

УДК 591.524.12 (282.247.32 : 285.33)

О. В. Пашкова

**МЕХАНИЗМЫ И ОСОБЕННОСТИ
ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКОГО
ЗООПЛАНКТОНА РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
(НА ПРИМЕРЕ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ КАНЕВСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА НА р. ДНЕПР)**

В работе перечислены основные механизмы функционирования водных экосистем и приведены данные по временной динамике пелагического зоопланктона верхней части Каневского водохранилища разной периодичности: межгодовой, внутрисезонной и суточной. Исследованы коррелятивные связи между количеством зоопланктона и такими природными факторами, как температура воды и объем водного стока.

Ключевые слова: функционирование экосистем, механизмы, зоопланктон, водохранилище, межгодовая, внутрисезонная и суточная динамика.

Хотя история изучения тенденций развития разных компонентов биоты водохранилищ на больших равнинных реках, являющихся искусственно-естественными водоемами нового типа со свойственным им гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим режимом, насчитывает уже много десятков лет, на некоторые вопросы еще нет окончательного ответа. В частности, такой не решенной до конца проблемой являются закономерности функционирования пелагического зоопланктона. Искать ответы на эти вопросы необходимо еще и для того, чтобы при проведении биоиндикации экологического состояния водных экосистем уметь отличать происходящие в биотических сообществах естественные процессы от изменений, наступающих в результате антропогенного воздействия.

Целью данной работы было установление основных механизмов и исследование особенностей временной динамики пелагического зоопланктона верхней части Каневского водохранилища разной периодичности: межгодовой, внутрисезонной и суточной, рассматриваемой как функционирование во времени, в условиях техногенного регулирования режима.

Материал и методика исследований. Материалом для работы послужили количественные сборы пелагического зоопланктона верхней части Каневского водохранилища, произведенные летом 1985—1990, 1992, 1994, 1997—1999, 2004 и 2006 гг. на ряде станций. Кроме того, были использованы

© О. В. Пашкова, 2013

пробы, отобранные через каждые пятнадцать дней на протяжении всего летнего сезона (июнь — сентябрь) 2002 г. на русловой станции рядом с Оболонским заливом и в таком же порядке летом 1999 г. в нижней части этого залива, а также пробы, отобранные пять раз в течение суток летом 2003 г. на русловой станции в районе Московского моста и три раза в сутки летом 2001 г. — в нижней части залива Собачье гирло (все станции находятся в пределах г. Киева на расстоянии 10—12 км от плотины Киевской ГЭС). Пробы отбирали, фиксировали и обрабатывали согласно общепринятым гидробиологическим методикам.

Каневское — одно из внутрикаскадных днепровских водохранилищ, относящееся к смешанному озерно-речному типу, крупное (длиной 157 км, со средней шириной 5,5 км), долинное, с незначительной глубиной (в среднем 3,9 м). Оно является водоемом с очень большой проточностью — период водообмена составляет не более 30 суток, а коэффициент водообмена в среднем по водности год равен 18. Исследованиями была охвачена верхняя часть этого водохранилища, длиной по фарватеру 63 км (до с. Триполье), которая содержит 18% общего объема воды и гидрологический режим которой имеет ряд речных черт. Эта часть в свою очередь подразделяется на глубокий (до 6,5 м) и проточный русловой (Киевский) и более расширенный (до 9 км), мелководный (до 4,0 м) и умеренно проточный (Трипольский) участки.

Некоторые исследователи считают, что во внутрикаскадных равнинных водохранилищах, несмотря на то, что условия существования от верхней к нижней части часто изменяются довольно значительно, поступающий из вышележащего водохранилища уже сформированный лимнофильный зоопланктон остается относительно однотипным по всей длине водоема, носит «транзитный характер», поскольку более или менее заметные перестройки просто не успевают произойти [12, 16]. Другие же полагают, что лимнозоопланктон нижних бьефов при продвижении сверху вниз сначала приобретает некоторые реофильные черты, а затем опять их утрачивает [4, 15]. Но, по нашему мнению, в любом случае временная динамика зоопланктона во всех частях водохранилища протекает более или менее однообразно и синхронно. Поэтому мы сочли возможным установленные в верхней части особенности этой динамики экстраполировать на всю акваторию.

Результаты исследований и их обсуждение

По определению, под функционированием (поведением, работой) экосистемы понимается процесс изменения свойств ее элементов (состава как их совокупности и структуры как совокупности связей между ними) во времени в результате воздействия внешних факторов и взаимодействия внутренних компонентов. А чтобы охарактеризовать этот процесс, необходимо предоставить комплексное описание временной динамики всех составляющих экосистемы в сезонном, годовом и многолетнем плане, могущее послужить основой для дальнейшего глубокого исследования и установления закономерностей функционирования [21]. В таком смысле это понятие некоторым образом (по форме, но не по глубинной сути) совпадает с понятием экологической сукцессии в том аспекте, когда последняя рассматривается как процесс взаимодействия живого и неживого компонентов экосистемы — био-

тических сообществ и окружающей среды — и внутри самих биотических составляющих [11]. Тем самым функционирование экосистемы истолковывается не в узком физиологическом смысле как простая сумма процессов обмена веществ отдельных организмов, а в широком биоценологическом понимании как ее жизнедеятельность в качестве единого целого. Следовательно, если экосистема существует — она функционирует.

Под процессами функционирования в таком плане понимаются все те качественные и количественные трансформации, которые происходят в биотических сообществах в рамках сукцессии и проявляются в виде временной динамики, а именно: изменение общего видового состава и доминирующего комплекса видов, общей численности и биомассы и соотношения основных таксонов, а также таких интегральных показателей, как информационное разнообразие и концентрация доминирования. Все эти процессы могут ускоряться или замедляться, прерываться или даже протекать в обратном направлении, являясь при этом единственным способом (формой) существования экосистемы в тех условиях, к которым она генетически и исторически адаптирована.

Поскольку генеральным направлением сукцессии экосистем, в том числе водных, является достижение гармонии между всеми их компонентами и образование приспособленных к биотопам биоценозов, то основным механизмом функционирования экосистем является компенсация факторов внешней среды, иначе говоря, приспособление к ним. На уровне биотической совокупности это происходит путем смены видов (и изменения их количественного развития), имеющих разные оптимумы по отношению к определенному фактору, по градиенту условий существования в пространственном или временном аспекте [1, 11, 13 и др.]. Этот механизм позволяет сообществу в целом приспособляться к изменениям окружающей среды, потому что экологическая валентность сообщества намного шире таковой одного вида.

Еще одним механизмом функционирования гидроэкосистем является химическая, или метаболическая, регуляция (коммуникация), свойственная любому уровню организации живой материи и являющаяся наиболее древней филогенетически. Она осуществляется с помощью находящихся в воде специфических биологически активных растворенных органических веществ, которые продуцируются гидробионтами или вырабатываются во внешней среде. Эти вещества, названные «гормонами среды», или эктокринными, являются внешними метаболитами, могущими быть, в частности, ингибиторами или стимуляторами. Этим «информационным химикалиям» принадлежит решающая роль в регулировании многочисленных и сложных процессов в экосистемах и в координировании их между собой [1, 6, 11, 13, 22, 23, 29, 32, 33].

Помимо внешних, очень большое значение имеют также и внутренние механизмы, одним из которых в зоопланктонных сообществах является особая динамика плотности отдельных популяций, носящая характер резких аperiодических колебаний (осцилляций) с размахом в несколько порядков и обусловленная исключительно внутриценотическими факторами («детер-

министским взаимоотношением видов»). При этом такие «популяционные автоколебания» свойственны многовидовым сообществам и в природе, и в условиях лабораторных экспериментов [11, 17, 25, 26, 28].

В результате действия перечисленных механизмов функционирование пелагического зоопланктона во времени и приобретает форму, считающуюся для этого сообщества нормой и представляющую собой отсутствие стационарного состояния (понимаемого не в механистическом смысле) и наличие «хаотического режима динамики», который вполне может считаться своеобразной формой равновесия [1, 25—27, 31]. Это состояние проявляется в виде постоянного флуктуирования (происходящего в колебательном режиме изменения) различных параметров сообщества, другими словами, в виде чередования подъемов и спадов развития, «волн жизни» во временном аспекте [14, 30].

Кроме описанных причин масштабной изменчивости характеристик зоопланктона во времени, этот феномен также может быть следствием крайне неравномерного, «пятнистого» пространственного распределения (как горизонтального, так и вертикального) зоопланктонтов в водоеме. Тщательный учет экологических факторов не дает объяснения этому факту, поэтому скорее всего его обуславливают различные поведенческие акты водных животных или перемещения водных масс [9, 11, 13, 15, 16]. Так, одни виды склонны образовывать рои (стаи), другие — способны совершать разного рода миграции, могущие быть периодическими, связанными с поиском пищи и избеганием хищников, и аperiodическими, обусловленными, в частности, погодой. По причине последних в штиль скопления гидробионтов образуются в поверхностных слоях воды, а при шторме — в более глубоких. Кроме того, поля повышенной плотности планктонных беспозвоночных могут возникать летом в циркуляционных зонах, формирующихся под влиянием стоковых течений и преобладающих ветров.

Учитывая изложенное, для окончательных выводов при вынесении оценок и составлении прогнозов необходимо с большой осторожностью оперировать полученными гидробиологическими материалами. Так, не следует ориентироваться на результаты одноразовых летних съемок, а стремиться использовать средние данные за сезон, вегетационный период или даже за весь год, к тому же с как можно большего количества станций. Точно так же нельзя придавать чрезмерное значение небольшим различиям [9, 10, 13]. А заключение о биопродуктивности конкретного водоема можно делать, только опираясь на усредненные многолетние (мониторинговые), а не одноразовые, или кадастровые, наблюдения [1].

В процессе исследования межгодовой динамики в составе пелагического зоопланктона верхней части Каневского водохранилища было обнаружено 120 видов (в том числе и таксонов другого ранга) водных животных, среди которых было 54 вида коловраток (*Rotatoria*), 42 вида ветвистоусых (*Cladocera*) и 21 вид веслоногих (*Copepoda* — *Calanoida*, *Cyclopoida* и *Harpacticoida*) ракообразных, а кроме того, ракушковые ракообразные (*Ostracoda*) и личинки некоторых двустворчатых моллюсков — велигеры дрейссен и глохидии униионид. Общий видовой состав зоопланктона на протяжении 13 лет

1. Видовое сходство (по индексу Жаккара) между сообществами зоопланктона верхней части Каневского водохранилища летом в разные годы

Годы	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1992	1994	1997	1998	1999	2004	2006
1985	—												
1986	62	—											
1987	69	60	—										
1988	54	49	62	—									
1989	46	50	60	60	—								
1990	52	57	53	53	39	—							
1992	45	43	51	46	39	55	—						
1994	40	37	50	50	44	42	52	—					
1997	50	48	56	53	47	60	57	49	—				
1998	45	51	51	51	49	47	57	47	73	—			
1999	46	56	50	53	45	54	54	57	62	58	—		
2004	55	51	56	51	47	54	55	44	69	66	49	—	
2006	65	54	60	59	46	49	55	58	62	59	54	57	—

исследований не испытывал серьезных изменений — индекс видового сходства Жаккара был достаточно большим, равным в среднем 53 (варьируя от 37 до 73) (табл. 1). Приводить конкретно пределы колебаний общего количества видов, на наш взгляд, не имеет смысла, поскольку эта качественная характеристика обуславливается, в первую очередь, количеством станций отбора проб (которое в разные годы исследований было неодинаковым) и квалификацией специалиста, обрабатывающего эти пробы в лаборатории.

А вот фаунистическое подобие между доминирующими комплексами видов зоопланктона в разные годы было намного меньшим — индекс Жаккара, составляя в среднем 33, изменялся при этом достаточно ощутимо — от 6 до 60, то есть в некоторые годы эти комплексы были почти одинаковыми, а в другие — абсолютно разными (табл. 2, 3). Вместе с тем, видов-эдификаторов (первая, определяющая «физиогномию» сообщества, пара доминирующих видов) было сравнительно немного (с учетом длительности рассматриваемого периода) — 10: *Asplanchna priodonta* Gosse, *Euchlanis deflexa* Gosse, *Brachionus calyciflorus* Pallas, *Daphnia cucullata* Sars, *Bosmina coregoni* Baird, *Corniger maeoticus* Pengo, *Leptodora kindtii* (Focke), *Eurytemora velox* (Lill.), *Hetercope caspia* Sars и *Acanthocyclops americanus* (Marsh). При этом многие из видов, исчезнув из комплекса, через некоторое время появлялись в нем опять, иначе говоря, одни и те же доминанты и субдоминанты постоянно чередовались между собой. Такой часто изменяющийся доминирующий комплекс видов является характерной чертой зоопланктонных сообществ естественных неглубоких водоемов с нестабильным режимом (в отличие от больших озер и рек) [13], к категории которых в первом приближении можно от-

2. Доминирующие комплексы видов зоопланктона летом в разные годы

Виды	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1992	1994	1997	1998	1999	2004	2006
<i>Synchaeta</i> sp. Ehrenberg			+										+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse			+				+		+	+			
<i>Asplanchna sieboldi</i> (Leydig)									+	+			
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg		+		+			+			+		+	+
<i>E. deflexa</i> Gosse	+	+		+		+							
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+
<i>B. angularis</i> Gosse	+	+				+	+		+	+			
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)	+												
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)			+									+	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievins)								+		+	+		
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	+			+	+			+	+		+	+	
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+
<i>Moina micrura</i> Hellich							+		+				
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)		+					+			+	+	+	+
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)				+		+	+		+	+		+	+
<i>B. coregoni</i> Baird			+	+	+	+		+	+		+	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)				+									
<i>Corniger maeoticus</i> Pengo							+		+			+	
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)								+					+

Продолжение табл. 2

Виды	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1992	1994	1997	1998	1999	2004	2006
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lill.	+												+
<i>Eurytemora velox</i> (Lill.)	+	+	+			+		+	+	+		+	
<i>Heterocope caspia</i> Sars			+		+	+		+	+				
<i>Cyclops strenuus</i> Fisch.			+										
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh)	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus								+		+			
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)											+		
<i>Th. crassus</i> (Fisch.)													

нести и водохранилища, являющиеся техногенно регулируемые водными объектами комплексного использования.

Количественное развитие зоопланктона также претерпевало очень существенные колебания в межгодовом аспекте — его общая численность и биомасса составляли в отдельные годы от 14,7 до 378,3 тыс. экз/м³ и от 0,104 до 6,489 г/м³, то есть разница по первому параметру между его наибольшей и наименьшей величинами была равна 25,5, а по второму — 62,5 раза (табл. 4). О немалом масштабе межгодовых количественных изменений свидетельствуют также значения некоторых биометрических показателей: коэффициента вариации, составляющего 74 для численности и 93 для биомассы, и относительной ошибки средней арифметической, составляющей соответственно 20 и 26.

Структурная организация сообщества также изменялась по годам — среди основных систематических групп на протяжении восьми лет по биомассе господствовали представители Cladocera (составляя 26—94%), четырех лет — Copepoda (45—79%) и одного года — Rotatoria (79%), то есть в целом за весь период сообщество водохранилищного зоопланктона было ротаторно-клароцерно-копеподным (что вполне можно считать его неотъемлемым свойством, в то время как озерный (лимно-) зоопланктон является клароцерно-копеподным, а речной (потамно-) — ротаторным) (рис.1). Таким образом, отличительной особенностью межгодовой динамики и проявлением нормального функционирования водохранилищного пелагического зоопланктона являются постоянные флуктуации большинства его качественных, количественных и структурных параметров.

3. Видовое сходство (по индексу Жаккара) между доминирующими комплексами видов зоопланктона летом в разные годы

Годы	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1992	1994	1997	1998	1999	2004	2006
1985	—												
1986	45	—											
1987	36	21	—										
1988	38	33	27	—									
1989	45	27	55	45	—								
1990	50	45	46	50	60	—							
1992	20	33	19	29	14	29	—						
1994	21	7	29	31	50	31	6	—					
1997	19	13	33	27	31	46	58	20	—				
1998	18	29	24	25	20	33	54	27	50	—			
1999	21	15	20	31	36	21	13	60	13	27	—		
2004	24	27	29	50	46	40	40	33	38	35	33	—	
2006	25	38	40	43	38	43	33	27	24	29	27	53	—

В планктонологии есть много данных о подобной лабильности и динамичности зоопланктона, причем в водоемах разного типа. Наиболее же значительными внешними факторами, которые влияют на межгодовую динамику этих сообществ, из антропогенных считаются неустойчивость уровней и расходов воды и связанной с ними проточности, а также евтрофирование и токсификация в результате загрязнения стоками и сбросами коммунально-промышленно-сельскохозяйственного происхождения, а из природных — температура воды и водность года [2—5, 8, 12, 15, 16, 20 и др.]. Существует также мнение, что кроме перечисленных локальных факторов окружающей среды большое значение имеют и такие глобальные, как активность Солнца и геомагнитного поля Земли. Не менее чем абиотические, в жизни зоопланктона важны и биотические факторы, например такие, как развитие других компонентов планктонного биоценоза: бактериопланктона, фитопланктона, рыб-планктофагов [3, 13 и др.]. Понятно, что при одновременном действии всех этих факторов установить влияние каждого из них в отдельности крайне сложно. Поэтому при расчетах коррелятивные зависимости часто оказываются недостоверными из-за низких значений соответствующих коэффициентов [11, 17, 18].

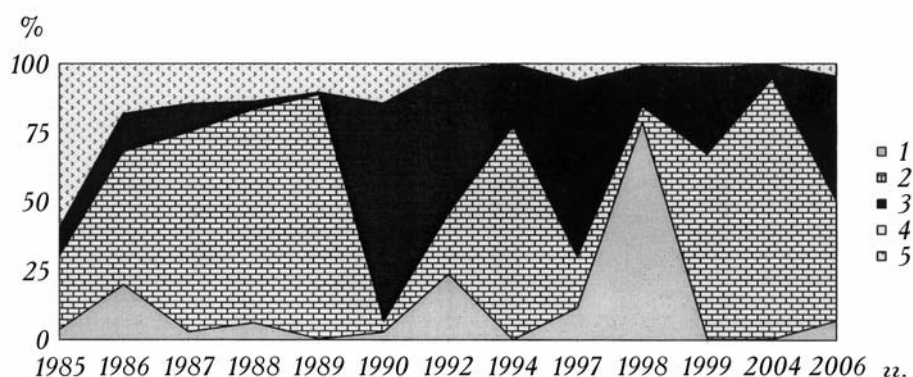
Нами также была предпринята попытка обнаружения коррелятивных связей между количественным развитием зоопланктона Каневского водохранилища в конкретном году и рядом обусловленных климатообразующими процессами природных факторов, в частности таких, как температура воды и объем поверхностного водного стока (данные по которым были взяты из материалов наблюдений Гидрометеослужбы Украины). В результате установлено, что между биомассой и таким показателем термического ре-

4. Количественное развитие пелагического зоопланктона верхней части Каневского водохранилища летом в разные годы

Годы	Rotatoria	Cladocera	Copepoda	Ostracoda	Larvae Mollusca	Вместе
1985	30,5	7,2	12,3	< 0,1	328,3	378,3
	0,060	0,437	0,168	0,001	0,985	1,650
1986	62,8	3,0	6,8	< 0,1	17,9	90,5
	0,060	0,146	0,041	0,001	0,055	0,303
1987	9,4	16,7	4,1	< 0,1	63,2	93,4
	0,040	0,971	0,142	0,001	0,195	1,349
1988	67,3	51,7	9,4	0	124,2	252,6
	0,168	2,103	0,084	0	0,373	2,728
1989	5,0	66,6	1,2	0	134,3	207,1
	0,014	3,433	0,036	0	0,403	3,886
1990	1,1	0,2	8,5	0	4,9	14,7
	0,003	0,004	0,082	0	0,015	0,104
1992	10,7	1,2	12,1	< 0,1	1,1	25,1
	0,039	0,036	0,087	0,001	0,003	0,165
1994	1,6	33,6	29,6	0	0,4	65,2
	0,002	1,882	0,561	0	0,001	2,446
1997	69,2	5,9	49,6	0	20,4	145,1
	0,137	0,216	0,744	0	0,076	1,173
1998	164,8	3,6	19,2	< 0,1	2,9	190,5
	0,896	0,066	0,169	0,001	0,009	1,141
1999	7,7	113,5	58,7	0	29,0	208,9
	0,018	4,336	2,048	0	0,087	6,489
2004	6,1	49,8	11,0	0	2,1	69,0
	0,014	2,854	0,161	0	0,007	3,036
2006	23,5	1,7	15,7	< 0,1	1,9	42,8
	0,017	0,103	0,108	0,001	0,011	0,240

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 6, 7: над чертой — численность, тыс. экз/м³, под чертой — биомасса, г/м³.

жима, как среднелетняя температура (варьировавшая в интервале 18,5—25,4°C), корреляция в межгодовом аспекте отсутствовала — соответствующий коэффициент составил —0,130 (рис. 2). Вместе с тем, между количеством зоопланктона и суммой среднедекадных температур за 3 летних месяца (составлявшей от 177,1 до 206,1°C) была отмечена положительная коррелятивная связь — коэффициент был равен +0,533, при уровне значимости 0,05 корреляция почти достоверна. Это понятно с учетом того, что жизненный цикл большинства зоопланктонтов достаточно длителен и их



1. Соотношение (по биомассе) таксонов зоопланктона верхней части Каневского водохранилища летом в разные годы. Здесь и на рис. 3 и 5: 1 — Rotatoria; 2 — Cladocera; 3 — Copepoda; 4 — Ostracoda; 5 — личинки моллюсков.

развитие и размножение продолжают на протяжении всего летнего сезона.

Положительная корреляция была зарегистрирована также и с величиной среднелетнего водного стока (составлявшей в разные годы от 1,05 до 3,25 м³·10⁹/мес), большая часть (75%) которого поступает из верхнего бьефа плотины вышерасположенного Киевского водохранилища — коэффициент составил +0,526, зависимость также близка к достоверной. Это, несомненно, обуславливается тем, что в этом равнинном водохранилище (как и во многих других) зоопланктон количественно наиболее богат именно в приплотинном участке, где вследствие непрерывного притока сверху скапливаются планктонные беспозвоночные [12].

В результате исследований внутрисезонной динамики пелагического зоопланктона было установлено, что на русловой станции рядом с Оболонским заливом общее количество видов в течение лета заметно изменялось — от 19 до 32, среди которых коловраток — от 8 до 15 видов, ветвистоусых ракообразных — от 5 до 11, а веслоногих — от 3 до 9. Также тут постоянно были в наличии велигеры дрейссен. Видовая общность между сообществами в разные периоды лета также была не слишком высокой — индекс Жаккара составлял в среднем 40 (28—56). На станции в нижней части Оболонского залива диапазон варьирования видового богатства был еще большим — 19—39 видов, в том числе коловраток — 6—19, ветвистоусых — 3—10, а веслоногих — 6—11. При этом индексы сходства на этой станции были довольно большими, составляя в среднем 51 (33—71), то есть в заливе качественные изменения во внутрисезонном аспекте были меньшими, чем на русле.

В доминирующих комплексах видов в течение лета происходили еще более значительные изменения, чем в сообществах в целом, и снова на русле они были большими, чем в заливе (табл. 5). Так, на первой станции наблюдения индекс Жаккара в среднем был небольшим — 18, варьируя при этом очень сильно — от 0 до 67, а на второй — вдвое большим при соответствующем

5. Доминирующие комплексы видов зоопланктона на разных станциях верхней части Каневского водохранилища в разные периоды лета

Виды	Русло (2002 г.)						Залив (1999 г.)							
	12.06	26.06	10.07	24.07	7.08	21.08	11.09	17.06	1.07	14.07	28.07	12.08	26.08	9.09
<i>Synchaeta</i> sp. Ehrenberg												+		
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse		+		+										
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	+	+			+	+								
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann						+								
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	+		+			+						+		
<i>B. angularis</i> Gosse					+									
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)							+							
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller										+				
<i>Daphnia cucullata</i> Sars			+					+		+		+		+
<i>Moina micrura</i> Hellich				+										
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)														
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)			+		+									+
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+					+					+			
<i>B. coregoni</i> Baird			+							+				+
<i>Evadne trigona</i> Sars							+							
<i>Corniger maeoticus</i> Pengo		+												
<i>Eurytemora velox</i> (Lill.)	+	+				+						+		+
<i>Heteroscope caspia</i> Sars		+	+										+	+

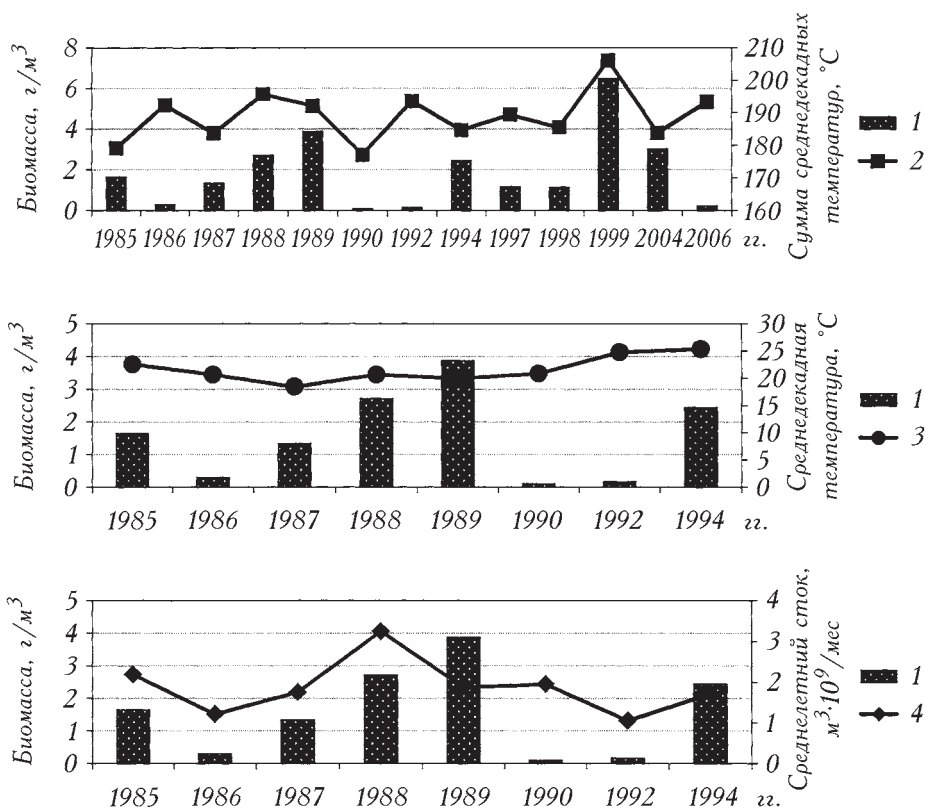
Продолжение табл. 5

Виды	Русло (2002 г.)						Залив (1999 г.)							
	12.06	26.06	10.07	24.07	7.08	21.08	11.09	17.06	1.07	14.07	28.07	12.08	26.08	9.09
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.)								+						
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh)					+									+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus														
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)														
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fisch.)						+								+

щих значениях 42 и 25—67. Кроме того, на русле видов-эдификаторов было много — 10 (то есть в течение короткого периода они часто сменяли друг друга): *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *B. calyciflorus*, *Moina micrura* Hellich, *Chydorus sphaericus* (O.F.Müller), *Bosmina longirostris* (O.F.Müller), *Evadne trigona* Sars, *C. maeoticus*, *E. velox*, *H. caspia* и *A. americanus*, а в заливе — всего лишь 6: *B. calyciflorus*, *D. cucullata*, *B. coregoni*, *Ch. sphaericus*, *A. americanus* и *Mesocyclops leuckarti* Claus.

Общая численность и биомасса зоопланктона на обеих станциях на протяжении рассматриваемого сезона года колебались в очень большом интервале, составляя на русле в разные периоды лета 33,7—239,3 тыс. экз/м³ и 0,158—4,904 г/м³ (разница по первой характеристике составляла 7, по другой — 31 раз), а в заливе — 55,4—1146,5 тыс. экз/м³ и 0,587—13,216 г/м³ (приблизительно 20 раз по обоим показателям) (табл. 6). Высокий уровень изменчивости подтверждают также значения коэффициента вариации и относительной ошибки, составляющие, в частности по биомассе, соответственно 133 и 50 на первой и 80 и 30 — на второй станции. Структура сообщества на русловой станции также часто изменялась — среди основных таксономических групп по биомассе преобладали то представители Cladocera (составляя 47—72%) (4 раза за лето), то Rotatoria (74—87%) (2 раза), то Copepoda (80%) (1 раз) (рис. 3). На станции же в заливе все время лидировали веслоногие ракообразные (составляя 62—94% биомассы).

Таким образом, в течение одного и того же летнего сезона происходят такие значительные изменения характеристик водохранилищного пелагического зоопланктона (особенно на русловой станции), которые можно сравнить разве что с изменениями в межсезонном аспекте. При этом везде была зафиксирована положительная корреляция во внутрисезонном аспекте между биомассой и температурой воды в момент взятия пробы (составлявшей на русле 20,0—24,0°C, а в заливе — 21,0—26,5°C) — на первой станции наблюдения соответствующий коэффициент составил +0,391, на второй — +0,670, но для дан-



2. Межгодовая динамика летней биомассы зоопланктона (1), суммы среднедекадных летних температур воды (2), среднелетней температуры (3) и среднелетнего водного стока (4).

ной выборки зависимость недостоверна в обоих случаях (рис. 4). В литературе также есть данные об очень весомых внутрисезонных кратковременных изменениях зоопланктона [7, 10, 13, 17, 19, 24, 30]. Вот почему однократная летняя съемка далеко не всегда может дать адекватную картину состояния зоопланктоценоза в данном году. Во избежание ошибок необходимо несколько отборов проб в течение сезона, а еще лучше — в течение всего вегетационного периода, по которым будет рассчитана средняя.

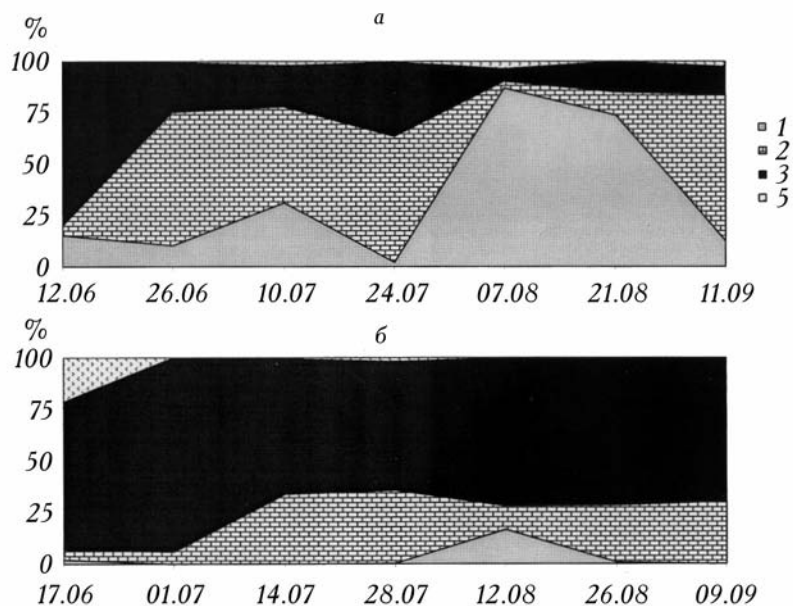
В ходе изучения суточной динамики зоопланктона было установлено, что на русловой станции в районе Московского моста в течение светлого времени суток варьирование как качественных, так и количественных показателей его развития почти отсутствовало. Видовое сходство было очень высоким и по общему составу, и по доминирующим видам — индексы Жаккара были равны в среднем соответственно 65 и 69 (варьируя от 58 до 82 и от 43 до 100), хотя виды-эдификаторы не были постоянными — это были *Daphnia longispina* O.F.Müller, *D. cucullata*, *B. coregoni* и *A. americanus*. На станции в нижней части залива Собачье гирло значения соответствующих индексов были меньшими, составляя в среднем 46 (40—51) и 51 (43—67), но при этом

6. Количественное развитие зоопланктона на разных станциях в разные периоды лета

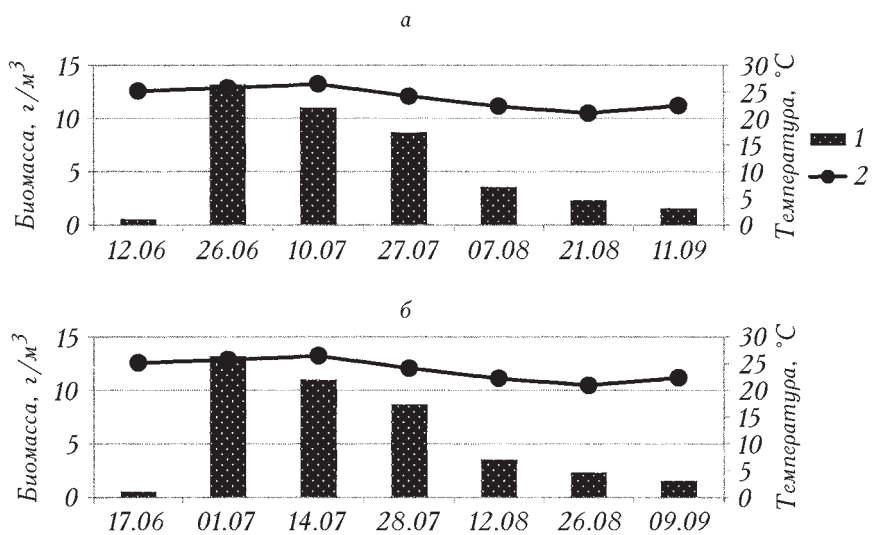
Периоды	Rotatoria	Cladocera	Copepoda	Larvae Mollusca	Вместе
Русло (2002 г.)					
12.06	<u>19,4</u>	<u>1,9</u>	<u>12,3</u>	<u>0,1</u>	<u>33,7</u>
	0,065	0,020	0,342	< 0,001	0,427
26.06	<u>39,5</u>	<u>23,5</u>	<u>19,7</u>	<u>1,6</u>	<u>84,3</u>
	0,179	1,117	0,422	0,005	1,723
10.07	<u>24,8</u>	<u>4,1</u>	<u>4,0</u>	<u>1,0</u>	<u>33,9</u>
	0,049	0,074	0,032	0,003	0,158
24.07	<u>30,0</u>	<u>54,0</u>	<u>77,0</u>	<u>3,4</u>	<u>164,4</u>
	0,104	3,0	1,790	0,010	4,904
7.08	<u>228,2</u>	<u>0,9</u>	<u>4,2</u>	<u>6,0</u>	<u>239,3</u>
	0,438	0,017	0,031	0,018	0,504
21.08	<u>109,2</u>	<u>3,2</u>	<u>4,8</u>	<u>0,1</u>	<u>117,3</u>
	0,228	0,035	0,046	< 0,001	0,309
11.09	<u>27,2</u>	<u>16,0</u>	<u>3,9</u>	<u>2,8</u>	<u>49,9</u>
	0,040	0,232	0,045	0,008	0,325
Залив (1999 г.)					
17.06	<u>32,5</u>	<u>1,0</u>	<u>41,9</u>	<u>42,0</u>	<u>117,4</u>
	0,013	0,029	0,419	0,126	0,587
1.07	<u>22,0</u>	<u>13,9</u>	<u>384,9</u>	<u>3,0</u>	<u>423,8</u>
	0,009	0,773	12,425	0,009	13,216
14.07	<u>4,2</u>	<u>115,0</u>	<u>150,0</u>	<u>16,0</u>	<u>285,2</u>
	0,003	3,724	7,244	0,048	11,019
28.07	<u>55,5</u>	<u>111,8</u>	<u>193,6</u>	<u>54,0</u>	<u>414,9</u>
	0,023	3,086	5,425	0,162	8,696
12.08	<u>791,4</u>	<u>9,3</u>	<u>343,8</u>	<u>2,0</u>	<u>1146,5</u>
	0,596	0,410	2,556	0,006	3,568
26.08.	<u>83,9</u>	<u>20,8</u>	<u>98,0</u>	<u>0</u>	<u>202,7</u>
	0,021	0,648	1,666	0	2,335
9.09	<u>0,8</u>	<u>25,2</u>	<u>28,1</u>	<u>1,3</u>	<u>55,4</u>
	< 0,001	0,482	1,097	0,004	1,583

первая пара доминантов все время оставалась неизменной — ее составляли *Asplanchna sieboldi* (Leydig) и *D. cucullata*.

Очень близкими в течение суток были и величины общей численности и биомассы зоопланктона: разница между максимальными и минимальными



3. Соотношение (по биомассе) таксонов зоопланктона на разных станциях Каневского водохранилища в разные периоды лета (*a* — русло; *b* — залив).



4. Внутрисезонная динамика летней биомассы зоопланктона (1) и температуры воды (2) на разных станциях (*a* — русло; *b* — залив).

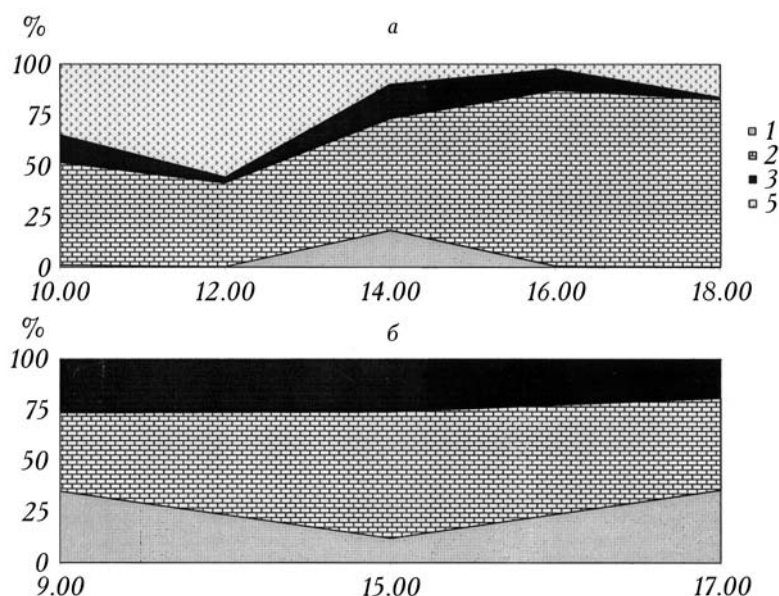
значениями была незначительной, составляя 2,5—3,5 раза на первой станции и 1,5—2,0 раза — на второй (табл. 7). Соответственно, очень незначи-

7. Количественное развитие зоопланктона верхней части Каневского водохранилища на разных станциях летом в разное время суток

Время	Rotatoria	Cladocera	Copepoda	Larvae Mollusca	Вместе
Русло (2003 г.)					
10.00	<u>35,8</u> 0,067	<u>62,2</u> 2,842	<u>26,8</u> 0,776	<u>656,0</u> 1,968	<u>780,8</u> 5,653
12.00	<u>7,2</u> 0,013	<u>46,7</u> 1,648	<u>7,4</u> 0,121	<u>744,0</u> 2,232	<u>805,3</u> 4,014
14.00	<u>98,8</u> 0,548	<u>53,8</u> 1,654	<u>30,0</u> 0,516	<u>100,0</u> 0,300	<u>282,6</u> 3,018
16.00	<u>13,2</u> 0,047	<u>120,0</u> 6,166	<u>30,3</u> 0,755	<u>56,0</u> 0,168	<u>219,5</u> 7,136
18.00	<u>22,2</u> 0,028	<u>128,8</u> 5,847	<u>1,5</u> 0,073	<u>388,0</u> 1,164	<u>540,5</u> 7,112
Залив (2001 г.)					
9.00	<u>30,5</u> 0,183	<u>6,4</u> 0,200	<u>25,0</u> 0,134	<u>0,9</u> 0,003	<u>62,8</u> 0,520
15.00	<u>29,0</u> 0,103	<u>14,4</u> 0,530	<u>38,7</u> 0,220	<u>0</u> 0	<u>82,1</u> 0,853
17.00	<u>100,0</u> 0,309	<u>17,8</u> 0,387	<u>23,1</u> 0,163	<u>0</u> 0	<u>140,9</u> 0,859

ми были и значения показателей изменчивости — коэффициент вариации биомассы составил в первом случае 30, во втором — 21, а относительная ошибка — соответственно 13 и 12. Количественная структура также была неизменной — на обеих станциях среди основных таксонов почти все время по биомассе доминировали ветвистоусые ракообразные, составляя 41—86% на русле (где один раз немалую долю — 56% — составили велигеры дрейссен), и 38—62% — в заливе (здесь один раз они разделили доминирование с коловратками, составившими 35%) (рис. 5).

Как известно, верхняя часть Каневского водохранилища находится в условиях техногенного регулирования гидрологического режима и одним из факторов являются регулярные, дважды в сутки (утром и вечером), сбросы воды через плотину вышерасположенного Киевского водохранилища — так называемые попуски. При этом возникают прямые длинные попусковые волны, приводящие к изменениям уровня воды (до 1 м) и скорости течения (до 1,0 м/сек). Но, как видим, это не оказывает на пелагический зоопланктон практически никакого влияния вследствие того, что эти изменения кратковременны и толща воды как местообитание не успевает при этом сколько-нибудь весомо измениться.



5. Соотношение (по биомассе) таксонов зоопланктона на разных станциях Каневского водохранилища летом в разное время суток (*a* — русло; *б* — залив).

Заключение

Основными механизмами функционирования водных экосистем, которое в широком биоценологическом понимании истолковывается как их жизнедеятельность в качестве единого целого, являются компенсация факторов внешней среды и химическая, или метаболическая, регуляция, осуществляемая с помощью находящихся в воде биологически активных веществ — внешних метаболитов. Большое значение имеют также и внутренние механизмы, одним из которых в зоопланктонных сообществах является носящая характер аperiодических колебаний динамика плотности отдельных популяций.

Отличительной особенностью межгодовой динамики и проявлением нормального функционирования водохранилищного пелагического зоопланктона являются постоянные флуктуации большинства его качественных, количественных и структурных параметров. Так, индекс сходства между доминирующими комплексами видов составлял в среднем 33, а общая численность и биомасса колебались в пределах 14,7—378,3 тыс. экз/м³ и 0,104—6,489 г/м³. При этом положительные коррелятивные связи зарегистрированы между биомассой зоопланктона и такими факторами, как сумма среднедекадных летних температур воды и величина среднелетнего водного стока (коэффициент был равен соответственно +0,533 и +0,526).

Значительные изменения характеристик, сравнимые с межсезонными, происходят в зоопланктоне также в течение одного и того же летнего сезона. Но зафиксированная положительная корреляция между биомассой и температурой

воды в момент взятия пробы недостоверна (коэффициент на разных станциях составлял +0,391 и +0,670). В то же время, варьирование показателей развития этого сообщества в течение суток, несмотря на вызываемые попусками изменения уровня воды и скорости течения, практически отсутствует вследствие неизменности при этом толщи воды как местообитания.

**

В роботі перераховано основні механізми функціонування водних екосистем і наведено дані з часової динаміки пелагічного зоопланктону верхньої частини Канівського водосховища різної періодичності: міжрічної, внутрішньосезонної та добової. Досліджено кореляційні зв'язки між кількістю зоопланктону та такими природними факторами, як температура води та об'єм водного стоку.

**

In the paper the main mechanisms of functioning of water ecosystems are counted and data about temporal dynamics of diverse periodicity: inter-annual, inter-seasonal and daily — of pelagic zooplankton of the Kanev Reservoir upper part are given. Correlative connections between the quantity of zooplankton and such natural factors as water temperature and water flow volume are investigated.

**

1. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб.: Наука, 2000. — 152 с.
2. Воякина Е.Ю., Степанова А.Б. Пространственно-временная неоднородность распределения фито- и зоопланктона в оз. Сисяярви в 1997—2005 гг. (Валаамский архипелаг) // 9-й съезд Гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл., Тольятти, 18—22 сент., 2006 г. — Тольятти, Самара, 2006. — Т. 1. — С. 89.
3. Гусынская С.Л. Пелагический зоопланктон // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 21—44.
4. Дзюбан Н.А., Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. — Л.: Наука, 1976. — С. 89—102.
5. Итигилова М.Ц., Афонина Е.Ю. Структурные показатели зоопланктона — индикатор климатических факторов (на примере оз. Арахлей) // Междунар. конф. «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем»: Избр. докл. — СПб.: ЛЕМА, 2007. — С. 225—231.
6. Кулаковский Э.Е. Некоторые аспекты проблемы регуляции функционирования водных экосистем // Материалы VII съезда Гидробиол. об-ва РАН: Казань, 14—20 окт. 1996 г. — Казань: Полиграф, 1996. — Т. 1. — С. 63—64.
7. Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — 184 с.
8. Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. — 2001. — № 4. — С. 46—57.

9. *Мордухай-Болтовской Ф.Д., Столбунова В.Н.* О неравномерности распределения зоопланктона в верхневолжских водохранилищах // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ: Тр. Ин-та биол. внутр. вод. — 1982. — Вып. 45(48). — С. 88—99.
10. *Мяэметс А.Х.* Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. — Л.: Наука, 1980. — С. 54—64.
11. *Огум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
12. *Пашкова О.В.* Зоопланктон пелагиали Каневского водохранилища и особенности его пространственно-временного распределения // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 1. — С. 3—23.
13. *Пугайко М.Л.* Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон // Зооценозы озер и прудов Западных, Центральных и Южных областей РСФСР: Изв. ГосНИОРХ. — 1978. — Т. 135. — С. 3—109.
14. *Протасов А.А.* О концепции емкости среды и экологической емкости // Гидробиол. журн. — 1994. — Т. 30, № 4. — С. 3—13.
15. *Ривьер И.К.* Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем: Тр. Ин-та биол. внутр. вод. — 1988. — Вып. 55(58). — С. 80—111.
16. *Ривьер И.К., Баканов А.И.* Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. — М.: Наука, 1984. — С. 100—132.
17. *Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.* Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ: Тр. Ин-та биол. внутр. вод. — 1982. — Вып. 45(48). — С. 69—87.
18. *Столбунова В.Н.* Многолетняя динамика зоопланктона Иваньковского водохранилища // Водные сообщества и биология гидробионтов: Тр. Ин-та биол. внутр. вод. — 1985. — Вып. 52(55). — С. 50—59.
19. *Столбунова В.Н.* Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: сезонная динамика // Биология внутр. вод. — 2003. — № 3. — С. 67—71.
20. *Трифонов И.С., Макарецва Е.С.* Сезонная и многолетняя динамика фито- и зоопланктона и их взаимоотношения в мезотрофном озере // Там же. — 2006. — № 3. — С. 18—25.
21. *Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 464 с.
22. *Хайлов К.М.* Экологический метаболизм в море. — Киев: Наук. думка, 1971. — 252 с.
23. *Abrantes N., Antunes S.C., Pereira M., Goncalves F.* Seasonal interactions of Cladoceran and algae in the shallow eutrophic Vela Lake (Portugal) // SIL: Book of Abstracts of 29 Congress, Lahti, Finland. — 2004. — P. 71.
24. *Avinski V., Rahkova-Sorsa V., Viljanen M.* Seasonal succession of zooplankton of Lake Ladoga // Ibid. — P. 269.
25. *Heerkloss R.* Plankton dynamics and deterministic chaos // Internat. Scient. Conf. to commemorate the 100th ann. of Prof. G.G. Winberg «Aquatic ecolo-

- gy at the dawn of XXI century»: Abstracts, St. Petersburg, Russia, 3—7 Oct. 2005. — St. Petersburg, 2005. — P. 31.
26. *Heerkloss R., Klinkenberg G.* A long-term series of a planktonic foodweb: a case of chaotic dynamics (Pap. 26th Congress, San Paulo, 1995) // *Verh. / Int. Ver. Theor. and angew. Limnol.* — 1998. — Vol. 26, N 4. — P. 1952—1956.
 27. *Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1973. — N 4. — P. 1—23.
 28. *Huisman J., Weissing F.J.* Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos // *Nature (Gr. Brit.)*. — 1999. — Vol. 402, N 6760. — P. 407—410.
 29. *Larsson P., Dodson S.* Invited Review. Chemical communication in planktonic animals // *Arch. Hydrobiol.* — 1993. — Vol. 129, N 2. — P. 122—155.
 30. *McArthur R.* Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. — 1955. — Vol. 36, N 3. — P. 533—536.
 31. *Scheffer M.* Should we expect strange attractors behind plankton dynamics — and if so should we bother? // *J. Plankton Res.* — 1991. — Vol. 13, N 6. — P. 1291—1305.
 32. *Thomas J.D.* The role of dissolved organic matter, particularly free amino acids and humic substances in freshwater ecosystems // *Freshwater biology*. — 1997. — Vol. 38, N 1. — P. 1—36
 33. *Van Donk E.* Planktonic interactions: development and perspectives // *SIL: Book of Abstracts of 29 Congress, Lahti, Finland.* — 2004. — P. 203—204.