



УДК 574.583(28):591

А. В. Черевичко, Ю. В. Александров

**ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИИ ЗООПЛАНКТОНА
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЛАНДШАФТА
И ГЕНЕЗИСА ОЗЕРНОЙ КОТЛОВИНЫ
(НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ОЗЕР ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ)**

70

На основании многолетних материалов (1948 – 2011 гг.) дана характеристика зоопланктона трех относительно крупных озер разных ландшафтов Псковской области, имеющих одинаковый возраст и происхождение и находящихся на разных стадиях трофности. Выявлено, что особенности структурной организации зоопланктона и направление сукцессии сообществ непосредственно зависят от ландшафта и генезиса озерной котловины и, в свою очередь, могут служить одним из индикаторов сукцессионной стадии водной экосистемы.

On the basis of 1948 – 2011 materials, this article characterises the zooplankton of three large lakes of similar age and origin found at different trophic stages and in different landscapes of the Pskov region. It is shown that the structural features of the organization and direction of succession of zooplankton communities are directly dependent on the landscape and genesis of the lake basin and, in their turn, can be used as an indicator of the successional stage of the aquatic ecosystem.

Ключевые слова: тип рельефа, трофический статус, зоопланктон, структура сообществ, сукцессия.

Key words: type of terrain, trophic status, zooplankton community structure, succession.

Введение

Псковская область занимает Северо-Западную часть Восточно-Европейской равнины. Современный облик рельефа территории создан Валдайским ледником и характеризуется хорошей сохранностью ледниковых и водно-ледниковых форм рельефа, молодостью гидрографической сети.

Крупные поднятия коренных пород способствовали образованию холмисто-моренного рельефа. По депрессиям коренного рельефа ледниковые потоки проникали далеко к югу. В этих понижениях при таянии льда формировались обширные озерно-ледниковые водоемы, которые по мере отступления ледника осушались, и на их месте возникли озерно-ледниковые равнины. Южная часть области принадлежит к внешней зоне ледникового комплекса и занята пологоволнистой зандровой равниной [11].

Изучение вопросов генезиса и эволюции озер Псковской области было выполнено в 60–70-е гг. прошлого века, основные результаты ра-



бот изложены в книге «Озера Псковской области» [11]. По мнению авторов, основная масса озер Псковской области возникла после отступления ледника. Главными факторами, определившими возникновение озерных котловин на территории области, следует считать неровность доледникового рельефа, ледниковую аккумуляцию и деятельность талых ледниковых вод. Распределение озер на территории области и их размеры в значительной степени зависят от рельефа.

Наибольшей озерностью (6–8 %) отличаются зандровые равнины юга области. Озера зандровых равнин нередко достигают значительных размеров, они имеют овально-лопастную форму, изрезанность берегов слабая, берега преимущественно невысокие пологие, дно плоско-вогнутое. Из 12 крупных (площадь более 10 км²) озер области здесь расположены 7.

Холмисто-моренные возвышенности имеют озерность 4–6 %. Для озер холмисто-моренных возвышенностей характерны высокие сильно расчлененные берега, для рельефа дна типичны глубокие котловины, подводные гряды и мели. Единственным водоемом с площадью свыше 10 км² здесь является оз. Алё, расположенное на Бежаницкой возвышенности. Для холмисто-моренных возвышенностей и зандровых равнин характерны ледниковые озерные котловины, которые образовались в результате таяния льда в краевых зонах покровного оледенения.

Слабая озерность (0,5–1 %) свойственна озерно-ледниковым равнинам, однако группа относительно крупных озер находится на востоке области в пределах Полистово-Ловатской болотной системы, которая представляет собой сильно заболоченную озерно-ледниковую равнину. В результате осушения крупных приледниковых водоемов после отступления ледника в понижениях озерно-ледниковых равнин образовались остаточные озерные котловины. Эти озера, как правило, круглые, мелководные, берега их низкие, заболоченные, изрезаны слабо.

Лимнологическими исследованиями показана важная роль ландшафтов в формировании водных экосистем [6; 7; 20]. Поэтому перспективно развитие ландшафтного подхода к изучению водоемов и их сообществ. Это позволяет целостно охарактеризовать особенности водных сообществ, в том числе зоопланктона, с учетом специфики водосбора и генезиса территории.

Цель работы: определить особенности структурной организации и направления сукцессий зоопланктона некоторых озер разных ландшафтов Псковской области.

Материалы и методы

В основу работы положен сравнительный анализ материалов из фондов Псковского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ», опубликованные результаты исследований других авторов, собственные исследования, характеризующие зоопланктон трех относительно крупных водоемов разных ландшафтов Псковской области в период 1948–2011 гг. (табл.



1): Алё (холмисто-моренная возвышенность), Жижицкое (зандровая равнина) и Полисто (озерно-ледниковая равнина).

Таблица 1

Перечень озер и источники данных, использованные при анализе структуры зоопланктона

Использованные источники	Озёра		
	Алё	Жижицкое	Полисто
Отчеты из фондов Псковского отделения ГосНИОРХ: отчеты (рукописи)	1953 ¹ ; 1990 ¹	1949 ¹ , 1951 ² , 1954 ² , 1957 ¹ , 1996 ² , 2003 ¹ .	—
Опубликованные работы	Лесненко В. К. Абросов В. Н., 1973; Лесненко В. К., 1976; Лесненко В. К. и др., 1982 (результаты комплексных экспедиций ПГПИ 1973 -1980 ¹ гг.)		
Собственные исследования	2006 ¹ , 2010 ²	2009 ² , 2011 ²	2005 – 008 ¹

Примечания: ¹ Материалы, содержащие ежесезонные наблюдения.

² Материалы, содержащие только летние наблюдения.

Зоопланктон оценивали по видовому составу, численности (N), биомассе (B), доле отдельных групп в общей биомассе, индексу Шеннона, рассчитанному по численности (H_N) и биомассе (H_B), коэффициенту трофии Мяэметса (E), средней индивидуальной массе зоопланктеров ($W_{ср}$). Для выявления фаунистического сходства использовали индекс Чекановского – Сьеренсена ($I_{cs}, \%$).

Рассматриваемые в работе озера различаются не только морфометрией, но и гидрохимическими характеристиками, что определяется условиями водосбора. В частности, минимальные величины общей минерализации и рН воды, высокая перманганатная окисляемость отмечены в оз. Полисто, водосбор которого занят преимущественно верховыми болотами (табл. 2).

Таблица 2

Морфометрические и гидрохимические (min – max за период исследований) характеристики озер

Показатель	Озёра		
	Алё	Жижицкое	Полисто
Тип рельефа	Холмисто-моренный	Зандровый	Озерно-ледниковый
Тип происхождения озерной котловины	Ледниковая	Ледниковая	Остаточная
Площадь озера, км ²	13,9	58,6	31,6
Глубина средняя, м (максимальная)	9 (27)	4 (8)	1,5 (2)



Показатель	Озёра		
	Алё	Жижицкое	Полисто
Площадь водосбора, км ²	78	386	1660
Минерализация, мг/л	145–160	100–140	40–60
pH	6,8–7,8	7,5–8,8	6,0–7,0
Перманганатная окисляемость, мг О/л	8–14	8–15	30–45

Водосбор оз. Алё полностью расположен в холмисто-моренной местности. На его территории преобладают мелколиственные и смешанные леса, вокруг населенных пунктов – сельхозугодия. Озеро Жижицкое находится на территории задровой равнины, среди невысоких моренных холмов, покрытых смешанными и хвойными лесами с разбросанными между ними небольшими участками болот.

73

Результаты

Зоопланктон исследованных озер в фаунистическом отношении типичен для водоемов Северо-Запада Балтийской лимнологической области [15]. Отмечено высокое фаунистическое сходство сообществ зоопланктона между озерами: индекс сходства Чекановского – Сьеренсена, рассчитанный по полным спискам видов, составил 70–77%. Наиболее широко распространенными в течение всего периода исследований были ракообразные рр. *Daphnia*, *Bosmina*, *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Eudiaptomus* и коловратки рр. *Keratella*, *Brachionus*, *Euchlanis*, *Trichocerca*, *Polyarthra* и *Asplanchna priodonta*.

Максимальное видовое богатство за весь период исследований отмечено в оз. Жижицкое, что, скорее всего, связано с более детальным изучением этого водоема. Однако удельное число видов, а также индексы видового разнообразия и удельное число доминантов здесь ниже, чем в двух других исследованных озерах. Наибольшим видовым разнообразием и удельным видовым богатством отличается оз. Алё (табл. 3).

Таблица 3

Показатели видового богатства, доминирования, разнообразия и количества зоопланктона (min – max за период исследований) рассматриваемых озер

Показатель	Озёра		
	Алё	Жижицкое	Полисто
Общее число видов	53	72	61
Число видов в пробе	13–17	8–12	10–13
Индекс Шеннона (H _N)	2,9–3,4	2,2–2,8	2,6–2,8
Индекс Шеннона (H _B)	2,7–3,1	1,6–2,3	2,2–2,5
Коэффициент трофии (E)	1,28	2,10	0,95
Число доминантов в пробе	3–5	2–3	3–5
Среднесезонная численность (тыс. экз./м ³)	69,2–99,9	73,2–131,7	37,4–88,8



Показатель	Озёра		
	Алё	Жижицкое	Полисто
Среднесезонная биомасса (г/м ³)	1,2–1,5	1,9–2,7	1,1–1,4
Летняя биомасса в пелагиали озера (г/м ³)	1,3–1,8	2,4–3,6	1,6–2,4
Летняя биомасса в литорали озера (г/м ³)	4,7–4,9	4,1–8,9	0,4–1,2
Индивидуальная масса зоопланктона (W _{ср} , мкг)	0,012–0,016	0,014–0,022	0,023–0,040

Анализ материалов позволяет определить, что состав доминантного комплекса (5% и более среднесезонной биомассы) исследованных озер не изменился за многолетний период исследования. В оз. Жижицкое в него вошли шесть видов: *Daphnia cuculata* Sars, *Bosmina coregoni* Baird, *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Eudiaptomus graciloides* Lillgeborg, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) и *Asplanchna priodonta* Gosse. В оз. Алё в доминантный комплекс входили шесть видов: те же пять, что и в оз. Жижицкое (кроме *C. sphaericus*), а также *Diaphanosoma brachyurum* (Lieven). В оз. Полисто доминировали семь видов: те же шесть, что в оз. Алё, а также *Limnospira frontosa* Sars – вид, предпочитающий олиготрофные водоемы [10].

Коэффициент трофии, рассчитанный по полным спискам видов, максимален для оз. Жижицкое и соответствуют таковым для эвтрофных вод; для оз. Алё – слабоэвтрофных; для оз. Полисто – мезотрофных.

Ряд видов-индикаторов олиго-мезотрофных вод: *Heterocope appendiculata* Sars, *Holopedium gibberum* Zaddach, *Bipalpus hudsoni* (Imhof), отмеченных в оз. Жижицкое в 1950-е гг., не был встречен в наших исследованиях в 2000-е гг. В двух других озерах эти виды встречены в незначительном количестве. Крупный хищник *Bythotrephes longimanus* Leydig, обнаруженный в оз. Полисто в 1970-е гг., в 2000-е не отмечен.

Среднесезонная численность и биомасса зоопланктона озер колебались в широких пределах. Наиболее высокими показателями отличается оз. Жижицкое, летние биомассы зоопланктона которого характерны для эвтрофных водоемов [8]. Самые низкие величины численности и биомассы отмечены в оз. Полисто.

Различно и соотношение таксономических групп планктонных беспозвоночных рассматриваемых озер. В 2000-х гг. доля кладоцер в общей среднесезонной биомассе зоопланктона оз. Алё не превышала 50%, в оз. Жижицкое эта величина составляет 62%, а в оз. Полисто – 70% (рис. 1).

Максимальная величина средней индивидуальной массы зоопланктона отмечена в оз. Полисто, где преобладают крупные ветвистоусые ракообразные; минимальная – в оз. Алё, где высока доля мелких веслоногих рачков (см. табл. 3).

Анализируя многолетнюю динамику количественных показателей зоопланктона озер Жижицкое и Алё, следует отметить рост численности планктонных беспозвоночных от 1950-х к 2000-м гг. (рис. 2).

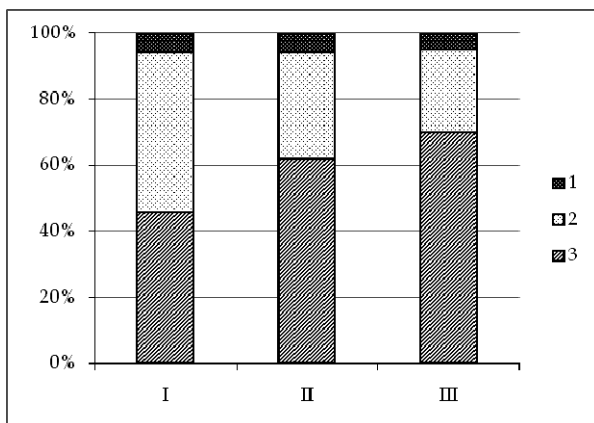


Рис. 1. Доля таксономических групп беспозвоночных исследованных озер в среднесезонной биомассе зоопланктона в начале 2000-х гг.:

I – Алё, *II* – Жижіцкае, *III* – Полісто;
 группы зоопланктона: 1 – Rotifera, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera

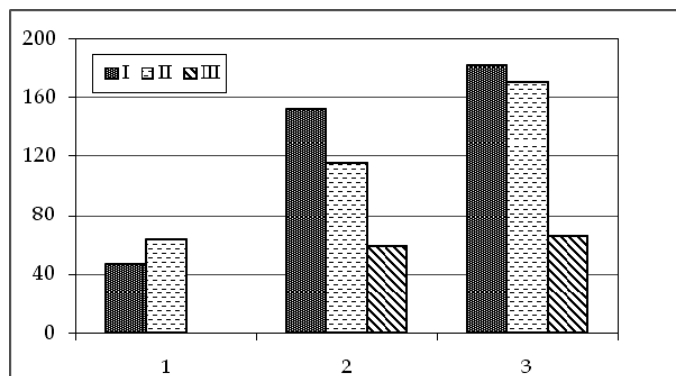


Рис. 2. Численность зоопланктона (тыс. экз./м³) исследованных озер в изучаемый период:

I – Алё, *II* – Жижіцкае, *III* – Полісто;
 годы: 1 – 1950-е, 2 – 1970-е, 3 – 2000-е

Известно, что особенности ландшафта и морфометрии озерной котловины определяют распределение зоопланктона в водоеме [14]. В глубоководном, имеющем крутые берега оз. Алё биомасса летнего зоопланктона в прибрежье, как правило, превышает таковую в центральной части в 2,5–3,5 раза; в среднеглубоком, с пологими берегами оз. Жижіцкае эта величина в прибрежье выше в 1,5–2,5 раза. В этих озерах зоопланктон быстрее развивается на прогреваемых, заросших погруженной растительностью мелководьях. В мелководном оз. Полісто биомасса зоопланктона в прибрежье в 2–4 раза ниже, чем в центре озера, что объяснимо отсутствием температурной стратификации воды в пелагиали, а также частым волнением и ветровым перемешиванием, препятствующими и развитию погруженной растительности и зоопланктона в литорали водоема (см. табл. 3).



Сезонная динамика зоопланктона исследованных водоемов характеризуется ростом биомассы от весны к лету и одним летним пиком в развитии сообщества, который может наблюдаться с начала июня по начало августа — в зависимости от гидротермических условий сезона. Осенний подъем биомассы отмечался только в мелководных озерах — Жижикское [13] и Полисто [19].

Обсуждение

Согласно представлениям о генезисе и эволюции озер, озерная котловина в своем развитии переживает несколько стадий: юности, зрелости, старости и угасания. Анализ морфометрии озерных котловин и гидрологического режима водоемов показывает, что большинство ледниковых озер Псковской области находятся на стадии зрелости, в то время как остаточные озера переживают стадию старости и угасания [11; 12].

Концепция сукцессии озерных экосистем предполагает, что озера проходят последовательно разные стадии трофности: начиная с олиготрофной, через мезотрофную к эвтрофной [21]. Дальнейшее заиление, обмеление, зарастание и заболачивание озер при одновременном усилении гумификации органики приводит к дистрофии, затем озеро замещается болотом.

Характер и направление сукцессии озерных экосистем, как правило, изучают методом сравнения ряда разнотипных водоемов, имеющих приблизительно одинаковый возраст и происхождение, но различных по скорости сукцессии в системах озеро/водосбор [5; 17]. При этом трофический тип озера понимают как этап эволюции — стадию сукцессии экосистемы.

Следовательно, изученные озера можно рассматривать как имеющие одинаковый возраст (после отступления ледника, около 10–12 тыс. лет назад) и находящиеся на разных этапах экологической сукцессии.

По показателям зоопланктона наибольшей трофностью отличается оз. Жижикское, расположенное среди задровых равнин. Видовое разнообразие, удельное число доминантов и количественное развитие зоопланктона, соотношение таксономических групп в общей биомассе сообщества, коэффициент трофии — все эти показатели соответствуют таковым для эвтрофных водоемов [3; 4; 9].

Глубоководное оз. Алё, расположенное на холмисто-моренной возвышенности, по структурным показателям зоопланктона (удельное видовое богатство и удельное число доминантов, индекс видового разнообразия, количественное развитие и др.) можно отнести к мезотрофным водоемам, а по величине коэффициента трофии — слабоэвтрофным водам.

Отмеченные за многолетний период исследований изменения в зоопланктоне озер Жижикское и Алё — рост численности, выпадение из состава видов-индикаторов олиготрофных вод — подтверждают непрекращающийся процесс эвтрофирования. Очевидно, для этих двух водоемов характерна типичная олиготрофно-эвтрофная сукцессия, скорость которой выше в оз. Жижикское, что определяется особенностями равнинного ландшафта и большей (почти в 5 раз) площадью водосбора.



По данным, имеющимся в литературе [11], оз. Полисто отнесено к дистрофным водоемам. Согласно В.Н. Абросову [1; 2], озера могут начать дистрофироваться с разного уровня трофии, что определяется рельефом местности, подстилающими породами, условиями водосбора. Именно особенности озерно-ледникового ландшафта и заболоченного водосбора определяют низкую минерализацию и слабокислую реакцию вод оз. Полисто, что привело к дистрофикации водоема с мезотрофной стадии развития.

Структурные показатели зоопланктона остаточного оз. Полисто не однозначны. Часть общепринятых характеристик (индекс видового разнообразия и коэффициент трофии) соответствует мезотрофным водам; преобладание кладоцер в общей биомассе – характерная черта эвтрофных вод, а низкое количественное развитие зоопланктона и представленность видов-индикаторов олиготрофных вод придают водоему черты олиготрофии. Поэтому по показателям зоопланктона мы относим водоем к мезотрофным с признаками дистрофикации, то есть дистрофирующимся. Одновременно в малых дистрофных внутриводотных озерах этого же ландшафта структурная характеристика зоопланктона полностью соответствуют олиготрофным водоемам [18; 19].

Есть данные, что на стадии угасания озер зоопланктон приобретает черты, характерные для олиготрофных водоемов. Наиболее подходящими индикаторами перехода озер на стадию угасания можно считать снижение численности зоопланктона и коэффициента трофии, а также рост средней индивидуальной массы зоопланктеров [16]. Это хорошо прослеживается при сравнении оз. Полисто с двумя другими исследованными озерами, имеющими такой же возраст и происхождение.

Таким образом, рассматриваемые озера в зависимости от типа рельефа, определяющего скорость сукцессии за счет особенностей биогеохимических процессов, находятся на различных стадиях развития: озера Жижицкое и Алё – на стадии зрелости, Полисто – угасания. Олиготрофно-эвтрофная сукцессия озер идет быстрее на задровых ландшафтах, чем на холмисто-моренных; в условиях озерно-ледникового рельефа для остаточных озерных котловин дистрофикация водоема может начинаться с мезотрофной стадии.

Состав и структура зоопланктона и, соответственно, направление сукцессии сообществ непосредственно зависят от ландшафта и генезиса территории и, в свою очередь, могут служить одним из индикаторов сукцессионной стадии водной экосистемы.

Список литературы

1. Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л., 1982.
2. Абросов В.Н. О стадиях развития озер при гумидном типе лимногенеза // Природа и хозяйственное использование озер северо-запада Русской равнины. Л., 1976. С. 3–19.
3. Андронникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных систем разных трофических типов. СПб., 1996.
4. Андронникова И.Н. Оценка информативности показателей зоопланктона как биоиндикатора в мониторинге озерных экосистем // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб., 2007. С. 212–216.



5. *Антропогенное воздействие на малые озера*. Л., 1980.
6. *Восстановление экосистем малых озер*. СПб., 1994.
7. *Драбакова В.Г., Сорочкин И.Н.* Озеро и его водосбор – единая природная система. Л., 1979.
8. *Китаев С.П.* Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984.
9. *Китаев С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск, 2007.
10. *Коровчинский Н.М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М., 2004.
11. *Лесненко В.К., Аброров В.Н.* Озера Псковской области. Псков, 1973.
12. *Лесненко В.К.* О происхождении болот Псковской области // *Природа и хозяйственное использование озер северо-запада Русской равнины*. Л., 1976. С. 28–39.
13. *Лесненко В.К., Семенова А.А., Судницына Д.Н. и др.* Итоги комплексных исследований малых озер Псковской области // *Продуктивность и рыбохозяйственное освоение водоемов Псковской области* Л., 1982. С. 114–128.
14. *Лобуничева Е.В.* Зоопланктон малых водоемов разных ландшафтов Вологодской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009.
15. *Пидгайко М.Л.* Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М., 1984.
16. *Подшивалина В.Н.* Индикация стадий онтогенеза озер по зоопланктону // *Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем : тезисы II Международной конференции*. СПб., 2011. С. 128.
17. *Трифонов И.С.* Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990.
18. *Черевичко А.В.* Зоопланктон водоемов и водотоков Полистово-Ловатской болотной системы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009.
19. *Черевичко А.В.* Закономерности формирования зоопланктона водоемов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива) // *Поволжский экологический журнал*. 2011. №4. С. 542–548.
20. *Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища*. Тольятти, 1999.
21. *Thinemann A.* Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt European // *Die Binnengewässer*. 1950. Bd. 18. S. 809.

Об авторах

Анна Владимировна Черевичко — канд. биол. наук, науч. сотр. Псковского отделения ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства».

E-mail: acherevichko@mail.ru

Юрий Владимирович Александров — ст. науч. сотр. Псковского отделения ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства».

E-mail: acherevichko@mail.ru

About the authors

Dr Anna Cherevichko, Research Fellow, Pskov Branch of the State Research Institute of Lake and River Fishery.

E-mail: acherevichko@mail.ru

Yuri Aleksandrov, Senior Research Fellow, Pskov Branch of the State Research Institute of Lake and River Fishery.

E-mail: acherevichko@mail.ru