

УДК 574.586

## ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА НА СОСТОЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ ЭВТРОФИРУЮЩЕГОСЯ ОЗЕРА

© 2017 И.С. Трифонова, А.Л. Афанасьева, В.П.Беляков, Д.С. Бардинский, Н.В. Родионова,  
А.Г. Русанов, Е.В. Станиславская

Институт озероведения РАН, г. Санкт-Петербург

Статья поступила в редакцию 18.05.2017

По данным двух лет наблюдений за экосистемой типичного для Северо-Запада России мезотрофного оз. Красного (Карельский перешеек) оценивается влияние гидрологических факторов и эвтрофирования на структуру и количественные показатели основных биологических сообществ. Показана разная реакция планктонных и литоральных сообществ на изменение уровня и температуры. Количественные показатели планктонных сообществ были выше в многоводном теплом 2016 г., а уровень развития литоральных сообществ и их разнообразие заметно ниже. Экспансия чужеродного вида рдестов в результате падения уровня, как и интенсивное цветение воды, свидетельствуют о нарушении устойчивости экосистемы озера в условиях продолжающегося эвтрофирования.

Ключевые слова: озеро, эвтрофирование, гидрологический фактор, биологическое сообщество

Многолетние наблюдения позволяют проследить тенденции изменений озерных экосистем, связанные с эвтрофированием, на фоне межгодовых и сезонных колебаний, обусловленных климатическими флюктуациями. Регулярные исследования мезотрофного (слабо эвтрофного) оз. Красного проводятся с 1964 г. [1, 2]. Пик маловодного периода в начале 70-х годов совпал с резким увеличением антропогенного воздействия на озеро, когда концентрация общего фосфора возросла почти вдвое по сравнению с 60-ми годами, и поступление его увеличилось еще более в период многоводной фазы 80-х [1]. К середине 90-х намечилось снижение содержания фосфора в озерной воде, связанное с резким спадом сельскохозяйственной активности, а с 1998 г. начался новый подъем его концентрации, обусловленный массовым индивидуальным строительством по берегам. В начале 2000-х в период многоводной фазы водности концентрация фосфора оставалась на уровне 90-х годов, но затем снова повышалась и в настоящее время соответствует статусу слабо эвтрофных водоемов [2, 3]. По результатам многолетних наблюдений было установлено, что в условиях постепенного эвтрофирования при относительно стабильной биогенной нагрузке

состояние биологических сообществ озера во многом определяется колебаниями уровня воды и температурными условиями [1, 2].

**Цель работы:** проанализировать влияние изменений уровня на структуру и продуктивность биологических сообществ оз. Красного по данным двух лет наблюдений с резко различными условиями водности и термического режима.

**Материал и методы.** Исследования проводили в течение вегетационных сезонов 2015 и 2016 гг., пробы отбирали два раза в месяц с мая по октябрь. При гидрохимических анализах использовали стандартные методики, разработанные ранее [4]. Оценка степени зарастания береговой зоны озера выполнялась методом глазомерного картирования. Укосы макрофитов отбирались с площади 0,25 м<sup>2</sup> (с применением рамки 0,5×0,5 м). Определение фитомассы (воздушно-сухой вес) выполнялось в лабораторных условиях по стандартной методике [5]. Количественные пробы фитопланктона объемом 0,5 л отбирали батометром Руттнера по горизонтам, фиксировали раствором Люголя, концентрировали отстойным способом и подсчитывали в камере Нажотта объемом 0,05 мл, биомассу водорослей определяли по объемам массовых видов [6]. Количественные пробы перифитона собирали и обрабатывали по методикам, используемым в ИНОЗ РАН [7]. Содержание хлорофилла в планктоне и перифитоне определяли спектрофотометрическим методом в смешанном ацетоновом экстракте и рассчитывали по формулам ЮНЕСКО [8]. Пробы зоопланктона отбирали количественной сетью Джели (газ № 955) по горизонтам, пробы обрабатывались как в живом, так и в фиксированном виде по общепринятой гидробиологической методике [9]. Биомасса рассчитывалась по уравнениям связи длины и индивидуального веса животных [10]. Планктонные простейшие собирали батометром Руттнера объемом 2 л, концентрировали фильтрованием и обрабатывали по стандартной методике [9, 11]. Инфузории были разделены на размерные группы: мелкие (0-40 мкм),

Трифонова Ирина Сергеевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник. E-mail: itrifonova@mail.ru  
Афанасьева Анна Леонидовна, научный сотрудник. E-mail: afal359@mail.ru

Беляков Виктор Павлович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник. E-mail: victor\_beliakov@mail.ru

Бардинский Денис Сергеевич, младший научный сотрудник. E-mail: bardos777@mail.ru

Родионова Наталья Владимировна, научный сотрудник. E-mail: natalia.rodionova.1950@mail.ru

Русанов Александр Геннадьевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник. E-mail: a\_rusanov@yahoo.com

Станиславская Елена Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник. E-mail: stanlen@mail.ru

средние (40-100 мкм), крупные (100-200 мкм) и очень крупные ( $\geq 200$  мкм). Пробы макрозообентоса отбирались в 3-х кратной повторности дночерпателями Экмана и Петерсена (с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup>) в профундали и литорали и обрабатывались по стандартной методике [12].

**Результаты и обсуждение.** По данным многолетних наблюдений за гидрометеорологическим режимом оз. Красного установлено, что с 2006 г. продолжается фаза повышенной увлажненности климата [2]. Наблюдения в 2013 и 2014 гг. выявили тенденцию некоторого снижения количества осадков и уровня воды в озере. Следующий 2015 г. оказался еще более маловодным, особенно в летне-осенний период и более холодным. Как и в предыдущие годы, наивысшие уровни воды отмечались в мае, снижение уровня было особенно заметным в летние месяцы, начиная с конца июля (рис. 1).

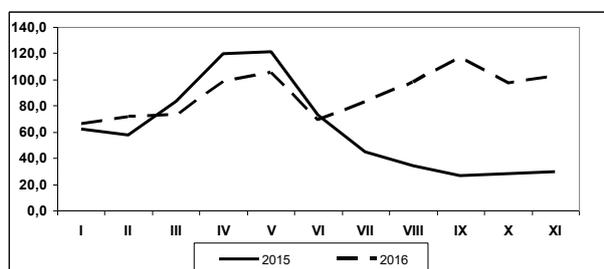


Рис. 1. Изменения уровня воды в оз. Красном

Средняя температура поверхности воды за вегетационный период 2015 г. (май - август) составляла 18,0°C, что было ниже значений за предыдущие годы. Максимальная температура воды в июле - августе достигала 22,7°C. В 2016 г. ожидалось продолжение тенденции снижения увлажненности и, прежде всего, уровня воды в озере. Однако 2016 г. оказался более многоводным, но более теплым. Наивысшие уровни воды отмечались как обычно в мае, снижение уровня в летние месяцы было незначительным, а с конца июля снова началось его повышение (рис. 1). Среднегодовой уровень воды в 2016 г. был заметно выше, чем в 2015 г. (соответственно 87 и 59 см). Средняя температура поверхности воды за вегетационный период 2016 г. (май - август) составляла 19,5°C, а максимальная в конце июля достигала 26°C.

Основные различия термического режима 2016 и 2015 гг. определялись разной степенью весеннего прогрева озера к началу вегетации. В 2016 г. в мае уже отмечалась стратификация воды, тогда как в 2015 г. в эти же сроки в озере еще наблюдалась полная гомотермия. В мае 2016 г. температура воды в озере была на 3-5 градусов выше соответствующих значений 2015 г. Эта разница отразилась на характере стратификации воды, которая в 2016 г. была более выражена и отнесена к умеренному типу, в отличие от слабовыраженного типа в 2015 г.

**Гидрохимические условия** в 2016 г. характеризовались дефицитом кислорода, снижением концентрации минерального фосфора в эпилимнионе до аналитического нуля. Дефицит кислорода

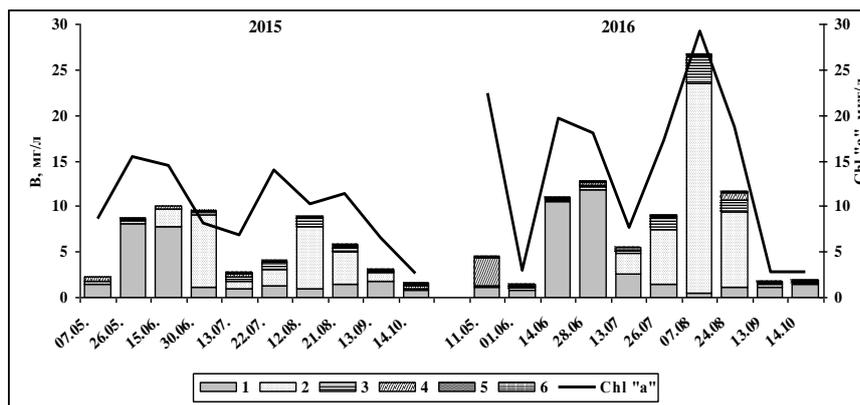
в июле и августе составил 31-28%. Среднее за период исследований содержание фосфатного фосфора в столбе воды в 2016 г. составило 0,024 мг л<sup>-1</sup> по сравнению с 0,015 мг л<sup>-1</sup> в 2015 г., общего фосфора – 0,055 и 0,041 мг л<sup>-1</sup> соответственно. Более высокое поступление фосфора объяснялось смывом с прилегающих территорий в результате повышения уровня, как и повышение содержания гуминовых веществ и снижение прозрачности воды в озере.

Биомасса **фитопланктона** в 2015 г. (средне-взвешенная в слое 0-6 м) изменялась от 1.6 до 10.1 г/м<sup>3</sup> (рис. 2). В сезонной динамике биомассы отмечалось 2 максимума: весенний (в середине июня), обусловленный массовым развитием диатомовых водорослей, и летний (в середине августа), вызванный массовым развитием синезеленых. В начале мая биомасса фитопланктона была 2,3 г/м<sup>3</sup>, преобладали диатомовые (67%) и криптофитовые водоросли (20%), преимущественно *Aulacosira subarctica*, *Stephanodiscus minutulus* и *Chroomonas acuta*. К концу мая биомасса увеличивалась до 8,7 г/м<sup>3</sup>, в основном за счет *A. subarctica*, обычного доминанта летнего планктона оз. Красного [1, 2]. В середине июня отмечался пик биомассы фитопланктона – 10,1 г/м<sup>3</sup>. Наряду с диатомовыми (77%) большую роль по биомассе играли синезеленые водоросли – 21%, главным образом, *Planktothrix agardhii*. В предыдущие годы этот вид появлялся в планктоне значительно позже и в небольшом количестве. К концу июня синезеленые полностью доминировали по биомассе, составляя 83%. В июле биомасса снижалась до 2,7 г/м<sup>3</sup>, за счет резкого сокращения популяции *P. agardhii*. В середине августа отмечался летний максимум биомассы фитопланктона – 8,9 г/м<sup>3</sup>, обусловленный массовым развитием синезеленых (76%). Субдоминантами были динофитовые (12%) и диатомовые (11%). *P. agardhii* определяла до 62% общей биомассы, к концу августа биомасса снижалась, главным образом, благодаря сокращению популяции *P. agardhii*. Доминировали *W. compacta*, *Anabaena lemmermanii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aulacoseira subarctica* и *Ceratium hirundinella*. В сентябре - октябре наблюдалось дальнейшее снижение биомассы до 1,6 г/м<sup>3</sup>. Преобладали диатомовые (49%), преимущественно *A. subarctica* и *A. granulata*, криптоноады и синезеленые (*A. flos-aquae* и *P. limnetica*), все еще составлявшие 15% биомассы.

Средняя биомасса водорослей планктона за вегетационный сезон составила 5,4 г/м<sup>3</sup>. Отличительной особенностью было преобладание в летнем планктоне синезеленых. Массовое развитие *P. agardhii* в качестве монодоминантного вида и «вспышка» его численности в середине августа, определившая летний максимум общей биомассы, может свидетельствовать об усилении эвтрофирования оз. Красного и ухудшении качества воды в нем [13]. В 2016 г. средне-взвешенная биомасса фитопланктона изменялась от 1,8 г/м<sup>3</sup> до 26,7 г/м<sup>3</sup> (рис. 2). В сезонной динамике отмечалось 3 максимума: весенний, обусловленный развитием криптофитовых водорослей, раннелетний, вызванный

вегетацией диатомовых, и позднелетних в начале августа, который определялся развитием синезеленых. В начале мая биомасса водорослей была в 2 раза выше ( $4,5 \text{ г/м}^3$ ), чем в 2015 г., по-видимому, благодаря более сильному прогреву водных масс - почти на  $5^\circ\text{C}$ . Преобладали, как и в предыдущие годы, криптомонады (более 68%) и диатомовые (26%), преимущественно *Cryptomonas erosa*, *Chroomonas acuta*, *Stephanodiscus minutulus* и *Aulacosira subarctica*. В начале июня биомасса фитопланктона снизилась до  $1,4 \text{ г/м}^3$ , преобладали по-прежнему диатомовые,

криptomonаты и динофитовые. В середине июня общая биомасса увеличилась до  $11,1 \text{ г/м}^3$ , главным образом за счет развития диатомовых, прежде всего *A. subarctica* и *Cyclotella bodanica*. В конце июня отмечался первый летний пик биомассы ( $12,8 \text{ г/м}^3$ ). В составе доминантов появилась *Fragilaria crotonensis* - типичная летняя планктонная форма, характерная для многолетних лет. В многолетние 90-е годы она была абсолютным доминантом летнего планктона [2, 13].



**Рис. 2.** Сезонная динамика содержания хлорофилла «а» (Chl «а») и биомассы (B) фитопланктона в оз. Красном в 2015 и 2016 гг.: 1 – Bacillariophyta, 2 – Cyanophyta, 3 – Dinophyta, 4 – Cryptophyta, 5 – Chlorophyta, 6 – Euglenophyta

В середине июля биомасса фитопланктона снизилась за счет уменьшения численности диатомовых. В составе доминантов появились синезеленые водоросли, главным образом *Aphanizomenon flos-aquae*, *Woronichinia compacta* и *Snowella lacustris*. К концу июля при максимальном прогреве воды имассовом развитии синезеленых биомасса увеличилась до  $9 \text{ г/м}^3$ , отмечалось достаточно интенсивное цветение воды. Субдоминантами были диатомовые и динофитовые водоросли. Летний максимум фитопланктона ( $26,7 \text{ г/м}^3$ ) в начале августа был в 3 раза выше, чем в 2015 г. и определялся развитием синезеленых (86%), преимущественно *A. flos-aquae*. Субдоминантами были динофитовые, в основном *Ceratium hirundinella*, с численностью более высокой, чем в предыдущем году. Видовое богатство синезеленых водорослей также достигало максимального значения - 14 таксонов по сравнению с 8 таксонами в 2015 г. К концу августа биомасса снизилась до  $11,69 \text{ г/м}^3$ , главным образом за счет сокращения популяций синезеленых, по-прежнему преобладавших по биомассе (71%). Основу биомассы фитопланктона продолжали создавать *A. flos-aquae* (75%) и *C. hirundinella* (14%). В 2016 г. не было зафиксировано существенного развития *Planktothrix agardhii*. В сентябре и октябре наблюдалось снижение биомассы до  $1,8 \text{ г/м}^3$ . Основную роль в создании биомассы играли диатомовые (64%) и криптофитовые водоросли (16%).

Содержание хлорофилла «а» в 2015 г. изменялось от  $2,6$  до  $16,4 \text{ мг/м}^3$  и от  $2,7$  до  $30 \text{ мг/м}^3$  в 2016 г.

Средние величины за период открытой воды соответственно составили  $9$  и  $12,6 \text{ мг/м}^3$ . Пики концентрации хлорофилла «а» в оба года совпадали с максимумами биомассы фитопланктона. В 2015 г. их было 2, а в 2016 г. - 3. Содержание хлорофилла подтверждает, что уровень продуктивности фитопланктона в 2016 г. был значительно выше, чем в 2015 г.: средневзвешенная биомасса планктонных водорослей за V-X составила соответственно  $7,5$  и  $5,4 \text{ г/м}^3$ . Также существенно увеличилась роль синезеленых водорослей в планктоне: возросли как абсолютные величины их биомассы, так и видовое богатство. Значительное возрастание количественных показателей фитопланктона в 2016 г., как общей биомассы и содержания хлорофилла «а», так и биомассы синезеленых водорослей, определялось теплыми погодными условиями и увеличением содержания биогенных элементов, что свидетельствует об интенсивном эвтрофировании озера.

В зоопланктоне за два года обнаружено 46 таксонов: Rotifera – 16, Cladocera – 15, Calanoida – 3, Cyclopoidea – 12. Сравнение видового состава зоопланктона за два года (табл.1) свидетельствует об его устойчивости ( $I=0,81$ ). В сентябре 2015 г. впервые за все годы исследований обнаружен новый вид - вселенец *Kellicottia bostoniensis*, который составлял 19,6% общей численности зоопланктона и вытеснял аборигенную *Kellicottia longispina*. В 2016 г. *K. bostoniensis* появилась в планктоне в начале июля, но ее численность не превышала 0,6%.

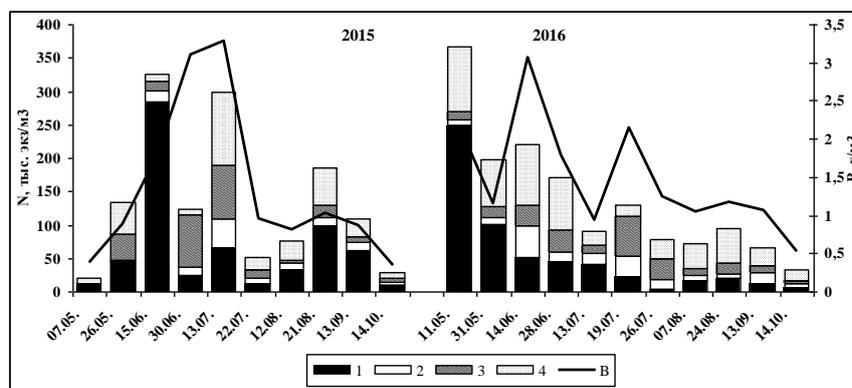
**Таблица 1.** Количественные показатели зоопланктона в оз. Красном в 2015-2016 гг.

| Параметры                  | 2015 г. | 2016 г. | Средние за 2015-2016 гг. | Средние на 1963-2011 гг. |
|----------------------------|---------|---------|--------------------------|--------------------------|
| Число видов                | 35      | 41      | 38                       | 34                       |
| N, тыс.экз./м <sup>3</sup> | 117,7   | 138,2   | 153,5±1,6                | 181,0±1,8                |
| B, г/м <sup>3</sup>        | 1,1     | 1,1     | 1,9±0,1                  | 1,8±0,1                  |

К массовым видам относились: в 2015 г. - *Conochilus unicornis*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra eurypthera*, *Kellicottia bostonitnsis*, *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops strenuus*, *Thermocyclops oithonoides*; в 2016 г. - *C. unicornis*, *Daphnia cristata*, *E. gracilis*, *T. oithonoides*. В оба года доминирующие группы дополнялись копеподами и науплиями веслоногих рачков. В сезонной динамике численности и биомассы зоопланктона в 2015 г. сохранялась многолетняя схема [2, 14], когда при низких температурах воды в мае доминировал комплекс из веслоногих рачков и коловраток. В это время количественное развитие зоопланктона минимальное – 19,6 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0,3 г/м<sup>3</sup> (рис.3). В первой декаде июня, когда вода прогревалась до 15-16°С, коловратки достигали максимального развития, составляя 87% общей численности и 53% общей биомассы. Все три пика численности зоопланктона - в июне – 326,2, в июле – 298,6 и в августе – 185,6 тыс. экз./м<sup>3</sup>, были более чем на 50% обеспечены коловратками. Веслоногие рачки вносили существенный вклад в численность зоопланктона в мае (до 63%), конце июня (71%) и начиная со второй половины августа (от 32% до 42%), а их роль в формировании биомассы была существенной на протяжении всего вегетационного сезона - от 30% до 97%.

Вклад в общую численность ветвистоусых рачков был заметным только в июле (до 25%), а начиная со второй половины августа - и в биомассу (до 63%), что связано с прогревом воды, необходимым для размножения и роста теплолюбивых кладоцер. Наблюдалось постепенное нарастание биомассы зоопланктона до максимальных величин в конце июня (3,1 г/м<sup>3</sup>), когда в массе развивался *Eudiaptomus gracilis*, и в середине июля (3,2 г/м<sup>3</sup>), за счет *E. gracilis* и крупной коловратки *Asplanchna*

*priodonta*. В последующие сроки диапазон биомасс составил 0,3-1,0 г/м<sup>3</sup> (рис. 3). В 2016 г. более раннее вскрытие озера и соответственно более ранний прогрев воды способствовал уже в первой декаде мая обильному развитию коловраток. Максимальная численность 367,4 тыс. экз./м<sup>3</sup> и высокая биомасса зоопланктона – 2,2 г/м<sup>3</sup> отмечены в начале мая за счет массового развития коловраток. На долю *Conochilus unicornis* приходилось 48% общей численности, а на долю *Asplanchna priodonta* – 56% общей биомассы (рис. 3). В дальнейшем численность зоопланктона, сформированная на 50-70% веслоногими рачками, постепенно уменьшалась, давая небольшие (по сравнению с первым пиком) численности, диапазон которых составлял 32 - 221 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Основу биомассы составляли ветвистоусые и веслоногие рачки. Июньский максимум биомассы 3,1 г м<sup>3</sup> эти группы обеспечили в равных долях, а в июльском пике доля ветвистоусых была незначительно выше. В целом, многоводный и более теплый 2016 г. был более благоприятным для развития ветвистоусых рачков, и их вклад был существенным как в общую биомассу, так и общую численность зоопланктона. Можно предположить, что низкое развитие коловраток после ранневесенней вспышки связано с высоким уровнем воды и, возможно, угнетением зоопланктона при массовом развитии синезеленых. Развитие зоопланктона как гетеротрофного звена определяют сложные причинно-следственные связи, хотя температурные условия и пища имеют наибольшее значение [2, 14, 15]. Средние за вегетационный сезон величины численности и биомассы зоопланктона в 2016 г. были выше, чем в 2015 г. и составляли соответственно 138,2 и 117,7 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1,5 и 1,1 г/м<sup>3</sup>.



**Рис. 3.** Сезонная динамика численности (N) и биомассы зоопланктона (B) в оз. Красном в 2015 и 2016 гг.: 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Calanoida, 4 – Cyclopoida

Основу сообщества простейших составляют виды, принадлежащие к 5 отрядам: Gymnostomata, Oligotricha, Peritricha, Hymenostomata и Heterotricha. Доминирующие виды относились, в основном, к отряду Oligotricha. Это виды *Strombidium mirabile*, *Strombidium viride f. pelagica*; *Strobilidium velox*, *Tintinopsis cratera*. Все они принадлежат к среднеразмерной фракции (40-100 мкм). Из отряда Gymnostomata наиболее часто встречался *Urotricha farcta*, из фракции (0-40 мкм). Наиболее часто встречаемые виды крупноразмерной фракции (от 100 мкм и выше) - *Didinium balbianii*, *Didinium nasutum* и *Amphileptus claparedei*. Кроме этих видов в мае - июне, а затем со второй половины августа и до конца сезона в планктоне заметно присутствие крупной (200-250 мкм) инфузории *Stokesia vernalis*. Весной и осенью в незначительном количестве присутствовал холодноводный вид *Amphileptus trachelioides* - активный хищник, достигающий в длину 400 мкм. В конце мая - начале июня, а также в сентябре эпизодически отмечался *Stentor polymorphus*. В середине сезона при сильном прогревании воды часто развивались в незначительном количестве

*Paramecium caudatum* (до 300 мкм) и *P. bursaria* (до 150 мкм).

Для оз. Красного характерна сезонная динамика протозойного планктона с преобладанием весеннего пика численности и биомассы и небольшим подъёмом в августе [2]. Массовому развитию инфузорий в начале сезона способствует большое количество пищи и запаздывание в развитии метазойного зоопланктона, который с наступлением лета активно их выедает. Преобладают в этот период представители среднеразмерной группы - *Tintinnidium cratera*, *Strombidium viride*, *S. viride f. pelagica*, *S. velox*. Наибольшие отличия сезонов 2016 и 2015 гг. отмечались в мае и августе (рис. 4). Численность и биомасса простейших в мае 2015 г. были ниже, чем в более теплом мае 2016 г., при этом их снижение в июне было более резким в 2016 г. В 2016 г. в планктоне развивались: в средних и нижних слоях воды крупная хищная холодолюбивая *Amphileptus trachelioides* (400 мкм) до конца июня, крупная (до 250 мкм) *Stokesia vernalis* в мае, а также *Amphileptus claparedei* (160 мкм) на протяжении почти всего сезона.

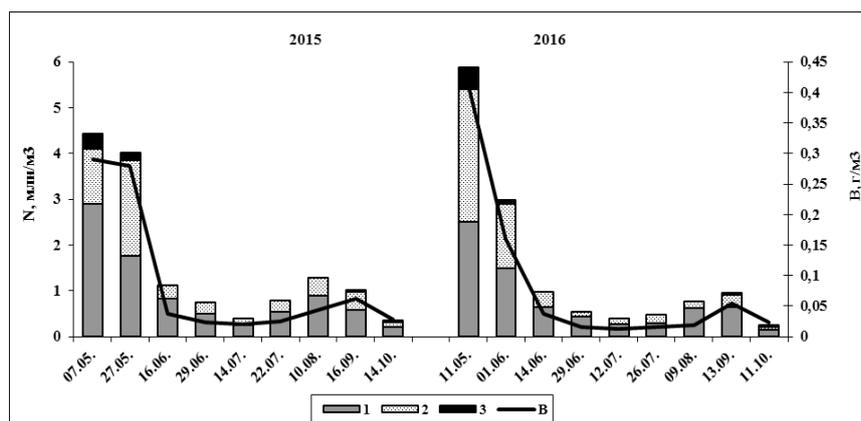


Рис. 4. Сезонная динамика численности (N) и биомассы (B) простейших оз. Красного в 2015 и 2016 гг.: Численность фракций: 1 – 0-40 мкм, 2 – 40-100 мкм, 3 – от 100 мкм и выше; B – биомасса

В сообществе макрофитов на фоне низкого уровня воды в 2015 г. произошло резкое увеличение распространения и фитомассы чужеродного для водной флоры озера вида - рдеста курчавого (*Potamogeton crispus* L.). Данный вид характерен для эвтрофных водоемов [16] и ранее не встречался в оз. Красном [17, 18]. В период повышенного уровня в 2012-13 гг. рдест курчавый медленно распространялся вдоль южного берега юго-восточного района озера в месте впадения р. Странница. Со снижением уровня в 2014 г. произошло значительное увеличение площади распространения рдеста курчавого вдоль всего южного берега юго-восточного и центрального района озера. Однако в 2014 г. он в основном образовывал смешенные группировки с рдестом пронзеннолистным (*Potamogeton perfoliatus*), а чистые ценозы рдеста курчавого оставались еще сильно изреженными. В 2015 г. дальнейшая

экспансия рдеста курчавого вдоль южного берега озера сопровождалась резким разрастанием ранее отдельно произрастающих куртин и смыканием их в единые заросли с высокими значениями фитомассы до 160-200 г/м<sup>2</sup>. Экспансия вида-вселенца привела к тому, что в юго-восточном районе озера рдест курчавый сравнялся по значимости с доминантом погруженной растительности оз. Красного – рдестом пронзеннолистным, а на значительных участках береговой линии в центральном районе рдест курчавый занял лидирующие позиции, вытеснив рдест пронзеннолистный. Агрессивное расселение рдеста курчавого сопровождалось зарастанием участков берега, ранее практически свободных от погруженной растительности. Кроме того, интенсивное разрастание зарослей рдеста курчавого приводило к замусориванию береговой линии отмершими растениями, что снижало рекреационную

привлекательность берегов оз. Красного. Снижение уровня воды в 2015 г. сказалось положительно на продукционных показателях ценозов крупнолистных рдестов. На мелководье в районе впадения р. Страницы фитомасса рдеста пронзеннолистного увеличилась до 140 г/м<sup>2</sup>, а рдеста блестящего – до 120 г/м<sup>2</sup>. Кроме того, появился новый для флоры озера вид – шелковник дихотомический (*Batrachium dichotomum* = *B. peltatum*). Единичные растения шелковника дихотомического в 2015 г. встречались среди зарослей рдеста курчавого вдоль юго-восточного берега озера. В 2016 г. подъем уровня привел к полному исчезновению зарослей рдеста курчавого и шелковника дихотомического на протяжении всего юго-восточного берега оз. Красного. При этом заросли рдеста пронзеннолистного и рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) сохранились, закрепляя за крупнолиственными рдестами роль эдификаторов в сообществе макрофитов оз. Красного. В целом, наблюдения за изменением растительного покрова литорали оз. Красного в 2015-2016 гг. свидетельствуют о том, что колебания уровня воды в пределах среднегодовых значений слабо влияют на площадь зарослей основных доминантов растительного сообщества – тростника обыкновенного (*Phragmites australis*), камыша озерного (*Scirpus lacustris*) и рдеста пронзеннолистного. В экологических группах низкотравных гелофитов и гигрофитов, играющих подчиненную роль в растительном сообществе оз. Красного, подъем уровня воды в 2016 г. приводил к разрастанию зарослей ситняка болотного (*Eleocharis palustris*), наумбургии кистецветной (*Naumburgia thyrsoiflora*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*) и осоки острой (*Carex acuta*), ранее

находившихся на обсушенной литорали. В тоже время, сильные изменения в группе погруженных укореняющихся гидрофитов, связанные с агрессивным распространением рдеста курчавого в 2015 г., указывают на продолжающееся эвтрофирование озера. Хотя рдест курчавый считается показателем эвтрофирования [16], другие факторы, помимо увеличения концентрации фосфора, также могли способствовать его распространению в озере. Известно, что этот вид имеет преимущества перед другими видами рдестов благодаря толерантности к низким температурам, позволяющей ему выживать подо льдом и быстро расти, когда температура воды достигает 10-15°C [19]. Таким образом, более низкая температура воды в 2015 г. могла быть дополнительным фактором, способствующим широкой экспансии этого вида на литорали оз. Красного.

Различия уровня режима озера в 2015 и 2016 гг. приводили к структурным перестройкам сообщества перифитона. Более низкая температура воды весной 2015 г. определяла сдвиг максимального развития обрастаний на середину июня, тогда как в более теплое 2016 г. высокий подъем биомассы перифитона был зафиксирован уже в мае (рис. 3). Минимальное развитие обрастаний в 2015 г. приходилось на июль, а в 2016 г. снижение биомассы наблюдалось на протяжении всех летних месяцев, особенно в августе, что определялось аномально высоким уровнем воды и массовым развитием фитопланктона в этот период. В оба года биомассу перифитона определяли диатомовые водоросли, в 2015 г. отмечено значительное развитие зеленых водорослей (рис. 5).

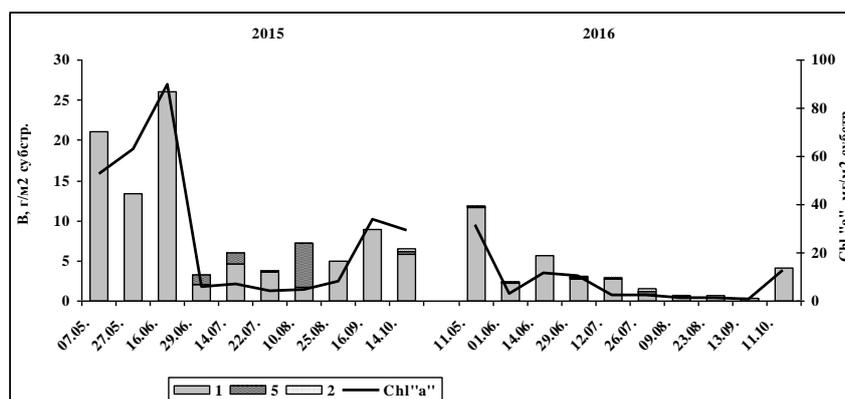


Рис. 5. Сезонная динамика биомассы (B) и содержания хлорофилла «а» (Chl «а») в перифитоне оз. Красного в 2015 и 2016 гг. Обозначения как на рис. 2

В оба года в весной и в начале лета доминировали *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria capucina*, *Melosira varians*, летом преобладали *Cymbella lanceolata* и виды рода *Cocconeis*. В 2015 г. в середине лета, как обычно, в составе комплексов обрастаний появлялись виды рода *Oedogonium*, в 2016 г. зеленые водоросли практически не встречались. В осенний период 2015 г. доминировала *M. varians*, в 2016 г. - виды рода *Cocconeis*. Следует отметить, что в 2016 г.

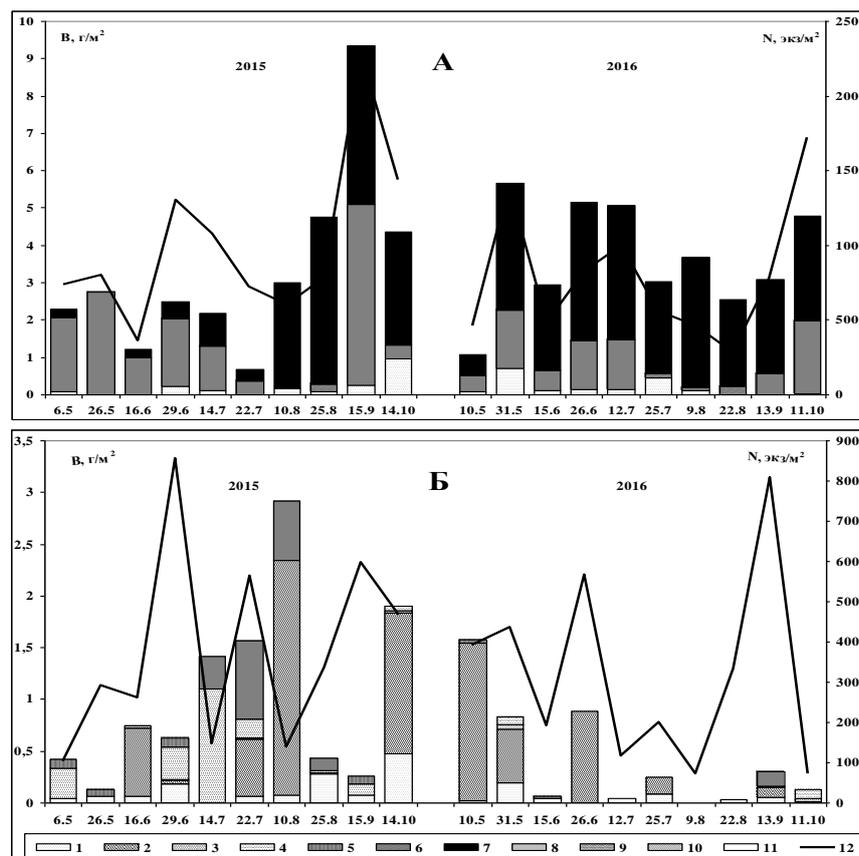
из состава перифитона полностью выпадала *Ulnaria ulna*, основной доминант весенне-осеннего периода на протяжении длительного ряда лет [2, 20]. Рассматриваемые годы отличались и видовым богатством перифитона. Как правило, в составе перифитона развивается от 30 до 40 видов, в 2016 г. на фоне значительного повышения уровня воды в летне-осеннее время в перифитоне было отмечено всего 5-7 видов водорослей. Индекс видового разнообразия

Шеннона в 2015 г. изменялся от 2,5 до 3,2, а в 2016 г. - от 0,38 до 2,5, т.е. происходило его заметное снижение, особенно в летние и осенние месяцы. Биомасса перифитона изменялась от 3,2 до 21,2 г/м<sup>2</sup> субстр. в 2015 г и от 0,29 до 11,8 г/м<sup>2</sup> субстр. в 2016 г., а содержание хлорофилла «а» - от 2,7 до 63,0 и от 0,65 до 31,6 мг/м<sup>3</sup> соответственно. В целом, уровень развития перифитона в 2016 г. был заметно ниже, чем в 2015 г. В среднем, биомасса составляла 3,2 г/м<sup>2</sup> субстр., тогда как в 2015 г. - 8,7 г/м<sup>2</sup> субстр. Интересно отметить, что в другие периоды повышенной водности в озере столь значительных изменений в структуре и уровне развития перифитона не наблюдалось [2].

На количественные показатели **макрозообентоса** гидрологические факторы влияют прямо, определяя скорости роста, сроки размножения гомотопных животных, а также условия для вылета, роения и формирования новой генерации гетеротопных популяций (насекомых), и косвенно - через общие изменения трофических условий. В обоих случаях проявляется определенное отставание по времени. В годы с устойчивой стратификацией и дефицитом кислорода у дна из профундали почти полностью исчезают личинки *Chironomus anthrac-*

*cinus*, снижается доля *C. plumosus*, а доля *Chaoborus crystalinus* растет [21]. В 2014-2016 гг. доля последних в профундали достигала 86-32% общей численности зообентоса, но их численность в течение года зависела и от уровня развития зоопланктона.

В 2016 г. большую долю зообентоса профундали составляли не хабориды, а хирономиды и олигохеты, что было следствием более слабого развития зоопланктона и накопления детрита на дне. В результате среднегодовая численность зообентоса снизилась по сравнению с предыдущим годом, а биомасса выросла - 796 экз./м<sup>2</sup> и 4,1 г/м<sup>2</sup> соответственно. Из-за повышения уровня в 2016 г. отмечен больший период стратификации (от конца июня до конца августа), сопровождающийся низкими концентрациями растворенного кислорода в придонной воде и выпадением более оксифильных популяций, например *C. anthracinus*. Напротив, в 2015 г. эти популяции были заметны, отсюда и общие показатели зообентоса были выше, чем в 2014 г. - 1010 экз./м<sup>2</sup> и 3,7 г/м<sup>2</sup>, хотя доминировали хаборус и хирономус, а субдоминантами были олигохеты. Тем не менее, показатели для зоны профундали в 2015 и 2016 гг. либо соответствуют их среднемноголетним значениям (численность) или ниже их (биомасса).



**Рис. 6.** Изменение суммарной численности (N) и биомассы (B) основных видов и групп макрозообентоса в профундали (А) и литорали (Б) оз. Красного в 2015 и 2016 гг.: Биомасса: 1 - Oligochaeta, 2 - Mollusca, 3 - Hydracarina, 4 - Ephemeroptera, 5 - Trichoptera, 6 - *Chaoborus crystalinus*, 7 - *Chironomus plumosus*, 8 - *C. anthracinus*, 9 - Procladius spp, 10 - Chironomidae, 11 - Varia; 12 - численность (N)

Погодные условия в осенний период влияют на количественные показатели популяций зообентоса весной следующего года. При резком похолодании вылет летней генерации приводит к почти полной ее гибели, и наоборот, например, в 2015 г. имаго летней генерации *Chironomus* не успели вылететь поздней осенью, что сохранило численность популяции, и вылет комаров был отмечен весной в начале мая 2016 г. (рис. 6 А).

Рассмотренные выше различия двух лет сказались и на продукционных характеристиках сообщества зообентоса в профундали. Годовая продукция зообентоса в 2015 г. составила 1,6 г С/м<sup>2</sup>, и хотя вклад хаборид составил около 50%, но поскольку их рацион пополняется за счет зоопланктона, то продукционный баланс в сообществе выровнен. Максимальные суточные значения продукции отмечены в сентябре, когда в профундаль поступил весь пул органического детрита. Но в 2016 г. продукция зообентоса в профундали составила только 1,1 г С/м<sup>2</sup> и явного пика продукции не отмечено. Деструкционная активность зообентоса профундали составила в 2015-2016 гг. соответственно 1,7 г С/м<sup>2</sup> и 1,4 г С/м<sup>2</sup>. В соответствии с различием климатических и трофических условий изменялась и структура сообщества на литорали. Хотя состав доминантов почти не изменился: если в 2015 г. в общей численности бентоса, а особенно в общей биомассе, заметна роль не только хирономид, но и поденок, ручейников и моллюсков, то в 2016 г. роль хирономид была заметно выше и снижалась только в периоды вылетов имаго (рис. 6 Б). Доминанты и субдоминанты зообентоса литорали представлены 10-12 видами моллюсков, поденок, ручейников и хирономид. Среднегодовые биомассы на литорали в 2015 и 2016 гг. составили соответственно 3,1 и 1,8 г/м<sup>2</sup>, что немного ниже среднемноголетних значений [2, 21]. Численность же была несколько выше среднемноголетних значений, снижалась от 2015 г. к 2016 г. и в среднем составила 3752 и 3178 экз./м<sup>2</sup>.

Вследствие высокого уровня воды и изменения распределения популяций крупных двустворчатых моллюсков родов *Unio* и *Anadonta* на литорали их развитие в 2016 г. было ниже, чем в предыдущие годы – 18 экз./м<sup>2</sup> и 1,6 кг/м<sup>2</sup>. Условия распределения изменились для большинства литоральных видов, поскольку предпочитаемые глубины на значительный срок совмещались со слишком плотными грунтами береговой полосы. Максимальная продуктивность зооценоза литорали *Cladotanytarsus mancus* - *Stictochironomus crassiforceps* в 2015 г. отмечена в июле, а в целом за год она составила около 1,4 г С/м<sup>2</sup>. Наибольший вклад внесли популяции детритофагов - собирателей (около 75%), а фильтраторы, если не считать крупных двустворчатых моллюсков, меньше - 13%. В 2016 г. годовая продукция зооценоза составила только 0,9 г С/м<sup>2</sup>, тоже преобладала детритная цепь и наибольшие величины приходились на вторую половину сезона, когда существенно падал уровень озера. Суммарная годовая деструкция зооценоза в 2015-2016 гг. составила соответственно 1,8 и 1,2 г С/м<sup>2</sup>.

### Выводы:

1. Из двух рассматриваемых лет 2016 г. оказался более многоводным, но более теплым. Раннее прогревание обусловило раннее установление стратификации воды, которая была более устойчивой в отличие от слабовыраженного типа в 2015 г. Гидрохимические условия в 2016 г. характеризовались дефицитом кислорода, снижением концентрации минерального фосфора в эпилимнионе до аналитического нуля и более высоким средним содержанием общего фосфора, которое объяснялось смывом с прилегающих территорий в результате повышения уровня.

2. Количественные показатели планктонных сообществ в 2016 г. были значительно выше, чем в 2015 г. Средневзвешенная биомасса фитопланктона за V-X составила соответственно 7,5 и 5,4 г/м<sup>3</sup>, содержание хлорофилла «а» - 12,6 и 9 мг/м<sup>3</sup>. В сезонной динамике в 2015 г. было 2 максимума биомассы фитопланктона, а в 2016 г. - 3. В условиях более теплого лета 2016 г. летний максимум был в 2 раза выше, отмечалось увеличение биомассы сине-зеленых водорослей и их таксономического разнообразия. С конца июня до конца сентября наблюдалось интенсивное цветение воды за счет их массового развития.

3. Средние за вегетационный сезон величины численности и биомассы зоопланктона в 2016 г. были выше, чем в 2015 г. Раннее вскрытие озера и более ранний прогрев воды способствовали уже в первой декаде мая обильному развитию колорадок, отмечались максимальная численность и биомасса зоопланктона. В дальнейшем численность постепенно уменьшалась, основу биомассы составляли ветвистоусые и веслоногие рачки. Численность и биомасса простейших в мае 2016 г. была выше, чем в более холодном мае 2015 г.

4. На литоральные сообщества изменение уровня оказывало в целом отрицательное воздействие. В составе погруженной растительности в маловодном 2015 г. происходило агрессивное распространение чужеродного вида - рдеста курчавого. В 2016 г. в результате резкого повышения уровня воды заросли вида полностью исчезли. Уровень развития перифитона и его видовое богатство в многоводном 2016 г. был заметно ниже, чем в 2015 г. Вместо обычных 30-40 видов на фоне значительного повышения уровня воды в летне-осеннее время в перифитоне было отмечено всего 5-7 видов водорослей. Для литорального зообентоса при повышении уровня отмечена тенденция перестройки структуры в сторону преобладания детритофагов и пелофилов. Численность, биомасса и продукция зообентоса в профундали оказались более устойчивыми.

5. Экспансия чужеродного вида рдестов в результате падения уровня, как и интенсивное цветение воды свидетельствуют о нарушении устойчивости экосистемы озера. Массовое развитие синезеленых стимулировалось увеличением содержания биогенных элементов в результате смыва с берегов из-за повышения уровня и высокой температурой воды. Полученные результаты подтверждают

существенное влияние колебаний водности и температуры на состояние экосистемы озера и качества воды в нем в условиях продолжающегося эвтрофирования.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Методические аспекты лимнологического мониторинга / под ред. И.С. Трифоновой. Л.: Наука, 1988. 184 с.
2. Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования / под ред. И.С. Трифоновой. СПб: «Лемма», 2008. 246 с.
3. OECD. Eutrophication of waters, monitoring, assessment and control / Ed. R.A. Vollenweider – OECD, Paris, 1982. 154 p.
4. Алекин, О.А. Химический анализ вод суши. – Л.: Гидрометеиздат, 1954. 200 с.
5. Катанская, В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. – Л.: Наука, 1981. 187 с.
6. Гусева, К.А. К методике учета фитопланктона // Труды Ин-та биологии водохранилищ. – Л.: Гидрометиздат, 1959. Т. 2. С. 44-51.
7. Станиславская, Е.В. Продукционная характеристика растительного перифитона // Е.В. Станиславская, И.С. Трифонова // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. – Л.: Наука, 1984. С. 192-206.
8. UNESCO working group № 17. Determination of photosynthetic pigments in seawater. – Paris, 1966. 69 p.
9. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л., 1984. 32 с.
10. Балушкина, Е.В. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Е.В. Балушкина, Г.Г. Винберг // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. – Л.: Наука, 1979. С. 58-79.
11. Локоть, Л.И. Экология рясничных простейших в озерах Центрального Забайкалья. – Новосибирск: Наука, 1987. 153 с.
12. Боруцкий, Е.В. К вопросу о технике количественного учета донной фауны // Труды Лимнол. станции в Косине. 1934. Вып. 17. С. 119-136.
13. Трифонова, И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. – Л.: Наука, 1990. 178 с.
14. Трифонова, И.С. Сезонная и многолетняя динамика фито- и зоопланктона и их взаимоотношения в мезотрофном озере / И.С. Трифонова, Е.С. Макарецова // Биология внутренних вод. 2006. №3. С. 18-25.
15. Иванова, М.Б. Изучение воздействия абиотических факторов среды на развитие гидробионтов в озерах и значение сравнительно-лимнологических исследований водных экосистем // Труды ЗИН АН СССР. 1987. Т. 165, С. 35-44.
16. Penning, W.E. Classifying aquatic macrophytes as indicators of eutrophication in European lakes / W.E. Penning, M. Mjelde, B. Dudley et al. // Aquatic Ecology. 2008. Vol. 42, P. 237-251.
17. Катанская, В.М. Высшая водная растительность оз. Красного // Озера Карельского перешейка: Лимнологические циклы озера Красного. – Л.: Наука, 1971. С. 375-451.
18. Распопов, И.М. Видовое и ценотическое разнообразие макрофитов озера Красного в многолетнем аспекте / И.М. Распопов, А.Г. Русанов // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2010. № 8. С. 67-74.
19. Tobiessen, P. Temperature and light effects on the growth of *Potamogeton crispus* in Collins Lake, New York State / P. Tobiessen, P.D. Snow // Canadian Journal of Botany. 1984. Vol. 62, P. 2822-2826.
20. Станиславская, Е.В. Сезонная и межгодовая динамика доминирующих видов диатомовых водорослей перифитона в оз. Красном (Карельский перешеек) // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей. Мат-лы. X Междуна. науч. конф. диатомологов стран СНГ. – Минск: изд-во БГПУ, 2007. С. 139-142.
21. Кузьменко, К.Н. Изменения сообщества макрозообентоса в многолетнем ряду // Методические аспекты лимнологического мониторинга. – Л.: Наука, 1988. С. 93-102.

## INFLUENCE OF HYDROLOGICAL REGIME CHANGES ON THE STATE OF BIOLOGICAL COMMUNITIES OF A LAKE IN CONDITION OF EUTROPHICATION

© 2017 I.S. Trifonova, A.L. Afanasieva, D.S. Bardinskiy, V.P. Belyakov, N.V. Rodionova, A.G. Rusanov, E.V. Stanislavskaya

Institute of Limnology RAS, St.Peterburg

According to the data of two years observations over an ecosystem of the mezotrophyc lake Krasnoe (Karelian Isthmus), typical for the Northwest of Russia influence of hydrological factors, first of all water level, and eutrophication on structure and abundance of the main biological communities has been estimated. Different reaction of planktonic and littoral communities to changes of water level and temperature is shown. Quantitative indices of planktonic communities were higher in warm 2016 abounding in water, but the level of development of littoral communities and their diversity were much lower. Expansion of an alien species of *Potamogeton* as a result of level fall, as well as intensive water bloom testify to the violation of ecosystem stability of the lake in the conditions of the proceeding eutrophication.

Key words: lake, eutrophication, hydrological factor, biological community

Irina Trifonova, Doctor of Biology, Chief Research Fellow. E-mail: itrifonova@mail.ru; Anna Afanasieva, Research Fellow. E-mail: afal359@mail.ru; Viktor Belyakov, Candidate of Biology, Senior Research Fellow. E-mail: victor\_beliakov@mail.ru; Denis Bardinskiy, Minor Research Fellow. E-mail: bardos777@mail.ru; Natalia Rodionova, Research Fellow. E-mail: natalia.rodionova.1950@mail.ru; Alexander Rusanov, Candidate of Biology, Senior Research Fellow. E-mail: a\_rusanov@yahoo.com; Elena Stanislavskaya, Candidate of Biology, Senior Research Fellow. E-mail: stanlen@mail.ru