В	Нижний разрез, се- редина	60°41.190' 38°58.060'	Северная часть середина ниже о. Спасский, без зарослей
Воже	10В	Нижний разрез, ПБ	60°42.060' 38°00.360'	Северная часть у восточного берега, без зарослей
р. Свидь	11В	Исток	60°46.230' 38°56.050'	Исток реки, без зарослей (тростник у берега)
р. Свидь	1Р	Среднее течение	61°00.220' 38°44.626'	Ниже с. Давыдово (30 км выше устья), русло у ЛБ, ширина ~30 м, без зарослей
р. Свидь	2Р	Устье	61°10.940' 38°45.190'	Край тростников, сплошные заросли рдеста
Лача	1Л	Центральный разрез, ЛБ	61°18.155' 38°40.486'	У западного берега ниже устья р. Тихманьга, в зарослях рдеста
Лача	2Л	Центральный разрез, середина	61°19.160' 38°44.130'	Середина озера, без зарослей
Лача	3Л	Верхний разрез, се- редина	61°14.250' 38°45.530'	Южная часть, без зарослей
Лача	4Л	Верхний разрез, ПБ	61°14.380' 38°51.790'	Южная часть у восточного берега выше устья р. Кинема, в зарослях рдеста
Лача	5Л	Верхний разрез, ЛБ	61°13.400' 38°39.580'	Южная часть у западного берега ниже устья р. Ухта, в зарослях рдеста
Лача	6Л	Нижний разрез, ЛБ	61°22.810' 38°42.931'	Северная часть у западного берега против устья р. Лекшма, в зарослях тростника
Лача	7Л	Нижний разрез, се- редина	61°22.430' 38°46.378'	Северная часть, середина без зарослей
Лача	8Л	Нижний разрез, ПБ	61°22.130' 38°49.626'	Северная часть у восточного берега на гра- нице зарослей тростника
р. Онега	9Л	Исток	61°29.012' 38°58.441'	~5 км ниже истока, без зарослей
Лача	10Л	Центральный разрез, ПБ	61°17.188' 38°48.896'	Подход к восточному берегу, без зарослей

Примечание. ПБ – правый, ЛБ – левый берега даны по направлению течения рек Свидь–Онега (с юга на север).

Note. ПБ – right, ЛБ – left banks are given in the direction of the Svid' – Oнега rivers (from south to north).

Для оценки уровня эвтрофирования и загрязнения экосистем озер по зоопланктону на каждой станции определяли следующие показатели: S_{DN} – число видов-доминантов (5% и выше) по численности, S_{DB} – то же по биомассе;

S_E – число видов-индикаторов эвтрофирования, S_{Sb} – число видов альфа-мезосапробов + полисаробов; B_{cr}/B_{rot} – соотношение биомассы ракообразных и коловраток, B_{cycl}/B_{cal} – то же циклопидных и каляноидных копепод; N_{clad}/N_{cop} –

соотношение численности кладоцер и копепод, N_{cr}/N_{tot} – то же ракообразных и коловраток; $w_{cp} = B_{зоо}/N_{зоо}$ – средняя индивидуальная масса особи в сообществе; $B_{зоо}/B_{фито}$ – соотношение биомассы консументов и продуцентов. Отношение к сапробности приведено (по: [Унифицированные..., 1977 (Unificirovannye..., 1977)]). Индикаторы сапробности обозначены как: α – олигосапробы, $\alpha\beta$ – олиго-бетамезосапробы, β – бетамезосапробы, $\beta\alpha$ – бетамезо-олигосапробы. Трофический статус по зоопланктону оценивали согласно коэффициенту трофии (E) Мяметса [1980 (Mäemets, 1980)]:

$E = K(x+1)/P(y+1)$, где: K – число видов коловраток, P – то же ракообразных, x – число индикаторов мезо-эвтрофных условий (м-э), y – то же олиго-мезотрофных условий (о-м).

Индекс сходства видового состава зоопланктона (I_{CzS}) рассчитан по формуле Чекановского-Сьеренсена для качественных данных:

$I_{CzS} (K_s) = 2a/(b+c)$, где: a – число общих видов в сравниваемых списках, $b+c$ – суммарное число видов в этих списках.

Сходство структуры зоопланктона и комплексов доминантов рассчитывали по формуле Чекановского-Сьеренсена для количественных данных (I_{CzSI}):

$I_{CzSI} = \sum \min p_i$, где p_i – доля вида в общей численности или биомассе.

Из функциональных характеристик зоопланктона оценивали суточную продукцию (P), траты на обмен (R) и рацион (C). Суточ-

ную продукцию рассчитывали для всех массовых видов по формуле:

$P = b \times p/b$, где b – средняя биомасса вида в озере ($\text{мг}/\text{м}^3$), p/b – средняя удельная суточная скорость продукции в июне (по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]).

Траты на обмен (R) рассчитывали по формуле: $R = P(1-k_2)/k_2$, где P – продукция, k_2 – коэффициент использования ассимилированной (усвоенной) пищи на рост. k_2 принимали для Cladocera – 0.35, для Cyclopoida – 0.15, для Calanoida – 0.20, для Rotifera – 0.4 [Иванова, 1985; Андроникова, 1996 (Ivanova, 1985; Andronikova, 1996)].

Рацион (C) хищников определяли по формуле: $C = P/k_1$, где P – продукция, k_1 – коэффициент использования потребленной пищи на рост. Для Copepoda k_1 принимали – 0.16, для *Asplanchna* – 0.28, для *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Polyphemus* – 0.32 [Lazareva, Kopylov, 2011]. К облигатным хищникам относили копеподитов IV–V стадий развития и взрослых особей Cyclopoida (роды *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Megacyclops*) и *Heteroscope*, все стадии развития кладоцер родов *Leptodora*, *Bythotrephes* и *Polyphemus*. Не учитывали *Cyclops kolensis*, поскольку в июне копеподиты IV–V стадий находятся в состоянии диапаузы и не питаются. К факультативным хищникам (всеядным) относили копеподитов I–III Cyclopoida и *Heteroscope*, все стадии развития копепод родов *Paracyclops* и *Eucyclops*, а также коловраток *Asplanchna*.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика водоемов. Оба озера мелководны (глубины менее 5 м) и характеризуются переменным режимом уровня воды, сезонная амплитуда колебаний уровня превышает 1 м. Это приводит к вариациям в широких пределах площади их акватории, максимальной и средней глубины. Так, уровень воды оз. Воже в мае–октябре изменяется от 120.9 до 121.8 м БС¹ (в среднем 121 м), максимальные значения наблюдаются в мае–июне (Отчет..., 2015). При среднемноголетнем уровне воды 121.06 м БС средняя глубина озера составляет 0.9 м, а максимальная – 5 м, площадь акватории озера в мае–июне (410–390 км²) больше таковой в августе–сентябре (300–275 км²) на 110–115 км² за счет изменения площади мелководий. В 1970-х годах средняя глубина озера была существенно выше и составляла 1.4 м в оз. Воже и 1.6 м в оз. Лача [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya...,

1978)], что указывает на сильное обмеление озер в современный период.

В июне 2015 г. температура воды озер у поверхности и дна почти не различалась и составляла 15.5–18.2°C (в среднем 16.2±1°C) в оз. Воже и 12.3–14.1°C (в среднем 13.2±0.3°C) в оз. Лача. В первом она была близка к норме для этого периода, а во втором на 2.5°C ниже нормы. Норма прогрева воды озер в июне по данным за 1951–1973 гг. составляет 15.8°C [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Фенологически термический режим озер соответствовал второй декаде развития летнего сообщества зоопланктона. Содержание растворенного кислорода на момент отбора проб было высоким во всем столбе воды (>85% насыщения) и благоприятным для развития гидробионтов.

В 2015 г. среди прибрежно-водных сообществ обоих озер массовыми были тростник южный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (43 км² в оз. Воже и 35 км² в оз. Лача) и камыш озёрный (*Scirpus lacustris* L.) (5 км²

¹ БС – Балтийская система высот.

в оз. Воже и 16 км² в оз. Лача) [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Тогда как, доминанты среди типично-водных сообществ почти не изменились. В обоих озерах в массе развивался рдест пронзеннолистный. Кроме этого вида в оз. Воже в состав доминантов входил рдест блестящий, а в оз. Лача – два вида урути. Погруженные растения занимали 67 км² (16% площади зарослей) в оз. Воже и 179 км² (55%) в оз. Лача [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. С начала 1970-х до 2015 г. общая площадь зарослей возросла в 1.5 раза, она составила 116 км² (27% акватории) в оз. Воже и 231 км² (71% акватории) в оз. Лача.

В 2015 г. основной вклад в численность фитопланктона вносили синезеленые водоросли (80–99% общей численности). В оз. Воже доминировали нитчатые безгетероцистные формы *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) G.Cronb. & Kom. и *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Komark.-Legn. & Cronb, в оз. Лача при вчетверо большей численности фитопланктона преобладала *Aphanocapsa holsatica* [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Средняя биомасса фитопланктона озер Воже и Лача, рек Свидь и Онега варьировала от 2.6 до 4.1 г/м³ и была характерна для мезотрофных вод. По среднему содержанию в донных отложениях хлорофилла *a* с продуктами его деградации трофическое состояние оз. Воже характеризовалось как мезотрофное, а оз. Лача – как эвтрофное [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)].

Длина р. Свидь 64 км, в 40–44 км от оз. Лача расположены Свидские пороги, образованные каменистой грядой [Гидрология..., 1979 (Gidrologiya..., 1979)]. Ниже порогов река испытывает подпор оз. Лача и при нагонах воды северными ветрами течет в обратную сторону. Река Онега – одна из крупнейших рек Севера, ее длина 416 км, площадь водосбора – 56900 км². Водный режим в верховьях реки регулируется воздействием озер Лача и Воже, это приводит к более равномерному внутригодовому распределению ее стока и меньшей амплитуде колебания уровня воды по сравнению с остальной частью реки [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Растительность в р. Свидь развита слабо, макрофиты развиваются прерывистым поясом в узкой (0.5–5 м) прибрежной полосе [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Более сильно зарастает тростником исток и устье р. Свидь, камышом – исток р. Онега.

Состав и структура зоопланктона. В зоопланктоне (Rotifera, Cladocera, Cyclopoida, Calanoida) исследованных водоемов обнаружено 44 вида, относящихся к 32 родам и 16 семействам. Среди них 26 ви-

дов относились к индикаторам сапробности и 21 – к индикаторам трофического статуса (табл. 2). В оз. Воже выявлено 36 видов: 16 – Rotifera, 13 – Cladocera и 7 – Coepoda. Несколько меньшее видовое богатство обнаружено в оз. Лача (26 видов, 8 – Rotifera, 9 – Cladocera и 9 – Coepoda) и реках Свидь и Онега (25 видов, 9 – Rotifera, 10 – Cladocera и 6 – Coepoda). По числу видов в оз. Воже преобладали коловратки (44%) и кладоцеры (36%), то же наблюдали в реках (36 и 40% соответственно). В оз. Лача наибольшее видовое богатство отмечено для ветвистоусых и веслоногих ракообразных (69%), что связано с более сильным развитием зарослей макрофитов. В обоих озерах и реках наиболее часто (50–80% проб и более) встречались 11 видов: коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra luminosa*, *Trichocera (Diurella) rousseleti* и ракообразные *Bosmina (Eubosmina) coregoni*, *Daphnia (Daphnia) cristata*, *D. (D.) cucullata*, *Limnosida frontosa*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*. Эти виды обычны для летнего планктона большинства северных мелководных мезотрофных и эвтрофных водоемов [Пидгайко, 1984 (Pidgajko, 1984)], например, оз. Белого [Современное..., 2002; Lazareva et al., 2013 (Sovremennoe..., 2002; Lazareva et al., 2013)] и оз. Кубенского [Озеро Кубенское, 1977 (Ozero Kubenskoe, 1977)].

В разных участках оз. Воже обнаруживали от 13 до 23 видов в пробе, в оз. Лача – от 14 до 19 видов, в среднем в обоих озерах по 17±1, что обычно для крупных высокопродуктивных водоемов [Лазарева, 1993 (Lazareva, 1993)]. Средние значения индекса разнообразия зоопланктона по Шеннону в обоих озерах были сопоставимы ($H = 2.43–2.49$). В оз. Воже максимальные значения S (23 вида) и H (3.24) регистрировали в центре озера (ст. 2В), минимальные ($S = 13$, $H = 1.83$) – в южной части (ст. 6В). Для оз. Лача характерно равномерное распределение по акватории видового богатства и разнообразия.

В озерах по численности доминировали 1–4 вида коловраток и 3–5 видов ракообразных, основную часть биомассы формировали 3–7 видов ракообразных (табл. 3). Суммарное количество видов-доминантов по численности в исследованных озерах составляло 4–8, что близко к наблюдаемому в крупных и достаточно благополучных в экологическом отношении мезо-эвтрофных водоемах, например, в оз. Белое (Шекснинское водохранилище) [Lazareva et al., 2013]. Численность зоопланктона обоих озер формировали в основном (бо-

лее 60%) копеподы (табл. 4). В оз. Воже это *Mesocyclops leuckarti* (более 50% обилия ракообразных (N_{Cr})), в оз. Лача наряду с ним многочислен *Thermocyclops oithonoides* (~30% N_{Cr}), вместе они формировали ~70% количества рачков. Среди коловраток в обоих озерах доминировала *Kellicottia longispina* (50–90% численности группы). Все перечисленные доминанты характерны для весенне-летнего зоопланктона озер таежной зоны. Структура зоопланктона на акватории оз. Воже была сравни-

тельно однородной. Из-за большого количества макрофитов в оз. Лача различия структуры доминантных комплексов между отдельными участками акватории достигали 30%. Неравномерное пространственное распределение зоопланктона в этом озере определялось вариациями обилия коловраток (*Polyarthra luminosa*, *Keratella cochlearis*), и каляноидных копепод (*Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata*).

Таблица 2. Список видов зоопланктона озер Воже и Лача, рек Свидь и Онега с указанием их встречаемости, индикаторов сапробности и трофности летом 2015 г.

Table 2. List of zooplankton species of lakes Vozhe and Lacha, rivers Svid' and Onega with indication of their occurrence, indicators of saprobity and trophicity in summer 2015

Таксон Taxon	Индикаторы Indicators		Озера Lakes		Реки Rivers
	Сапробности Saprobity	Трофности Trophicity	Воже Vozhe	Лача Lacha	
Rotifera (Коловратки)					
<i>Conochilus unicornis</i> Rousset, 1892	o	o-M	++	++	++
<i>C. hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	o	o-M	-	-	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	o-β	-	++	+	-
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	β	M-Э	+	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	o	-	+++	+++	++
<i>Keratella c. cochlearis</i> (Gosse, 1851)	β-o	-	++	+++	+++
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1851)	β-o	M-Э	+	+++	++
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	-	-	++	-	-
<i>Lecane</i> (s. str.) <i>luna</i> (O.F. Müller, 1776)	o-β	-	+	-	+
<i>Polyarthra luminosa</i> Kutikova, 1962	-	M-Э	+++	+++	+++
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	o	-	+	-	-
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	-	-	++	-	++
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	o	o-M	+	-	-
<i>Trichocerca</i> (<i>D.</i>) <i>porcellus</i> (Gosse, 1886)	-	M-Э	++	-	-
<i>T. (D.) taurocephala</i> (Hauer, 1931)	-	M-Э	-	+	-
<i>T. (D.) rousseti</i> (Voigt, 1901)	-	M-Э	++	++	+++
<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	-	M-Э	+	-	-
<i>T. (s. str.) pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	o	M-Э	+	-	-
Crustacea (Ракообразные)					
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	o-β	M-Э	-	-	+
<i>Bosmina (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1856	o	M-Э	+++	+++	+++
<i>Bosmina (E.) longispina</i> Leydig, 1860	o-β	o-M	-	+	-
<i>Acroperus angustatus</i> (Sars, 1863)	-	-	-	-	+
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	o	-	+	+	-
<i>Paralona pigra</i> (Sars, 1862)	-	-	+	-	-
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	-	-	+	-	-
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	β	-	+	-	-
<i>Daphnia (Daphnia) cristata</i> Sars, 1862	-	o-M	+++	+++	+++
<i>D. (D.) cucullata</i> G.O. Sars, 1862	β-o	M-Э	+++	+++	+++
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	o-β	-	-	-	+
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	β	-	+	-	-
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	o	-	+	+	++
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	o	o-M	++	+++	++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	o	o-M	++	++	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	o-β	-	++	++	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne, 1761)	o	-	+	-	-
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	-	o-M	++	++	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	o	-	+++	+++	+++

Таксон Taxon	Индикаторы Indicators		Озера Lakes		Реки Rivers
	Сапробности Saprobity	Трофности Trophicity	Воже Vozhe	Лача Lacha	
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	о-β	–	–	+	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	о	–	+	+	+
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	–	м-э	+	+	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	+	–
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	–	м-э	++	++	+
<i>T. oithonoides</i> (Sars, 1863)	о	–	++	+++	++
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	о	–	+++	+++	++
Таксонов в ранге вида			36	26	25
Общее число видов/индикаторов	27	21		44	
Трофический коэффициент Е	–	–	1.24	0.51	0.64
			Э	М	М
Сапробность	–	–	1.40	1.35	1.40
			О	О	О

Примечание. Отношение к сапробности приведено по: [Унифицированные..., 1977 (Unifitsirovannyye..., 1977)]. Индикаторы трофности даны по: [Мяэметс, 1980; Андроникова, 1996 (Mäemets, 1980; Andronikova, 1996)]. Встречаемость: +++ – вид встречается постоянно в >80% проб, ++ – в 30–80% проб, + – в <30% проб), прочерк – вид не обнаружен. Трофический статус по зоопланктону: Э – эвтрофия, М – мезотрофия. Сапробность: О – олигосапробная зона.

Note. The relationship to saprobity is given by: [Unifitsirovannyye..., 1977]. Trophicity indicators are given by: [Mäemets, 1980; Andronikova, 1996]. Trophic status on zooplankton: E – eutrophy, M – mesotrophy. Saprobity: O – oligosaprobic zone.

Таблица 3. Структура доминантного комплекса зоопланктона озер Воже и Лача летом 2015 г.

Table 3. The structure of the zooplankton dominant complex in Lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Вид Species	Воже, Lake Vozhe			Лача, Lake Lacha		
	%N _{Cr}	%N _{Rot}	%B	%N _{Cr}	%N _{Rot}	%B
Верхний (южный) разрез, Upper (southern) section						
<i>Kellicottia longispina</i>	–	80	–	–	89	–
<i>Conochilus unicornis</i>	–	10	–	–	–	–
<i>Polyarthra luminosa</i>	–	7	–	–	5	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	55	–	32	38	–	13
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	–	–	37	–	12
<i>Daphnia cucullata</i>	12	–	23	6	–	12
<i>Limnospida frontosa</i>	–	–	13	–	–	21
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14	–	15	–	–	8
<i>Heterocope appendiculata</i>	–	–	–	–	–	27
<i>Daphnia cristata</i>	–	–	9	–	–	–
<i>Leptodora kindtii</i>	–	–	–	–	–	7
Центральный разрез, Middle section						
<i>Kellicottia longispina</i>	–	52	–	–	91	–
<i>Polyarthra luminosa</i>	–	15	–	–	–	–
<i>Conochilus unicornis</i>	–	11	–	–	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	50	–	26	38	–	18
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	24	–	35	–	–	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	–	–	26	–	10
<i>Daphnia cucullata</i>	7	–	13	6	–	7
<i>Thermocyclops crassus</i>	12	–	5	–	–	–
<i>Leptodora kindtii</i>	–	–	–	–	–	27
<i>Limnospida frontosa</i>	–	–	–	–	–	8
Нижний (северный) разрез, Lower (northern) section						
<i>Kellicottia longispina</i>	–	59	–	–	83	–
<i>Polyarthra luminosa</i>	–	11	–	–	6	–
<i>Conochilus unicornis</i>	–	17	–	–	–	–
<i>Keratella cochlearis</i>	–	7	–	–	7	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	63	–	46	48	–	23
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	15	–	21	9	–	12

Вид Species	Воже, Lake Vozhe			Лача, Lake Lacha		
	%N _{Cr}	%N _{Rot}	%B	%N _{Cr}	%N _{Rot}	%B
<i>Daphnia cucullata</i>	9	–	16	7	–	13
<i>Heterocope appendiculata</i>	–	–	–	7	–	28
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	–	–	20	–	11
<i>Limnosida frontosa</i>	–	–	–	–	–	5
	оз. Воже, Lake Vozhe			оз. Лача, Lake Lacha		
<i>Kellicottia longispina</i>	–	60±5	–	–	88±2	–
<i>Conochilus unicornis</i>	–	13±2	–	–	–	–
<i>Polyarthra luminosa</i>	–	11±2	–	–	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	56±4	–	35±6	41±3	–	18±3
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	18±3	–	24±6	–	–	7±4
<i>Daphnia cucullata</i>	8±1	–	17±3	6±1	–	11±2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	–	–	28±5	–	11±1
<i>Heterocope appendiculata</i>	–	–	–	–	–	18±9
<i>Leptodora kindtii</i>	–	–	–	–	–	11±8
<i>Limnosida frontosa</i>	–	–	–	–	–	11±5

Примечание. %N_{Cr} – доля в общей численности ракообразных, %N_{Rot} – доля в общей численности коловраток, %B – доля в общей биомассе зоопланктона.

Note. %N_{Cr} – share in the total number of crustaceans, %N_{Rot} – share in the total number of rotifers, %B – share in the total biomass of zooplankton.

Таблица 4. Численность, биомасса основных таксономических групп и их вклад в сообщество зоопланктона озер Воже и Лача летом 2015 г.

Table 4. Density, biomass of the main taxonomic groups and their contribution to the zooplankton community in Lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Показатель / Parameter	Воже / Lake Vozhe			Лача / Lake Lacha		
	Cladocera	Copepoda	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Rotifera
N _{общ} , тыс. экз./м ³	5.1±0.6	29.3±3.7	11.5±1.0	5.0±0.8	37.1±1.0	18.4±3.2
Вклад в N _{общ} , %	11±1	61±5	28±4	8±1	61±5	31±5
B _{общ} , г/м ³	0.08±0.02	0.16±0.04	<0.01	0.21±0.06	0.33±0.08	<0.01
Вклад в B _{общ} , %	32±4	63±5	5±4	37±7	62±7	<1

Примечание. N_{общ} – общая численность, B_{общ} – общая биомасса зоопланктона.

Note. N_{общ} – total density, B_{общ} – total biomass of zooplankton.

Обилие зоопланктона. Общая численность зоопланктона в оз. Воже варьировала от 20 до 60 тыс. экз./м³ (в среднем 46±4), а биомасса составляла 0.05–0.61 г/м³ (в среднем 0.24±0.05). Эти данные сопоставимы с зарегистрированными в водоеме в период с 1990 по 2011 гг. [Думнич, Лобуничева, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2014)]. В оз. Лача численность сообщества была выше в 1.3 раза (40–92 тыс. экз./м³, в среднем 61±6), а биомасса (0.08–1.0 г/м³, в среднем 0.54±0.11) – вдвое по сравнению с оз. Воже. В целом, биомасса в обоих озерах была очень низкой. В оз. Воже значения <0.5 г/м³ регистрировали на большинстве (90%) станций, в оз. Лача – на половине станций. Это объясняется преобладанием в планктоне молоди ракообразных (науплиусы и копепоиды циклопов длиной 0.2–0.5 мм, ювенильные кладоцеры 0.3–0.6 мм) и низкой численностью крупных коловраток рода *Asplanchna*.

По акватории озер биомасса зоопланктона варьировала более чем на порядок. На оз. Воже минимальные значения (<0.15 г/м³) отмечены в Еломском заливе, у восточного берега севернее устья р. Вожега и в южной части против устья р. Модлона (ст. 3–5В), максимальные (>0.3 г/м³) – на участках без зарослей на центральном разрезе у западного берега и в южной части озера у восточного берега (ст. 1В, 7В) (рис. 1а). В оз. Лача наибольшую биомассу (более 0.8 г/м³) регистрировали в середине озера и в зарослях у восточного берега южной части озера севернее устья р. Кинема, а также у западного берега ниже устья р. Ухта (ст. 2Л, 4–5Л) (рис. 1б). В первую половину лета по биомассе зоопланктона (<1 г/м³) оба озера были малокормными для рыб.

В реках Свидь и Онега сравнительно большое количество зоопланктона (численность 50–218 тыс. экз./м³ и биомасса более 0.15 г/м³) отмечено только вблизи истока (ст. 11В, 9Л) (табл. 5).

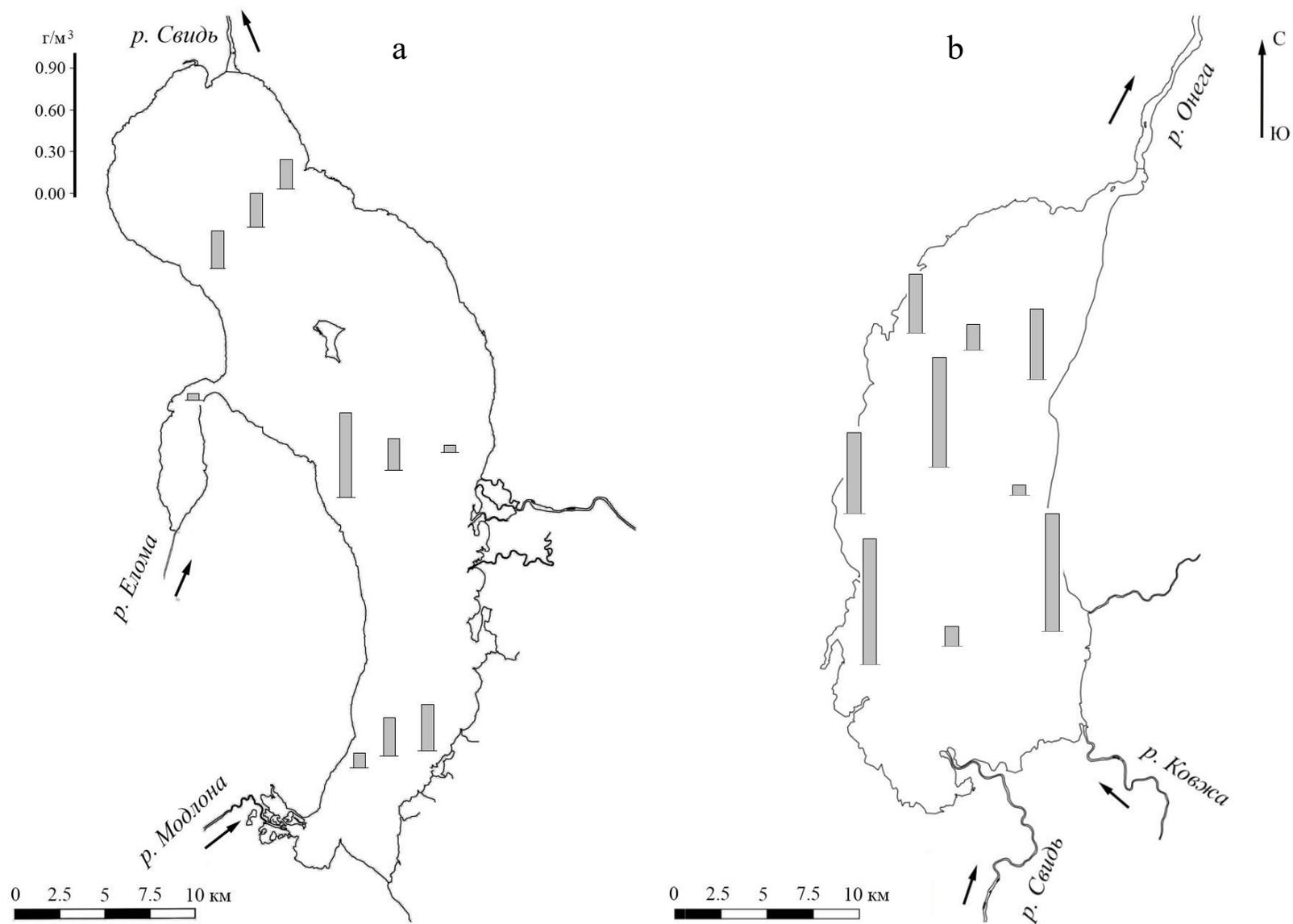


Рис. 1. Распределение биомассы зоопланктона по акватории озер Воже (а) и Лача (б) в июне 2015 г.

Fig. 1. Distribution of zooplankton biomass over the water area of Lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 2015.

Таблица 5. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) основных таксономических групп и их вклад (%) в сообщество зоопланктона рек Свидь и Онега летом 2015 г.

Table 5. Density (N , thous. ind. / m³) and biomass (B , g / m³) of the main taxonomic groups and their contribution (%) to the zooplankton community in Rivers Svid' and Onega in summer 2015

Участок реки (станция) River section (station)	N			B		
	Cladocera	Copepoda	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Rotifera
Исток р. Свидь (11В)	<u>5.9</u>	<u>36.0</u>	<u>9.7</u>	<u>0.06</u>	<u>0.13</u>	<u>0.003</u>
	11	70	19	31	67	2
Среднее течение р. Свидь (1Р)	<u>0.5</u>	<u>1.7</u>	<u>2.2</u>	<u>0.01</u>	<u>0.05</u>	<u><0.001</u>
	11	39	50	16	82	2
Устье р. Свидь (2Р)	<u>0.1</u>	<u>0.2</u>	<u>10.2</u>	<u>0.001</u>	<u>0.009</u>	<u>0.002</u>
	1	2	97	8	75	17
5 км ниже истока р. Онега (9Л)	<u>8.7</u>	<u>86.7</u>	<u>122.9</u>	<u>0.13</u>	<u>0.25</u>	<u>0.020</u>
	4	40	56	32	63	5
Среднее	<u>3.8±2.1</u>	<u>31.2±20.3</u>	<u>36.3±29.0</u>	<u>0.05±0.03</u>	<u>0.11±0.05</u>	<u>0.06±0.01</u>
	7±3	38±14	55±16	23±6	50±4	27±4

Примечание. Над чертой – численность и биомасса, под чертой доля в % общей численности и биомассы.

Note. Above the line – the density and biomass, below the line – the share in % of the total density and biomass.

Таблица 6. Суточная продукция (P , мг/м³) зоопланктона в озерах Воже и Лача летом 2015 г.

Table 6. Daily production (P , mg / m³) of zooplankton in lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Таксон Taxon	P/B*	B_{cp} , mg / m ³			P_{cp} , mg / m ³ × day			P_{cp} , cal / m ² × day		
		Vozhe	Lacha	Rivers	Vozhe	Lacha	Rivers	Vozhe	Lacha	Rivers
Copepoda	0.07	153.0	328.3	109.5	10.7	23.0	7.7	7.5	18.4	10.8
Cladocera	0.09	75.1	207.9	51.0	6.8	18.7	4.6	4.8	15.0	6.4
Rotifera	0.27	4.0	2.2	6.2	1.1	0.6	1.7	1.3	0.8	4.0
Все группы	–	232.1	538.4	166.7	18.6	42.3	14.0	13.6	34.2	21.2

Примечание. P/B – средняя суточная скорость продукции в июне по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)].

Note. P/B – average daily production rate in June by: [Gidrobiologiya..., 1978].

Таблица 7. Суточная деструкция зоопланктона (R) в озерах Воже и Лача летом 2015 г.

Table 7. Daily destruction of zooplankton (R) in lakes Vozhe and Lacha in summer 2015

Таксон Taxon	R_{cp} , mg / m ³ × сут			R_{cp} , cal. / m ² × сут		
	Vozhe	Lacha	Rivers	Vozhe	Lacha	Rivers
Rotifera	1.3	0.8	2.7	1.8	1.1	3.7
Calanoida	25.2	81.3	14.4	20.4	56.9	10.1
Cyclopoida	32.7	61.0	27.5	26.2	42.7	19.3
Cladocera	15.1	31.0	21.1	12.1	21.7	14.8
Общая	74.3	174.1	65.7	60.5	122.4	47.9

Здесь состав и структура сообщества близки к таковым на соседних к истоку участках озер (северные разрезы) (табл. 3). Основную часть сообщества, как и в озерах, формировали копеподы (40–70% общей численности и 60–70% общей биомассы). В среднем течении и устье р. Свидь численность не превышала 10 тыс. экз./м³, а биомасса была совсем мизерной 0.01–0.06 г/м³. По численности преобладали коловратки и копеподы (90–95%), по биомассе – копеподы (75–80%). Собственно речных видов зоопланктона здесь не отмечали (табл. 2), сообщество представляло собой трансформированный зоопланктон оз. Воже.

Суточная продукция и дыхание зоопланктона. Интенсивность продукции органического вещества (ОВ) зоопланктоном в озерах невелика, что определяется северным расположением водоемов. В оз. Лача суточная продукция сообщества в июне составила 42.3 мг/м³ (табл. 6), что соответствует 2.1 мг С/м³ или 21 кал/м³. Это близко к продукции зоопланктона в мае в слабо эвтрофном Рыбинском водохранилище (40 мг/м³) [Lazareva, Korylov, 2011; Lazareva, Sokolova, 2015]. Почти всю продукцию сообщества формировали ракообразные: Copepoda 54% и Cladocera 45%. Продукция зоопланктона в столбе воды под 1 м² составила 67 мг/м² или 34 кал/м².

В оз. Воже и реках продукция зоопланктона была в 2–2.5 раза ниже, чем в те же сроки в Рыбинском водохранилище. В озере она составила всего 18.6 мг/м³ (табл. 6), это соответствует 1 мг С/м³ или 10 кал/м³ в сутки. Основу продукции здесь, как и в оз. Лача, образовывали рачки: *Copepoda* 58% и *Cladocera* 37%. Продукция зоопланктона в столбе воды составила 26 мг/м² или 14 кал/м².

В реках Свидь и Онега продуктивность зоопланктона в расчете на 1 м³ не велика (табл. 6). Однако под 1 м² при средней глубине в р. Свидь в период исследований 2 м, а в р. Онега 3.5 м суточная продукция достигала 28–49 мг/м² или 14–25 кал/м². Это сравнимо с отмеченным в оз. Воже и в 1.4–2 раза ниже по сравнению с наблюдаемым в оз. Лача.

Интенсивность дыхания зоопланктона в исследованных водоемах была небольшой. В озерах она варьировала от 61 до 122 кал/м² в сут, а в реках составляла менее 50 кал/м² в сут (табл. 7). Везде в деструкции ОВ зоопланктоном основную роль играли копеподы: в оз. Воже их вклад в общее дыхание сообщества составлял 77%, в оз. Лача – 81%, в реках – более 60%. В озерах Воже и Лача дыхание происходило в 1.5–2 раза более интенсивно, чем в более южном гипертрофном оз. Неро [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)], но существенно слабее (в 5–10 раз) по сравнению с мезотрофными озерами Карельского перешейка и сопоставимо с некоторыми неглубокими олиготрофными северными озерами [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Обычно в начале лета в мезотрофных и эвтрофных озерах дыхание зоопланктона составляет 25–30% общей деструкции ОВ [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)], в гипертрофных (мелководное оз. Неро) – ~1% [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. С учетом вклада зоопланктона в общую деструкцию порядка 25–30% мы сделали ориентировочную оценку общей деструкции ОВ (бактерии, фитопланктон, зоопланктон). Она варьировала в оз. Воже от 200 до 240 кал/м² в сут, а в оз. Лача – от 410 до 490 кал/м² в сут. Это сопоставимо с деструкцией ОВ осенью в эвтрофных условиях открытого мелководья Рыбинского водохранилища [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)], но существенно (почти на порядок) ниже, чем в июне в мезотрофных озерах запада Европейской России [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Трофические взаимодействия внутри сообщества. Суточный рацион хищников (хищные *Cladocera*, хищные и всеядные *Copepoda* и всеядные коловратки *Asplanchna*)

в оз. Воже составил 22.6 кал/м³ или 32 кал/м², в оз. Лача он был в 5–6 раз выше – 120.1 кал/м³ или 192 кал/м². Основную долю (80–90%) в нем составляло потребление пищи копеподами. Более высокий рацион хищников в оз. Лача определялся значительной численностью каляноидных копепод (*Heterocope appendiculata*). По данным работы [Lazareva, Kopylov, 2011], доля животной пищи в рационе молоди копепод (копеподиты 1–3 стадий) составляет в среднем 25%, а у взрослых – >60%. С учетом сказанного реальное потребление зоопланктона популяциями планктонных копепод составляло около 50% их рациона, а коловратками *Asplanchna* – 30%. Рацион хищных кладоцер полностью составляла животная пища.

По нашим оценкам в начале лета в оз. Воже хищные виды зоопланктона внутри сообщества выедали 16 кал/м² в сутки (116% продукции зоопланктона). В оз. Лача хищники потребляли еще больше 102 кал/м² в сут или ~300% суточной продукции зоопланктона. Напряженные пищевые отношения внутри зоопланктона в эвтрофных озерах и водохранилищах обычны весной и в начале лета [Состояние..., 2008; Lazareva, Kopylov, 2011 (Sostoyanie..., 2008)]. Это связано с преобладанием в планктоне циклопоидных копепод. Однако расчетный уровень потребления животной пищи хищным зоопланктоном в оз. Лача очень высок и указывает на тот факт, что одной продукции сообщества хищникам было недостаточно. К тому же, многие крупные животные планктона были им не доступны. Хищники потребляли другие ресурсы (детрит, простейшие, молодь мейобентосных животных), а также часть биомассы доступного по размеру зоопланктона. Последнее сдерживало рост популяций мирных животных и самих хищников, поскольку циклопоидным копеподам свойственен каннибализм. Отметим, что взрослые особи *Heterocope appendiculata* способны к фильтрации sestона [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)], при недостатке животной пищи они могут потреблять мелкие водоросли и детрит.

В озерах рыбам-планктофагам доступна часть продукции зоопланктона, представленная крупными взрослыми кладоцерами родов *Limnoscida*, *Sida*, *Leptodora* и *Polyphemus*, а также копеподами родов *Heterocope*, *Megacyclops* и *Mesocyclops*, которые слишком велики для беспозвоночных хищников. В оз. Воже основной поток энергии (~90%) от мирных животных к рыбам проходил через хищных Cyclopoidea (в основном *Mesocyclops leuckarti*)

(рис. 2а). Рыбы получали около 15% суточной продукции крупных мирных клadoцер и хищных циклопов (2.0 кал/м^2). Вклад в их питание

ракообразных родов *Leptodora* и *Heterocope*, имеющих максимальный размер тела (длина $>2 \text{ мм}$) был очень мал ($<2\%$).

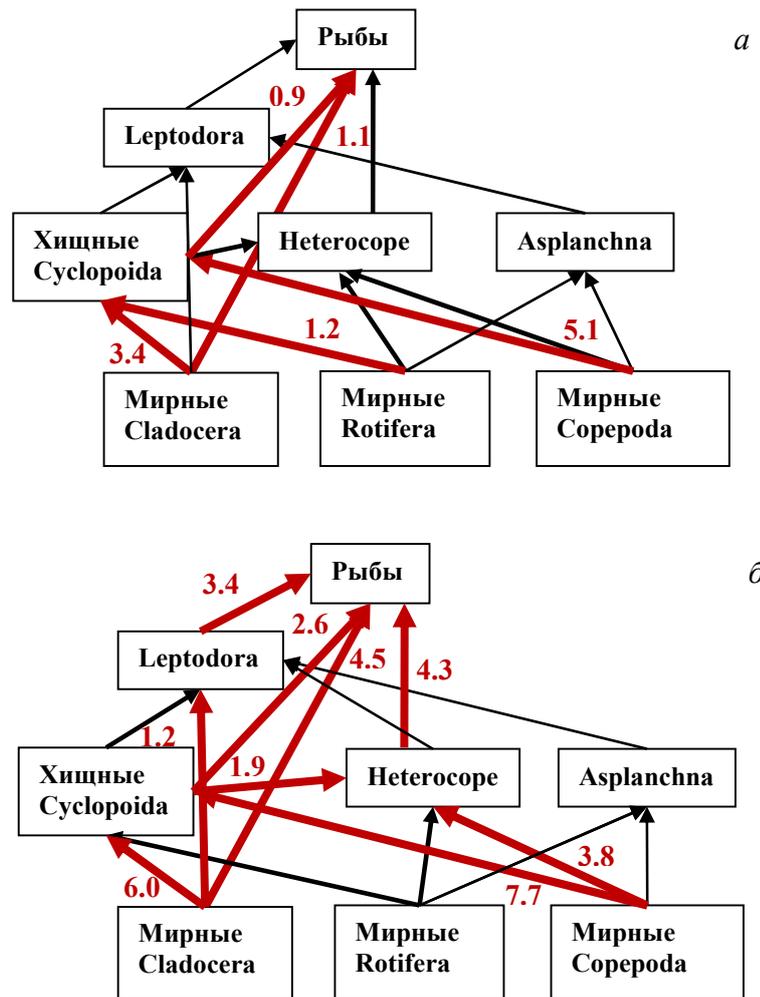


Рис. 2. Трофические взаимодействия в зоопланктоне озер Воже (а) и Лаца (б) в июне 2015 г. Красными стрелками показаны основные потоки энергии, $\text{кал/м}^2 \times \text{сут}$.

Fig. 2. Trophic interactions in zooplankton of lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 2015. Red arrows show the main energy fluxes, $\text{cal} / \text{m}^2 \times \text{day}$.

В оз. Лаца отмечены три основных направления переноса энергии от мирных животных к рыбам: через хищных Cyclopoidea, каланоидную копеподу *Heterocope* и напрямую от мирных клadoцер через *Leptodora* (рис. 2б). Однако, как и в оз. Воже, основным ($\sim 60\%$) блоком передачи энергии были хищные Cyclopoidea (преимущественно *Mesocyclops leuckarti*). В этом озере количество крупных ракообразных в планктоне достигало 60% его биомассы и рыбам было доступно в 7 раз больше пищи, а именно: 43% суточной продукции зоопланктона или 14.8 кал/м^2 . Основу рациона рыб-планктофагов ($>80\%$) составляли крупные мирные клadoцеры (30%), копеподы рода *Heterocope* (29%) и хищная *Leptodora kindtii*

(23%). Таким образом, при небольших значениях биомассы и продукции зоопланктона оз. Лаца все же было более кормным для рыб по сравнению с оз. Воже.

Фильтрационная активность зоопланктона. В зоопланктоне обоих озер в период наблюдений была крайне мала доля организмов-фильтраторов и седиментаторов (менее 50% общей численности), участвующих в процессе самоочищения водоемов. В оз. Воже они составляли 63%, а в оз. Лаца – 31% общей биомассы. В абсолютном выражении их биомасса под 1 м^2 примерно одинакова и составляла $231\text{--}234 \text{ мг/м}^2$. По данным обзора [Андроникова, 1986, 1996 (Andronikova, 1986, 1996)], скорость фильтрации озерного зоопланктона со-

ставляет в среднем 220 мл/мг биомассы в сутки. Исходя из этого, зоопланктон оз. Воже за сутки может отфильтровать 21.4×10^6 м³ воды, а в оз. Лача – 17.7×10^6 м³, это составляет 3–4% объема озера. Тем не менее, за лето (90 сут) зоопланктон способен профильтровать около 1560×10^6 м³ воды в каждом водоеме. Для сравнения, по расчетам И.Н. Андрониковой [1996 (Andronikova, 1996)] в 1980-х годах зоопланктон в этих двух водоемах отфильтровывал 20–30% объема воды озера в сутки в открытой части и 90–110% объема в зарослях. Это почти на порядок больше, чем в 2015 г. Однако даже при таком низком уровне развития фильтраторов в оз. Воже зоопланктон профильтровывал весь объем воды озера 2.5 раза за лето, а в оз. Лача – почти три раза. В настоящее время зоопланктон играет основную роль в самоочищении вод обоих во донных сообществах низкое [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Малая самоочищающая способность вод озер – одна из причин растущего органического загрязнения воды и усиления илонакопления.

Оценка уровня эвтрофирования экосистем озер по зоопланктону. Согласно шкале И.Н. Андрониковой [1996 (Andronikova, 1996)], уровень видового разнообразия сообщества по Шеннону (в среднем 2.43–2.49) в 2015 г. характеризовал экосистемы озер Воже и Лача как близкие к верхнему уровню мезотрофии. Анализ состава, встречаемости и обилия видов-индикаторов трофности и сапробности указывал на то, что оз. Воже в 2015 г. было эвтрофным олигосапробным водоемом (трофический коэффициент $E = 1.24$, индекс сапробности 1.4), а оз. Лача, реки Свидь и Онега в верхнем течении – мезотрофные и олигосапробные (трофический коэффициент $E = 0.51–0.64$, индекс сапробности 1.35–1.40) (табл. 2). Это заключение подтверждено также тем фактом, что в современном зоопланктоне обоих озер не выявлено видов-индикаторов сильно загрязненных вод (альфа-мезосапробных и полисапробных условий) (табл. 8).

Среднее количество видов-доминантов зоопланктона по численности (6–7) и биомассе (4–5) характеризовало сообщество как стабильно благополучное в экологическом отношении, его состояние соответствовало трофическому статусу экосистем озер. На различных участках обоих озер зарегистрировано по 3–9 (в среднем по 6) индикаторов эвтрофных условий (табл. 8), наибольшее их количество выявлено в более эвтрофированном оз. Воже. Из них в состав доминантов входили 4 вида в оз. Воже и только 3 вида в оз. Лача, что также указывает на более высокий трофический статус Воже. Отмечена

очень высокая встречаемость теплолюбивых индикаторов эвтрофии *Polyarthra luminosa* (100% проб в обоих озерах) и *Thermocyclops crassus* (55–60% проб) (табл. 2). Оба вида были многочисленны и локально доминировали в сообществе (табл. 3).

Соотношение биомассы ракообразных и коловраток (B_{cr}/B_{rot}), циклопидных и каляноидных копепод (B_{cycl}/B_{cal}) было типичным для начала лета в мезотрофных и эвтрофных озерах с высокой степенью зарастания акватории макрофитами. По численности в обоих озерах преобладали ракообразные и среди них циклопидные копеподы. Это также характерно для мезотрофных и слабоэвтрофных экосистем. Средняя масса особи в сообществе оз. Воже (5.1 мкг) соответствовала его эвтрофному статусу по шкале [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. В оз. Лача этот показатель был выше (8.8 мкг), он соответствовал уровню мезотрофии, то есть был выше, чем в эвтрофных и ниже по сравнению с олиготрофными озерами (18.5 мкг). Степень взаимодействия между консументами и продуцентами (индекс $B_{зоо}/B_{фито}$) была низкой в обоих озерах и приближалась к таковой в крупных мезотрофных водоемах (озера Мястро и Ильмень) и эвтрофных озерах Баторин и Псковско-Чудское [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Таким образом, большинство проанализированных показателей зоопланктона указывают на умеренно-эвтрофный статус экосистемы оз. Воже и мезотрофный оз. Лача.

Многолетние изменения структуры и обилия зоопланктона. Многолетние изменения трофического коэффициента указывают на эвтрофирование оз. Воже и некоторую тенденцию к снижению трофности оз. Лача от верхней границы до уровня стабильной мезотрофии (табл. 9). Это, вероятно, вызвано увеличением степени зарастания акватории. Анализ сходства состава видов зоопланктона в 1972–1974 [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)] и 2015 гг. (табл. 2) показал, что в оз. Лача состав сообщества изменился сильнее (индекс сходства с 1970-ми годами 45%) по сравнению с оз. Воже (54%). Вероятно, это связано с большей (в 2.6 раза) степенью зарастания оз. Лача (71% акватории) по сравнению с оз. Воже (27%) [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)], а также с изменением состава макрофитов в современный период.

В 2015 г. средняя биомасса зоопланктона в зарослях макрофитов оз. Воже была крайне низкой по сравнению с отмеченной ранее, в оз. Лача она подобна или выше наблюдавшейся в 1970-х годах (табл. 9).

Таблица 8. Показатели уровня эвтрофирования экосистем озер Воже и Лача по зоопланктону**Table 8.** Indicators of the level of ecosystems eutrophication of lakes Vozhe and Lacha by zooplankton

Lake	S_{DN}	S_{DB}	S_{Sb}	S_E	B_{cr}/B_{rot}	B_{cycl}/B_{cal}	w_{cp} , мкг	N_{clad}/N_{cop}	N_{cr}/N_{rot}	$B_{зоо}/B_{фито}$
Воже	7±0.4	4±0.2	0	6±0.5	115±34	3.1±0.7	5.1±1.0	0.20±0.02	3.2±0.5	0.11±0.03
Лача	6±0.4	5±0.4	0	6±0.3	360±118	1.6±0.4	8.8±2.0	0.14±0.02	2.9±0.6	0.28±0.08

Примечание. S_{DN} – число видов-доминантов (5% численности и выше), S_{DB} – то же по биомассе; S_E – число видов-индикаторов эвтрофирования, S_{Sb} – число видов альфа-мезосапробов и полисапробов в составе доминантов; B_{cr}/B_{rot} – соотношение биомассы ракообразных и коловраток, B_{cycl}/B_{cal} – то же циклопидных и каляноидных копепоид; N_{clad}/N_{cop} – соотношение численности клadoцер и копепоид, N_{cr}/N_{rot} – то же ракообразных и коловраток; $w_{cp} = B/N$ – средняя индивидуальная масса особи в сообществе; $B_{зоо}/B_{фито}$ – соотношение биомассы консументов и продуцентов, $B_{фито}$ – по: [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)].

Note. S_{DN} is the number of dominant species (5% of abundance and more), S_{DB} is the same for biomass; S_E is the number of species-indicators of eutrophication, S_{Sb} is the number of species of alpha-mesosaprobies and polysaprobies in the composition of dominants; B_{cr}/B_{rot} is the ratio of the biomass of crustaceans and rotifers, B_{cycl}/B_{cal} is the same for cyclopoid and calanoid copepods; N_{clad}/N_{cop} is the ratio of the number of cladocerans and copepods, N_{cr}/N_{rot} is the same crustaceans and rotifers; $w_{cp} = B/N$ is the average individual weight in the community; $B_{зоо}/B_{фито}$ is the ratio of biomass of consumers and producers, $B_{фито}$ – according to: [Otchet..., 2015].

В пелагиали обоих озер в 2015 г. значения биомассы были в четыре раза ниже по сравнению таковыми в 1970-х годах. Биомасса сообщества пелагиали оз. Воже сопоставима с таковой летом 2007 г. [Думнич, Лобуничева, 2011, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014)]. Для изученных озер и других мелководных водоемов характерны большие колебания количества зоопланктона в течение сезона [Гидробиология..., 1978; Андроникова, 1996; Состояние..., 2008 (Gidrobiologiya..., 1978; Andronikova, 1996; Sostoyanie..., 2008)]. Поэтому более точное представление об его изменении дает сопоставление обилия доминантов и всего сообщества с учетом фенодат его развития. Сравнение июньской общей численности и биомассы зоопланктона показало, что к 2015 г. численность существенно (в 2–3 раза) снизилась (рис. 3а). Еще сильнее (в 4–10 раз) уменьшилась биомасса сообщества в столбе воды под 1 м² (рис. 3б).

В 1970-х годах в оз. Лача июньская численность массовых видов коловраток была как минимум вдвое больше, чем в оз. Воже (рис. 4), тогда как в 2015 г. их количество различалось не так заметно. В 2015 г. численность большинства доминантных видов коловраток оказалась значительно ниже, чем в 1970-х годах. Особенно сильно (в несколько десятков раз) снизилось количество *Asplanchna priodonta* повсеместно и *Conochilus unicornis* в оз. Лача. Отсутствие весенне-летнего пика аспланхны стало одной из главных причин низкой биомассы зоопланктона. Ранее в оз. Воже в мае–июне аспланхна формировала до 7 г/м³ или 80% биомассы сообщества [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)].

Обилие клadoцер в оз. Воже существенно выше, чем в оз. Лача, тогда как численность копепоид сопоставима (рис. 5 и 6).

Таблица 9. Изменение состава (индекс E) и биомассы ($B_{общ}$, г/м³) зоопланктона в озерах Воже и Лача в период 1972–2015 гг.**Table 9.** Changes in the composition (E -index) and biomass ($B_{общ}$, g/m³) of zooplankton in lakes Vozhe and Lacha in the period 1972–2015

Показатель Parameter	Годы, Years	Оз. Воже, Lake Vozhe			Оз. Лача, Lake Lacha		
		Участок, Part	1972–1974	2007	2015	1972–1974	2015
$B_{общ}$, г/м ³	Все заросли		0.7	1.2	0.1	0.4	0.7
	Рдесты		0.6	10.0	0.1	1.0	0.8
	Открытая вода		1.2	0.3	0.25	1.1	0.3
Состав видов	Трофический индекс E		0.36	0.56	1.24	1.0	0.51

Примечание. Данные за 1972–1974 гг. приведены по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)], за 2007 г. – по: [Думнич, Лобуничева, 2011, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014)].

Note. Data for 1972–1974 are given by [Gidrobiologiya..., 1978], for 2007 – by [Dumnich, Lobunicheva, 2011, 2014].

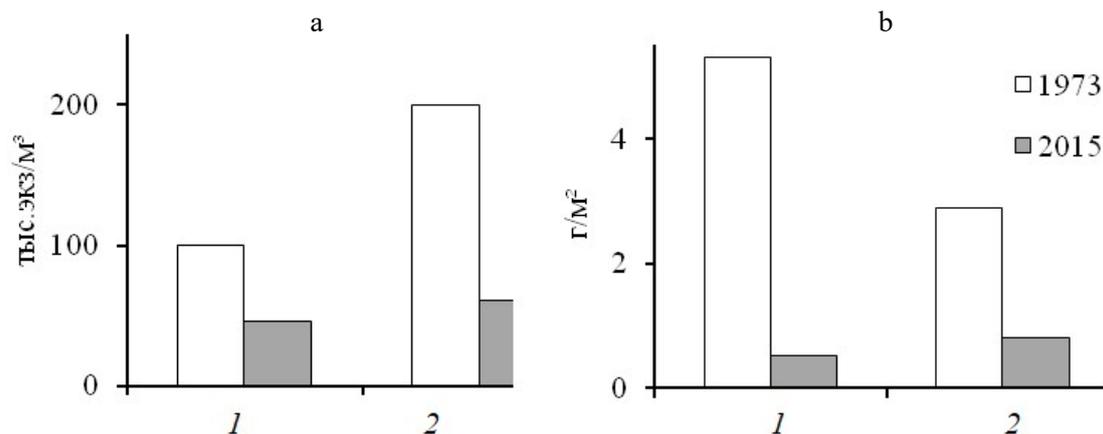


Рис. 3. Общая численность (а) и биомасса (б) зоопланктона озер Воже (1) и Лача (2) в июне 1973 и 2015 гг.

Fig. 3. Total density (a) and biomass (b) of zooplankton in lakes Vozhe (1) and Lacha (2) in June 1973 and 2015.

В 2015 г. численность массовых видов клadoцер в оз. Воже снизилась в 1.4–4 раза (рис. 5а), а в оз. Лача возросла в 2.5–22 раза (рис. 5б). Количество копепод в настоящее время заметно (в 3–6 раз) увеличилось в обоих озерах (рис. 6), за исключением *Mesocyclops leuckarti* в оз. Воже, численность которого снизилась почти в семь раз. Таким образом, численность зоо-

планктона в 2015 г. определялась развитием копепод и мелких видов коловраток (в основном *Kellicottia longispina*), тогда как биомасса сообщества – количеством клadoцер и крупных видов копепод, в первую очередь *Heterocope appendiculata*. Общее количество зоопланктона в 2015 г. было существенно ниже по сравнению с таковым в начале 1970-х годов.

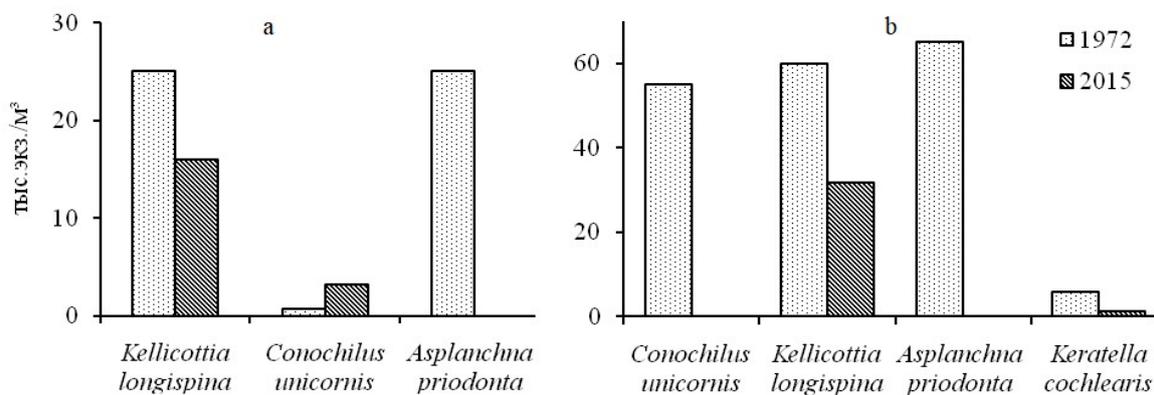


Рис. 4. Численность доминантных видов коловраток в озерах Воже (а) и Лача (б) в июне 1972 и 2015 гг.

Fig. 4. The number of dominant rotifer species in lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 1972 and 2015

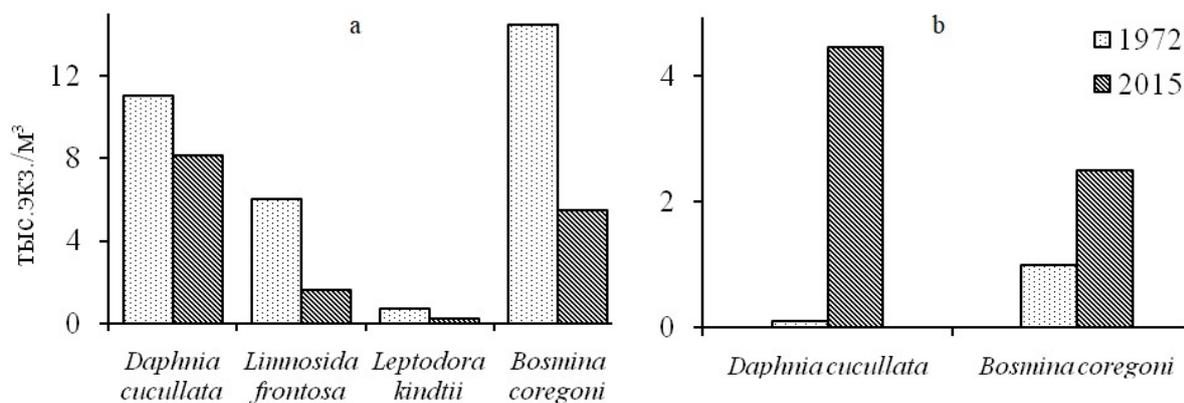


Рис. 5. Численность доминантных видов клadoцер в озерах Воже (а) и Лача (б) в июне 1972 и 2015 гг.

Fig. 5. The number of dominant cladoceran species in lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 1972 and 2015.

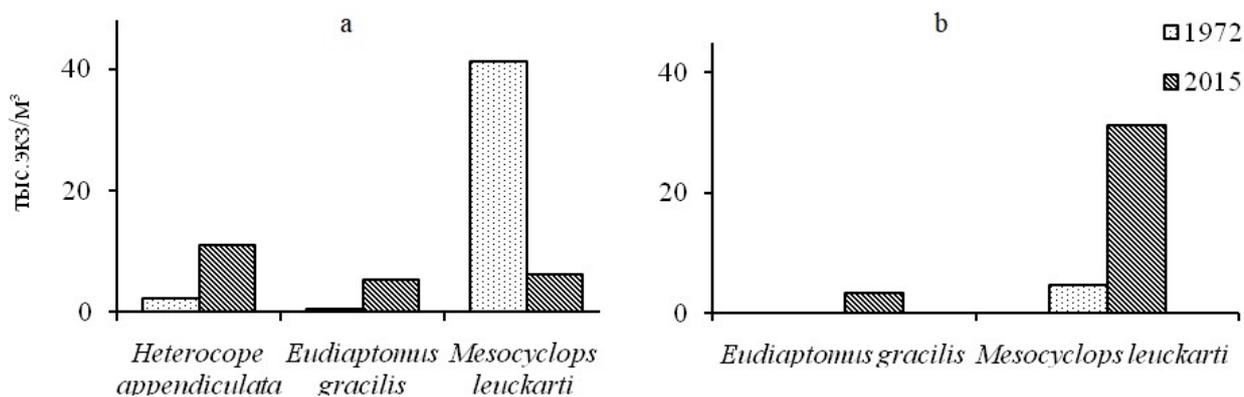


Рис. 6. Численность доминантных видов копепод в озерах Воже (а) и Лача (б) в июне 1972 и 2015 гг.

Fig. 6. The number of dominant copepods species in lakes Vozhe (a) and Lacha (b) in June 1972 and 2015.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 1970-х трофический статус обоих озер оценивали как мезотрофный, продукцию органического вещества примерно в одинаковом соотношении формировали макрофиты, водоросли планктона и обрастаний [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]. Сукцессия экосистем мелководных озер Вологодской области в настоящее время направлена в сторону эвтрофирования, которое вызвано потеплением климата и связанным с ним ростом внутренней биогенной нагрузки. На начало 2000-х годов трофический статус озер находился в пределах мезотрофии, однако оз. Воже приблизились к границе перехода в эвтрофное состояние [Болотова, 1999 (Bolotova, 1999)]. В этом водоеме изменения трофического статуса наиболее заметны, хотя он удален от центров хозяйственной деятельности. Высокие темпы эвтрофирования озера обусловлены ростом внутренней биогенной нагрузки вследствие увеличения площади и плотности зарослей. В 1990-х годах эвтрофирование регистрировали на всей акватории озера, в южной части слой жидкого ила достигал 4 м, отмечали периодическое цветение воды и образование заморных зон [Болотова и др., 1998 (Bolotova et al., 1998)]. В конце 1990-х годов прозрачность воды озера снизилась вдвое, содержание фосфора и азота возросло в 9 и 10 раз соответственно по сравнению с 1970-ми годами [Болотова и др., 1998; Болотова, 1999 (Bolotova et al., 1998; Bolotova, 1999)].

В 2015 г. средняя биомасса фитопланктона в обоих озерах соответствовала уровню мезотрофных вод [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)]. Трофическое состояние оз. Воже по содержанию в донных отложениях хлорофилла *a* с продуктами его деградации характеризовалось как мезотрофное, а оз. Лача – как эвтрофное. Напротив, по зоопланктону оз. Воже было

эвтрофным олигосапробным водоемом, а оз. Лача – мезотрофным, что подтверждает оценку [Болотова, 1999 (Bolotova, 1999)]. Многолетние (1972–2015 гг.) изменения состава сообщества (по трофическому коэффициенту *E*) указывали на эвтрофирование оз. Воже. В оз. Лача отмечено снижение трофности от верхней границы до уровня стабильной мезотрофии, вероятно, это вызвано прогрессирующим зарастанием его акватории. Размерно-массовая структура зоопланктона оз. Воже соответствовала эвтрофному статусу по шкале [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)], средняя масса зоопланктона была низкой (5.1 мкг). В оз. Лача этот показатель достигал 8.8 мкг и был близок к типичному для мезотрофии. Степень взаимодействия между продуцентами и консументами (индекс $B_{\text{зоо}}/B_{\text{фито}}$) в обоих озерах была низкой. Ее уровень приближался к таковому мезотрофных (озера Мястро и Ильмень) и некоторых эвтрофных водоемов (озера Баторин и Псковско-Чудское) [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Таким образом, оценки трофности изученных озер по зоопланктону отличались от таковых по фитопланктону и его пигментам. Многолетняя динамика состава зоопланктона и его современная структура свидетельствовали об переходе от мезотрофного к эвтрофному статусу экосистемы южного оз. Воже и стабильной мезотрофии северного оз. Лача.

Северо-западный федеральный округ, к которому относятся озера Воже и Лача, представляет территорию, где потепление климата выражено наиболее сильно. Так, в 2015 г. годовое отклонение температуры воздуха от нормы составило +2.37°C, лето было холоднее обычного (-0.31°C), а весна и осень – теплее на 3.61 и 1.54°C, соответственно [Доклад..., 2016 (Doklad..., 2016)]. В другие

годы положительные аномалии температуры отмечены чаще всего летом и осенью, они достигают $+2.1...2.4^{\circ}\text{C}$, [Доклад..., 2013 (Doklad..., 2013)]. К 2015 г. отмечено увеличение продолжительности безледного периода на 2–3 недели в основном за счет запаздывания ледостава на 20–30 сут. Вкупе с потеплением это ведет к росту продукции водных макрофитов, а обмеление озер в засушливые годы сопровождается увеличением площади зарослей и накопления илов. В современный период потепление может быть важным фактором обмеления и эвтрофирования озер Воже и Лача.

Многолетний мониторинг зоопланктона оз. Воже показал [Думнич, Лобуничева, 2014 (Dumnich, Lobunicheva, 2014)], что в 2000-х годах численность зоопланктона снизилась <50 тыс. экз./м³, биомасса – <0.5 г/м³. В начале 2010-х годов появилась тенденция к росту его количества, что указывает на периодические колебания обилия сообщества. В начале лета 2015 г. низкие значения численности и биомассы зоопланктона в озерах Воже и Лача, вероятно, определялись задержкой его развития из-за медленного прогрева воды холодной весной 2015 г. В сроки наблюдений температура воды озер составляла $13\text{--}16^{\circ}\text{C}$ и была близка к норме или ниже. Напротив, 1972–1973 гг. были аномально теплыми со средней температурой июня около 18°C [Гидрология..., 1978 (Gidrologiya..., 1978)]. В связи с этим по существующим данным фактически невозможно обсуждать какие-либо изменения количества зоопланктона, вызванные потеплением.

Влияние динамики климата можно выявить только по изменению структуры зоопланктона, а также появлению и/или увеличению обилия термофильных видов. Так, в 2015 г. в обоих водоемах выявлена высокая встречаемость теплолюбивых индикаторов эвтрофии коловратки *Polyarthra luminosa* и копеподы *Thermocyclops crassus*. Оба вида входили в состав доминантов зоопланктона оз. Воже, тогда как в оз. Лача доминировала только *Polyarthra luminosa* и ее доля в планктоне была 2.4 раза ниже, чем в оз. Воже

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

В 2015 г. состав и структура зоопланктона характеризовали статус экосистемы оз. Воже как эвтрофный, а Лача – как мезотрофный. Общий уровень развития зоопланктона в обоих водоемах (биомасса <1 г/м³) указывал на низкую кормовую обеспеченность рыб (малокормные водоемы), несмотря на преобладание в сообществе ракообразных. По сравнению с 1970-ми годами биомасса зоопланктона снизилась в 4–10 раз. Изменения в структуре

(табл. 3). Указанные два вида можно отнести к индикаторам потепления климата, выявлено увеличение их численности в последние 20 лет в оз. Неро и Рыбинском водохранилище [Состояние..., 2008; Лазарева, 2010; Лазарева, Соколова, 2013 (Sostoyanie..., 2008; Lazareva, Sokolova, 2013)]. В 1970-х годах до начала потепления эти виды отсутствовали в сообществе обоих озер [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)].

В июне–августе 1973 г. средняя суточная продукция зоопланктона в глубоководной части оз. Воже достигала 113 кал/м² (расчет наш по: [Гидробиология..., 1978 (Gidrobiologiya..., 1978)]). В июне 2015 г. уровень продуктивности сообщества был почти на порядок ниже (около 14 кал/м²). Продуктивность зоопланктона зависит от многих причин. В мезотрофных и эвтрофных водоемах она часто связана с сезонной динамикой пищевых ресурсов (фитопланктон, бактерии). Низкая продуктивность зоопланктона исследованных озер в июне, не соответствует трофности их экосистем, установленной по составу и структуре сообщества. Возможно, это связано с доминированием в фитопланктоне крупно-колониальных форм цианобактерий [Отчет..., 2015 (Otchet..., 2015)], которые не доступны для прямого потребления фильтраторам. Косвенно о дефиците пищи свидетельствует низкая численность и продукция коловраток, которым для интенсивного развития необходима высокая концентрация доступных пищевых частиц. Кроме того, сказалось запаздывание развития летнего зоопланктона в холодном 2015 г. В целом, колебания год от года биомассы сообщества озер, а следовательно и продуктивности, очень велики. Так, в оз. Воже биомасса варьирует в 1.5–6 раза [Гидробиология..., 1978; Думнич, Лобуничева, 2014 (Gidrobiologiya..., 1978; Dumnich, Lobunicheva, 2014)]. В 2015 г. продукция зоопланктона обоих изученных озер была близка к таковой олиготрофных и слабо мезотрофных водоемов, например, озер Карельского перешейка [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

сообщества за 40 лет свидетельствовали об эвтрофировании экосистемы оз. Воже и стабилизации на уровне мезотрофии оз. Лача. Потепление климата нашло отражение в широком распространении и сравнительно высокой численности в озерах теплолюбивых видов зоопланктона – индикаторов эвтрофных условий, ранее отсутствовавших в сообществе. Вероятно, изменение трофического статуса озер во многом определялось динамикой климата.

Каких-либо иных радикальных изменений состава зоопланктона не установлено, что позволяет отнести колебания его обилия к естественным межгодовым вариациям, связанным с динамикой гидрологического и термического режима водоемов.

Продуктивность и интенсивность дыхания зоопланктона озер Воже и Лача были низкими и соответствовали уровню северных олиготрофных водоемов. В начале лета почти всю продукцию сообщества в оз. Воже, а в оз. Лача, а также часть биомассы выедали планктонные хищники (в основном копеподы). Рыбам оставалось доступно около 10% суточной продукции зоопланктона (крупные формы, недос-

тупные для копепод) в оз. Воже и до 40% – в оз. Лача. Доля фильтраторов в современном зоопланктоне озер была невелика (30–60% общей биомассы), следствием этого являлась крайне низкая самоочищающая способность вод. Фильтрационная способность планктона озер Воже и Лача к 2015 г. снизилась на порядок по сравнению с таковой в 1980-х годах. Однако в настоящее время зоопланктон играет основную роль в самоочищении вод обоих водоемов из-за слабого развития фильтраторов в донных сообществах. Низкая самоочищающая способность вод озер – одна из причин растущего органического загрязнения воды и усиления илонакопления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в соответствии с госзаданиями АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алябина Г.А., Сорокин И.Н. Запас веществ на водосборе, условия их реализации и поступления в озера // Изменения в системе “водосбор-озеро” под влиянием антропогенного фактора. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 62–69.
- Андроникова И.Н. Прогноз изменения зоопланктона, оценка продуктивных возможностей сообществ в измененных экологических условиях в озерах Лача и Воже при переброске вод из водохранилища Онежская губа // Отчет по теме 0.85.06. ГКНТ СССР задания 04.Н 7 (АН СССР институт Озероведения). Л., 1986. С. 136–151.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72.
- Болотова Н.Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области) // Дис. докт. биол. наук. СПб., 1999. 55 с.
- Болотова Н.Л., Думнич Н.В., Зуянова О.В. Влияние антропогенного эвтрофирования на состояние зоопланктоценоза озера Воже // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 58–64.
- Болотова Н.Л. Развитие экосистем мелководных озер на территории Вологодской области: природные и антропогенные факторы // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. СПб.: Наука, 2005. С. 105–112.
- Борисов М.Я. Особенности функционирования системы “Водосбор – озеро Воже” и ее влияние на рыбное население. Автореф. дис. канд. наук. Петрозаводск, 2006. 20 с.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1978. 275 с.
- Гидрология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1979. 288 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2012 г. М.: Росгидромет, 2013. 86 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 г. М.: Росгидромет, 2016. 68 с.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. Пространственное распределение зоопланктона озера Воже (Вологодская область) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды / Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. (12–17 сент. 2011 г., Минск–Нарочь). Минск: Изд. центр БГУ, 2011. С. 105.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. Структура и многолетняя динамика зоопланктона озера Воже (Вологодская обл.) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. Матер. Междунар. конф., посвященной 100-летию ГосНИОРХ. СПб: ГосНИОРХ, 2014. С. 293–303.
- Думнич Н.В. Современное состояние зоопланктоценоза озера Воже // Сб. науч. работ ВГПУ. Вып. IV. Вологда: Русь, 1996. С. 214–222.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с.
- Коплан-Дикс И.С., Назаров Г.В., Кузнецов В.К. Роль минеральных удобрений в эвтрофировании вод суши. Л.: Наука, 1985. 184 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища (Под ред. А.И. Копылова). М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.

- Лазарева В.И. Число видов и таксономическое разнообразие в сообществах зоопланктона малых озер, подверженных закислению // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия, СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–19.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 6. С. 564–574.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции, 1998. 321 с.
- Монченко В.І. Щелепнороти циклопоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка, 1974. 452 с.
- Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Озера Лача и Воже: материалы комплексных исследований. Л.: Наука, 1975. 35 с.
- Озеро Кубенское. Ч. 1–3. Л.: Наука, 1977.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2010. 495 с.
- Отчет о выполнении научно-исследовательской работы на тему: Исследование состояния и разработка научно обоснованных рекомендаций по восстановлению уровня режима водной системы оз. Воже - р. Свидь – оз. Лача. Этап 2. Борок: Ин-т биологии внутренних вод РАН, 2015. 243 с.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2002. 368 с.
- Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. 406 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы гидробиологического анализа вод. Индикаторы сапробности. М.: Изд-во СЭВ, 1977. 91 с.
- Lazareva V.I., Kopylov A.I. Zooplankton productivity at the peak of eutrophication of the plain reservoir ecosystem: the role of invertebrate predators // Biology Bulletin Reviews. 2011. Vol. 1. № 6. P. 542–551. <https://doi.org/10.1134/S2079086411060041>
- Lazareva V.I., Stolbunova V.N., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Features of the Structure and Spatial Distribution of Plankton in the Sheksna Reservoir // Inland Waters Biology. 2013. Vol. 6. № 3. P. 211–219. <https://doi.org/10.1134/S1995082913030097>
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // Inland Water Biology. 2015. Vol. 8. № 3. P. 250–258. <https://doi.org/10.1134/S1995082915030098>
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd. 8. P. 71–78.

REFERENCES

- Alyabina G.A., Sorokin I.N. Zapas veshchestv na vodosbore, usloviya ikh realizatsii i postupleniya v ozera [The stock of substances in the watershed, the conditions for their implementation and entry into the lakes]. *Changes in the “watershed-lake” system under the influence of the anthropogenic factor*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1983, pp. 62–69. (In Russian)
- Andronikova I.N. Prognoz izmeneniya zooplanktona, otsenka produktivnykh vozmozhnostey soobshchestv v izmenennykh ekologicheskikh usloviyakh v ozerakh Lacha i Vozhe pri perebroske vod iz vdokhranilischa Onezhskaya guba [Forecast of changes in zooplankton, assessment of the productive capacities of communities under changed ecological conditions in lakes Lacha and Vozhe during the transfer of water from the reservoir Onega Bay]. *Report on the topic 0.85.06. GKNT USSR assignments 04.N 7 (AN SSSR institut Ozerovedeniya)*. Leningrad, 1986, pp. 136–151. (In Russian)
- Andronikova I.N. *Strukturno-funktional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem* [Structural and Functional Organization of Zooplankton in Lacustrine Ecosystems]. St. Petersburg, Nauka, 1996. 186 p. (In Russian)
- Balushkina E.V., Vinberg G.G. Zavisi most' mezhdu dlinoy i massoy tela planktonnykh rakoobraznykh [The relationship between the length and body mass planktonic crustaceans]. *Experimental and field studies of the biological bases of the productivity of lakes*. Leningrad, Zoologicheskii Institut AN SSSR, 1979, pp. 58–72. (In Russian)
- Bolotova N.L. Izmeneniya ekosistem melkovodnykh severnykh ozer v antropogennykh usloviyakh (na primere vodoyemov Vologodskoy oblasti) [Changes in ecosystems of shallow northern lakes in anthropogenic conditions (for example, reservoirs of the Vologda region)]. *Dis. ... dokt. biol. nauk*, St-Petersburg, 1999, 55 p. (In Russian)
- Bolotova N.L. Razvitiye ekosistem melkovodnykh ozer na territorii Vologodskoy oblasti: prirodnyye i antropogennyye faktory [The development of ecosystems of shallow lakes on the territory of the Vologda region: natural and anthropogenic factors]. *Ecological state of continental water bodies of the northern territories*. St-Petersburg, Nauka, 2005, pp. 105–112. (In Russian)
- Bolotova N.L., Dumnich N.V., Zuyanova O.V. Vliyaniye antropogenogo evtrofirovaniya na sostoyaniye zooplanktonosenoza ozera Vozhe [Influence of anthropogenic eutrophication on the state of zooplanktonocenosis of Lake Vozhe]. *Problems of ecological toxicology*. Petrozavodsk, KarNC RAN, 1998, pp. 58–64. (In Russian)
- Borisov M.Ya. Osobennosti funktsionirovaniya sistemy “Vodosbor – ozero Vozhe” i yeye vliyaniye na rybnoye naseleeniye [Features of the functioning of the system “Catchment – Lake Vozhe” and its impact on the fish population]. *Avtoref. dis. ... kand. nauk*. Petrozavodsk, 2006, 20 p. (In Russian)
- Boruzkiy Ye.S., Stepanova L.A., Kos M.S. *Opredelitel' Calanoida presnykh vod SSSR* [Keys to Calanoida of USSR fresh waters]. Leningrad, Nauka, 1991, 504 p. (In Russian)

- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2012 g.* [A Report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2012]. Moscow, Rosgidromet, 2013, 86 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 g.* [A Report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2015]. Moscow, Rosgidromet, 2016, 68 p. (In Russian)
- Dumnich N.V. Sovremennoye sostoyaniye zooplanktotsenoza ozera Vozhe [The current state of the zooplanktocenosis of Lake Vozhe]. *Sbornik nauch. rabot Vologodskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Vyp. IV. Vologda, Rus'*, 1996, pp. 214–222. (In Russian)
- Dumnich N.V., Lobunicheva Ye.V. Prostranstvennoye raspredeleniye zooplanktona ozera Vozhe (Vologodskaya oblast') [Spatial distribution of zooplankton of Lake Vozhe (Vologda region)]. *Ozernyye ekosistemy: biologicheskiye protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody. Tez. dokl. IV Mezhdunar. nauch. konf. (12–17 sent. 2011 g., Minsk–Naroch')*. Minsk, Tsent Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta, 2011, p. 105. (In Russian)
- Dumnich N.V., Lobunicheva Ye.V. Struktura i mnogoletnyaya dinamika zooplanktona ozera Vozhe (Vologodskaya obl.) [The structure and long-term dynamics of zooplankton in Lake Vozhe (Vologda region)]. *Rybokhozyaystvennyye vodoyemy Rossii: fundamental'nyye i prikladnyye issledovaniya. Mater. Mezhdunar. konf., posvyashchennoy 100-letiyu GosNIORKH*. St-Petersburg, GosNIORKH, 2014, pp. 293–303. (In Russian)
- Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha* [Hydrobiology of Lakes Vozhe and Lacha]. Leningrad, Nauka, 1978, 275 p. (In Russian)
- Gidrologiya ozer Vozhe i Lacha* [Hydrology of Lakes Vozhe and Lacha]. Leningrad, Nauka, 1979, 288 p. (In Russian)
- Ivanova M.B. *Produktsiya planktonnykh rakoobraznykh v presnykh vodakh* [Production of planktonic crustaceans in fresh waters]. Leningrad, Zool. in-t AN SSSR, 1985, 222 p. (In Russian)
- Koplan-Diks I.S., Nazarov G.V., Kuznetsov V.K. *Rol' mineral'nykh udobreniy v evtrofirovanii vod sushi* [The role of mineral fertilizers in the eutrophication of land waters]. Leningrad, Nauka, 1985, 184 p. (In Russian)
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B. *Bakterioplankton vodokhranilishch Verkhney i Sredney Volgi* [Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs]. Moscow, Izd-vo Sovremennogo gumanitarnogo un-ta, 2008, 377 p. (In Russian)
- Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR* [Rotifers of the USSR fauna]. Leningrad, Nauka, 1970, 744 p. (In Russian)
- Lazareva V.I. Chislo vidov i taksonomicheskoye raznoobraziye v soobshchestvakh zooplanktona malykh ozer, podverzhennykh zakislenuyu [The number of species and taxonomic diversity in zooplankton communities of small lakes prone to acidification]. *Zootsenozy vodoyemov basseyna Verkhney Volgi v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya*. St-Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, pp. 3–19. (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., Kopylov A.I. Zooplankton Productivity at the Peak of Eutrophication of a Plain Reservoir Ecosystem: The Role of Invertebrate Predators. *Biol. Bull. Rev.*, 2011, vol. 1, no. 6, pp. 542–551. doi: 10.1134/S2079086411060041
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Dinamika i fenologiya zooplanktona krupnogo ravninnogo vodokhranilishcha: otklik na izmeneniye klimata [Dynamics and phenology of Zooplankton in a large plain reservoir: a response to climate change]. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2013, vol. 133, no. 6, pp. 564–574. (In Russian)
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production. *Inland Water Biology*, 2015, vol. 8, no. 3, pp. 250–258. doi: 10.1134/S1995082915030098
- Lazareva V.I., Stolbunova V.N., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Features of the Structure and Spatial Distribution of Plankton in the Sheksna Reservoir. *Inland Waters Biology*, 2013, vol. 6, no. 3, pp. 211–219. doi: 10.1134/S1995082913030097
- Mäemets A.Kh. Izmeneniya zooplanktona [Changes in zooplankton]. *Antropogennoye vozdeystviye na malye ozera*. Leningrad, Nauka, 1980, pp. 54–64. (In Russian)
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater Invertebrates]. Moscow: Institut problem ekologii i evolutsii, 1998. 321 p. (In Russian)
- Monchenko V.I. *Shchelepnoroti tsyklopopodibni. Tsyklopy (Cyclopidae)* [Jaw-cyclopoids (Cyclopidae)]. Kyev, Naukova dumka, 1974, 452 p. [In Ukrainian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod yevropeyskoy Rossii. Zooplankton* [Guide to identifying zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia]. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, bd. 1, 495 p. (In Russian).
- Otchet o vypolnenii nauchno-issledovatel'skoy raboty na temu: Issledovaniye sostoyaniya i razrabotka nauchno obosnovannykh rekomendatsiy po vosstanovleniyu urovennogo rezhima vodnoy sistemy oz. Vozhe – r. Svid' – oz. Lacha. Etap 2* [Report on the implementation of research work on the topic: Research of the state and development of scientifically grounded recommendations for the restoration of the level regime of the water system of the lake. Vozhe - r. Svid - lake. Lacha. Stage 2]. Borok, Institut biologii vnutrennykh vod RAN, 2015, 243 p.
- Ozera Lacha i Vozhe: materialy kompleksnykh issledovaniy* [Lacha and Vozhe lakes: materials of complex research]. Leningrad, Nauka, 1975, 35 p. (In Russian)
- Ozero Kubenskoye. Chast' 1–2* [Lake Kubenskoye. Part 1–2]. Leningrad, Nauka, 1977, 278 p. (In Russian)
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers. *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.*, 1977, bd. 8, pp. 71–78.

- Sostoyaniye ekosistemy oz. Nero v nachale XXI veka* [The state of the ecosystem of the Lake Nero at the beginning of the XXI century]. Moscow, Nauka, 2008, 406 p. (In Russian)
- Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilishcha* [The current state of the ecosystem of the Sheksna reservoir]. Yaroslavl', Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 2002, 368 p. (In Russian)
- Unifitsirovannyye metody issledovaniya kachestva vod. CHast' 3. Metody gidrobiologicheskogo analiza vod. Indikatory saprobnosti* [Unified water quality research methods. Part 3. Methods of hydrobiological analysis of waters. Saprobity indicators]. Moscow, Izdatel'stvo SEV, 1977, 91 p. (In Russian)
- Zhakov L.A. *Formirovaniye i struktura rybnogo naseleniya ozer Severo-Zapada SSSR* [Formation and structure of the fish population of the lakes of the North-West of the USSR]. Moscow, Nauka, 1984, 144 p. (In Russian)

EARLY SUMMER ZOOPLANKTON OF LAKE VOZHE AND LACHA (VOLOGDA REGION)

V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

In June 2015, zooplankton (Cladocera, Copepoda, Rotifera) of lakes Vozhe and Lacha, Svid' River and the headwaters of the Onega River (catchment of the Onega River, White Sea basin) was examined. It was found that crustaceans (mainly the copepods *Mesocyclops leuckarti* and *Eudiaptomus gracilis*) dominated the community. The biomass of zooplankton ($<1 \text{ g} / \text{m}^3$) indicated a low food supply for fish (poorly fed water bodies), compared with the beginning of the 1970s, it decreased by 4–10 times. The composition and structure of the community characterized the ecosystem status of the Lake Vozhe as eutrophic, and Lake Lacha as mesotrophic. Changes in the structure of zooplankton over 40 years testified to the eutrophication of the ecosystem of Lake Vozhe and stabilization at the level of mesotrophy of Lake Lacha. In the lakes, the dispersal and relatively high abundance of some thermophilic species (*Polyarthra luminosa*, *Thermocyclops crassus*), indicators of eutrophic conditions that were previously absent in the community, were revealed. The productivity ($14\text{--}34 \text{ cal} / \text{m}^2 \times \text{day}$) and the respiration rate of zooplankton ($61\text{--}122 \text{ cal} / \text{m}^2 \times \text{day}$) of the lakes corresponded to the level of northern oligotrophic water bodies. It was shown that at the beginning of summer a significant part of the zooplankton production was consumed by planktonic predators (mainly copepods). Fishes had access to about 15% of the daily production of zooplankton in Lake Vozhe and up to 43% in Lake Lacha. A small proportion of filter feeders (30–60% of the total biomass) was recorded in the modern zooplankton of lakes. By 2015, the filtration capacity of plankton from lakes Vozhe and Lacha decreased by an order of magnitude compared to that in the 1980s. The low self-cleaning ability of lake waters is discussed as the main reason for the growing organic pollution and increased silt accumulation in their ecosystems.

Keywords: lakes Vozhe and Lacha, Svid' River, Onega River, zooplankton, composition, structure, abundance, distribution patterns, water quality assessment