ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА

ОЗЕРА ГЛУБОКОГО И НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОНИТОРИНГОВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Н.М. Коровчинский\*, О.С. Бойкова\*, Е.А. Мнацаканова\*\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва,

\*\*Биологический факультет МГУ, Москва

Озеро Глубокое расположено в Рузском районе Московской области в 90 км к западу от Москвы. Окружающие его со всех сторон леса и болота тянутся полосой не менее 1,5-3,0 км и предохраняют озеро от сильного влияния хозяйственной деятельности. Озеро имеет небольшую площадь (59.3 га) и состоит из глубокой центральной котловины, максимальная глубина которой 32 м и мелководного залива, глубина которого не превышает 5 м. В 1891 г на высоком восточном берегу озера была основана гидробиологическая станция, ныне входящая в состав Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, которая продолжает работать и в настоящее время.

С конца мая до конца октября водная масса озера Глубокого подразделяется по вертикали на устойчивые термические зоны. В начале лета толщина эпилимниона составляет 1,5-2,0 м,к концу летней стагнации достигает 5,0 м или более. Прозрачность воды колеблется от 2,0 до 5, 5 м.

Исследования зоопланктона озера Глубокого, наиболее исследованного сообщества данного водоёма, начались еще во второй половине Х1Х в. Первые планктонные пробы были собраны в 1869 г во время посещения озера известным в будущем зоологом и путешественником А.П. Федченко. Это были одни из первых проб зоопланктона, взятые в пределах Европейской России и России в целом. Первые фаунистические данные появились в статьях В.Н. Ульянина (1874), обработавшего сборы А.П. Федченко, а также А. Корчагина (1887) и Ф. Каврайского (1888). Затем появились первые количественные данные по зоопланктону озера, опубликованные в работах Н.Ю. Зографа (1895), С.А. Зернова (1897,1900), В. Фомина (1900), Н.В. Воронкова (1905), А.В. Новикова (1907), Б.С. Грезе и А.В. Румянцева (1910), С.И. Кузнецова и С.Н.Дуплакова (1923), А.П. Щербакова (1925).

В первоначальный период исследования пелагического зооплантона озера Глубокого (1869 – 1952) пробы собирались нерегулярно, большей частью с большими перерывами. Значительные несоответствия наблюдались также в определениях видовой принадлежности зоопланктеров. Достаточно сказать, что в целом дафнии фигурировали под 11 видовыми названиями, а босмины под 7 названиями (Коровчинский, 1991), хотя число обитавших в озере видов было заведомо меньше. Допустимо полагать, что большинство расхождений в определениях было связано с различным наименованием одних и тех же видов.

Наиболее полные количественные данные, полученные в довоенный и послевоенный период работы биостанции, содержались в работах М.А. Кастальской-Карзинкиной (1937) и А.П. Щербакова (1956), последний из который обобщил результаты всех вышеупомянутых работ в своей монографии «Озеро Глубокое» (1967). Главной целью исследования пелагических зоопланктеров озера А.П. Щербаковым была оценка биологической продуктивности данного сообщества. Согласно видовому списку последнего автора в пелагиали озера Глубокого обитали 3 вида Copepoda, 7 видов Cladocera и 12 видов Rotifera.

В начале 1950-х годов из ракообразных во все сезоны года в пелагиали доминировали копеподы. Среди них на первом месте стоял *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg*,* который встречался в планктоне круглый год, но особенно заметную роль играл в подледный период. В безледный период важную роль в рачковом планктоне играл также *Mesocyclops leuckarti* Claus*,* численность которого летом иногда превосходила численность эудиаптомуса*.* Среди кладоцер наибольшую численность имели представители рода *Bosmina* Baird (виды *B. longirostris* (O.F.M.) и *B. coregoni* Baird тогда не различались) (около 10%)*, Daphnia cucullata* Sars (около 8-9 %) и *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin) (около 5-7 %).

По умолчанию принимается, что состав зоопланктона озера в первый примерно 80-летний период его изучения оставался достаточно стабильным, хотя точных данных по его изменениям в этот длительный период не может быть представлено по причине отсутствия старых проб, подлежащих перепроверке. Имеющиеся различия в составе видовых списков предположительно имеют номенклатурный характер и возникли за счет расхождений в наименованиях одних и тех же видов.

Вместе с тем, одно значимое изменение может быть неопровержимо указано, а именно исчезновение очень заметного вида *Bythotrephes longimanus* Leydig (Cladocera, Onychopoda, Cercopagididae)*,* которое, скорее всего, стало результатом неудачного эксперимента по акклиматизации рыб, проводившихся в 90-х гг Х1Х века, когда в озеро были выпущены несколько тысяч мальков сига.

В 1963-1965 гг на водосборе озера были проведены гидромелиоративные работы, в результате которых поверхностный сток в озеро с окрестных болот был в значительной мере отведен через систему канав непосредственно в реку Малая Истра, вытекающую из озера, и питание озера стало осуществляться исключительно за счет стока талых вод, грунтового стока и атмосферных осадков. В связи с отводом значительной части болотных вод сократилось поступление окрашенных гуминовых веществ. Изменились цветность, прозрачность, улучшился кислородный режим. Цветность воды, измеренная по платинокобальтовой шкале, снизилась с 70-120⁰ до 10-45⁰. Прозрачность воды, измеренная по диску Секки, увеличилась с 0,7-2,9 м до 1,2-5,5 м. Улучшился кислородный режим в гиполимнионе. В конце лета до гидромелиорации кислород полностью отсутствовал на глубине 12-17 м, а в некоторые годы и во всем гиполимнионе, после гидромелиорации – только на глубинах более 20-25м (Бикбулатов и др., 1972; Садчиков, 1978; Matveeva, 1986; Yanin et al., 1986). В свою очередь увеличение прозрачности воды привело к увеличению вдвое протяженности эвфотической зоны в пелагиали (с 1,0-2,0 м до 3,0-5,0 м) и значительному увеличению (более чем в 10 раз) площади зарослей макрофитов (с 0.5 % до 6,5 % от общей площади озера).

Но несмотря на увеличение протяженности эвфотической зоны, в 1970-ые гг уровень продукционных процессов в пелагиали изменился несущественно, что, возможно, объясняется увеличением численности мало продуктивных крупных водорослей. В 1940-1950-х гг валовая первичная продукция фитопланктона составляла 51,4- 102,0 гС/м², в 1970-е гг – 83,0-115,0 гС/м². Вместе с тем увеличение общей численности бактериопланктона в летнее время (с 1,0-1,5 млн кл/мл до 3.5-4.5 млн кл/мл соответственно) могло свидетельствовать об увеличении потока энергии в озере через детритую цепь (Садчиков, 1980).

В 1970-1980-ых гг основным направлением исследований зоопланктона стало изучение механизмов регуляции численности популяций, роли межвидовой конкуренции, пресса беспозвоночных хищников и рыб в формировании структуры сообщества планктонных ракообразных. В те же годы была проведена таксономическая ревизия дафний озера Глубокого (Glagolev, 1986), которая была продолжена в последующие годы (Коровчинский, 1997; Korovchinsky, 1999; Коровчинский, Бойкова, 2009).

В результате проведения этих исследований было выяснено, что гидромелиоративные работы вызвали существенные изменения и в составе зоопланктонного сообщества. Самым заметным из них было безвозвратное исчезновение прежде массового эпилимниального вида циклопов *M. leuckarti,* которое могло стать результатом усиления пресса рыб, обусловленного увеличением прозрачности воды. В то же время, циклопы, обозначенные ранее Щербаковым как *Cyclops strenuus* Fischer s. l., по мнению немецкого специалиста У. Айнзле (U. Einsle), исследовавшего в 1970-х годах материал из озера Глубокого, оказались представленными смесью двух видов: собственно *Cyclops strenuus и Cyclops bohater* Kozm., есть указания о присутствии в пелагиали и других видов Cyclopoida. Таким образом, вопрос о видовом составе пелагических циклопов оказался не решенным, требующим дальнейшей проработки.

Некоторые другие различия в списках видов до и после мелиорации также оказались связаны с первоначально неточным определением видов. Так долгое время считали, что босмины представлены в озере одним видом (*B. longirostris*), на самом деле их всегда было два (более мелкая *B. longirostris,* приурочена в основном к литорали, и более крупная *B. coregoni*  более многочисленна в пелагиали).

Ревизия дафний озера Глубокого, проведенная в 1970-1980 гг С.М. Глаголевым показала, что в пелагиали, кроме 3-х видов, указанных Щербаковым, встречается еще четвертый вид *Daphnia galeata* Sars. Присутствовал ли он до гидромелиорации неясно, более вероятным было считать, как это будет показано ниже, что этот вид вселился в озеро после неё.

В списке Щербакова отсутствует *Chydorus sphaericus* (O.F.M.), так как этот вид считался литоральным. Но в конце августа - начале сентября 1977 г и 1981 г наблюдалось массовое развитие хидоруса в пелагиали, где он составлял до 35% от общей численности ракообразных. В 1972 г в открытой части озера также впервые отметили заметную численность (около 6 тыс.экз/м²) *Polyphemus pediculus* (L.), пространственное распределение которого было крайне неравномерным.

После гидромелиорации и исчезновения мезоциклопса доля кладоцер в летнем планктоне увеличилась примерно вдвое, среди них первое место по численности стала занимать *Diaphanosoma brachyurum* (до 19–22 % от общей численности ракообразных в среднелетнем исчислении).

В период летней стагнации виды дафний разделены по термическим зонам: *D.cucullata* населяет преимущественно эпилимнион*, D.galeata* – эпилимнион и верхнюю часть металимниона, *D. hyalinа* Leydig *–* металимнион*, D. cristata* Sars – металимнион-гиполимнион. До гидромелиорации самым многочисленным видом дафний была *D.cucullata*, после гидромелиорации таковым стала *D. cristata*.

После гидромелиорации в связи с увеличением прозрачности воды и улучшением кислородных условий в гиполимнионе произошло расширение туда зоны обитания *D. cristata, D. hyalinа* и *E. graciloides.* Что касается эудиаптомуса, то до гидромелиорации все его возрастные стадии концентрировались в эпилимнионе, изредка на границе эпи- и металимниона. После гидромелиорации наибольшая концентрация взрослых особей и копеподитов стала наблюдаться в металимнионе. Старшие копеподиты (С IV–С V) первой генерации в июне стали погружаться в глубокие слои и задерживать свое развитие до конца лета (Pasternak, Arashkevich, 1999).

Произошла перестройка и в сообществе коловраток (Rotifera). В целом за все время наблюдений в пелагиали озер отмечено 25 видов группы, из них только 6 видов присутствовали во все периоды наблюдений. В 1970-80-годах исчезли 2 вида, в 2000-х годах не были найдены ещё 3 вида. Вместо них после гидромелиорации появились 7 новых для озера видов, из которых в 2000-х годах 2 вида, первоначально литоральных, не были встречены. Зато появились еще два новых вида – *Gastropus hyptopus* (Ehrernberg)и *Ascomorpha ovalis* (Bergendal).

С 1991 г начали проводиться многолетние стандартные мониторинговые съемки зоопланктона (Коровчинский, 1997; Korovchinsky, 1999; Коровчинский, Бойкова, 2009), которые продолжаются до настоящего времени. Пробы собираются в безледный период в центральной части озера два раза в месяц средней планктонной сетью Джеди с диаметром входным отверстием 24 см.

Современный состав рачкового зоопланктона озера насчитывает 2 вида Copepoda (проблема с таксоном *Cyclops* cf. *strenuus* продолжает сохраняться) и 11 видов Cladocera. Оказалось также, судя по морфологическим и генетическим данным, что особи дафний с промежуточными диагностическими признаками представляют собой межвидовые гибридные формы (*D. galeata* x *D. cucullata*, *D. hyalinа* х *D. cucullata и D. hyalinа* х *D. galeata)*. Таким образом, в настоящее время озеро Глубокое населяют 4 вида и три гибридные формы дафний. *D. cristata* представлена в озере тремя морфотипами (возможно, генотипами) (Boikova, Korovchinsky, 1995)

В 1970-1980-ых гг *D. cucullata* все еще сохраняла заметную численность в планктоне озера Глубокого, но к началу 1990-х гг она была практически полностью вытеснена *D. galeata* и гибридными формами. В те же годы в планктонных пробах отсутствовали *Ceriodaphnia pulchella* Sars и *B. longirostris.* В 1995 г численность *D. galeata* упала, в то же время в пелагиали в малом числе вновь появились *D. cucullata*, *B. longirostris* и *C. pulchella.*

Если обобщить данные за весь период наблюдений со второй половины 1960-х годов по настоящее время, то численное соотношение групп ракообразных (Cladocera : Copepoda) оставалось достаточно стабильным. Вместе с тем, произошли изменения в рангах доминирования видов и их вертикальном распределении, бóльшую роль в пелагическом зоопланктоне стали играть семипелагические виды (*B. longirostris* и *C. pulchella*), в целом тяготеющие к литоральной и сублиторальной зонам.

С 1993 по 2003 гг отмечено постепенное снижение общей численности ракообразных в открытой части озера (с 51экз/л в 1992 г до 10,5экз/л в 2001- 2002 гг). Оно началось со снижения численности *Diaphanosoma brachyurum* и *Bosmina coregoni* и позже коснулось всех видов. Также съемка бентоса, проводившаяся в мае и сентябре 1998 г, показала снижение биомассы бентоса в открытой части озера примерно в 4 раза по сравнению с 1980 г (с 4 г/ м² до 0.87 г/м²). Заметное обеднение зоопланктона наблюдалось и в литоральной зоне. С 2004 г начался подъем численности ракообразных, прежде всего *D. brachyurum* и *B. coregoni*.

Конкретные причины резкого снижения обилия биоты озера не вполне ясны, возможно, они были обусловлены снижением трофности водоема, вызванное климатическими факторами. В целом же, влияние последних несомненно, поскольку предшествовавший началу снижения численности ракообразных летний сезон 1992 г отличался необычайной сухостью, до того не отмечавшейся. К середине сентября уровень воды в озере понизился примерно на 38 см по отношению к обычному. Вода в бухте станции отступила на 6-7 м от прежнего уреза.

Вместе с тем, в 2004 гг не было характерного для озера падения уровня воды к сентябрю, более того, в июле имело место заметное его повышение (летний паводок). Однако же, в последующие годы прежний уровень не восстановился. Самое низкое его падение за все время наблюдений было зафиксировано осенью 2014 г.

В течение всего периода наблюдений с 1991 г в сообществе рачкового планктона, за очень редким исключением, доминировали три вида ракообразных – *E. graciloides, D. brachyurum* и *B. coregoni.* Доля остальных видов в разные годы могла существенно различаться. Чаще всего различия были обусловлены массовым размножением в пелагиали литоральных видов, что могло отражать ослабление там межвидовой конкуренции.

Так в июне-начале июля 2008 г в пелагиали в массе размножилась *B. longirostris,* доля которой составляла около 37 % от общей численности ракообразных при очень низком обилии ее основного конкурента *B. сoregoni* (около 7 %). В июне-июле 2013 г в пелагиали необычайно высокой численности достигла *C. pulchella* (до 24 %) при практическом отсутствии эпилимниальных *D. galeata* и *D. cucullata* и малой доле гибридных форм (1,5 %).

Особенным был планктон жаркого лета 2010 г, когда в июле-августе при подъеме температура воды в эпилимнионе до 26-29⁰ С наблюдалась необычно высокая численность гибридных форм дафний, резко упала численность *B. coregoni* и возросла численность *D. brachyurum* (до 26 %). В то же время, в металимнионе необычно высокой численности достигла *D. hyalina* (до 19 %), а в августе после цветения сине-зеленых в массе размножился *C. sphaericus* (до 14 %).

Опыт долговременных наблюдений зоопланктона озера Глубокого показал, что только многолетние наблюдения позволяют отделить межгодовые различия от долгосрочных изменений в сообществе. Их прогностическое значение в большой мере зависит от надежности определения видов. Cлучаи безвозвратного исчезновения видов в озере Глубоком стали результатом антропогенного влияния: исчезновение битотрефеса связано с попыткой акклиматизации сигов, мезоциклопса и ряда видов коловраток – с проведением гидромелиоративных работ на водосборе озера. Гидромелиорация вызвала также вселение нового вида дафний и появление гибридных форм дафний, исчезновение и вселение ряда новых видов коловраток, перераспределение рангов доминирования и изменение пространственного распределения некоторых видов. Большинство этих изменений произошло сравнительно быстро – в течение 5-10 лет. Но в целом, учитывая врéменное исчезновение *Daphnia cucullata,* перестройка сообщества ракообразных продолжалась около 30 лет – с середины 1960-х до середины 1990-х гг. Изменения в сообществе коловраток продолжаются и в настоящее время.

Из вышеизложенного следуют некоторые выводы важные, в целом, для проведения долговременных мониторинговых исследований. Наиболее насущный из них и наименее обсуждаемый – это необходимость точного определение качественного состава наблюдаемого сообщества. Достичь этого нелегко, поскольку в разные периоды представления о таксономическом составе значительно различались, особенно если брать очень длительные вековые изменения, а, базируясь лишь на списочных данных, часто трудно или даже невозможно понять видовой состав таксоценозов прежних времен и оценить степень их изменений.

Для данной оценки первостепенное значение приобретают музейные и другие сохранившиеся коллекции, но они собираются и сохраняются далеко не всегда. Также и в случае озера Глубокого пробы, взятые ранее 1970-х годов, не сохранились, поэтому состав зоопланктона, исследованного до этого в течение столетия можно интерпретировать лишь приблизительно с большей или меньшей степенью достоверности.

Из этого вытекает первый важный методический вывод, что при длительных мониторинговых исследованиях необходимо сохранять хотя бы небольшое число проб для будущей перепроверки и уточнения данных о их качественном и количественном составе, численном соотношении таксонов. Весьма важно также документировать состав зоопланктона, делая рисунки или фотографии учитываемых видов.

Сказанное можно проиллюстрировать рядом примеров трудности интерпретации прежних данных в связи с изменениями представлений о систематическом статусе таксонов. Прежде считалось, что в Евразии обитает один вариабельный вид *Bythotrephes longimanus,* который был отмечен и в озере Глубоком. Теперь же стало известно, что в этом обширном регионе обитают, по крайней мере, 5 видов данного рода, а также широко распространенные гибридные формы (Литвинчук, 2007; Korovchinsky, 2015, 2016). В связи с тем, что не были сделаны ни описания, ни рисунки глубокоозерских битотрефесов, то решить какой вид обитал в озере ранее оказывается невозможно.

В отношении идентификации дафний озера Глубокого ситуация сложилась несколько лучше, поскольку сохранились рисунки А.П. Щербакова, изображающие три вида – *D. hyalina, D. cucullata* и *D. cristata.* Благодаря этому с большой долей вероятности можно было утверждать, что *D. galeata* вселилась в Глубокое озеро уже после гидромелиорации его водосбора, что вызвало большие изменения в планктонном сообществе. Данный пример ясно показывает, насколько даже малая документация исследованного материала помогает разобраться с имеющимися данными.

В целом ситуация с систематикой группы видов *Daphnia longispina* O.F.M. в узком понимании, к которой относится большинство глубокоозерских видов рода, не разрешена. Коллектив европейских исследователей-генетиков недавно предпринял попытку "революции" в её классификации (Petrusek et al., 2005; Nilssen et al., 2007; Petrusek et al., 2008), но не привел проблему к ясности, а ещё больше ее запутал (см. Kotov, 2015). Данная проблема, как и ряд других подобных, ставит как совершенно необходимую задачу усиления координации работы морфологов и генетиков. Таким образом, к сожалению, пока нет возможности уверенного определения таксонов данной группы, тем более, что они часто образуют межвидовые гибриды.

Похожая ситуация сложилась также с таксоном *Bosmina* (*Eubosmina*) *coregoni* озера Глубокого, систематический статус которого также нелегко интерпретировать с современной точки зрения. Недавно было продемонстрировано (Haney, Taylor, 2003), что все разнообразие современных морфотипов европейских *B.* (*Eubosmina*) (*crassicornis, longicornis, berolinensis, thersites, reflexa, kessleri* и др.) появилось недавно, уже после последнего оледенения, до которого существовал единственный исходный морфотип *longispina*. Специально проведённые исследования (Faustova et al., 2010, 2011) отчасти помогли разобраться с разнообразием форм босмин в Европе. Цитированные работы прояснили ситуацию с пониманием эволюционной истории подрода, однако же, они ставят вопрос о трактовке выявленных форм с точки зрения систематики. В целом этот вопрос остается неясным. С одной стороны, полученные результаты можно толковать в пользу существования в Европе лишь единственного вида, который по приоритетности должен именоваться *B.* (*Eubosmina*) *coregoni* Baird, 1857. С другой стороны, надо иметь в виду, что обсуждаемые морфотипы («пучки видов», «морфовиды» по Faustova et al., 2011) имеют яркие отличительные особенности, их изменчивость во времени и пространстве изучена недостаточно, признаки самцов не описаны, а степень репродуктивной изоляции всё же весьма высока (перекрывание гаплотипов всего около 7%), что подразумевает неслучайность спаривания. Всё говорит о необходимости продолжения исследований данных форм, которые могут прояснить ситуацию.

Если взять весь комплекс из 16 пелагических видов и форм ракообразных озера Глубокого, то оказывается, что более половины их (10) требует дальнейших систематических разработок и уточнений. В основном это является результатом отсутствия современных глобальных систематических ревизий групп, к которым они относятся.

Тема долговременных наблюдений зоопланктонных сообществ незаменима в отношении исследования их многолетней динамики и перестроек, как под влиянием природных процессов, так и при антропогенном воздействии. Проведение этих наблюдений осложнятся рядом проблем, из которых наиболее существенной и, вместе с тем, мало принимаемой во внимание является проблема правильной идентификации таксонов. Эта проблема вызвана частой невозможностью адекватного сравнения рядов данных и недостаточной разработанностью систематического статуса таксонов.