

УДК 574.583(28):591

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА
ВОДОЁМОВ СИСТЕМЫ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ
(на примере Полистово-Ловатского болотного массива)**

А. В. Черевичко

*Псковское отделение Государственного научно-исследовательского института
озерного и речного рыбного хозяйства
Россия, 180007, Псков, Горького, 13
E-mail: acherevichko@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.09.09 г.

Закономерности формирования зоопланктона водоёмов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива). – Черевичко А. В. – Изучены состав и структура зоопланктона водоёмов Полистово-Ловатской болотной системы, имеющих одинаковое происхождение, образовавшихся путем заболачивания единого последующего озера и находящихся на разных стадиях экологической сукцессии. На основании полученных данных о видовом и количественном составе, а также литературных данных о спектрах питания видов выявлено, что в сукцессионном ряду водоёмов болотной системы «мезотрофное озеро → дистрофное озеро → верховое болото (вторичные водоёмы)» в зоопланктоне происходит уменьшение видового богатства, смена пастбищных трофических цепей на детритные, снижается варьирование показателей таксономической структуры, виды-эврибионты замещаются стенобионтами.

Ключевые слова: экологическая сукцессия, первичные озёра, вторичные водоёмы, зоопланктон, трофическая структура, коэффициент стенобионтности.

Zooplankton formation regularities in upper-bog reservoirs (with the Polistovo-Lovatskaya upper-bog system as an example). – Cherevichko A. V. – The zooplankton composition and structure were studied in the water bodies of the Polistovo-Lovatskaya bog system, which have the same origin (formed by swamping of a post-glacial lake) and are at different stages of ecological succession. On the basis of our data of the specific and quantitative composition of the communities under study, as well as on published data about the feeding spectra of species it has been revealed that the specific zooplankton diversity reduces, pasture trophic chains are replaced by detrital ones, the variations of the taxonomic structure indices decrease, and eurybionts are replaced by stenobionts in the succession series of water bodies in the «mesotrophic lake → dystrophic lake → upper bog (secondary water bodies)» system.

Key words: ecological succession, primary lakes, secondary water bodies, zooplankton, trophic structure, stenobiontic index.

Болотообразование наиболее развито в зоне избыточного увлажнения, где количество осадков преобладает над испарением. Северо-Запад и Север России, Карелия, Прибалтика, северные районы Белоруссии – это пояс наибольшей заболоченности и заторфованности, здесь распространены обширные массивы верховых болот (Денисенков, 2000).

Большое влияние на болотообразование и современное распространение болот оказало последнее Валдайское оледенение. После таяния ледника осталось много мелких водоёмов, которые послужили очагами последующего заболачивания. Болотообразование, в частности один из основных его типов – заторфовывание озёр – был подробно описан В. Н. Сукачевым (1972).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОЁМОВ

Одним из примеров заболачивания послеледникового озера является Полистово-Ловатская болотная система – крупнейшая система верховых болот северо-запада Европейской России, расположенная в центре Приильменской низменности в Бежаницком и Локнянском районах Псковской области (Полистовское болото) и в Поддорском и Холмском районах Новгородской области (Рдейское болото) (Богдановская-Гиенэф, 1969; Боч, 1999).

По И. А. Киселеву (1950), с точки зрения гидробиологии, все разнообразие областей обитания гидробионтов на верховом болоте можно классифицировать следующим образом: стоячие водоёмы и текучие воды.

Стоячие водоёмы, в свою очередь, подразделяются на первичные (озёра и озёрки, которые располагаются во впадинах, отражающих понижения дна бывшего крупного послеледникового озера) и вторичные (заполненные водой понижения моховой поверхности, которые сформировались в ходе развития торфяника).

На территории Полистово-Ловатского болотного массива находится 20 первичных озёр и множество мелких вторичных водоёмов. В наших исследованиях среди первичных водоёмов было выделено оз. Полисто, находящееся на границе болотного массива с суходолом и отличающееся от внутриболотных озёр своими гидрологическими и гидрохимическими характеристиками, а также трофическим статусом (озеро мезотрофное). Остальные озёра были объединены в одну группу – дистрофных озёр.

Одна из концепций сукцессии озерных экосистем предполагает, что озёра проходят последовательно разные стадии трофности, начиная с олиготрофной, через мезотрофную к эвтрофной (Thinemann, 1950). Дальнейшее заиление, обмеление, зарастание и заболачивание озёр при одновременном усилении гумификации органики приводит к дистрофии, затем озеро замещается болотом. Эта концепция получила название «старение озёр». Одним из возможных путей заболачивания озера является его дистрофикация на любой из стадий развития, что определяется рельефом местности, подстилающими породами, условиями водосбора и т.п. (Абросов, 1982).

Следовательно, водоёмы Полистово-Ловатской болотной системы можно рассматривать как имеющие одинаковое происхождение и находящиеся на разных этапах экологической сукцессии.

Структурная организация зоопланктона будет рассмотрена в ряду водоёмов: мезотрофное оз. Полисто, расположенное на границе болотного массива → дистрофные внутриболотные озёра → верховое болото (вторичные водоёмы).

Цель работы – определить особенности изменений зоопланктона в сукцессионном ряду водоёмов болотной системы.

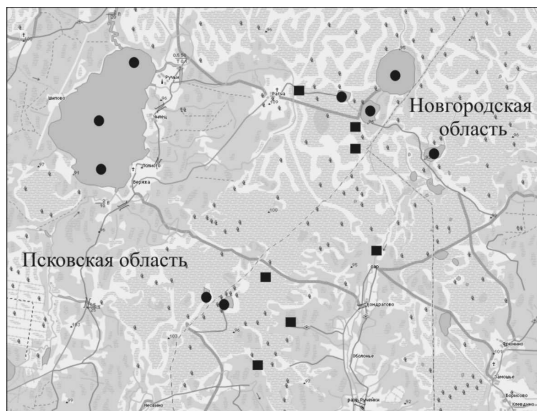
Материалом для настоящей работы послужили результаты исследований, проведенных в 2004 – 2008 гг. на территории Полистово-Ловатской болотной системы. Перечислим исследованные водоёмы (рисунок).

1. Мезотрофное оз. Полисто (ср. глубина 2 м, площадь 31.6 км²), полигумозный водоём с признаками дистрофикации и слабокислой реакцией среды (перманганатная окисляемость (ПО) 35 – 45 мг О/л, рН 6.8).

2. Дистрофные внутриболотные озёра (Долгое, Круглое, Островистое, Домша, Корниловка, Межницкое), небольшие (ср. глубина 1.5 – 2 м, площадь ~0.5 км²), полигумозные (ПО 55 – 65 мг О/л), ацидные (рН 4.8 – 5.3) водоёмы.

3. Вторичные водоёмы болотного массива (различные скопления воды в понижениях моховой поверхности) (гл. 0.5 – 1.0 м, pH 3.5 – 4.5, ПО 70 – 80 мг О/л).

Сбор проб проводили 1 – 2 раза в месяц в течение вегетационного сезона ($V - X$) стандартной количественной сетью Джеди (размер ячеек 64 мкм) в пелагиали озёр, протягивая сеть от дна к поверхности, в прибрежье и мелких вторичных водоёмах – мерными сосудами, с последующим фильтрованием 20 – 50 л воды через сеть. Пробы фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали в лаборатории стандартными гидробиологическими методами (Методические рекомендации, 1984).



Карто-схема расположения станций отбора проб:

● – первичные водоёмы, ■ – вторичные водоёмы

обилие таксономических и трофических групп (%). В основу анализа структуры сообществ положена относительная биомасса видов (доминантами считали виды, образующие не менее 5% общей биомассы). При выделении трофических групп учитывали состав пищи, размеры пищевых частиц и способы добывания пищи. Спектры питания организмов взяты из литературных источников (Монаков, 1998; Крючкова, 1989; Смирнов, 1971; Гутельмахер и др., 1988).

Для оценки экологического разнообразия экосистем как показателя их сукцессионного состояния определяли «коэффициент стенобионтности» биоценоза (Розанов, 1999, цит. по: Селиванова, 2000):

$$K_s = \frac{(\sum B_s)n_e}{(\sum B_e)n_s},$$

где B_s и B_e – биомассы отдельных видов стено- и эврибионтов, n_e и n_s – количество видов эври- и стенобионтов. В расчетах использовали среднюю за вегетационный период ($V - X$) биомассу видов эври- и стенобионтов.

В исследованных водоёмах отмечено 95 видов планктонных беспозвоночных, из которых 31 вид – коловратки, 16 – веслоногие и 48 – ветвистоусые ракообразные. Озеро Полисто отличается наибольшим видовым разнообразием зоопланктона (65 видов), что объясняется большой площадью водоёма, наличием различных биотопов (открытая пелагиаль и заросли), химическим составом воды (величина pH близка к нейтральной – 6.8), пригодным для обитания большинства пресноводных гидробионтов, а также более высокой трофностью по сравнению с внутренними озерами болотной системы. Отмечена смена доминантного комплекса в течение вегетационного периода. Весной доминировали коловратки с преобладанием

Kellicottia longispina (Kellicott, 1879), *Keratella quadrata* (Müller, 1786) и *Conochilus unicornis* Roussellet, 1892 (13% от общей биомассы) и ювенильные особи веслоногих ракообразных – представителей родов *Cyclops* и *Mesocyclops* (55% от общей биомассы). Летом по мере прогрева воды доминирующее положение занимали теплолюбивые ветвистоусые: представители родов *Daphnia*, *Bosmina*, а также *Limnospina frontosa* Sars, 1862 и *Diaphanosoma brachiurum* Lieven, 1848, на долю которых приходилось до 70% общей биомассы зоопланктона. Эта же группа ракообразных сохраняла свое доминирующее положение и осенью (до 75% общей биомассы).

В составе зоопланктона исследованных дистрофных внутриболотных озёр обнаружено 40 видов беспозвоночных. Основу разнообразия составляли в основном литорально-зарослевые и донные виды ветвистоусых ракообразных, встречающиеся в единичных экземплярах. Доминантный комплекс был постоянным в течение вегетационного периода и включал *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785), *Asplanchna priodonta* Grosse, 1850, *Bosmina obtusirostris* (Sars, 1862), *Polyphemus pediculus* Linne, 1778 и *Holopedium gibberum* Zaddach, 1848. Отмечены вспышки в развитии отдельных доминантов (до 90% общей биомассы), как правило, *H. gibberum* в начале лета и *Asplanchna priodonta* в конце лета, что определяло количественную представленность зоопланктона в водоёмах.

В зоопланктоне вторичных водоёмов за период исследований было встречено минимальное число (29) видов зоопланктеров. В состав доминантов входили: *Acanthocyclops curvirostris* (O. F. Müller, 1776), *Streblocerus serricaudatus* Sars, 1862, *Scapholeberis microcephala* Lilljeborg, 1900, *Chydorus ovalis* Kurs, 1874, *Alonella exise* (Fischer, 1854), *Polyphemus pediculus*, *Diacyclops* sp. Определенной смены доминантов и увеличение роли отдельных видов в течение вегетационного периода установить не удалось.

Следовательно, в указанном сукцессионном ряду водоёмов отмечено уменьшение видового богатства зоопланктона и снижение роли сезонных флуктуаций таксономической структуры.

Известно, что облик сообщества определяется не столько входящими в него видами, сколько жизненными (экологическими) формами. Соотношение экологических групп было связано с разнообразием биотопов в каждом типе водных объектов. Максимальное число и доля пелагических видов (38.5%) отмечена в оз. Полисто, где открытая пелагиаль занимает основную площадь водоёма. В первичных дистрофных озерах доля пелагических и донных видов была в два раза ниже, чем в мезотрофном озере. Во вторичных водоёмах эти две группы полностью отсутствовали, здесь обитают только зарослевые и эврибионтные виды, что соответствует наличию определенных экологических ниш и связано с отсутствием в этих водоёмах открытой пелагиали и грунтового дна. Определенную долю (10 – 20%) во всех типах водоёмов занимали эврибионтные виды. Основу видового богатства во всех исследованных водоёмах составляли литорально-зарослевые формы, населяющие побережье озёр, а также обитающее среди растительности вторичных водоёмов разных зон болотного массива (38.8 – 87.2%) (таблица).

Трофическая структура зоопланктона озёр отличается от таковой вторичных водоёмов, что во многом определяется пищевыми ресурсами и выражается в каче-

ственном составе и соотношении трофических групп. В озерах значительную роль в трофической структуре играли фитофаги (69 и 44%) и факультативные хищники (15 и 38%), что свидетельствует о преобладании здесь пастбищных трофических

Показатели зоопланктона в сукцессионном ряду водоёмов
Полистово-Ловатской болотной системы

Показатель	Мезотрофное оз.	Дистрофные оз.	Вторичные водоёмы
Видовой состав (число видов)	65	40	29
Cladocera	33	28	14
Copepoda	12	7	4
Rotatoria	20	5	11
Экологические группы видов, % от общего числа:			
пелагические	38.5	17.5	0
донные	20.0	12.5	0
эврибионтные	10.7	20.0	17.3
литорально-зарослевые	38.8	50.0	82.7
Трофические группы, % В:			
фитофаги	69	46	0
детритофаги	14	12	90
факультативные хищники	15	38	6
облигатные хищники	2	4	4
Коэффициент стенобионтности	0.5	2.2	2.5–4.3

цепей. Во вторичных водоёмах верхового болота «мирный» зоопланктон представлен только детритофагами (90%), здесь складываются исключительно детритные трофические цепи. Наличие преимущественно детритных трофических цепей и преобладающая роль детрита в круговороте веществ свидетельствуют о более поздней сукцессионной стадии экосистемы (Одум, 1975).

Известно, что основной вариационный признак сукцессии – поиск кратчайшего пути к климаксу (Маргалеф, 1992; Clements, 1916). Очевидно, конкуренция между видами, сменяющими друг друга или свои позиции в ходе сукцессии, приводит к закономерному замещению видов-эврибионтов стенобионтами. Принимая это свойство сукцессии за основу, С. И. Розанов (1999) предложил способ оценки экологического разнообразия экосистем как показателя их сукцессионного состояния через определение «коэффициента стенобионтности» биоценоза.

В современной литературе достаточно сведений об индикаторной значимости видов зоопланктона как показателя ацидофикации и гумификации водной среды. Списки видов-индикаторов составлены на основе фаунистических исследований, в том числе и в прикладных целях. В наших исследованиях все водные объекты являлись полигуменными с реакцией среды от слабокислой (оз. Полисто – pH 6.8) до кислой (вторичные болотные водоёмы – pH до 3.5). Общими видами для всех типов водных объектов были *Polyphemus pediculus*, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785), *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller, 1785), *Bosmina obtusirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Acroperus harpae* (Baird, 1837). Следует отметить, что ряд исследователей (Андроникова, 1992; Fraу, 1980) относят эти виды к видам-индикаторам водоёмов с низкими значениями pH (< 5). По данным других исследований (Филимонова, 1965; Пидгайко, 1984 и др.), проведенных на озерах Карелии, все эти виды обитали в водоёмах с широким диапазоном pH (3 – 9) и широким диапазоном гумификации. В нашем случае вышеуказанные виды, а также и другие широко распространенных виды (*Diaphanosoma brachyurum*, *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), *Asplanchna priodonta*, *Philodina* sp.) были признаны эврибионтными.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОЁМОВ

В наших исследованиях видами, встреченными только в полигумозных водоёмах с $pH < 5$, были кладоцеры – *Scapholeberis microcephala*, *Acantholeberis curvirostris*, *Streblocerus serricaudatus* и копеподы – *Diacyclops nanus* (Sars, 1863), *D. languidus* (Sars, 1863), *D. languidoides* (Lilljeborg, 1900). Это позволяет признать названные виды ацидофильными, а также предпочитающими водоёмы с высокой степенью гумификации. К таковым они были отнесены и рядом авторов (Пидгайко, 1984; Филимонова, 1965; Fray, 1980). Кроме того, массовыми эти виды были во вторичных водоёмах со сплошным покровом из сфагновых мхов, что позволяет их определить, как сфагнофильные. Данные виды, а также *Holopedium gibberum*, доминирующий в пелагиали внутриболотных дистрофных озёр, были отнесены к стенобионтным. Анализ расчета коэффициента стенобионтности по средней за вегетационный период ($V - X$) биомассе вышеуказанных видов эври- и стенобионтов показал, что максимальных значений (2.5 – 4.3) он достигал во вторичных водоёмах болотного массива, затем в этом ряду шли внутриболотные дистрофные озёра (2.2), минимальные значения отмечены для мезотрофного оз. Полисто (0.5).

Основными показателями, характеризующими изменения зоопланктона в сукцессионном ряду водоёмов «мезотрофное озеро → дистрофное озеро → верховое болото (вторичные водоёмы)», можно считать: уменьшение видового богатства и представленности экологических форм, смену пастбищных трофических цепей на детритные, снижение роли сезонных флуктуаций таксономической структуры и увеличение стенобионтности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 144 с.
- Андроникова И. Н. Основные итоги исследования ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоёмов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб. : Гидрометеоиздат, 1992. С. 81 – 99.
- Богдановская-Гиензф И. Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 187 с.
- Боч М. С. Полистовско-Ловатское болото // Водно-болотные угодья России. М. : Wetlands International, 1999. Т. 2. С. 40 – 42.
- Гутельмахер Б. Л., Садчиков А. П., Филиппова Т. Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М. : ВИНТИ, 1988. Т. 6. 156 с.
- Денисенков В. П. Основы болотоведения : учеб. пособие. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2000. 224 с.
- Киселев И. А. Жизнь в болотах и болотные отложения // Жизнь пресных вод : в 4 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 623 – 682.
- Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М. : Наука, 1989. 124 с.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М. : Мир, 1992. 214 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л. : ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.

- Одум Ю. Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.
- Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М. : Наука, 1984. 207 с.
- Розанов С. И. Показатели биоразнообразия в оценке сукцессионного состояния экосистем // Успехи совр. биологии. 1999. № 4. С. 404 – 410.
- Селиванова О. Н. Проблема сохранения биоразнообразия и поиск индикаторов интегрального состояния экосистем // Сохранение Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. I науч. конф. Петропавловск-Камчатский : Изд-во Госкомкамчатэкологии, 2000. С. 86 – 88.
- Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Нов. сер. № 101. Ракообразные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т. 1, вып. 2. 531 с.
- Сукачев В. Н. Болота и их образование, развитие и свойства // Сукачев В. Н. Избр. тр. : в 3 т. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 2. С. 97 – 188.
- Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озер Карелии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. С. 132 – 148.
- Clements F. E. Plant succession : an analysis of the development of vegetation. Washington : Carnegie Institution of Washington, 1916. № 242. P. 7 – 26.
- Fray G. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas // Freshwater Biol. 1980. Vol. 10, № 1. P. 76 – 84.
- Thinemann A. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt European // Die Binnengewässer. 1950. Bd. 18. S. 1 – 809.