

УДК 574.58:556.55 (470.13)

СООБЩЕСТВА ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ СТАРЕЙШЕГО ВОДОХРАНИЛИЩА РЕСПУБЛИКИ КОМИ

О. Н. Кононова, М. А. Батурина

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, Россия

Изучены состав и структура зоопланктона и зообентоса старейшего малого водохранилища Республики Коми, непрерывно существующего с 1758 г. В период исследований с 2007 по 2017 г. в нем было установлено 85 видов и форм планктонных животных и 21 таксономическая группа донных беспозвоночных. Благодаря стабильному уровенному режиму и небольшой степени зарастания водными макрофитами в водоеме функционировали устойчивые планктонные и бентосные сообщества, отличающиеся постоянством видового состава и количественного развития. Снижение уровня воды способствовало увеличению степени трофности его вод, росту таксономического обилия и количественных показателей зоопланктона и зообентоса, перестройке лидирующих групп в сообществах, сокращению состава доминантных комплексов. Форсированное повышение уровня воды по окончании восстановительных работ сооружений Кажимского гидроузла привело к затоплению обширной береговой территории, что изменило экологическое состояние водоема. В сообществах водных беспозвоночных наблюдалось уменьшение количественных показателей развития, снижение числа таксонов и видового разнообразия, изменение в доминантных комплексах.

Ключевые слова: зоопланктон; зообентос; антропогенное влияние; уровень воды; малые водохранилища.

O. N. Kononova, M. A. Baturina. COMMUNITIES OF AQUATIC INVERTEBRATES IN THE OLDEST STORAGE RESERVOIR IN THE KOMI REPUBLIC

The species composition and structure of zooplankton and zoobenthos were studied in the Komi Republic's oldest small storage reservoir, which has operated continuously since 1758. Over the period from 2007 to 2017, 85 species and forms of zooplankton and 21 taxonomic groups of benthic invertebrates were identified. At the initial stage of the research, as the water level in the reservoir was stable and the growth of aquatic macrophytes was minor, the reservoir's planktic and benthic communities was stable in the species composition and quantities. Lowering of the water level promoted the reservoir's water trophicity, triggered a rise in the taxonomic abundance and quantities of zooplankton and zoobenthos, a change of the communities' leading groups, and a reduction in the composition of the dominant complexes. When the water level was boosted up after the restoration of the Kazhinsky hydroelectric installations was over, a vast shore area was flooded, modifying the reservoir's ecological status. Changes in aquatic invertebrate communities included a decrease in the quantitative indicators of development, a reduction in the number of taxa and species diversity, alteration of the dominant complexes.

Keywords: zooplankton; zoobenthos; human impact; water level; small storage reservoirs.

Введение

С древнейших времен человечество изменяло окружающий ландшафт под свои нужды, в том числе преобразовывая речные долины и озерные чаши в водохранилища, используемые для орошения сельскохозяйственных земель и водоснабжения [Авакян и др., 1987]. С ростом промышленности появилась необходимость в формировании водохранилищ для обеспечения энергией заводов и электростанций, а также для сезонного регулирования речных стоков. Со временем поддержание многих из них в рабочем состоянии стало экономически невыгодно, вследствие чего подавляющее большинство созданных в XVIII–XIX вв. водохранилищ прекратили свое существование: были спущены или из-за ветшания и разрушения конструкций плотин постепенно обмелели и превратились в заболоченные, зарастающие водоемы.

В Республике Коми еще в первой половине XX века функционировало примерно 18 малых водохранилищ [Биологическое..., 2012]. К настоящему времени их осталось три, и только одно из них, Кажимское, в связи с исторической значимостью и продолжительной непрерывной историей существования, внесено в «Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми» [2014] как водный памятник природы. Это старейшее водохранилище республики образовано зарегулированием р. Кажим (притока р. Вычегды второго порядка) и введено в эксплуатацию в 1758 г. для обеспечения водоснабжения чугунолитейного производства, которое действовало до 1942 г. Кажимскую плотину несколько раз реконструировали: в конце 1950-х гг. – в связи с возведением приплотинной ГЭС мощностью 300 кВт и в конце 1990-х гг. – в связи с обветшанием конструкций водосброса; тогда же было принято решение о выведении ГЭС из эксплуатации. Капитальный ремонт сооружений Кажимского гидроузла проведен в 2011–2012 гг. Водоем в настоящее время используется в рекреационных целях и для водоснабжения прилегающего к нему поселка [Особо охраняемые..., 2011].

Благодаря особенностям морфологии и гидрологии в малых водохранилищах создаются условия, близкие к естественным, что способствует развитию в них высокопродуктивных сообществ [Буторин, Успенский, 1984; Батурина и др., 2017; Копопова, Fefilova, 2018; Кононова и др., 2019], играющих большую роль в поддержании и восполнении биологических ресурсов более крупных водоемов. Кроме того, образуя

дополнительные ниши, они служат резервациями для многих редких видов, и это вносит свой вклад в увеличение биоразнообразия региона, в котором они расположены. Вместе с тем небольшие размеры малых водохранилищ делают их более уязвимыми для воздействия негативных факторов как природного, так и антропогенного происхождения [Dulic et al., 2014]. Однако зачастую вследствие незначительных размеров и небольшого хозяйственного значения исследованием и сохранением их биологического разнообразия пренебрегают [Moreira et al., 2016], а оценку экологического состояния проводят лишь для решения конкретных задач [Малая..., 1989].

Возраст искусственных водоемов играет ключевую роль, определяя видовое богатство, разнообразие населяющих его сообществ и более сложные внутрисистемные связи [Андроникова, 1996; Alfonso et al., 2010]. Благодаря масштабному строительству крупных гидротехнических сооружений в 1950–80-е годы [Измайлова, 2018] и, как следствие, ежегодному наблюдению за становлением и функционированием этих экосистем к настоящему времени накоплен большой объем данных о составе биоты и происходящих в них процессах [Куйбышевское..., 1983; Гольд и др., 1996; Лазарева, 2010 и др.]. Однако из-за существенных различий по гидрологическим и морфологическим параметрам выявленные закономерности не всегда можно экстраполировать на малые водохранилища. Кроме того, в отличие от крупных [Биологические..., 1984; Rogozin, 2013], сведений о биоте возрастных малых водохранилищ крайне мало [Куликова, Рябинкин, 2015], что и определило цель нашей работы: на примере Кажимского водохранилища показать состав и структуру сообществ водных беспозвоночных животных, выявить их реакцию на негативное антропогенное воздействие.

Материалы и методы

Кажимское водохранилище расположено в подзоне средней тайги (N60.361°, E51.621°). Это проточно-руслевой водоем долинного типа. По размерным характеристикам ($S = 1,45 \text{ км}^2$) его можно отнести к категории «малых» [Авакян и др., 1987]. Максимальные глубины (до 8,8 м) отмечены у плотины и вдоль старого речного русла, на остальной акватории глубина не превышала 2–3 м. Преобладают песчаные и илистые грунты. Вода отличается низкой минерализацией (до 100 мг/дм³), прозрачность варьирует от 0,5 до 0,8 м. По соотношению главных ионов водоем относится

к гидрокарбонатно-кальциевому типу. Активная реакция среды слабощелочная [Батурина и др., 2017]. Температура поверхностного слоя воды в период исследований составила: в 2007–2008 и 2013 гг. – 22,3–24,7 °С, в 2014 г. – 18,7–19,9 °С и в 2017 г. – 19,0–20,8 °С. Степень зарастания водохранилища 10–12 % [Батурина и др., 2017]. С 2007 по 2015 г. на водоеме функционировало холодноводное садковое хозяйство по разведению форели и карпа, площадь которого не превышала 1 % площади водохранилища.

На период исследований 2007–2008 гг. уровень воды в водохранилище был ниже нормального подпорного уровня из-за аварийного состояния плотины. В 2011–2012 гг. на время ремонта плотины водоем был спущен до минимально возможного уровня. В августе 2013 г. Кажимское водохранилище вновь наполнили до нормального подпорного уровня, что привело к значительному подтоплению берегов, частичному заболачиванию водосборной территории и впоследствии к ухудшению экологического состояния водоема: увеличению цветности воды, минерализации, концентрации взвешенных веществ, значений БПК₅ и ХПК, а также концентрации основных биогенных элементов (общий азот и фосфор), марганца и железа [Батурина и др., 2017].

Исследования на водоеме были проведены в августе 2007–2008 гг., июле 2013 г. (до поднятия уровня воды), августе 2014 (только зоопланктон) и 2017 гг. Пробы ежегодно отбирали по гидробиологическим разрезам, от верхней, «речной» части до приплотинной. В литорали собирали интегральные пробы, включающие максимально возможное количество биотопов. Зоопланктон: на глубоководных участках – сетью Джеди, в прибрежье – посредством фильтрации 50–100 л воды через планктонную сеть Апштейна с размером ячеек 80 мкм, с последующей фиксацией 4% формалином. Зообентос: на мягких грунтах – дночерпателем Петерсена (с площадью захвата 1/40 м²), на небольших глубинах и на плотных грунтах – гидробиологическим скребком (длина лезвия – 0,3 м, протягивание скребка – 1 м). Грунт промывали через капроновое сито с размером ячеек 230 мкм. Пробы фиксировали 4% формалином. Камеральную обработку образцов с последующим микроскопированием осуществляли в лабораторных условиях по: [Методика..., 1975]. Индивидуальный вес организмов зоопланктона рассчитывали по формулам Балушкиной – Винберга и Ejsmont – Karabin [Кононова, Фефилова, 2018]. В работе анализировали усредненные результаты по численности и биомассе

зоопланктона и зообентоса, полученные для каждого периода исследований. Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе, за нижнюю границу доминирования принимали обилие или биомассу – 5 % от суммарных значений. Для оценки видового богатства сообществ зоопланктона использовали индекс Маргалефа (dMg) [Песенко, 1982]. Трофический статус водоема оценивали по биомассе зообентоса в соответствии с классификацией С. П. Китаева [2007] и индексу видового разнообразия Шеннона – Уивера, рассчитанного по биомассе зоопланктона (H_B , бит/г) [Андроникова, 1996]. Для оценки качества воды использовали отношение общей численности олигохет к общей численности донных организмов (N_{olig}/N_{tot}), выраженное в процентах [Организация..., 1992]. Достоверность различий численности и биомассы зоопланктона и зообентоса между выборками проб определяли при помощи U-критерия Манна – Уитни [Лакин, 1990], который рассчитывали с использованием Statistica 6.0 для Windows.

Результаты и обсуждение

Продолжительная история существования водоема определила богатый видовой состав населяющего его зоопланктона. С 2007 по 2017 г. было найдено 85 видов и форм планктонных животных, в том числе 45 – коловраток (Rotifera), 32 – ветвистоусых раков (Cladocera) и 8 – веслоногих раков (Copepoda). В составе планктонной фауны отмечены и редкие для региона виды, среди которых *Rhynchotalona falcata* (Sars) и *Macrochaetus subquadratus* Perty обитают только в Кажимском водохранилище [Kononova, Fefilova, 2018]. В 2017 г., в сравнении с исследованиями, проведенными ранее [Kononova, Fefilova, 2018], в планктоне были обнаружены шесть новых для водохранилища видов коловраток: *Trichocerca (D.) similis* (Wierzejski), *Ascomorpha ecaudis* Perty, *Synchaeta tremula* (Müller), *Ploesoma lenticulare* Herrick, *Asplanchna priodonta* Gosse и *Platyias quadricornis* (Ehrenberg) и один вид ветвистоусых раков – *Ilyocryptus sordidus* (Lievin). Все они являются обычными представителями планктонных сообществ водоемов исследуемой территории.

Среди донных беспозвоночных отмечена 21 таксономическая группа. По всей акватории водоема встречались личинки хирономид (Chironomidae) и малощетинковые черви (Oligochaeta), низшие ракообразные (Copepoda, Cladocera) и моллюски (Mollusca), преимущественно в прибрежной зоне – личинки поденок (Ephemeroptera).

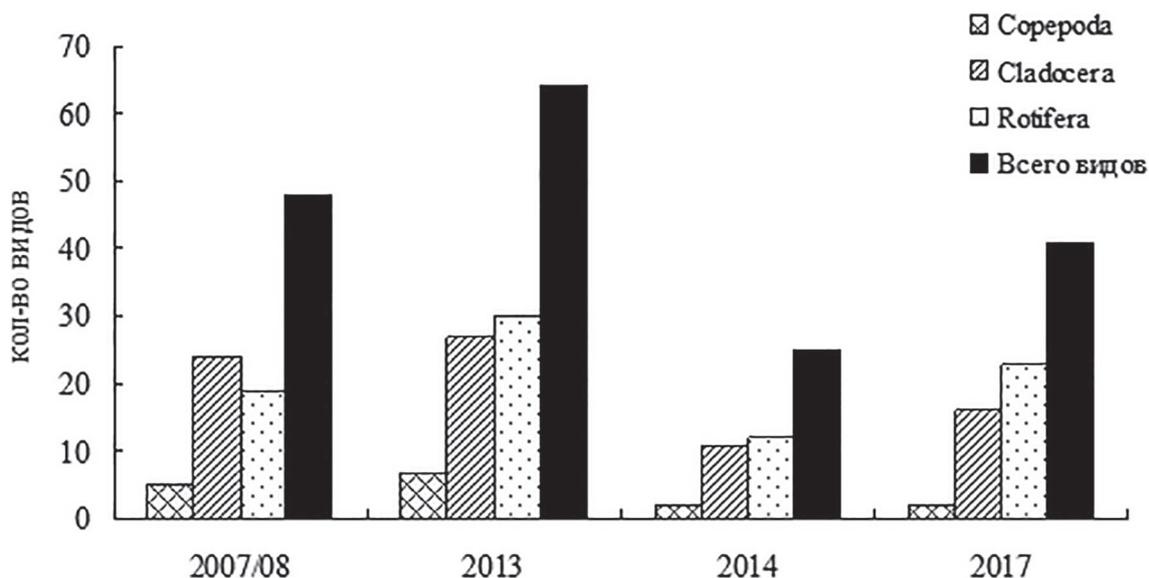


Рис. 1. Распределение числа видов в группах зоопланктона Кажимского водохранилища в период исследований

Fig. 1. Distribution of species number in groups of zooplankton of the Kazhim reservoir during the research period

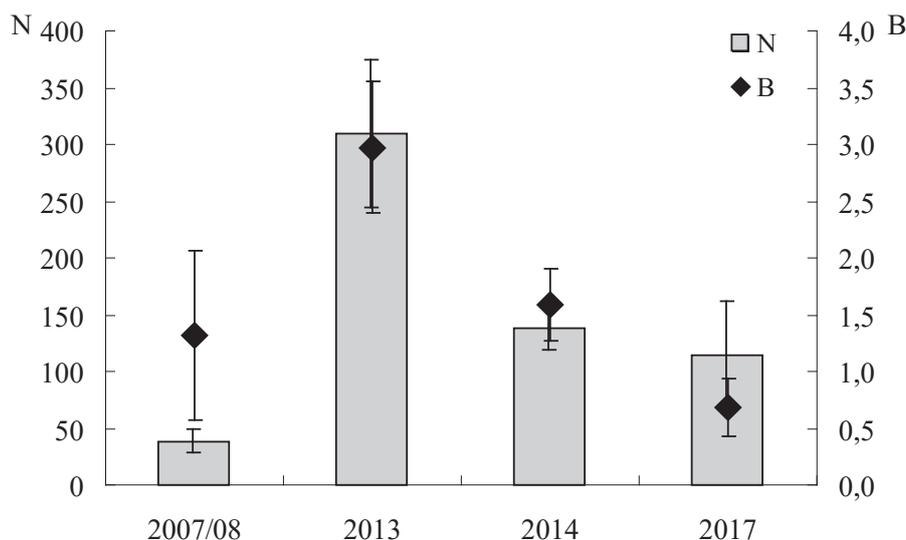


Рис. 2. Динамика численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в Кажимском водохранилище в период исследований.

Здесь и на рис. 3: вертикальные линии на графиках – стандартная ошибка

Fig. 2. Dynamics of abundance (N, thousand ind./m³) and biomass (B, g/m³) of zooplankton in the Kazhim reservoir during the research period.

Here and in Fig. 3: vertical lines on the graphs – standard error

В первые годы наших исследований (2007–2008 гг.) в зоопланктоне найдено 48 видов и форм. Преобладали среди них ветвистоусые раки, около 50 % которых составляли представители сем. Chydoridae (13 видов) и коловратки: сем. Synchaetidae (4 вида), Trichocercidae и Euchlanidae (по 3 вида) (рис. 1). Количественное развитие зоопланктона было не-

высоким (рис. 2). Доминировали в планктоне ветвистоусые раки (61 % численности и 88 % биомассы зоопланктона), в основном за счет мелких форм (табл. 1). Крупные виды клadoцер были малочисленны, но вносили свой вклад в формирование биомассы (табл. 1).

В составе зообентоса в этот период отмечено 16 групп донных беспозвоночных, из кото-

Таблица 1. Состав доминантных комплексов зоопланктона в Кажимском водохранилище в период исследований
 Table 1. Composition of dominant complexes of zooplankton in the Kazhim reservoir during the research period

	2007–2008 гг.	%	2013 г.	%	2014 г.	%	2017 г.	%
Относительная численность Relative abundance	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	20,2 ± 9,8	<i>Bosmina longirostris</i>	34,1 ± 7,8	<i>Polyarthra euryptera</i> Wierzejski	32,0 ± 13,5	<i>Bosmina</i> (B.) <i>longirostris</i>	39,9 ± 10,4
	Nauplius, Copepodit Cyclopoida	12,7 ± 4,4	<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	18,8 ± 7,5	<i>Synchaeta pectinata</i>	24,2 ± 9,0	Nauplius, Copepodit Cyclopoida	30,3 ± 13,9
	<i>Bosmina</i> (B.) <i>longirostris</i> (O. F. Müller)	9,9 ± 8,6	<i>Asplanchna henrietta</i> Langhans	15,7 ± 6,2	<i>Asplanchna henrietta</i>	22,4 ± 14,0	<i>Daphnia</i> (D.) <i>cristata</i>	6,3 ± 2,1
	<i>Bosmina</i> (E.) cf. <i>longispina</i> Leydig	9,9 ± 5,1	<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk)	5,6 ± 2,3	<i>Daphnia</i> (D.) <i>cristata</i>	7,1 ± 6,4	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	5,3 ± 1,7
	<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller)	5,5 ± 3,5			<i>Polyarthra luminosa</i> Kutikova			5,0 ± 1,8
	<i>Ceriodaphnia</i> sp. juv.	5,4 ± 4,6						
	<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)	5,0 ± 2,9						
	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	26,7 ± 11,8	<i>Asplanchna henrietta</i>	44,2 ± 11,6	<i>Asplanchna henrietta</i>	51,5 ± 36,5	<i>Bosmina</i> (B.) <i>longirostris</i>	48,3 ± 12,9
	<i>Polyphemus pediculus</i>	19,2 ± 8,5	<i>Bosmina longirostris</i>	32,2 ± 8,9	<i>Daphnia</i> (D.) <i>cristata</i>	36,3 ± 34,9	Nauplius, Copepodit Cyclopoida	28,4 ± 15,3
	<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller)	19,1 ± 9,3	<i>Polyphemus pediculus</i>	7,0 ± 5,2	<i>Polyarthra euryptera</i>	6,8 ± 1,7	<i>Daphnia</i> (D.) <i>cristata</i>	12,7 ± 3,9
Относительная биомасса Relative biomass	<i>Bosmina</i> (B.) <i>longirostris</i>	7,0 ± 6,5					<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	6,3 ± 4,3
	<i>Daphnia</i> (D.) <i>cristata</i> G. O. Sars	6,3 ± 6,0						
	Nauplius, Copepodit Cyclopoida	5,6 ± 3,4						

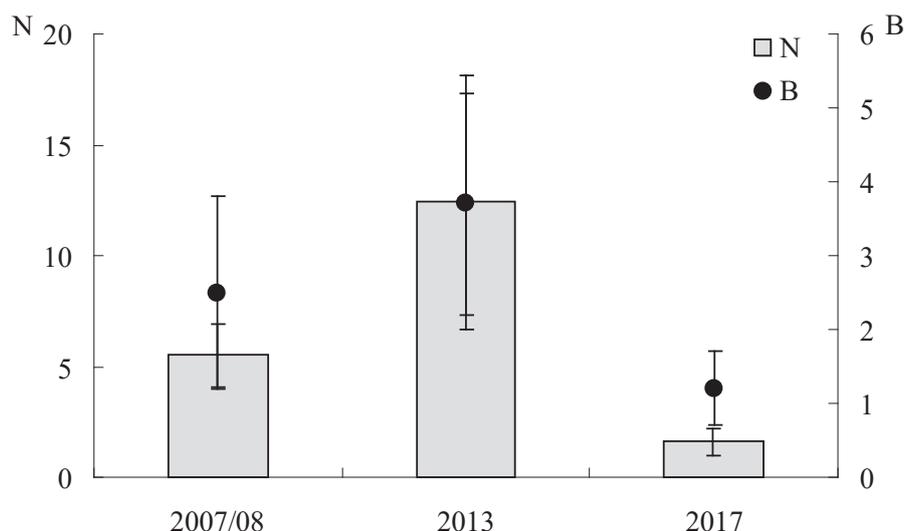


Рис. 3. Динамика численности (N, тыс. экз./м²) и биомассы (B, г/м²) бентоса в Кажимском водохранилище в период исследований

Fig. 3. Dynamics of abundance (N, thousand ind./m²) and biomass (B, g/m²) of benthos in the Kazhim reservoir during the research period

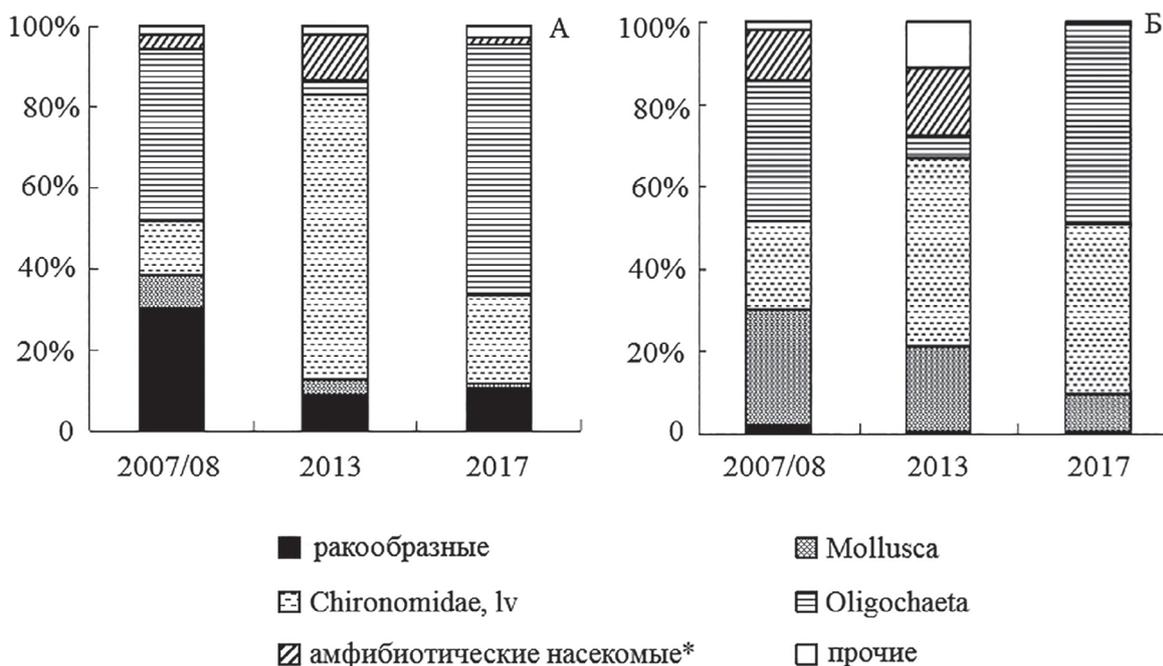


Рис. 4. Вклад (%) групп донных организмов в общую численность (А) и биомассу (Б) бентоса Кажимского водохранилища.

* – без учета личинок Chironomidae

Fig. 4. Share (%) of groups of benthic organisms in the total abundance (A) and biomass (B) of benthos of the Kazhim reservoir.

* – excluding Chironomidae larvae

рых более 37 % таксонов относились к амфибиотическим насекомым. Количественные показатели развития зообентоса были невысоки (рис. 3): основную долю численности и биомассы составляли Chironomidae (lv) и Oligochaeta, и наряду с ними примерно 30 % численности

приходилось на долю бентосных микроракообразных, преимущественно Cladocera (рис. 4).

После снижения уровня воды в 2011–2013 гг. в водохранилище наблюдали рост видового богатства планктонных организмов (табл. 2), в основном за счет коловраток и ветвистоусых

Таблица 2. Динамика структурных показателей зоопланктона в Кажимском водохранилище в период исследований

Table 2. Dynamics of structural indices of zooplankton in the Kazhim reservoir during the research period

Показатель Index	2007–2008 гг.	2013 г.	2014 г.	2017 г.
Mg	1,7 ± 0,2	2,0 ± 0,2	1,3 ± 0,5	1,3 ± 0,1
H _B	2,0 ± 0,3	1,5 ± 0,2	1,1 ± 0,3	1,7 ± 0,2

раков (рис. 1). Произошло увеличение числа видов не только литоральных форм зоопланктона (за счет представителей родов *Eucyclops*, *Picripleuroxus*, *Alona*, *Graptoleberis*, *Lindia*, *Aspelta*, *Lecane*, *Macrochaetus* и ряда др.), но и эвпланктонных, среди которых отмечены *Limnoscida frontosa* Sars, *Daphnia cucullata* G. O. Sars, *Polyarthra luminosa*, *Asplanchna henrietta*, *Keratella quadrata* (Müller), *K. cochlearis* (Gosse), *K. serrulata curvicornis* Rylov, *Hexarthra mira* (Hudson) и др. В то же время из планктона выпали 10 видов, включая крупных *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) и *Daphnia longispina* O. F. Müller.

Как и в планктоне, в составе зообентоса в этот период наблюдали наибольшее (21) число таксонов. Только в 2013 г. в пробах встречались Hydrozoa, Tardigrada, Odonata, Megaloptera, Hemiptera, Collembola. Помимо олигохет, моллюсков и личинок хирономид значительную долю в общей структуре зообентоса составляли еще 12 групп, в том числе личинки амфибиотических насекомых, заметную роль среди которых играли таксоны, характерные для прибрежной зоны водоемов и зарослей макрофитов.

Увеличение таксономического богатства, вероятно, обусловлено морфологическими и гидрологическими особенностями Кажимского водохранилища, в котором значительная часть акватории по своим параметрам (глубине, зарастанию водными макрофитами и др.) соответствует литоральной зоне крупных глубоководных водохранилищ. И если в последних в результате изменений уровня режима обычно происходит резкое осушение обширной площади литорали и, как следствие, гибель сообществ, ее населяющих [Авакян, Ривьер, 2000; Зарубина, Ермолаева, 2014], то в малых водоемах эти процессы происходят более плавно за счет широкой мелководной зоны, а вновь образованные в результате снижения уровня воды ниши успешно заселяются видами, попадающими в водоем с водосборной территории.

В этот период наблюдали и значительный, в сравнении с 2007–2008 гг., рост обилия – в 8

раз (при $p < 0,005$) и биомассы – в 2 раза (при $p < 0,034$) зоопланктона (рис. 2). В планктонных сообществах наряду с ветвистоусыми раками, образующими 41 % численности и 49 % биомассы всего зоопланктона, увеличилась роль коловраток (54 и 47 % соответственно). При этом состав доминантных комплексов сократился, при увеличении роли в них индикатора эвтрофных условий *Bosmina (B.) longirostris* (табл. 1) и выпадении из числа доминант фитофильных видов, что, возможно, связано с сокращением площади литорали, заросшей макрофитами (табл. 1). Происходящие в планктоне изменения, а также увеличение количественных показателей зообентоса (рис. 3) косвенно свидетельствовали о росте трофности вод водохранилища. На повышение трофического статуса водоема указывали и снижение значения индекса видового разнообразия (H_B) (табл. 2): от мезо-эвтрофного в 2007–2008 гг. к эвтрофному в 2013 г., и показатели биомассы зообентоса – от α- до β-мезотрофного.

После завершения реконструкции плотины в августе 2013 г. водохранилище было вновь наполнено до нормального уровня. При этом невыполнение необходимых в таких случаях работ по расчистке береговой линии привело к негативным последствиям. В результате деградации затопленных почв, переработки берегов, разложения растительности, поступления болотных вод и большого количества взвешенных веществ произошли изменения в химическом составе вод водохранилища; скопление на поверхности песчано-илистых грунтов мощного слоя детрита, кроме того, вследствие массовой гибели низших раков произошло образование «кладоцевого» ила. Оторванные от затопленных торфяников участки образовали плавающие острова. Повышение трофности вод водохранилища способствовало интенсивному развитию водорослей, достигших стадии цветения уже к 2014 г., из-за чего вода по всей акватории окрасилась в зеленый цвет [Батурина и др., 2017]. В зоопланктоне к 2014 г. произошло снижение всех показателей развития (рис. 1 и 2). Из видового состава выпали придонные обитатели мелководий: веслоногие раки родов *Eucyclops* и *Ectocyclops*, коловратки сем. Lecanidae и около половины представителей сем. Chydoridae среди ветвистоусых раков и др. Исчезли такие редкие для региона виды, как *Limnoscida frontosa*, *Ophryoxus gracilis* Sars, *Rhynchotalona falcata* и *Macrochaetus subquadratus*. В планктоне как по численности (88 %), так и по биомассе (60 %) стали превалировать коловратки, а веслоногие раки сократили свою численность и биомассу в 109 и 85 раз соот-

ветственно (при $p < 0,028$). Произошли изменения и в комплексе ведущих видов (табл. 1). В состав доминант вошли мелкие эвпланктонные коловратки, индикаторы эвтрофных условий. Возросла значимость *Asplanchna henrietta*, популяции которого способны достигать значительных величин в водоемах с высоким уровнем трофности [Лазарева и др., 2007; Gladyshev et al., 2010]. Об ухудшении условий среды свидетельствовало и максимально низкое в 2014 г. значение индекса информационного разнообразия, характеризующее водоем как эвтрофный (табл. 2).

В 2017 г., спустя четыре года после окончания ремонтных работ, в зоопланктоне водохранилища наблюдались увеличение таксономического состава (рис. 1) и рост видового разнообразия (табл. 2), хотя распределение плотности видов еще оставалось на прежнем уровне (табл. 2), что было обусловлено низкими показателями количественного развития планктонных организмов (рис. 2). Как в численности (47 и 31 %), так и в биомассе (62 и 35 %) зоопланктона вновь возросла роль ветвистоусых и веслоногих раков. Большую часть доминантного комплекса составляли *Bosmina (B.) longirostris* и ювенильные формы *Cyclopoidea* (табл. 1), что свидетельствовало о продолжающихся на акватории водохранилища процессах эвтрофирования.

В донных сообществах к 2017 г. в два раза снизилось (до 10) число таксономических групп. В составе бентоса не были обнаружены *Coleoptera*, *Haracticoida*, *Hydracarina*, *Hydrozoa*, *Tardigrada*, *Odonata*, *Megaloptera*, *Hemiptera*, *Collembola*. Значительно сократились его численность и биомасса (рис. 4). Произошли изменения в структуре бентических сообществ: малощетинковые черви стали более многочисленными (рис. 4), фауна их приобрела преимущественно тубифицидный характер на фоне угнетения п/сем. *Naidinae*, преобладавших в бентосе в 2013 г. В общей биомассе ведущие позиции заняли олигохеты и личинки хирономид, при том, что доля прочих групп и в численности, и в биомассе стала незначительной (не более 5 %). Вследствие обеднения донных сообществ по показателям биомассы бентоса согласно «шкале трофности» [Китаев, 2007] Казимское водохранилище перешло в класс «ультра-олиготрофный водоем». Оценка качества вод водохранилища, проведенная на основании соотношения крупных таксонов («олигохетный» индекс), согласно классификации Росгидромета, показала наличие загрязнения в водоеме: соотношение N_{ol}/N_{total} увеличилось в 1,5 раза и составило более 60 % по сравнению с предыдущими периодами наблюдений.

Заключение

Водохранилища – искусственно созданные природно-техногенные системы. Условия обитания водных организмов в них находятся в тесной зависимости не только от природных факторов, но и от хозяйственной деятельности человека, особенно от характера регулирования уровня режима. В малых водохранилищах, в силу особенности их гидрологии и морфологии по сравнению с крупными, значительные колебания уровня воды могут приводить к существенным изменениям. Показано, что снижение уровня воды в водохранилище способствовало росту уровня трофности его вод, что привело к увеличению количественных показателей зоопланктона и зообентоса, перестройке лидирующих групп в сообществах, сокращению состава доминантных комплексов. Последовавшее за этим периодом повышение уровня воды с подтоплением обширной береговой территории практически одновременно «вернуло» водоем к начальной стадии формирования биоты. В зоопланктоне произошло сокращение видового состава, снижение видового разнообразия, численности и биомассы. Лидирующие позиции заняли мелкоразмерные организмы, индикаторы эвтрофных условий. В бентических сообществах отмечено снижение количественных показателей развития, уменьшение числа таксонов с доминированием единичных групп.

Казимское водохранилище – это уникальный искусственно созданный водоем, непрерывная история существования которого насчитывает уже более 250 лет. Благодаря длительному периоду функционирования и стабильному режиму уровня воды в нем сформировались устойчивые высокопродуктивные биоценозы, представленные в том числе редкими для фауны региона видами водных беспозвоночных. Из-за отсутствия рационального природопользования к настоящему времени на его акватории произошли необратимые изменения, приведшие к деградации как планктонных, так и бентосных сообществ, что повлияло и на биоразнообразие региона в целом. Мы считаем, что такие природные объекты нуждаются в охране и бережном к ним отношении, для чего необходимо выработать целый комплекс мер, ограждающих их от негативного антропогенного влияния.

Авторы выражают благодарность А. Б. Захарову и Р. Р. Рафикову за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ АААА-А17-117112850235-2) при частичной поддержке Комплексной программы УрО РАН (№ 18-4-4-37).

Литература

- Авакян А. Б., Салтанкин В. П., Шарапов В. А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Авакян А. Б., Ривьер И. К. Уровенный режим как фактор становления и функционирования экосистем водохранилищ // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 389–399.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Батурина М. А., Кононова О. Н., Фефилова Е. Б., Тетерюк Б. Ю., Патова Е. Н., Стенина А. С., Стерлягова И. Н. Современное состояние биоты малых водохранилищ Республики Коми // Журн. СФУ. Биология. 2017. Т. 10, № 4. С. 422–445.
- Биологические ресурсы водохранилищ / Под ред. Н. В. Буторина, А. Г. Поддубного. М.: Наука, 1984. 278 с.
- Биологическое обоснование использования водных объектов Республики Коми для организации товарного рыбоводства. Практические рекомендации / Под ред. А. Б. Захарова. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2012. 44 с.
- Буторин Н. В., Успенский С. М. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы гидросферы и их использование / Под ред. Н. В. Буторина, А. Г. Поддубного. М.: Наука, 1984. С. 23–41.
- Гольд З. Г., Дубовская О. П., Лужбин О. В. Состояние экосистемы глубоководного Красноярского водохранилища (1992–1994 гг.). Красноярск: КрасГУ, 1996. 39 с.
- Зарубина Е. Ю., Ермолаева Н. И. Сезонная динамика макрофитов и зоопланктона литоральной зоны Новосибирского водохранилища в 2013 г. // Журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 11. С. 216–220.
- Измайлова А. В. Водные ресурсы водоемов Российской Федерации и тенденции их изменения, обусловленные антропогенными факторами // Вопросы географии. 2018. № 145. С. 347–359.
- Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Под ред. С. В. Дегтевой, В. И. Пономарева. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2014. 428 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 394 с.
- Кононова О. Н., Тетерюк Б. Ю., Батурина М. А., Фефилова Е. Б. Особенности распределения организмов зоопланктона в зарастающем малом водохранилище // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2019. № 1(37). С. 16–25. doi: 10.19110/1994-5655-2019-1-16-25
- Кононова О. Н., Фефилова Е. Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 152 с.
- Куйбышевское водохранилище / Под ред. А. В. Монакова. Л.: Наука, 1983. 213 с.
- Куликова Т. П., Рябинкин А. В. Современное состояние фауны ряда разнотипных озер Карелии (исследования 2008–2011 годов) // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 9. С. 25–43. doi: 10.17076/lim32
- Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 183 с.
- Лазарева В. И., Смирнова С. М., Фролова А. Н. Доминантные комплексы ракообразных и колероваток гипертрофного озера Неро (Ярославская область) // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 61–72.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Малая гидроэнергетика / Под ред. Л. П. Михайлова. М.: Энергоатомиздат, 1989. 240 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Организация и проведение режимных наблюдений за загрязнением поверхностных вод суши на сети Роскомгидромета. Методические указания. Охрана природы. Гидросфера. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 67 с.
- Особо охраняемые природные территории Койгородского района Республики Коми. Сыктывкар: ТФИРК, 2011. 10 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Alfonso G., Belmonte G., Marrone F., Naselli-Flores L. Does lake age affect zooplankton diversity in Mediterranean lakes and reservoirs? A case study from southern Italy // Hydrobiol. 2010. Vol. 213. P. 149–164. doi: 10.1007/s10750-010-0350-4
- Dulic Z., Markovic Z., Živić M., Čirić M., Stanković M., Subakov-Simić G., Živić I. The response of phytoplankton, zooplankton and macrozoobenthos communities to change in the water supply from surface to groundwater in aquaculture ponds // Ann. Limnol. – Int. J. Lim. 2014. No. 50(2). P. 131–141. doi: 10.1051/limn/2014005
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Kalachova G. S., Khromecheka E. B. Correlations between fatty acid composition of seston and zooplankton and effects of environmental parameters in a eutrophic Siberian reservoir // Limnologica. 2010. Vol. 40, no. 4. P. 343–357. doi: 10.1016/j.limno.2009.12.004
- Kononova O. N., Fefilova E. B. Planktonic fauna of small reservoirs in the Komi Republic // Inland Water Biol. 2018. Vol. 11, no. 3. P. 245–254. doi: 10.1134/S1995082918030070
- Moreira R. A., Rocha O., Martins dos Santos R., Dias E. S., Moreira F. W. A., Eskinazi-Sant'Anna E. M. Composition, body-size structure and biomass of zoo-

plankton in a high-elevation temporary pond (Minas Gerais, Brazil) // *Oecologia Australis*. 2016. No. 20(2). P. 81–93. doi: 10.4257/oeco.2016.2002.06

Rogozin A. G. Zooplankton of the Argazi reservoir (Southern Urals, Russia) and its long-term changes

// *Inland Water Biol.* 2013. Vol. 6, no. 2. P. 106–113. doi: 10.1134/S1995082913020077

Поступила в редакцию 14.01.2020

References

Andronikova I. N. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov [Structural and functional organization of zooplankton of lake ecosystems of different trophic types]. St. Petersburg: Nauka, 1996. 189 p.

Avakyan A. B., Riv'er I. K. Urovennyi rezhim kak faktor stanovleniya i funktsionirovaniya ekosistem vodokhranilishch [Level regime as a factor in reservoir ecosystem formation and functioning]. *Vodnye resursy* [Water Resources]. 2000. Vol. 27, no. 4. P. 389–399.

Avakyan A. B., Saltankin V. P., Sharapov V. A. Vodokhranilishcha [Water reservoirs]. Moscow: Mysl', 1987. 325 p.

Baturina M. A., Kononova O. N., Fefilova E. B., Teteryuk B. Yu., Patova E. N., Stenina A. S., Sterlyagova I. N. Sovremennoe sostoyanie bioty malyykh vodokhranilishch Respubliki Komi [Present state of biota of small Komi Republic reservoirs]. *Zhurn. SFU. Biol.* [J. of Siberian Federal Univ. Biol.]. 2017. Vol. 10, no. 4. P. 422–445.

Biologicheskies resursy vodokhranilishch [Biological resources of reservoirs]. Moscow: Nauka, 1984. 278 p.

Biologicheskoe obosnovanie ispol'zovaniya vodnykh ob'ektov Respubliki Komi dlya organizatsii tovarnogo rybovodstva. Prakticheskie rekomendatsii [Biological rationale for the use of water bodies of the Komi Republic for the organization of commercial fish farming. Practical recommendations]. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2012. 44 p.

Butorin N. V., Uspenskii S. M. Znachenie melkovodii v biologicheskoi produktivnosti vodokhranilishch [The importance of shallow water in the biological productivity of reservoirs]. *Biol. resursy gidrosfery i ikh ispol'zovanie* [Biol. resources of the hydrosphere and their use]. Moscow: Nauka, 1984. P. 23–41.

Gol'd Z. G., Dubovskaya O. P., Luzhbin O. V. Sostoyanie ekosistemy glubokovodnogo Krasnoyarskogo vodokhranilishcha (1992–1994 gg.) [The ecosystem status of the deepwater Krasnoyarsk Reservoir (1992–1994)]. Krasnoyarsk: KrasGU, 1996. 39 p.

Izmailova A. V. Vodnye resursy vodoemov Rossiiskoi Federatsii i tendentsii ikh izmeneniya, obuslovlennye antropogennymi faktorami [Resources of water bodies of the Russian Federation and tendencies in their changes, caused by anthropogenic factors]. *Voprosy geografii* [Geography Iss.]. 2018. No. 145. P. 347–359.

Kadastr osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi [Cadastre of specially protected natural territories of the Komi Republic]. Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2014. 428 p.

Kitaev S. P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 394 p.

Kononova O. N., Teteryuk B. Yu., Baturina M. A., Fefilova E. B. Osobennosti raspredeleniya organizmov

zooplanktona v zarastayushchem malom vodokhranilishche [Features of zooplankton organisms distribution in an overgrowing small reservoir]. *Izv. Komi NTs UrO RAN* [Proceed. Komi SC UB RAS]. 2019. No. 1(37). P. 16–25. doi: 10.19110/1994-5655-2019-1-16-25

Kononova O. N., Fefilova E. B. Metodicheskoe rukovodstvo po opredeleniyu razmerno-vesovykh kharakteristik organizmov zooplanktona Evropeiskogo Severa Rossii [Methodological manual for determining dimensional and weight characteristics of zooplankton organisms of the European North of Russia]. Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2018. 152 p.

Kuibyshevskoe vodokhranilishche [Kuibyshev Reservoir]. Leningrad: Nauka, 1983. 213 p.

Kulikova T. P., Ryabinkin A. V. Sovremennoe sostoyanie fauny ryada raznotipnykh ozer Karelii (issledovaniya 2008–2011 godov) [Current status of the fauna in lakes of different types in Karelia (based on 2008–2011 surveys)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 9. P. 25–43. doi: 10.17076/lim32

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.

Lazareva V. I. Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha [Structure and dynamics of zooplankton of the Rybinsk Reservoir]. Moscow: T-v nauka. izd. KMK, 2010. 183 p.

Lazareva V. I., Smirnova S. M., Frolova A. N. Dominantnye komplekсы rakoobraznykh i kolovratok giperτροφного озера Nero (Yaroslavskaya oblast') [Dominant complexes of crustaceans and rotifers of hypertrophic Lake Nero (Yaroslavl Region)]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biol.]. 2007. No. 1. P. 61–72.

Malaya gidroenergetika [Small hydropower]. Moscow: Energoatomizdat, 1989. 240 p.

Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Methodology for studying biogeocenoses of inland waters]. Moscow: Nauka, 1975. 240 p.

Organizatsiya i provedenie rezhimnykh nablyudenii za zagryazneniem poverkhnostnykh vod sushi na seti Roskomgidrometa. Metodicheskie ukazaniya. Okhrana prirody. Gidrosfera [Organization and conduct of monitoring observation of land surface water pollution on the Roskomhydromet network. Methodical instructions. Nature protection. Hydrosphere]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. 67 p.

Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Koygorodskogo raiona Respubliki Komi [Specially protected natural areas of the Koygorodsky District of the Komi Republic]. Syktyvkar: TFIRK, 2011. 10 p.

Pesenko Yu. A. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. Moscow: Nauka, 1982. 288 p.

Zarubina E. Yu., Ermolaeva N. I. Sezonnaya dinamika makrofitov i zooplanktona litoral'noi zony Novosibir-

skogo vodokhranilishcha v 2013 g. [Seasonal dynamics of macrophytes and zooplankton in the littoral zone of the Novosibirsk Reservoir in 2013]. *Zhurn. priklad. i fundamental'nykh issled.* [Int. J. Appl. Fund. Res.]. 2014. No. 11. P. 216–220.

Alfonso G., Belmonte G., Marrone F., Nasil-Flores L. Does lake age affect zooplankton diversity in Mediterranean lakes and reservoirs? A case study from southern Italy. *Hydrobiol.* 2010. Vol. 213. P. 149–164. doi: 10.1007/s10750-010-0350-4

Dulic Z., Markovic Z., Živić M., Ćirić M., Stanković M., Subakov-Simić G., Živić I. The response of phytoplankton, zooplankton and macrozoobenthos communities to change in the water supply from surface to groundwater in aquaculture ponds. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 2014. No. 50(2). P. 131–141. doi: 10.1051/limn/2014005

Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Kalachova G. S., Khromecheka E. B. Correlations between fatty acid

composition of seston and zooplankton and effects of environmental parameters in a eutrophic Siberian reservoir. *Limnologica.* 2010. Vol. 40, no. 4. P. 343–357. doi: 10.1016/j.limno.2009.12.004

Kononova O. N., Fefilova E. B. Planktonic fauna of small reservoirs in the Komi Republic. *Inland Water Biol.* 2018. Vol. 11, no. 3. P. 245–254. doi: 10.1134/S1995082918030070

Moreira R. A., Rocha O., Martins dos Santos R., Dias E. S., Moreira F. W. A., Eskinazi-Sant'Anna E. M. Composition, body-size structure and biomass of zooplankton in a high-elevation temporary pond (Minas Gerais, Brazil). *Oecologia Australis.* 2016. No. 20(2). P. 81–93. doi: 10.4257/oeco.2016.2002.06

Rogozin A. G. Zooplankton of the Argazi reservoir (Southern Urals, Russia) and its long-term changes. *Inland Water Biol.* 2013. Vol. 6, no. 2. P. 106–113. doi: 10.1134/S1995082913020077

Received January 14, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кононова Ольга Николаевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми,
Россия, 167982
эл. почта: kon@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 311410

Батурина Мария Александровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми,
Россия, 167982
эл. почта: baturina@ib.komisc.ru

CONTRIBUTORS:

Kononova, Olga

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: kon@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 311410

Baturina, Maria

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: baturina@ib.komisc.ru