

ПРИРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА ГЕОСИСТЕМ

УДК [574.583(282.2):591]:556.552

ВЛИЯНИЕ ПОЕМНОСТИ НА ЛЕТНИЙ ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ ОЗЕР¹

© 2016 г. А.В. Крылов, Н.Н. Жгарева

*Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанова РАН, Борок, Россия
e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 02.06.2014 г.

Показано, что зоопланктон озера, имеющего ежегодную связь с рекой, отличается максимальным числом видов, величиной коэффициента трофности, численностью и биомассой. Очень продолжительная поемность, а также первое после ряда лет отсутствия связи с рекой затопление мезотрофно-эвтрофных участков водоемов вызывает перестройку структуры зоопланктона, наблюдаемую при увеличении органической нагрузки. Первое затопление гипертрофных участков водоемов приводит к изменению структуры зоопланктона, часть показателей которой указывает на снижение органической нагрузки. Восстановление режима поемности уже на второй год максимально “гомогенизирует” условия развития зоопланктона разнотипных пойменных озер.

Ключевые слова: поемность, зоопланктон, малые озера.

Введение. В настоящее время весьма актуален анализ динамики биологического режима высокопродуктивных экосистем пойм в условиях изменения климата и все чаще повторяющихся метеорологических аномалий, следствием чего является изменение гидрологического режима рек, в частности снижение частоты и интенсивности половодий. При этом в рамках изучения речных систем, в основном, исследуются элементы лотической части (меандры, плесы, перекаты и пр.), а лентической части (комплекс водоемов поймы) уделяется гораздо меньше внимания.

Отличия лотических и лентических частей хорошо известны: наличие или отсутствие течения, циклический или поступательный характер процессов, билатеральная или радиальная биотопическая и биономическая структуры [10, 11]. Однако в меньшей степени анализируются черты сходства и различий внепойменных водоемов и водоемов, входящих в состав речных систем. Развитие биоты последних, кроме всего прочего, определяется периодичностью затопления водами половодий (поемностью) [12, 13]. Из концепции пульса половодья [16] следует, что увеличение

водотока до размеров поймы является главным фактором, определяющим состояние ее биологических ресурсов. Было показано влияние поемности на урожай трав [12], сукцессионный возраст растительных сообществ [5, 7], видовой состав фитопланктона [15], качественное и количественное развитие макробеспозвоночных [9].

Анализ упомянутой литературы свидетельствует, что затопление пойменных озер продвигает их экосистемы в сторону увеличения трофности. Можно ли считать, что затопление озер способствует их “старению” в рамках концепции олиготрофно-эвтрофной сукцессии или оно выступает в роли импульсно-стабилизирующего фактора? Что происходит с сообществами гидробионтов озер при периодическом отсутствии затопления речными водами?

Ответы на эти вопросы необходимо искать, одновременно изучая озера, имеющие разный режим поемности. В связи с этим начаты исследования водоемов на территории Хоперского государственного природного заповедника [3, 4]. Здесь они имеют особое значение, как места обитания русской выхухоли (*Desmana moschata* (Linnaeus, 1758)) – вида, занесенного в Красную книгу России с категорией “2” (сокращающийся в численности редкий реликтовый вид). Для оценки биологической характеристики озер выбран зоопланктон. Планктонные беспозвоночные чутко

¹ Исследования проведены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, подпрограмма “Биоразнообразие: состояние и динамика”.

Таблица 1. Характеристики исследованных пойменных озер

| Характеристика | | Озера | | | |
|---|------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | | Б. Голое | Ульяновское | Б. Щурячье | Крутобережное |
| Координаты | | 51°20.373' с. ш. | 51°22.243' с. ш. | 51°21.863' с. ш. | 51°21.905' с. ш. |
| | | 41°71.859' в. д. | 41°71.364' в. д. | 41°70.623' в. д. | 41°70.209' в. д. |
| *Площадь, км ² | | 0.129 | 0.028 | 0.003 | 0.007 |
| *Максимальная глубина, м | | 4.6 | 4.2 | 3.6 | 3.3 |
| *Средняя глубина, м | | 1.6 | 1.35 | 1.8 | 1.5 |
| Расстояние от русла р. Хопер, м | | 210 | 1750 | 1210 | 840 |
| Год залития до 2011 г. | | 2010 | 2006 | 2006 | 2010 |
| *Количество дней заливания полыми водами | 2011 | 26–28 | – | – | – |
| | 2012 | 42–44 | 30–35 | ~60 | ~30 |
| | 2013 | 45 | – | ~65 | ~65 |
| *Площадь водной поверхности озера, (% от среднемноголетней) | 2011 | 100 | 40 | 60 | 68 |
| | 2012 | 100 | 94 | 100 | 95 |
| | 2013 | 100 | 70 | 95 | 95 |
| *Степень зарастания, % | 2011 | 50 | 80 | 90 | 60 |
| | 2012 | 50 | 20 | 56 | 90 |
| | 2013 | 45 | 63 | 35 | 10 |
| Температура поверхности воды, °С | 2011 | 25.0 | 27.0 | 28.0 | 32.0 |
| | 2012 | 25.7 | 26.8 | 26.6 | 26.0 |
| | 2013 | 25.7 | 24.7 | 23.4 | 24.0 |

Примечание. * – данные любезно предоставлены Е.В. Печенюк (Хоперский государственный природный заповедник).

реагируют на перемены экологического состояния водных объектов, а накопленные в научной литературе богатые сведения о трансформации структуры зоопланктона в условиях влияния основных факторов среды позволяют описать направление изменений при разных режимах поемности.

Цель работы – анализ межгодовых изменений качественного и количественного состава летнего зоопланктона пойменных озер с разным режимом поемности.

Материалы и методы. Пробы собирали в прибрежных и центральных участках четырех пойменных озер р. Хопер на территории Хоперского заповедника в июле 2011–2013 гг. Площадь озер варьировала от 0.003 до 0.129 км², максимальная глубина – от 3.3 до 4.6 м, средняя – от 1.35 до 1.8 м (табл. 1). Озеро Большое (Б.) Голое заливалось полыми водами ежегодно, Большое (Б.) Щурячье и Крутобережное – в 2012 и 2013 гг., Ульяновское – лишь в 2012 г. (табл. 1).

На глубинах >1.5 м сборы зоопланктона проводили планктотометром объемом 5 л от поверхности до дна через каждые 0.5 м, на глубинах <1 м – ведром с поверхности. Через газ с размером ячеек 64 мкм процеживали 20–50 л воды, пробы фиксировали 4%-ным формалином,

камеральную обработку проводили по стандартной методике [6]. Состояние зоопланктона и межгодовые изменения степени органической нагрузки (трофического статуса озер по зоопланктону) [1] оценивали по числу видов, коэффициенту трофности [8], численности, биомассе, доле таксономических групп в общей численности и биомассе.

Результаты исследования. Самое большое и ежегодно заливаемое оз. Б. Голое характеризовалось постоянной площадью водной поверхности и практически одинаковой степенью зарастания (табл. 1). Минимальное количество дней заливания полыми водами зарегистрировано в 2011 г.

Наибольшее общее для водоема число видов в зоопланктоне обнаружено в 2011 г., в 2012–2013 гг. оно было ниже, но в 2012 г. значительно сокращалось число видов ракообразных, в 2013 г. – коловраток. Величины коэффициента трофности свидетельствовали о гипертрофном состоянии водоема, его максимальная величина зарегистрирована в 2012 г., минимальная – в 2013 г. (табл. 2).

В течение периода исследования в прибрежье озера число видов зоопланктеров снижалось, но если в 2012 г. за счет ракообразных, то в

Таблица 2. Коэффициент трофности (Е) и число видов планктонных беспозвоночных исследованных озер

| Показатель | | Озеро | | | | | | | | | | | |
|------------|-----|----------|------|------|-------------|------|------|-----------|------|------|---------------|------|------|
| | | Б. Голое | | | Ульяновское | | | Б. Щуряче | | | Крутобережное | | |
| | | 2011 | 2012 | 2013 | 2011 | 2012 | 2013 | 2011 | 2012 | 2013 | 2011 | 2012 | 2013 |
| Е | | 10.0 | 16.5 | 6.8 | 5.0 | 13.7 | 14.4 | 2.8 | 41.6 | 14.0 | 2.6 | 14.8 | 9.6 |
| Прибрежье | I* | 15 | 18 | 7 | 5 | 9 | 13 | 10 | 21 | 13 | 7 | 15 | 9 |
| | II | 6 | 1 | 1 | 1 | 3 | 4 | 3 | 3 | 2 | 8 | 3 | 1 |
| | III | 10 | 2 | 7 | 2 | 2 | 6 | 9 | 3 | 5 | 7 | 4 | 1 |
| | IV | 31 | 21 | 15 | 8 | 14 | 23 | 22 | 27 | 20 | 22 | 22 | 11 |
| Центр | I | 12 | 13 | 15 | 9 | 15 | 10 | 9 | 16 | 9 | 10 | 15 | 10 |
| | II | 3 | 1 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 3 | 2 | 1 | 4 | 3 |
| | III | 3 | 3 | 2 | 0 | 2 | 1 | 7 | 2 | 3 | 3 | 4 | 0 |
| | IV | 18 | 17 | 20 | 9 | 15 | 12 | 17 | 21 | 14 | 14 | 23 | 13 |
| Общее | I | 21 | 22 | 15 | 8 | 16 | 16 | 13 | 25 | 14 | 14 | 19 | 11 |
| | II | 7 | 1 | 3 | 2 | 4 | 4 | 3 | 4 | 2 | 8 | 4 | 3 |
| | III | 11 | 3 | 7 | 2 | 3 | 6 | 11 | 2 | 5 | 8 | 5 | 1 |
| | IV | 39 | 26 | 25 | 12 | 23 | 26 | 27 | 31 | 21 | 30 | 28 | 15 |

Примечание. * I – Rotifera, II – Copepoda, III – Cladocera, IV – всего.

2013 г. – за счет коловраток (табл. 2). По коэффициенту трофности мелководье озера в 2011 и 2013 гг. характеризовалось как эвтрофное, а в 2012 г. – гипертрофное (табл. 3). Максимальные численность и биомасса зоопланктона зарегистрированы в 2011 г., в 2012 г. они значительно (в 42 и 65 раз, соответственно) снизились, а в 2013 г. – увеличились, но не достигли значений 2011 г. (табл. 3). Основу численности в 2011 и 2012 гг. составляли коловратки, а в 2013 г. их доля существенно сократилась и до максимальных значений возросла доля ракообразных. Основу биомассы в 2011 и 2013 гг. представляли веслоногие ракообразные, в 2012 г. – коловратки. По численности во все исследованные периоды доминировали индикаторы высокотрофных вод – *Brachionus angularis* Gosse (2011), *Filinia longiseta* (Ehrenberg) (2012), *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Müller) (2013), кроме которых массово развивались науплиусы (2011–2013) и копепоиды (2011) Cyclopoida, *Asplanchna priodonta* Gosse (2012). По биомассе преобладали копепоиды Cyclopoida (2011, 2013), *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) (2011), *Asplanchna priodonta* (2012) и *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2013).

В центральном участке водоема число видов зоопланктеров было меньше, чем в литоральной зоне, максимальное количество отмечено в 2011 г., минимальное – в 2013 г. (табл. 2). Величины коэффициента трофности характеризовали гипертрофное состояние при наибольшем значении в 2012 г. (табл. 3). Во все годы изучения коэффициент трофности в центре был выше, чем

в прибрежье, однако при увеличении сроков заливания в 2012 г. их значения были максимальными и наиболее близкими. Количественные показатели зоопланктона в центре водоема в 2012–2013 гг. были больше, чем в прибрежье. Наибольшая численность беспозвоночных отмечена в 2012 г., когда максимальной была плотность коловраток и их доля в общей численности, наименьшая – в 2011 г., основу которой составляли веслоногие ракообразные (табл. 3). В 2013 г. максимальной численности и доли в общей численности сообщества достигали ветвистоусые ракообразные. Рекордные величины биомассы зоопланктона наблюдались в 2012 и 2013 гг., хотя в 2012 г. ее основу составляли коловратки, а в 2013 г. – ветвистоусые ракообразные. По численности в 2011 г. доминировали *Polyarthra vulgaris* Carlin и ювенильные Cyclopoida, в 2012 г. – *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis* (Gosse), *Filinia longiseta*, в 2013 г. – науплиусы Cyclopoida и *Bosmina* (*B.*) *longirostris*. По биомассе доминировали науплиусы (2011), копепоиды (2011, 2013) и взрослые особи *Thermocyclops crassus* (Fischer) (2011, 2013), *Asplanchna priodonta* (2012) и *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2013).

Озеро Ульяновское, по сравнению с остальными водоемами, испытывает значительную антропогенную нагрузку (по берегам постоянно пасут скот, озеро используют для водопоя и купания скота, рядом проходит дорога и ЛЭП, часто бывают туристы). Водоем после пятилетнего перерыва заливался лишь в 2012 г. При увеличении площади водной поверхности значительно сократилась

Таблица 3. Численность (N, тыс. экз./м³), биомасса (B, г/м³), доля таксономических групп в общей численности и биомассе зоопланктона и коэффициент трофности (E)

| Озера | Участок | Год | N | B | Доля (%) в общей N | | | Доля (%) в общей B | | | E |
|--------------------|----------|------|--------|------|--------------------|----------|-----------|--------------------|----------|-----------|------|
| | | | | | Rotifera | Copepoda | Cladocera | Rotifera | Copepoda | Cladocera | |
| Б. Голое | литораль | 2011 | 1041.2 | 7.54 | 56.4 | 42.0 | 1.6 | 3.0 | 29.5 | 67.6 | 2.8 |
| | | 2012 | 25.0 | 0.12 | 73.7 | 25.2 | 1.1 | 84.2 | 13.8 | 2.0 | 18.0 |
| | | 2013 | 433.8 | 1.44 | 19.1 | 58.6 | 22.4 | 6.0 | 49.0 | 45.0 | 3.5 |
| | центр | 2011 | 371.0 | 1.29 | 23.1 | 76.8 | 0.1 | 5.1 | 94.8 | 0.0 | 14.0 |
| | | 2012 | 786.6 | 3.84 | 95.9 | 4.0 | 0.1 | 97.7 | 2.0 | 0.4 | 19.5 |
| | | 2013 | 551.8 | 3.23 | 23.7 | 36.5 | 39.9 | 9.9 | 39.5 | 50.6 | 6.3 |
| Ульяновское | литораль | 2011 | 75.6 | 0.31 | 99.2 | 0.4 | 0.4 | 98.4 | 0.6 | 1.1 | 3.3 |
| | | 2012 | 159.6 | 0.14 | 79.5 | 20.3 | 0.2 | 32.3 | 65.6 | 2.1 | 7.2 |
| | | 2013 | 412.2 | 0.90 | 47.5 | 49.4 | 3.0 | 21.9 | 63.9 | 14.3 | 10.4 |
| | центр | 2011 | 124.9 | 0.35 | 98.9 | 1.1 | 0.0 | 97.5 | 2.5 | 0.0 | 60.0 |
| | | 2012 | 1302.0 | 0.78 | 97.8 | 2.2 | 0.0 | 90.5 | 9.2 | 0.2 | 16.5 |
| | | 2013 | 275.2 | 0.67 | 56.6 | 39.0 | 4.4 | 23.3 | 65.8 | 10.9 | 35.0 |
| Б. Щурячье | литораль | 2011 | 285.7 | 1.35 | 30.1 | 49.5 | 20.4 | 11.3 | 31.8 | 57.0 | 2.9 |
| | | 2012 | 147.1 | 0.27 | 69.7 | 29.9 | 0.4 | 42.0 | 51.8 | 6.2 | 26.7 |
| | | 2013 | 229.7 | 0.63 | 77.0 | 21.5 | 1.5 | 12.8 | 79.9 | 7.3 | 8.6 |
| | центр | 2011 | 109.2 | 0.33 | 36.8 | 59.8 | 3.4 | 29.7 | 51.3 | 19.0 | 4.5 |
| | | 2012 | 607.8 | 1.99 | 87.4 | 12.6 | 0.0 | 91.0 | 8.9 | 0.1 | 32.0 |
| | | 2013 | 335.2 | 0.27 | 88.7 | 11.2 | 0.1 | 65.0 | 32.2 | 2.9 | 7.2 |
| Крутобе- режное | литораль | 2011 | 212.1 | 1.70 | 33.9 | 24.0 | 42.1 | 5.9 | 40.3 | 53.8 | 1.3 |
| | | 2012 | 490.0 | 3.63 | 30.9 | 67.8 | 1.3 | 2.8 | 95.5 | 1.7 | 15.0 |
| | | 2013 | 477.2 | 3.49 | 58.1 | 39.6 | 2.3 | 68.4 | 15.2 | 16.4 | 13.5 |
| | центр | 2011 | 112.3 | 0.26 | 76.1 | 23.0 | 0.9 | 81.8 | 16.3 | 2.0 | 12.0 |
| | | 2012 | 480.6 | 2.27 | 36.1 | 63.7 | 0.2 | 18.2 | 81.2 | 0.6 | 13.1 |
| | | 2013 | 728.7 | 3.03 | 49.1 | 50.9 | 0.0 | 56.1 | 43.9 | 0.0 | 11.7 |

степень зарастания водоема, а в 2013 г. происходили обратные процессы (табл. 1).

Общее число видов зоопланктеров в 2012 г. значительно возросло за счет коловраток, в 2013 г. оно было максимальным при наибольшем разнообразии Rotifera и Cladocera (табл. 2). Кроме того, в 2012–2013 гг. повышались величины коэффициента трофности, значение которого ежегодно соответствовало гипертрофным водам (табл. 2).

В литоральной зоне в период изучения число видов зоопланктеров увеличивалось за счет коловраток (2012, 2013 гг.) и ветвистоусых ракообразных (2013 г.) (табл. 2). В 2011 г. литораль характеризовалась как эвтрофная, при заливании 2012 г. коэффициент трофности возрос до величин, характерных для гипертрофных условий, а в отсутствие разлива в 2013 г. достиг максимальных значений (табл. 3). Наибольшие численность и биомасса зоопланктона регистрировались в 2013 г., когда снижалась доля коловраток в общей численности и биомассе сообществ и увеличилась доля веслоногих в общей численности и доля ветвистоусых ракообразных в общей биомассе (табл. 3). В год

залития – 2012 г. – по сравнению с данными 2011 г. увеличивалась численность и снижалась биомасса зоопланктона, сокращалась доля коловраток и повышалась доля ракообразных. По численности доминировали *Brachionus diversicornis* (Daday) (2011), *B. forficula* (Wierzejski) (2011), *B. angularis* (2012), *Asplanchna priodonta* (2011), *Polyarthra longiremis* Carlin (2012), *P. vulgaris* Carlin (2012), *Keratella cochlearis* (2012), *Trichocerca elongata* (Gosse) (2013), науплиусы Cyclopoida (2012, 2013), по биомассе – *Brachionus diversicornis* (2011), *B. angularis* (2012), *Asplanchna priodonta* (2011), ювенильные Cyclopoida (2012, 2013) и *Thermocyclops crassus* (2012).

В центре озера в 2011–2012 гг. за счет коловраток число видов было несколько больше, чем в литорали (табл. 2). Максимальное количество видов зарегистрировано в год залития. По величине коэффициента трофности центральный участок характеризовался как гипертрофный, при этом минимальное значение отмечено в год заливания полыми водами (табл. 3). Во все годы изучения значения коэффициента трофности в

центре водоема были больше, чем в прибрежье, что особенно ярко проявлялось в годы, когда речные воды не заливали озеро. Минимальные величины численности и биомассы отмечены после ряда лет отсутствия связи с рекой – в 2011 г., когда основу сообществ составляли коловратки (табл. 3). Разлив вод Хопра в 2012 г. способствовал увеличению численности и биомассы зоопланктона в 10.4 и 2.2 раз, соответственно, однако ведущее положение по-прежнему принадлежало коловраткам. В 2013 г. численность и биомасса снижались в 4.7 и 1.2 раза, сокращалась доля коловраток в общей численности и биомассе, возрастала доля веслоногих в общей численности и ветвистоусых ракообразных в общей биомассе сообщества. По численности доминировали *Brachionus diversicornis* (2011), *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias) (2011), *Keratella cochlearis* (2012), *Gastropus stylifer* Imhof (2013), *Trichocerca longiseta* (2013), науплиусы Cyclopoida (2013), по биомассе – *Asplanchna priodonta* (2011), *Brachionus diversicornis* (2011), *Keratella cochlearis* (2012), *Synchaeta pectinata* Ehrb. (2012), *Gastropus stylifer* (2013), ювенильные Cyclopoida (2013) и *Thermocyclops crassus* (2013).

Озеро Б. Щурячье характеризуется самой малой площадью, в период 2007–2011 гг. водами р. Хопер не заливалось (табл. 1). При затоплении в 2012–2013 гг. до среднесезонных величин увеличивалась площадь водной поверхности и сокращалась степень зарастания (табл. 1).

Наибольшее общее для всего водоема число видов зоопланктеров регистрировалось в первый год разлива, когда значительно возросло разнообразие коловраток и сократилось ветвистоусых ракообразных (табл. 2). В это время существенно увеличилось значение коэффициента трофности, который соответствовал гипертрофным условиям, в то время как в 2011 г. – эвтрофным. На второй год затопления за счет коловраток до минимальных величин сократилось число видов, но увеличилось количество видов ветвистоусых ракообразных. Снизилась и величина коэффициента трофности, хотя он по-прежнему соответствовал гипертрофным водам.

В прибрежье после первого затопления повышалось число видов Rotifera, одновременно сокращалось количество видов Cladocera (табл. 2). Коэффициент трофности при затоплении водами р. Хопер возрастал до значений, характерных для гипертрофных условий, причем наибольшая величина отмечена в первый год разлива (табл. 3). Максимальная численность и биомасса зоопланктона зарегистрированы в 2011 г., минимальные – в первый год затопления (табл. 3).

В 2012–2013 гг. в общей численности возрастала доля коловраток и сокращалась доля веслоногих ракообразных. В общей биомассе зоопланктона прибрежья при первом затоплении до максимальных значений увеличивалась доля коловраток и веслоногих ракообразных, а также сокращалась доля ветвистоусых, при втором затоплении максимального обилия достигали Copepoda. По численности доминировали *Hexarthra mira* (Hudson) (2011, 2012), *Polyarthra longiremis* (2012), *P. vulgaris* (2012), *Keratella cochlearis* (2013), *K. quadrata* (Müller) (2013), *Diaphanosoma brachyurum* Lievin (2011), науплиусы (2011–2013) и копеподиты (2011) Cyclopoida, по биомассе – *Hexarthra mira* (2011), *Synchaeta pectinata* (2012), *Diaphanosoma brachyurum* (2011), науплиусы (2011, 2012) и копеподиты (2011, 2012) Cyclopoida и *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday) (2013).

В центре водоема зоопланктон отличался меньшим, чем в литоральной зоне, числом видов, наибольшее количество которых за счет коловраток зарегистрировано в первый год затопления, а затем – в 2013 г. – сокращалось до минимальных величин (табл. 2). По величине коэффициента трофности центр водоема характеризовался гипертрофными условиями, а наибольшее значение отмечено в первый год разлива. В центре водоема коэффициент трофности в 2011–2012 гг. был больше, чем в литоральной зоне. Численность зоопланктона в центральном участке была ниже, чем в литорали лишь в 2011 г., а при затоплении в 2012–2013 гг. – выше, по биомассе зоопланктон центра озера преобладал только в первый год разлива (табл. 3). Наибольшие численность и биомасса в центре отмечены в 2012 г., в 2013 г. численность была также выше, чем в 2011 г., но биомасса – меньше. В годы затопления в общей численности и биомассе зоопланктона возрастала доля коловраток, причем в большей степени в первый год разлива, а во второй год увеличилась доля веслоногих и ветвистоусых ракообразных в общей биомассе. По численности доминировали *Hexarthra mira* (2011–2013), *Keratella cochlearis* (2013), *K. quadrata* (2013), науплиусы (2011–2013) и копеподиты (2011) Cyclopoida, по биомассе – *Hexarthra mira* (2012, 2013), *Keratella quadrata* (2013), *Asplanchna priodonta* (2012, 2013), *A. sieboldi* (Leydig) (2012), науплиусы (2012, 2013) и копеподиты (2011, 2013) Cyclopoida и *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) (2011).

Площадь оз. Крутобережное несколько больше, чем площадь оз. Щурячье, водами р. Хопер не заливалась лишь в 2011 г. (табл. 1). При затоплении в 2012–2013 гг. до среднесезонных величин увеличилась площадь водной поверхности, степень

зарастания в 2012 г. возросла, а при увеличении сроков разлива в 2013 г. – значительно уменьшилась (табл. 1).

В целом для озера отмечено сокращение числа видов зоопланктона в годы разливов, причем в 2012 г. наблюдалось увеличение числа видов коловраток, а в 2013 г. – сокращение всех таксономических групп зоопланктеров (табл. 2). Кроме того, затопление озера способствовало увеличению значений коэффициента трофности до величин, характерных для гипертрофных вод, а максимальное значение зарегистрировано в 2012 г.

В литоральной зоне в 2011–2012 гг. число видов было равным, однако в 2012 г. увеличилось количество видов коловраток и сократилось ракообразных, а в 2013 г. число видов максимально снизилось за счет ракообразных (табл. 2). По величине коэффициента трофности в 2011 г. прибрежье характеризовалось как эвтрофное, в 2012–2013 гг. – гипертрофное. При затоплении водоема в 2012–2013 гг. возрастали численность и биомасса зоопланктона (табл. 3). В 2012 г. в общей численности и биомассе повышалась доля веслоногих ракообразных, а при увеличении сроков затопления в 2013 г. – коловраток. По численности доминировали *Keratella cochlearis* (2012), *Asplanchna sieboldi* (2013), науплиусы (2012, 2013) и копеподиты (2011, 2012) Cyclopoida, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (2011), *Thermocyclops crassus* (2012), по биомассе – *Asplanchna sieboldi* (2013), *Chydorus sphaericus* (2011) копеподиты (2011, 2012) Cyclopoida, *Eucyclops serrulatus* (Fischer) (2011), *Thermocyclops crassus* (2012), *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (2012) и *Scapholeberis mucronata* (2013).

В центре водоема лишь в год отсутствия разлива число видов было меньше, чем в литорали (табл. 2). Максимальное количество видов отмечено в первый год разлива за счет коловраток, минимальное – в 2013 г., когда сократилось число видов коловраток и ветвистоусых ракообразных. По величине коэффициента трофности во все годы центр водоема характеризовался гипертрофными условиями, причем межгодовые вариации значений были незначительными. Это единственный водоем, где и в 2012–2013 гг. величины коэффициента трофности в центре были меньше, чем в литоральной зоне. Скорее всего, в 2012 г. это могло быть связано с увеличением степени зарастания на фоне повышения площади водоема, а в 2013 г. – с увеличением сроков затопления на фоне значительного уменьшения площади зарослей. Численность и биомасса зоопланктона ежегодно возрастали, при этом в годы затопления в общей чис-

ленности и биомассе была выше доля веслоногих ракообразных, чем в 2011 г. (табл. 3). По численности доминировали *Synchaeta pectinata* (2011), *Brachionus diversicornis* (2011, 2013), *Asplanchna sieboldi* (2013), науплиусы (2011–2013) и копеподиты (2012) Cyclopoida, *Thermocyclops crassus* (2012), по биомассе – *Synchaeta pectinata* (2011), *Brachionus diversicornis* (2011, 2013), *Asplanchna sieboldi* (2013), науплиусы (2012, 2013) и копеподиты (2012), *Thermocyclops crassus* (2012) и *Mesocyclops leuckarti* (2012).

Обсуждение результатов. Полученные результаты указывают на большое значение режима поемности в развитии планктонных беспозвоночных. Максимальное число видов, величина коэффициента трофности, численность и биомасса зоопланктона регистрируется в озере, имеющем ежегодную связь с рекой.

В период отсутствия разливов развитие зоопланктона озер в большей степени определялось комплексом внутренних и внешних факторов, среди которых особую роль играет антропогенное влияние. В результате этого зоопланктон приобретает черты, характерные для менее или более трофных вод. Так в 2011 г. после пятилетнего отсутствия связи с рекой, видовой состав зоопланктона оз. Б. Щурячье, находящегося в лесу в условиях минимального антропогенного пресса, характеризовал водоем как эвтрофный. В то же время оз. Ульяновское, испытывающее значительную антропогенную нагрузку, относилось к категории гипертрофных. Кроме того, еще ряд признаков характеризовал меньшую степень органической нагрузки на зоопланктон оз. Б. Щурячье: меньшая доля Rotifera в общей численности и биомассе зоопланктона и большая доля ракообразных; среди доминирующих видов отмечен лишь один индикатор высокотрофных условий (*Hexarthra mira*), в то время как на разных участках оз. Ульяновское – два–три (*Brachionus diversicornis*, *B. forficula*, *Trichocerca capucina*, *T. elongata*).

Известно, что исчезновение связи с рекой ускоряет процессы заболачивания и зарастания пойменных водоемов [2]. Очевидно, что восстановление режима поемности приводит к обратным процессам, что мы наблюдали в 2012–2013 гг., когда степень зарастания оз. Б. Щурячье сократилась на 21 и 34% (табл. 1). Иллюстрацией этого служит также ситуация в оз. Ульяновское, где в год затопления степень зарастания снижалась на 60%, а на следующий год при отсутствии связи с рекой – увеличивалась на 43%. Исключение наблюдалось на оз. Крутобережное, в котором

степень зарастания при первом залитии увеличилась на 30%, что, по всей видимости, связано с минимальными промежутком времени отсутствия разливов и сроком заливания, но резко – на 80% – сокращалась при повторном, когда срок заливания увеличился в 2 раза. Степень зарастания оз. Б. Голое, имеющего ежегодную связь с рекой, оставалась практически неизменной.

При первом после значительного перерыва залитии водоемов в 2012 г., в результате увеличения их площади и разложения затопленной растительности, а также привнесения аллохтонной органики речными водами, изменялась структура зоопланктона, которая в большей степени приобретала черты, характерные для более трофных условий. В той или иной степени эти процессы были характерны для разных участков водоемов. В литоральной зоне всех озер повышались число видов коловраток, величины коэффициента трофности, в оз. Щурячье увеличилась доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона, в оз. Крутобережное и Ульяновское – общая численность. В центре оз. Щурячье происходили те же изменения, что и в литоральной зоне, а в оз. Ульяновское, которое в 2011 г. характеризовалось максимальным коэффициентом трофности, его величина снижалась, но максимально возрастала численность и биомасса зоопланктона. То есть часть изменений структуры зоопланктона участков водоемов, которые в предыдущий период заливанием период характеризовались наиболее трофными условиями, в первый год разлива свидетельствовала о снижении степени органической нагрузки.

Изменения зоопланктона озер на второй год залития указывали на неоднозначность процессов. В оз. Щурячье одновременно отмечены признаки, наблюдаемые как при снижении органической нагрузки, так и при ее увеличении. О первом свидетельствовало сокращение числа видов коловраток, величин коэффициента трофности, увеличение доли веслоногих ракообразных в общей биомассе зоопланктона, о втором – повышение общей численности и биомассы сообщества, доли коловраток в общей численности. В литорали оз. Крутобережное, где максимально сокращалась степень зарастания, отмечены только признаки повышения трофности: за счет ракообразных максимально снижалось общее число видов, увеличивалась доля коловраток в общей численности и биомассе. Изменения зоопланктона центральных участков водоемов во второй год залития также сочетали черты, характерные для двух разнонаправленных процессов. О повышении органической нагрузки свидетельствовало

увеличение доли коловраток в общей численности и биомассе (озера Щурячье, Крутобережное), общей численности и биомассы зоопланктона (озера Крутобережное), о снижении – сокращение числа видов коловраток (оз. Щурячье), коэффициента трофности (оз. Щурячье), численности и биомассы зоопланктона (оз. Щурячье), доли коловраток в общей численности и биомассе (озера Щурячье, Крутобережное).

В литоральной зоне оз. Ульяновское, которое в 2013 г. не испытывало влияния речных вод, увеличились численность и биомасса зоопланктона, коэффициент трофности, но при этом снижалась доля коловраток и возрастала доля ракообразных, что, по всей видимости, определялось повышением степени зарастания. В центре озера возрастала величина коэффициента трофности, но снижалась общая численность зоопланктона и доля коловраток в общей численности и биомассе.

Важно отметить, что сходные трансформации наблюдались и в ежегодно заливаемом оз. Б. Голое. Так, в 2012 г. в разных участках водоема снижались число видов ракообразных, численность и биомасса зоопланктона, увеличивались количество видов коловраток, коэффициент трофности, доля коловраток в общей численности и биомассе. А в 2013 г. отмечены изменения, характеризующие процессы снижения органической нагрузки: уменьшались число видов коловраток, величина коэффициента трофности, доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона на фоне увеличения доли ракообразных.

По всей видимости, это связано с изменением режима поемности в 2012 г. В ходе проведения анализа изменений наземной растительности и пригодности почв для возделывания сельскохозяйственных культур были выделены короткая поемность (срок стояния полых вод до 7 дней), средняя поемность (от 7 до 15 дней), продолжительная поемность (15–30 дней) и очень продолжительная поемность (больше 30 дней) [14]. Было отмечено, что очень продолжительная поемность способствует заболачиванию и развитию болотной растительности, т.е. наблюдаются те же процессы, что и в акватории озер в отсутствие разливов. Следовательно, очень продолжительная поемность вызывает реакцию зоопланктона, сходную с реакцией на увеличение органической нагрузки. Но при повторении такого режима в условиях постоянной площади зеркала водоема и степени его зарастания изменения структуры сообществ уже не указывали на увеличение органической нагрузки, напротив, часть из них свидетельствовала об ее снижении.

Таким образом, структура зоопланктона пойменных озер, заливаемых речными водами, свидетельствует о высоком трофическом статусе водоемов, а половодье выступает в роли импульсно-стабилизирующего фактора, определяющем начальный этап циклической сукцессии. В отсутствии затопления структура зоопланктона озер характеризует либо менее трофные условия (оз. Щуряче), либо более (оз. Ульяновское), что зависит от комплекса внешних и внутренних факторов, т.е. от того, на какой стадии сукцессии или степени заболачивания находится водоем и мощности антропогенной нагрузки. Аналогичные данные получены на ряде пойменных водоемов тропических и умеренных широт [17–19]. Уже на второй год восстановление режима поемности максимально “гомогенизирует” условия развития зоопланктона озер, что согласуется с основными положениями концепции пульса половодья [16, 19].

Выводы. Половодье выступает в роли импульсно-стабилизирующего фактора, определяющего начальный этап циклической сукцессии и поддерживающего зоопланктон водных подсистем поймы в стадии стимуляции качественного и количественного состава. Зоопланктон озера, имеющего ежегодную связь с рекой, отличается максимальным числом видов, величиной коэффициента трофности, численностью и биомассой. Развитие зоопланктона озер в условиях продолжительного отсутствия разливов определяется тем, на какой стадии сукцессии находится водоем, и какова степень антропогенной нагрузки. Очень продолжительная поемность, а также первое заливание мезотрофно-эвтрофных участков водоемов после ряда лет отсутствия связи с рекой вызывает перестройку структуры зоопланктона, свидетельствующую об увеличении степени органической нагрузки. Первое заливание гипертрофных участков водоемов приводит к изменению структуры зоопланктона, часть показателей которой указывает на снижение степени органической нагрузки. Первая связь с рекой способствует сокращению степени зарастания прибрежья водоемов, в результате чего резко увеличивается коэффициент трофности, величины которого максимально приближены к значениям, регистрируемым в центре. Восстановление режима поемности уже на второй год максимально “гомогенизирует” условия развития зоопланктона разнотипных пойменных озер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
2. Баянов Н.Г., Кривдина Т.В. Межсезонная динамика гидролого-гидрохимических показателей реки и ее стариц (на примере р. Керженец) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2013. № 2. С. 52–67.
3. Крылов А.В. Видовое богатство зоопланктона пойменных озер Хоперского заповедника // Тр. Хоперского государственного заповедника. Вып. VIII. Воронеж: ИПЦ “Научная книга”, 2013. С. 54–70.
4. Крылов А.В. Межгодовые изменения летнего зоопланктона пойменных озер р. Хопер // Поволжский экологический журнал. 2014. № 2. С. 216–226.
5. Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 257 с.
6. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
7. Мосин В.Г., Ефимовская С.Л. Влияние паводков и половодий на динамику и функционирование пойменных природных комплексов долины р. Вычегды // Изв. РГПУ им. А.И. Герцена. 2007. № 38. С. 130–135.
8. Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
9. Прокин А.А., Решетников А.Н. Фауна водных макробеспозвоночных пойменных озер Хоперского заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Вып. VIII. Воронеж: ИПЦ Воронежского госуниверситета, 2013. С. 137–157.
10. Протасов А.А. Речной и озерный континуум: попытка анализа и синтеза // Биология внутренних вод. 2008. № 2. С. 3–11.
11. Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 704 с.
12. Фащевский Б.В. Экологическое значение поймы в речных экосистемах // Уч. зап. Российского гос. гидрометеорологического ун-та. 2007. № 5. С. 118–129.
13. Чернов А.В. География и геоэкологическое состояние русел и пойм рек Северной Евразии. М.: Крона, 2009. 684 с.
14. Шраг В.И. Пойменные почвы, их мелиорация и сельскохозяйственное использование. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 110 с.
15. Яценко-Степанова Т.Н. Структурно-функциональная характеристика водорослевого сообщества и ее использование в оценке трофности водоемов озерного типа. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Оренбург: Оренбург. гос. мед. академия, 2011. 47 с.
16. Junk W.J., Bayley P.B., and Sparks R.E. The flood pulse concept in river-floodplain systems // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 1989. Vol. 106. P. 110–127.

17. *Junk W.J. and Wantzen K.M.* The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches and Applications – An Update // Proceedings of the second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Vol. II. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand. RAP Publication, 2004. P. 117–140.
18. *Thomaz S.M., Bini L.M., and Bozelli R.L.* Floods increase similarity among aquatic habitats in river floodplain systems // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 579. P. 1–13.
19. *Wantzen K.M., Junk W.J., and Rothhaupt K.* An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 613. P. 151–170.

Impact of Period of Flooding on Summer Zooplankton of Small Lakes

A.V. Krylov and N.N. Zhigareva

*Papanin Institute of biology of inland waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia
e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

The study shows that the zooplankton of the lake, which annually is connecting with the river, has maximum number of species, the value of the coefficient of nutrient status, abundance, and biomass. Very long period of flooding, as well as the first flooding of mesotrophic-eutrophic sites of reservoirs after several years of lack of connection with a river, cause a restructuring of zooplankton, which is observed under increasing organic income. The first flooding of hypertrophic areas of reservoirs leads to changes in the structure of zooplankton, a number of parameters of the structure of zooplankton indicates the reduction of the organic income. Recovering of mode of flooding in the second year maximally homogenizes conditions of development of zooplankton in floodplain lakes of different types.

Keywords: period of flooding, zooplankton, small lakes.

doi:10.15356/0373-2444-2016-1-58-66