

ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЙ ЛИМНОФАЗЫ (ДОЛИНА РЕКИ ХОПЕР, ЕВРОПЕЙСКАЯ РОССИЯ)

В. А. Сенкевич^{1,*}, Т. Г. Стойко¹, И. В. Башинский²

¹Пензенский государственный университет, Россия

*e-mail: viktoriya0606@mail.ru

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россия

Поступила: 05.03.2024. Исправлена: 01.06.2024. Принята к опубликованию: 19.06.2024.

Малые пойменные водоемы в условиях низких паводков и нарушенного водообмена с рекой постепенно высыхают, что приводит к снижению биоразнообразия всей поймы. Зоопланктон является одним из главных индикаторов состояния водных экосистем. Поэтому в этой работе исследована структура его сообществ, их сезонная и межгодовая динамика в старичной системе, долгое время находящейся в стадии лимнофазы (в изоляции от реки). Работа проведена в верховьях р. Хопер в охранной зоне заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская область, Россия) лесостепной природной зоны. Часть изученных водоемов расположена в центре лесного массива («лесной» участок), другая – на окраине («открытый» участок). В 2016–2017 гг. с апреля по сентябрь на восьми водоемах взяты 80 проб зоопланктона у берега путем процеживания 10 л воды через сеть Апштейна. В старицах обнаружено 129 видов и форм планктонных беспозвоночных. Отмечена высокая доля зарослевых видов, особенно в лесной части. По всем структурным параметрам сообщества зоопланктона исследованные водоемы имеют высокое сходство внутри разных частей старичной системы. Сообщества лесных водоемов находятся на более поздних стадиях сукцессионного развития. Различия сообществ зоопланктона во времени и пространстве косвенно определяются температурой воды. С температурой воды положительно коррелирует число видов, численность и биомасса зоопланктеров. Сообщества зоопланктона открытых стариц более изменчивы в пространстве, но более стабильны в динамике, чем сообщества лесных водоемов, что, по-видимому, определяется разными сроками падения уровня воды. Резкое снижение площади открытых водоемов наблюдается в весеннее время и меньше затрагивает летние сообщества зоопланктона. Высыхание лесных стариц происходит постепенно в течение всего лета. Поэтому в условиях лимнофазы и отсутствия половодья, динамика сообществ определяется не весенними колебаниями уровня воды, а интенсивностью летнего падения уровня. Полученные данные подчеркивают необходимость мониторинга не отдельных стариц, а всего комплекса разнообразных пойменных водоемов, что в дальнейшем позволит оценить последствия продолжительной изоляции этих экосистем от реки.

Ключевые слова: Cladocera, Copepoda, Rotifera, заповедник «Приволжская лесостепь», поемность, половодье, старица

Введение

Долгое время внимание исследователей уделялось в основном крупным водным объектам. Недавние работы по инвентаризации водных ресурсов, основанные на современных географических методах и математических анализах, показали, что малые озера и пруды составляют около 90% всех стоячих водоемов мира, и около 30% по общей площади (Downing et al., 2006; Céréghino et al., 2014). Одними из наиболее распространенных типов малых водоемов являются пойменные озера, которые обеспечивают многообразие местообитаний для множества групп организмов: беспозвоночных, рыб, амфибий, птиц (Joniak & Kuczynska-Kippen, 2016). Пойменные водоемы формируют состав фито-

зоопланктона всех водных объектов речной системы, включая главный водоток (Krylov, 2015). Сохранение и воспроизводство рыбных ресурсов также связано с состоянием подобных водоемов, так как они являются местом нереста и нагула многих видов рыб, а также служат для них рефугиумами во время половодий (Naus & Reid Adams, 2018).

Ведущий фактор формирования морфометрических и биологических характеристик пойменных озер – гидрологический режим реки. Состав водных сообществ, направления и скорости сукцессионных процессов пойменных водоемов зависят от частоты и интенсивности затопления половодьями (Junk et al., 1989; Панкова, 2014; Krylov, 2015). Во время половодий и паводков происходит орошение

поймы, удобрение ее взвешенными и растворенными в воде питательными веществами. Чем интенсивнее и регулярнее разлив, тем моложе средний сукцессионный возраст растительных сообществ (Максимов, 1974; Мосин, Ефимовская, 2007), богаче видовой состав фитопланктона (Яценко-Степанова, 2011) и макробеспозвоночных пойменных озер (Прокин, Решетников, 2013).

Однако современные тенденции изменения речного стока в Европейской России свидетельствует о существенном изменении водного режима и водности рек (Фролова и др., 2015; Дмитриева, 2020; Чернова и др., 2020). Помимо климатических воздействий гидрологический режим рек подвержен влиянию хозяйственной деятельности человека (Tockner & Stanford, 2002; Чернов, 2009). При нарушенном водообмене с основной рекой наблюдается деградация водоемов, в том числе в результате уменьшения потока паводковых вод и при снижении снегового питания происходит обмеление и зарастание прибрежной части старичных озер (Варгот, 2011, 2014).

Один из основных компонентов пресноводных экосистем – зоопланктон, который быстро реагирует на изменения факторов среды, что позволяет использовать его структурные и функциональные показатели в качестве индикаторных (Krylov, 2015). Важно отметить активное участие зоопланктона в процессах самоочищения водоемов (фильтрация, седиментация, минерализация) (Прохода, 2003), его роль в питании рыбного населения (Камлюк, 1992; Браво, Воронова, 2012). Также изучение зоопланктонных сообществ изолированных водоемов представляет особый интерес, поскольку изоляция может привести к формированию сообществ с уникальным видовым составом.

Зоопланктон пойменных водоемов и стариц обычно гораздо богаче, чем речной, что обусловлено более стабильными экологическими условиями в лимнофазе (Napiórkowski, 2009; Pasztaleniec et al., 2013). Зоопланктонные сообщества стариц неоднородны. Одни виды предпочитают условия, формирующиеся в зарослях макрофитов, другие виды населяют зону открытой воды. Известно, что среди пелагического зоопланктона пойменных водоемов преобладают виды, характерные для эвтрофных вод, обитание которых обусловлено высоким содержанием в воде органических и

минеральных питательных веществ (Joniak & Kuczynska-Kirpen, 2016).

Долина р. Хопер является подходящей моделью для изучения таких экосистем, благодаря большому количеству пойменных водоемов и стариц. Исследования в долине верхнего течения р. Хопер показали (Bashinskiy et al., 2019), что в результате антропогенного воздействия и природных факторов появилась система разных по гидрологическому режиму водоемов, которые все вместе сохраняют биоразнообразие пойменной экосистемы и поддерживают существование многих групп водных организмов в условиях нарушенного водообмена с главным водотоком. Исследованные старицы находятся в стадии лимнофазы, которая длится не менее 10 лет. Целью данного исследования был анализ сезонных и межгодовых изменений структуры зоопланктона лесостепных пойменных водоемов в долине р. Хопер в условиях продолжительной лимнофазы.

Материал и методы

Исследования проведены в 2016–2017 гг. в Пензенской области (Россия) на территории заповедника «Приволжская лесостепь» (участок «Островцовская лесостепь», 52.816222° N, 44.461222° E). Система пойменных водоемов расположена в долине р. Хопер и состоит из двух участков, которые статистически значимо различаются по температуре, уровню освещенности и водному режиму (см. Bashinskiy et al., 2019).

Для изучения сообществ зоопланктона были выбраны восемь стариц, относящихся к разным участкам. Часть водоемов (старицы IV, V, VI, VII) расположена в центре лесного массива («лесной» участок), другая часть водоемов (старицы I, II, III, VIII) – на окраине («открытый» участок). Благодаря искусственным насыпям и отсутствию высоких паводков в течение нескольких лет связь водоемов с основной рекой нарушена. Водообмен между лесной и открытой частями также отсутствовал (рис. 1). Для всех исследованных стариц, за исключением третьей (III), характерна высокая степень зарастания (60–100%). По проективному покрытию в старицах V и VII преобладала погруженная растительность, в старице II доминировала плавающая растительность (*Lemna* spp.). Остальные водоемы зарастали полупогруженными гелофитами и мезофитами.

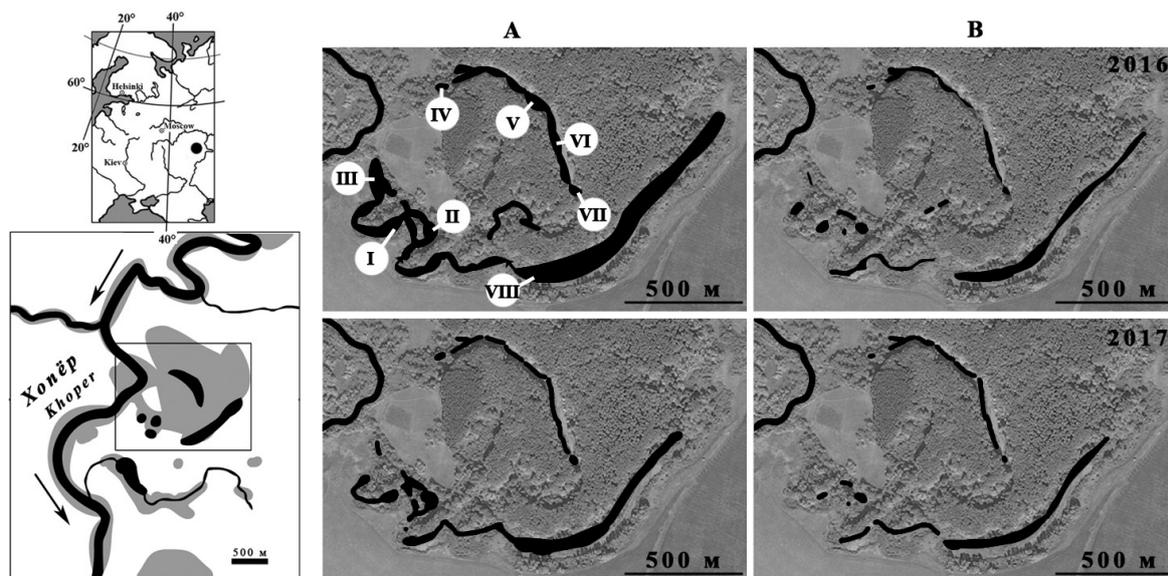


Рис. 1. Район исследований и площадь, занимаемая старицами (черный цвет) весной (А) и летом (В) в долине р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия). Водоёмы выделены черным цветом. Стрелками обозначено направление течения реки. Места взятия проб обозначены белыми кружками.

Fig. 1. The study area and water level in oxbows in spring (A) and summer (B) in the Khoher River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia). Water bodies are shown in black. Arrows indicate flowing directions. Sample sites are marked by white dots.

Пробы зоопланктона отбирали в прибрежье водоемов ежемесячно с апреля по сентябрь (всего 80 проб). 10 л поверхностной воды зачерпывали ведром, процеживали через сеть Апштейна с ячейей 64 мкм (Gehring & Aron, 1968) и фиксировали 4%-м формалином. Во время каждого отбора проб измеряли температуру, глубину и прозрачность воды (с помощью диска Секки).

Во время каждого обследования измеряли площадь водоемов с помощью GPS-навигатора Garmin GPSmap 60Сх. По изменению этого параметра была оценена интенсивность высыхания разных групп водоемов. Открытые старицы интенсивно высыхали весной (сокращение площади с апреля по июнь – 80%), затем этот процесс немного замедлялся (с июня по сентябрь высыхало 76% площади). Лесные водоемы весной высыхали медленнее (сокращение площади – на 53% по сравнению с апрельским уровнем), к осени процесс несколько ускорился – в сентябре водоемы занимали 66% площади по сравнению с июньским уровнем.

Организмы зоопланктона идентифицированы до вида (Рылов, 1930; Кутикова, 1970; Стойко, Мазей, 2006; Алексеев, Цалыхин, 2010), прямым микроскопированием (бинокляр МСП-1) при увеличении $\times 40$ и $\times 400$ (Биомед-6 ПР2). Число особей каждого вида животных подсчитано в камере Бо-

горова. Биомасса зоопланктеров рассчитана по таблицам зависимости массы организмов от длины тела (Мордухай-Болтовской, 1954). Состояние зоопланктона оценивали по видовому богатству, частоте встречаемости видов, численности, биомассе, доминирующим видам, относительному обилию таксономических групп (Мордухай-Болтовской, 1954; Винберг, 1976; Абакумов, 1983). К доминантным отнесены виды, доля которых составила $> 10\%$ от общей численности и биомассы зоопланктона (Абакумов, 1992). Сходство сообществ зоопланктона оценено с использованием индекса Брея-Кертиса (Bray & Curtis, 1957).

Статистическая обработка результатов проведена в пакетах программ STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2004) и PAST 3.16 (Hammer et al., 2001). При анализе и отображении результатов использовали средние значения и диапазон колебаний параметров. Для мультифакторного анализа использован метод главных компонент (Legendre & Legendre, 1998). Для корреляционного анализа использован непараметрический ранговый коэффициент Спирмана (Myers et al., 2010), приводятся значения коэффициента (R_s) и уровень статистической значимости p . Значимость различий проверена с помощью теста Манна-Уитни (Mann & Whitney, 1947); в тексте приводятся только уровни статистической

значимости. Значимыми считаются значения при $p < 0.05$. Кластерный анализ проведен с помощью простого метода агломерационной иерархической кластеризации (Sokal & Michener, 1958). Сезонная изменчивость сообществ планктона оценивалась по коэффициенту вариации CV (отношение стандартного отклонения к среднему, %) (Everitt & Skrovdal, 2010), а также по доле (%) достоверных различий между всеми значениями численности и биомассы в пробах, взятых в разные месяцы из одного водоема.

Результаты

В 2016–2017 гг. в старицах обнаружено 129 видов и форм зоопланктонных организмов (Rotifera – 84, Cladocera – 30 и Copepoda – 15). В фауне планктона выявлены как типичные для умеренных широт виды, так и южного (южнее 50° с.ш.) происхождения. Из элементов южного комплекса обнаружены *Dunhevedia crassa* King, 1853 (Пидгайко, 1984; Подшивалина, 2016) и *Keratella valga* (Ehrenberg, 1834). Впервые для Пензенской области отмечено 13 таксонов зоопланктона: *Cephalodella dentata* Wulfert, 1937, *C. rotunda* Wulfert, 1937, *Keratella valgabrethmi* (Klausener, 1908), *Lecane* (s.str.) *luna balatonica* Varga, 1945, *Monommata actices* Myers, 1930, *M. aeschyna* Myers, 1930, *M. enedra* Myers, 1930, *Mytilina trigona* (Gosse, 1851), *Megafenestra aurita* (Fischer, 1849), *Tretocephala ambigua* (Lilljeborg, 1901), *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil, 1898), *Hemidiaptomus* cf. *ignatovi* Sars, 1903 и *H. rylovi* Charin, 1928.

Широко распространены (отмечены более чем в 30% проб) в сообществах всех водоемов следующие восемь видов: *Mytilina mucronata mucronata* (Müller, 1773), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Rotaria* sp., *Testudinella patina* (Hermann, 1783), *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820), *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), *Daphnia* (*D.*) gr. *longispina*, *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820).

На всех исследуемых участках стариц по средним значениям числа видов преобладали представители Rotifera и Cladocera (табл. 1). По численности в двух лесных старицах (V и VI) наибольшей доли по средним значениям за вегетационный сезон достигали представители Rotifera, в остальных – Crustacea. Во всех старицах отмечена значительная доля науплиев Copepoda в общей численности зоо-

планктона (в открытых водоемах – 22–85%, а в лесных – 49–91%).

По средним значениям численности во всех водоемах доминантный комплекс зоопланктонных сообществ исследуемых стариц представлен на рис. 2. Общие доминанты для открытого и лесного участков *Polyarthra dolichoptera*, *Ceriodaphnia reticulata* и ювенильные стадии Cyclopoida. Только в открытых старицах доминируют *Brachionus variabilis* Hempel, 1896, *Keratella quadrata* (Müller, 1786), *Daphnia* gr. *longispina*, *D.* gr. *pulex*, *Eudiaptomus vulgaris*, *Hemidiaptomus* cf. *ignatovi*, а в лесных – *Anuraeopsis fissa* (Gosse, 1851), *Keratella testudo* (Ehrenberg, 1832), *Synchaeta tremula* (Müller, 1786), *Ceriodaphnia laticaudata* P.E. Müller, 1867, *Chydorus sphaericus* и *Simocephalus exspinosus* (De Geer, 1778).

Различия в структуре доминирующего комплекса в двух типах стариц подтвердили результаты ординации (рис. 3). Доминанты всех лесных стариц сгруппированы компактно в центре, что свидетельствует о большей схожести этих зоопланктонных сообществ. Кроме этого, в лесных старицах состав доминантов отличается большим разнообразием трофических групп беспозвоночных, среди которых представлены вертикаторы и первичные фильтраторы (*Anuraeopsis fissa*, *Keratella testudo*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta tremula*, *Daphnia* gr. *pulex*, *Ceriodaphnia reticulata*), вторичный фильтратор *Chydorus sphaericus*, плавающая и ползающая, всасывающая пищу *Trichocerca pusilla* (Lauterborn, 1898) и активно захватывающий еду *Cyclops strenuus*.

Зоопланктонные сообщества, отмеченные в 2017 г. в открытых старицах, отличались по первой оси (X, 26.8%), а в оба года исследования сообщества зоопланктона открытых стариц I и II, с III отличались по второй оси (Y, 20%). Старицы III и IV отличались от остальных водоемов нестабильным водным режимом: к концу лета они либо пересыхают, либо в них значительно снижается уровень воды. В этих водоемах обнаружен вид *Hemidiaptomus* cf. *ignatovi*, а в старице III он доминировал. Это специализированный вид, основные адаптации которого сводятся к способности переживать крайне динамичные изменения факторов среды и период пересыхания водоема.

Таблица 1. Характеристики сообществ зоопланктона стариц в долине р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия) в 2016–2017 гг.

Table 1. Characteristics of zooplankton communities of oxbows in the Kхoper River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia) in 2016–2017

Открытые старицы (данные 2016 г. / данные 2017 г.)				
Номер старицы (размер выборки, n)	I (6 / 6)	II (6 / 6)	III (3 / 1)	VIII – / 6)
Число видов, S	33 / 40	39 / 33	19 / 8	– / 42
Rotifera, % от S	44.8 / 44.4	63.9 / 58.6	43.8 / 33.3	– / 56.4
Cladocera, % от S	31.0 / 36.1	22.2 / 24.1	25.0 / 16.7	– / 33.3
Сорепода, % от S	24.1 / 19.4	13.9 / 17.2	31.3 / 50.0	– / 10.3
Численность, N (тысяч экземпляров на 1 м ³)	min	105.1 / 27.7	19.7 / 31.2	31.5 / 40.2
	M	391.0 / 172.2	208.3 / 56.7	135.6 / 40.2
	max	988.2 / 441.7	477.1 / 90.1	263.7 / 40.2
Биомасса, B (г/м ³)	min	1.2 / 0.8	0.2 / 0.5	0.5 / 1.2
	M	23.1 / 11.2	15.2 / 6.2	8.8 / 1.2
	max	84.2 / 29.3	46.9 / 16.1	21.5 / 1.2
Доминирующие виды в 2016 г.	<i>Brachionusvariabilis</i> , <i>Daphnia gr. longispina</i> , науплии Cyclopoida	<i>Keratella quadrata</i> , <i>Polyarthra dolichoptera</i> , <i>Daphnia gr. longispina</i> , науплии Cyclopoida	<i>Hemidiaptomus cf. ignatovi juvenus</i> , науплии Cyclopoida	–
Доминирующие виды в 2017 г.	<i>Daphnia gr. longispina</i> , науплии Cyclopoida	<i>Daphnia gr. longispina</i> , <i>Eudiaptomus vulgaris</i> , науплии Cyclopoida	<i>Rotaria sp.</i> , <i>Cyclops strenuus</i> , науплии Cyclopoida	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> , <i>Daphnia gr. pulex</i> , науплии Cyclopoida
Лесные старицы (данные 2016 г. / данные 2017 г.)				
Номер старицы (размер выборки, n)	IV (6 / 4)	V (6 / 6)	VI (6 / 6)	VII (6 / 6)
Число видов, S	40 / 30	59 / 52	60 / 56	50 / 34
Rotifera, % от S	48.6 / 48.1	76.8 / 79.6	71.9 / 79.2	55.3 / 61.3
Cladocera, % от S	35.1 / 37.0	12.5 / 10.2	14.0 / 9.4	29.8 / 22.6
Сорепода, % от S	16.2 / 14.8	10.7 / 10.2	14.0 / 11.3	14.9 / 16.1
Численность, N (тысяч экземпляров на 1 м ³)	min	240.2 / 58.3	13.7 / 20.2	57.4 / 48.4
	M	891.5 / 327.9	287.3 / 57.4	386.4 / 185.5
	max	3467.0 / 618.4	1027.9 / 127.0	825.9 / 271.8
Биомасса, B (г/м ³)	min	1.2 / 1.5	0.04 / 0.05	0.9 / 0.4
	M	62.5 / 8.6	1.6 / 0.3	2.1 / 1.1
	max	343.1 / 26.2	7.8 / 0.7	3.7 / 2.8
Доминирующие виды 2016 г.	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> , науплии Cyclopoida	<i>Polyarthra dolichoptera</i> , <i>Synchaeta tremula</i> , копеподиты и науплии Cyclopoida	<i>Trichocerca pusilla</i> , науплии Cyclopoida	<i>Keratella testudo</i> , науплии Cyclopoida
Доминирующие виды 2017 г.	науплии Cyclopoida	<i>Anuraeopsis fissa</i> , <i>Synchaeta tremula</i> , науплии Cyclopoida	<i>Anuraeopsis fissa</i> , науплии Cyclopoida	<i>Anuraeopsis fissa</i> , науплии Cyclopoida

Примечание: «–» – данные отсутствуют, M – среднее значение, min – минимальное значение, max – максимальное значение.

Зоопланктонные сообщества изученных водоемов представлены планктонными и зарослевыми видами. Ряд планктонных и зарослевых видов предпочитает заболочиваемые биотопы: например, в открытых старицах – *Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850, *Lathonura rectirostris* (O.F. Müller, 1785), в лесных – *Cephalodella exigua* (Gosse, 1886), *C. rotunda*, *Colurella obtusa obtusa* (Gosse, 1886), *Lecane arcuata* (Bryce, 1891), *L. crenata* (Harring, 1913), *L. lunaris* (Ehrenberg, 1832), *L. scutata* (Harring et Myers, 1926), *Monommata actices*, *M. enedra*, *Mytilina crassipes* (Lucks, 1912), *Postclausa hypopus* (Ehrenberg, 1838), *Proales decipiens* (Ehrenberg, 1832), *Squatinella rostrum* (Schmarda, 1846), *Trichocerca tenuior* (Gosse, 1886), *T. weberi* (Jennings, 1903), *T. capucina* (Wierzejski & Zacharias, 1893), *T. pusilla*; общие – *Cepha-*

lodella gibba (Ehrenberg, 1832), *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Keratella testudo*, *Lecane pyriformis* (Daday, 1905), *L. elsa* Hauer, 1931, *Mytilina mucronata mucronata*, *Trichocerca porcellus* (Gosse, 1886). В сообществах открытых стариц преобладают планктонные виды. Их доля составляет в среднем 54% (диапазон в оба года: 41–68%) от общего числа видов. В лесных старицах 60% (диапазон в оба года: 59–61%) видов являются зарослевыми. Доля видов, предпочитающих заболочиваемые водоемы, в лесных старицах существенно выше (5–6%) среди планктонных организмов и 18–19% зарослевых. В открытых водоемах эти значения 2–3% и 4–10%, соответственно. Таким образом, выявленные структурные особенности зоопланктонных сообществ указывают на природное заболочивание лесных стариц.

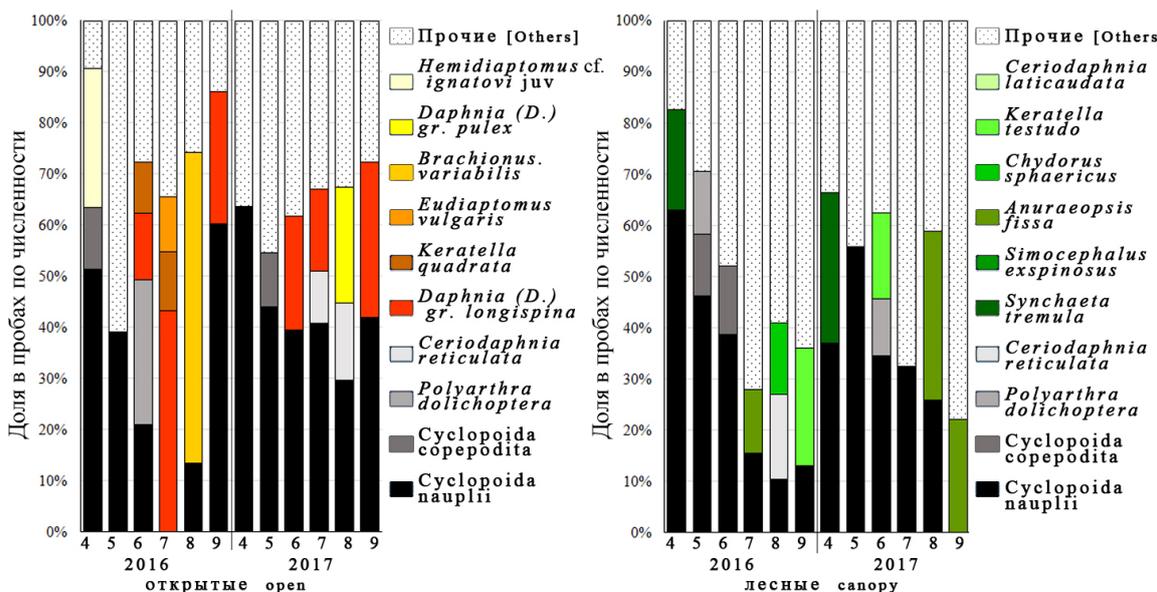


Рис. 2. Доминантный состав зоопланктонных сообществ в исследованных водоемах в долине р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия). Обозначения цифр: 4 – апрель, 5 – май, 6 – июнь, 7 – июль, 8 – август, 9 – сентябрь. Общие виды обозначены черно-белыми цветами. Прочими видами обозначены те, доля которых менее 10%.
Fig. 2. Dominance structure of zooplankton communities of the studied water bodies in the Khoher River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia). Designations of the numbers on X axis: 4 – April, 5 – May, 6 – June, 7 – July, 8 – August, 9 – September. Common species are indicated in black-white. The species, which proportion is less than 10%, are indicated as «Others».

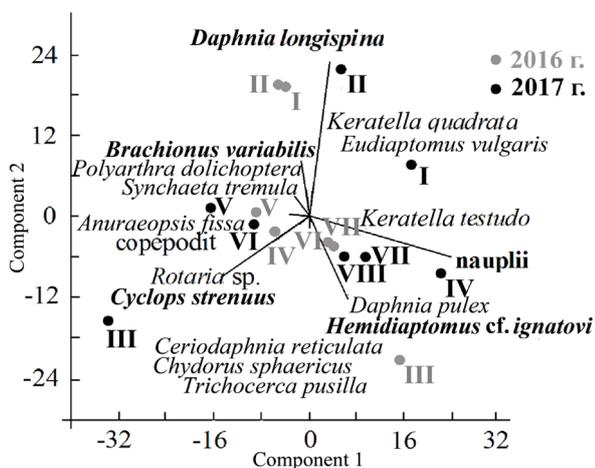


Рис. 3. Результаты ординации доминирующих видов сообществ зоопланктона водоемов в долине р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия), методом главных компонент на основе относительных обилий доминирующих видов (I, II, III, VIII – открытые старицы, IV, V, VI, VII – лесные старицы).
Fig. 3. Results of the principal component analysis of dominant species of zooplankton communities of water bodies in the Khoher River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia) based on the relative abundance of dominants. Designations: I, II, III, VIII – open water bodies, IV, V, VI, VII – forested water bodies.

По видовому сходству зоопланктонных сообществ исследованные старицы сгруппировались по выделенным участкам (рис. 4). Дендрограмма сходства зоопланктона под-

тверждает выделение двух групп водоемов – лесных и открытых, различающихся по ряду абиотических факторов (температуре, освещенности, уровню воды, гидропериоду) согласно Bashinskiy et al. (2019). Минимальным сходством со всеми остальными водоемами характеризовался зоопланктон старицы IV, в которой наблюдалось значительное снижение уровня воды в конце лета, а также старицы III, которая пересохла уже к середине лета.

Наблюдались различия зоопланктона между водоемами по численности и биомассе. Так, численность беспозвоночных в лесных водоемах (в среднем 322 400 экз./м³, с размахом от 13 700 экз./м³ до 3 467 010 экз./м³) была статистически значимо ($p < 0.01$) выше, чем в открытых (в среднем 192 390 экз./м³, с размахом от 19 700 экз./м³ до 988 150 экз./м³). Напротив, биомасса была значимо ($p < 0.01$) выше в открытых (в среднем 13.10 г/м³, с размахом от 0.17 г/м³ до 84.17 г/м³), чем в лесных водоемах (в среднем 11.63 г/м³, с размахом от 0.04 г/м³ до 343.09 г/м³). Для обоих лет исследования численность зоопланктона была статистически значимо ($p < 0.01$) выше в лесных водоемах, чем в открытых. Биомасса зоопланктона значимо ($p < 0.001$) различалась только в 2016 г.

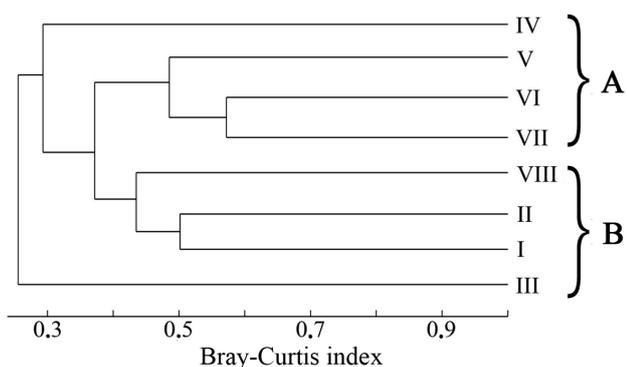


Рис. 4. Сходство зоопланктона водоемов в долине р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия) по численности (индекс Брея-Кертиса). Обозначения: А – лесные водоемы, В – открытые водоемы.

Fig. 4. Similarity (Bray-Curtis index) of zooplankton communities of the studied oxbows in the Khoper River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia) based on the species abundance. Designations: А – forested water bodies, В – open water bodies.

Помимо этого, в 2017 г. почти не наблюдали значимых различий численности и биомассы по отдельным месяцам, за исключением июля ($p < 0.0001$, $p < 0.0001$, соответственно). В 2016 г. значимые различия между водоемами по численности и биомассе наблюдали почти каждый месяц: в апреле ($p < 0.01$, $p < 0.01$, соответственно), июне ($p < 0.001$, $p < 0.01$, соответственно), июле ($p < 0.001$, $p < 0.001$, соответственно), августе ($p < 0.001$, $p < 0.001$, соответственно) и сентябре ($p < 0.0001$, $p < 0.001$, соответственно).

Показатели сообществ зоопланктона двух лет исследований также отличались статистически значимо. Численность и биомасса сообществ зоопланктона в 2016 г. была статистически выше, чем в 2017 г. (табл. 1) как во всей старичной системе ($p < 0.01$, $p < 0.01$, соответственно), так и на водоемах лесного участка ($p < 0.01$, $p < 0.05$, соответственно). В то же время межгодовые различия сообществ зоопланктона открытых стариц не значимы.

Ежемесячные показатели зоопланктона разных водоемов также характеризуют особенности стариц. В открытых водоемах сообщества в 2016 г. были более изменчивы по численности ($CV = 88\%$) и биомассе ($CV = 129\%$) по сравнению с лесными водоемами ($CV = 64\%$ и $CV = 108\%$, соответственно). По видовому богатству изменчивость была схожей ($CV = 44\%$ и $CV = 45\%$, соответственно). В 2017 г. большой разброс значений численности наблюдался в лесных

водоемах ($CV = 99\%$) по сравнению с открытыми ($CV = 80\%$) водоемами, а также биомассы лесных водоемов ($CV = 150\%$) по сравнению с открытыми водоемами ($CV = 117\%$). Число таксонов изменялось в разные месяцы в большей степени в открытых водоемах ($CV = 50\%$) по сравнению с лесными ($CV = 40\%$). Наибольшие различия в значениях численности и биомассы зоопланктонных сообществ за все время наблюдений найдены в лесных водоемах: в старице IV ($CV = 143\%$ по численности, $CV = 220\%$ по биомассе) и в старице V ($CV = 134\%$ по численности, $CV = 188\%$ по биомассе). Во временном весеннем водоеме III наблюдались наибольшие различия по видовому составу сообществ зоопланктона в разные месяцы ($CV = 65\%$). Разный характер изменчивости открытых и лесных водоемов подтверждается сезонной динамикой сообществ зоопланктона отдельных водоемов (рис. 5).

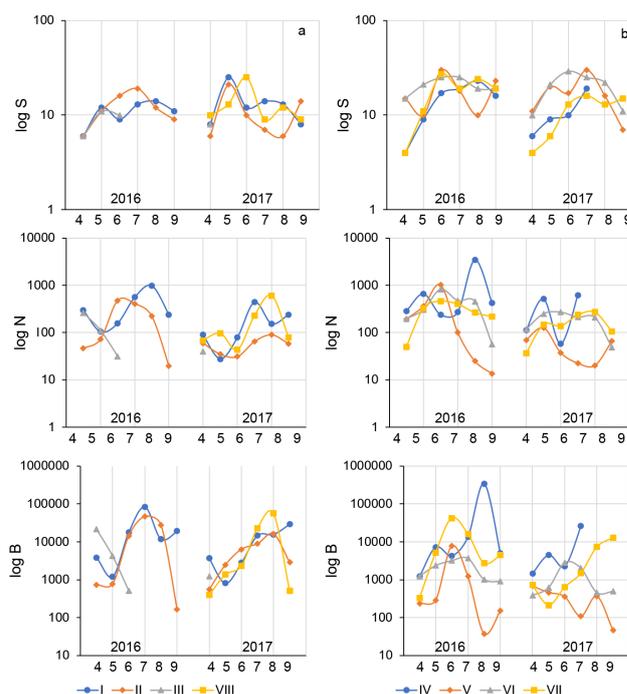


Рис. 5. Динамика показателей видового богатства (S), численности (N, экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона исследованных водоемов долины р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия) в открытой (а) и лесной (б) частях старичной системы. Цифры означают: 4 – апрель, 5 – май, 6 – июнь, 7 – июль, 8 – август, 9 – сентябрь.

Fig. 5. The dynamics of species richness, abundance and biomass of zooplankton communities of the studied water bodies in the Khoper River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia) in open (a) and forested (b) parts of the oxbow system. Designations of numbers: 4 – April, 5 – May, 6 – June, 7 – July, 8 – August, 9 – September.

Статистически значимые ($p < 0.05$) различия численности и биомассы зоопланктонных сообществ между месяцами найдены в пробах старицы I (10.6% случаев из 66 сравнений), старицы VIII (20% случаев из 15 сравнений), старицы II (24.2% случаев из 66 сравнений). Значимых различий сообществ зоопланктона не наблюдали во временном весеннем водоеме III (шесть сравнений). В лесных водоемах доля различающихся проб была в целом выше. В старице VII значимые различия отмечены в 39.4% случаев (66 сравнений), в старице IV – в 37.8% случаев (45 сравнений), в старице V – в 31.8% случаев (66 сравнений), в старице VI – в 22.7% случаев (66 сравнений). Таким образом, открытые водоемы были, в целом, более стабильны в ежемесячной динамике.

Анализ видового сходства зоопланктонных сообществ в разные месяцы также показывает различия двух частей старичной системы (рис. 6). Обращает на себя внимание тот факт, что в открытой части в оба года схожими оказывались сообщества водоемов в апреле и сентябре, а также в июле и августе. В лесной части отличается видовой состав сообщества зоопланктона в сентябре, который отличался в оба года от остальных месяцев, и в наибольшей степени от майских данных.

Различия видового состава сообществ зоопланктона в разные годы, по-видимому, могли определяться отличающимися средними за вегетационный период показателями темпе-

ратуры воды – 17.7°C (8.0–28.7°C) в 2016 г., и 15.8°C (8.0–27.6°C) в 2017 г. Об этом свидетельствует положительная статистически значимая корреляционная связь числа видов ($R_s = 0.42$, $p < 0.001$), численности ($R_s = 0.24$, $p < 0.05$) и биомассы ($R_s = 0.35$, $p < 0.01$) зоопланктона в пробе с температурой воды. Кроме того, численность зоопланктона отрицательно коррелировала с глубиной водоемов ($R_s = -0.26$, $p < 0.05$) и прозрачностью воды ($R_s = -0.25$, $p < 0.05$). Еще одним важным фактором было высыхание водоемов, при увеличении интенсивности которого статистически значимо снижалось видовое богатство зоопланктона ($R_s = -0.52$, $p < 0.05$).

Обсуждение

Наибольшее влияние на развитие старичных экосистем оказывают гидрологический режим и антропогенная нагрузка. На основании исследования динамики растительного покрова в течение пяти лет было установлено, что при снижении снегового питания и в результате уменьшения потока паводковых вод в пойме р. Мокша происходит обмеление и зарастание прибрежной части оз. Инорки (Варгот, 2011, 2014). Очищение мелководий и отрогов озера может произойти только при условии повышения промывной активности паводковых вод и достаточном дождевом питании водоемов. В иных условиях скорость, степень и интенсивность зарастания озер увеличиваются.

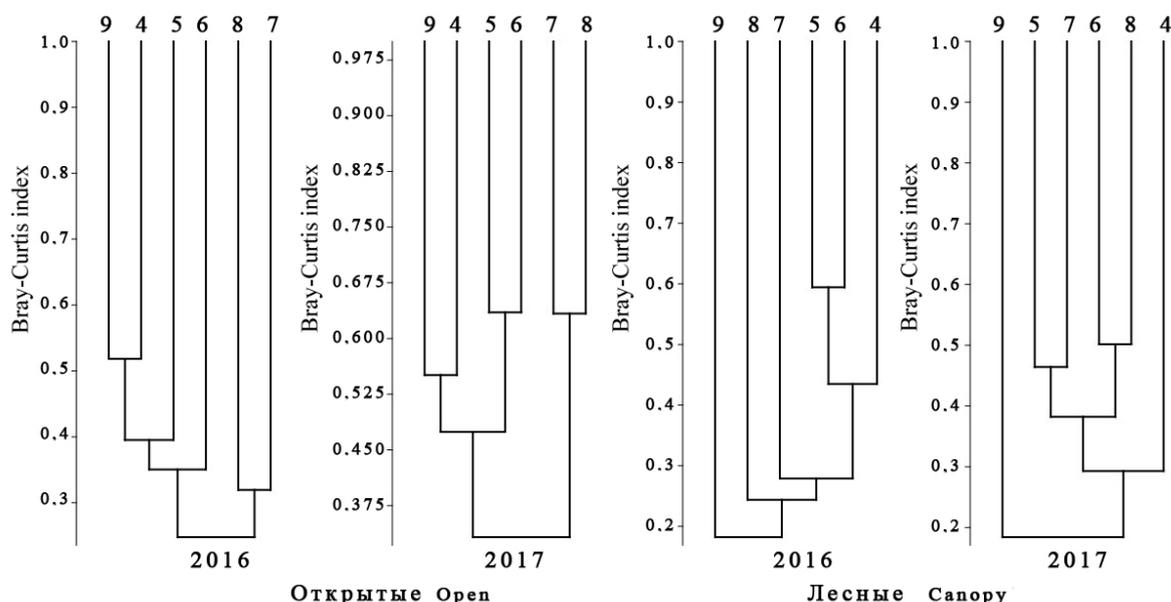


Рис. 6. Видовое сходство зоопланктонных сообществ исследованных водоемов долины р. Хопер (заповедник «Приволжская лесостепь», Европейская Россия) в разные месяцы (индекс Брея-Кертиса). Обозначения цифр: 4 – апрель, 5 – май, 6 – июнь, 7 – июль, 8 – август, 9 – сентябрь.

Fig. 6. Species similarity (Bray-Curtis index) of zooplankton communities of the studied water bodies in the Khoher River valley (Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, European Russia) in various months. Designations of numbers: 4 – April, 5 – May, 6 – June, 7 – July, 8 – August, 9 – September.

Исследованные в данной работе старичные водоемы на протяжении нескольких лет не получали воду из р. Хопер во время половодья, что привело к уменьшению уровня воды. В годы с высокими летними температурами процесс высыхания шел еще интенсивнее, а водоемы быстрее зарастали и заболачивались. В этот период лимнофазы в старицах обнаружено 129 видов и форм зоопланктонных организмов. Была отмечена высокая доля зарослевых видов, особенно в лесной части. Аналогичные результаты получены при изучении представителей Rotifera в пойменном озере р. Волга в национальном парке «Самарская Лука», где наблюдалось существование сложных межвидовых сообществ с преобладанием зарослевых и придонных видов (Герасимов, Дюжева, 2011). Во всех изученных нами старицах отмечена значительная доля науплиев Copepoda от общей численности зоопланктона, что характерно для старичных водоемов Пензенской области (Беккер, 2007). Видовое богатство, численность и биомасса выше в лесных водоемах, на что возможно влияют более стабильный водный режим, высокая степень зарастания погруженной растительностью и более благоприятный кислородный режим (Bashinskiy et al., 2019). В этих лесных водоемах сохраняется рыбное население, которое может влиять на доминирование зарослевых видов, поскольку в условиях пресса хищников мозаичный растительный покров может служить убежищем для зоопланктона (Celewicz-Gołdyn & Kuczyńska-Kippen, 2017).

Наибольшая численность зоопланктона была отмечена в самой теплой старице, что характерно для стариц, находящихся в лимнофазе (Napiórkowski & Napiórkowska, 2017). Найдены статистически значимые корреляционные связи температуры воды с видовым богатством, общей численностью и биомассой зоопланктона. Однако анализ не показал сильной корреляции (значения $R_s < 0.4$ в большинстве случаев) между указанными характеристиками зоопланктона и температурой воды. Это может быть свидетельством того, что другие абиотические и биотические факторы (например, степень зарастания) имели большее значение для сообществ зоопланктона. В условиях старичных водоемов на сообщества зоопланктона могут оказывать влияние колебания уровня воды и пересыхание (Dembowska & Napiórkowski, 2014), прозрачность воды

(Špoljar et al., 2011), а также возраст водоемов, определяющий банк покоящихся стадий (Havel et al., 2000). Все эти факторы тесно связаны с гидрологической изоляцией и нарушением речного пульса (Junk et al., 1989), которые приводят к изменениям растительных сообществ, повышению уровня биогенной нагрузки, ускорению сукцессий водоемов.

В настоящее время гидрологическая изоляция пойменных водоемов от главных рек является экологической проблемой для многих европейских стран, поскольку это приводит к снижению биоразнообразия пресных вод (Obolewski, 2011; Paillex et al., 2013; Hill et al., 2017). Результаты исследований Bashinskiy et al. (2019) показывают, что нарушенный водообмен не является единственным следствием антропогенного воздействия; на изолированные старицы также оказывают влияние другие виды деятельности человека, такие как вырубка леса и вспашка земель на берегах рек, строительство дорог и насыпей. В зависимости от комплексов отличающихся факторов, воздействующих на водные объекты, можно выделять разные группы стариц. В лесостепной зоне это, как правило, водоемы, отдаленные от полей и расположенные в лесных массивах, а также водоемы, примыкающие к полям и расположенные на открытой местности или окраинах лесов. Похожая ситуация наблюдается в европейских агроландшафтах (Kuczyńska-Kippen & Joniak, 2010). Такие группы водоемов отличаются как по абиотическим условиям, так и по биоразнообразию, а также внутригодовой и межгодовой динамике. Наши данные подтверждают, что разные участки старичной системы развиваются по-разному. Если по структуре сообществ зоопланктона лесные водоемы более схожи друг с другом, чем открытые, то в сезонной динамике они менее стабильны (рис. 5). Наибольшие изменения сообществ наблюдаются в тех старицах, которые сильно высыхают к осени. В них происходит снижение видового богатства. При этом нет значимых различий в сообществах зоопланктона временного весеннего водоема в разные месяцы его существования. Несмотря на большие колебания уровня воды в открытых старицах, внутригодовые различия сообществ зоопланктона в них меньше, чем в более стабильных лесных водоемах. Наши данные показывают, что такие перепады уровня в открытых водоемах происходят, прежде всего, весной, после

спада талых вод. В лесных же водоемах основное падение уровня происходит в конце лета и начале осени, что отражается на структуре летних сообществ зоопланктона.

Несмотря на то, что были найдены косвенные свидетельства ускорения сукцессии пойменных водоемов (например, увеличение доли зарослевых видов, увеличение видового сходства местообитаний), наши данные не позволяют однозначно оценить негативные последствия продолжительной изоляции стариц от реки, так как сообщества зоопланктона и сами подобные экосистемы в целом отличаются динамичностью. Такие оценки возможны только при многолетнем мониторинге всего комплекса разнообразных пойменных водоемов, а не отдельных водоемов.

Заключение

Зоопланктонные сообщества литорали изученных пойменных водоемов отличались высоким разнообразием. За весь период исследования (2016–2017 гг.) обнаружены 129 видов и форм, в том числе 13 таксонов, отмеченных впервые для Пензенской области.

Сообщества зоопланктона исследованных водоемов имеют высокое видовое сходство внутри разных частей старичной системы (лесной и открытой). Отличие имеют лишь сообщества водоемов с особым водным режимом (временные водоемы). Лесные старицы отличаются более высокими уровнями видового богатства, численности и биомассы, благодаря более стабильному водному режиму, высокой степени зарастания, а также высокой долей зарослевых и болотных видов. Различия сообществ зоопланктона во времени и пространстве косвенно определяются температурой воды, которая положительно коррелирует с числом видов, численностью и биомассой.

Сообщества зоопланктона открытых стариц более изменчивы в пространстве, но стабильнее в динамике, чем сообщества лесных водоемов. По-видимому, это определяется разными сроками падения уровня воды. В то время, как резкое снижение площади открытых водоемов наблюдается в весеннее время и меньше затрагивает летние сообщества зоопланктона, высыхание лесных стариц происходит постепенно в течение всего лета. В условиях лимнофазы и отсутствия половодья, динамика сообществ определяется не весенними колебаниями уровня воды, а летним высы-

ханием водоемов. Наши данные подчеркивают необходимость мониторинга не отдельных водных объектов, а всего комплекса разнообразных пойменных водоемов, что в дальнейшем позволит оценить последствия продолжительной изоляции этих экосистем от реки.

Благодарности

Авторы благодарят руководство заповедника «Приволжская лесостепь», а также В.В. Осипова (с.н.с. заповедника «Приволжская лесостепь», Россия) за помощь в организации исследований. Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ (проект 23-24-00018).

Литература

- Абакумов В.А. (ред.). 1983. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат. 239 с.
- Абакумов В.А. 1992. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат. 318 с.
- Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. (ред.). 2010. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон. Т. 1. М., СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 495 с.
- Беккер Е.И. 2007. Видовой состав и структура зоопланктонного сообщества старичных водоемов г. Пензы // Известия Пензенского государственного педагогического университета. Т. 3(7). С. 256–263.
- Браво К.Р., Воронова Г.П. 2012. Зоопланктон выростных прудов при выращивании крупного посадочного материала карпа // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. Вып. 28. С. 50–58.
- Варгот Е.В. 2011. Растительный покров некоторых озер Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 9. С. 51–59.
- Варгот Е.В. 2014. Динамика растительного покрова некоторых озер Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 12. С. 279–288.
- Винберг Г.Г. (ред.). 1976. Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Зоологический институт АН СССР. 167 с.
- Герасимов Ю.Л., Дюжева И.В. 2011. Коловратки и насекомые пойменного озера на территории национального парка «Самарская Лука» // Вестник Волжского университета им. В.Н. Тагичева. №12. С. 21–25.
- Дмитриева В.А. 2020. Современные изменения водного режима и морфометрии рек Верхнедонского бассейна // Известия Российской академии наук. Серия географическая. №1. С. 103–113. DOI: 10.31857/S2587556620010070
- Камлюк Л.В. 1992. Закономерности функционирования зоопланктонного сообщества экосистем рыбовод-

- ных прудов: автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Минск. 39 с.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.
- Максимов А.А. 1974. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. 257 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1954. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона // Труды проблемного и тематического совещания. Вып. 2. М., Л.: Изд-во АН СССР. С. 223–241.
- Мосин В.Г., Ефимовская С.Л. 2007. Влияние паводков и половодий на динамику и функционирование пойменных природных комплексов долины р. Вычегды // Известия Российского государственного педагогического университета им. АИ Герцена. Т. 8(38). С. 130–135.
- Панкова Н.Л. 2014. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 31. С. 1–166.
- Пидгайко М.Л. 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука. 208 с.
- Подшивалина В.Н. 2016. К вопросу о встречаемости южных элементов фауны в составе планктона водоемов ненарушенных территорий Приволжской возвышенности // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 17. С. 179–182.
- Прокин А.А., Решетников А.Н. 2013. Фауна водных макробеспозвоночных пойменных озер Хоперского заповедника // Труды Хоперского государственного заповедника. Вып. 8. С. 137–157.
- Прохода Т.А. 2003. Оценка роли зоопланктона в процессе самоочищения водоема-охладителя ТЭС // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Днепропетровск: ДНУ. С. 75–78.
- Рылов В.М. 1930. Пресноводные Calanoida СССР. Т. 1. СПб.: Зоологический институт АН СССР. 288 с.
- Стойко Т.Г., Мазей Ю.А. 2006. Планктонные коловратки Пензенских водоемов. Пенза: Изд-во ПГПУ. 134 с.
- Фролова Н.Л., Киреева М.Б., Агафонова С.А., Евстигнев В.М., Ефремова Н. А., Повалишников Е.С. 2015. Внутригодовое распределение стока равнинных рек Европейской территории России и его изменение // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. №4. С. 4–20.
- Чернов А.В. 2009. География и геоэкологическое состояние русел и пойм рек Северной Евразии. М.: Крона. 674 с.
- Чернова М.А., Дудник С.Н., Буковский М.Е. 2020. Изменчивость водного режима рек донского бассейна // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. №3. С. 40–48. DOI: 10.17308/geo.2020.3/3022
- Яценко-Степанова Т.Н. 2011. Структурно-функциональная характеристика водорослевого сообщества и ее использование в оценке трофности водоемов озерного типа: автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Оренбург. 47 с.
- Bashinskiy I.V., Senkevich V.A., Stoyko T.G., Katsman E.A., Korkina S.A., Osipov V.V. 2019. Forest-steppe oxbows in limnophase – **Abiotic features and biodiversity** // *Limnologica*. Vol. 74. P. 14–22. DOI: 10.1016/j.limno.2018.10.005
- Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // *Ecological Monographs*. Vol. 27(4). P. 325–349. DOI: 10.2307/1942268
- Celewicz-Goldyn S., Kuczyńska-Kippen N. 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies // *PLoS ONE*. Vol. 12(5). Article: e0177317. DOI: 10.1371/journal.pone.0177317
- Cérèghino R., Boix D., Cauchie H.M., Martens K., Oertli B. 2014. The ecological role of ponds in a changing world // *Hydrobiologia*. Vol. 723(1). P. 1–6. DOI: 10.1007/s10750-013-1719-y
- Dembowska E.A., Napiórkowski P. 2014. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland // *Journal of Limnology*. Vol. 74(2). P. 346–357. DOI: 10.4081/jlimnol.2014.1057
- Downing J.A., Prairie Y.T., Cole J.J., Duarte C.M., Tranvik L.J., Striegl R.G., McDowell W.H., Kortelainen P., Caraco N.F., Melack J.M., Middelburg J.J. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments // *Limnology and Oceanography*. Vol. 51(5). P. 2388–2397. DOI: 10.4319/lo.2006.51.5.2388
- Everitt B., Skrondal A. 2010. *The Cambridge dictionary of statistics*. Cambridge: Cambridge University Press. 480 p.
- Gehring J.W., Aron W. 1968. *Field techniques // Zooplankton sampling: review papers of the proceedings of the symposium on the hydrodynamics of zooplankton sampling. Monographs on Oceanographic Methodology*. Vol. 2. Paris: UNESCO. P. 87–104.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4(1). 9 p.
- Havel J.E., Eisenbacher E.M., Black A.A. 2000. Diversity of crustacean zooplankton in riparian wetlands: colonization and egg banks // *Aquatic Ecology*. Vol. 34(1). P. 63–76. DOI: 10.1023/A:1009918703131
- Hill M.J., Death R.G., Mathers K.L., Ryves D.B., White J.C., Wood P.J. 2017. Macroinvertebrate community composition and diversity in ephemeral and perennial ponds on unregulated floodplain meadows in the UK // *Hydrobiologia*. Vol. 793(1). P. 95–108. DOI: 10.1007/s10750-016-2856-x
- Joniak T., Kuczynska-Kippen N. 2016. Habitat features and zooplankton community structure of oxbows in the limnophase: reference to transitional phase between flooding and stabilization // *Limnetica*. Vol. 35(1). P. 37–48. DOI: 10.23818/limn.35.03
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. 1989. The Flood Pulse Concept in River-Floodplain systems // *Proceedings of the International Large River Symposium*. Vol. 106. Honey Harbour, Ontario, Canada. P. 110–127.
- Krylov A.V. 2015. Interannual changes in the summer zooplankton in the lakes of the Khopyor River flood plain

// Biological Bulletin. Vol. 42(10). P. 891–898. DOI: 10.1134/S1062359015100076

- Kuczyńska-Kippen N., Joniak T. 2010. The impact of water chemistry on zooplankton occurrence in two types (field versus forest) of small water bodies // *International Review of Hydrobiology*. Vol. 95(2). P. 130–141. DOI: 10.1002/iroh.200911166
- Legendre P., Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier. 853 p.
- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // *Annals of Mathematical Statistics*. Vol. 18(1). P. 50–60.
- Myers J.L., Well A., Lorch R.F. 2010. *Research design and statistical analysis*. New York: Routledge. 832 p.
- Napiórkowski P. 2009. Influence of hydrological conditions on zooplankton of oxbow lakes (old riverbeds) of the Lower Vistula in the city of Torun // *Limnology Papers*. Vol. 4. P. 55–67. DOI: 10.2478/V10232-011-0027-7
- Napiórkowski P., Napiórkowska T. 2017. Limnophase versus potamophase: how hydrological connectivity affects the zooplankton community in an oxbow lake (Vistula River, Poland) // *International Journal of Limnology*. Vol. 53. P. 143–151. DOI: 10.1051/limn/2017001
- Naus C.J., Reid Adams S. 2018. Fish nursery habitat function of the main channel, floodplain tributaries and oxbow lakes of a medium-sized river // *Ecology of Freshwater Fish*. Vol. 27(1). P. 4–18. DOI: 10.1111/eff.12319
- Obolewski K. 2011. Macrozoobenthos patterns along environmental gradients and hydrological connectivity of oxbow lakes // *Ecological Engineering*. Vol. 37(5). P. 796–805. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2010.06.037
- Paillex A., Dolédec S., Castella E., Mérigoux S., Aldridge D.C. 2013. Functional diversity in a large river floodplain: anticipating the response of native and alien macroinvertebrate to the restoration of hydrological connectivity // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 50(1). P. 97–106. DOI: 10.1111/1365-2664.12018
- Pasztaleniec A., Karpowicz M., Strzałek M. 2013. The influence of habitat conditions on the plankton in the Białe oxbow lake (Nadbużański Landscape Park) // *Limnological Review*. Vol. 13(1). P. 43–50.
- Sokal R.R., Michener C.D. 1958. *A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships* // *University of Kansas Science Bulletin*. Vol. 38. P. 1409–1448.
- Špoljar M., Dražina T., Habdija I., Meseljević M., Grčić Z. 2011. Contrasting zooplankton assemblages in two oxbow lakes with low transparencies and narrow emergent macrophyte belts (Krapina River, Croatia) // *International Review of Hydrobiology*. Vol. 96(2). P. 175–190. DOI: 10.1002/iroh.201011257
- StatSoft. 2004. *STATISTICA (data analysis software system)*, version 7. Oklahoma: StatSoft. Available from www.statsoft.com
- Tockner K., Stanford J.A. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. // *Environmental Conservation*. Vol. 29(3). P. 308–330. DOI: 10.1017/S037689290200022X

References

- Abakumov V.A. (Ed.). 1983. *Manual on methods of hydrobiological analysis of surface water and bottom sediments*. Leningrad: Gidrometeoizdat. 239 p. [In Russian]
- Abakumov V.A. 1992. *Manual on hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems*. Saint Petersburg: Gidrometeoizdat. 318 c. [In Russian]
- Alekseev V.R., Tsalolikhin S.Y. (Eds.). 2010. *Guide to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia*. Zooplankton. Vol. 1. Moscow, St. Petersburg: KMK Scientific Press Ltd. 495 p. [In Russian]
- Bashinskiy I.V., Senkevich V.A., Stoyko T.G., Katsman E.A., Korkina S.A., Osipov V.V. 2019. Forest-steppe oxbows in limnophase – Abiotic features and biodiversity. *Limnologica* 74: 14–22. DOI: 10.1016/j.limno.2018.10.005
- Becker E.I. 2007. Species composition and structure of the zooplankton community of oxbows in Penza. *Izvestia Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta imeni V.G. Belinskogo* 3(7): 256–263. [In Russian]
- Bravo K.R., Voronova G.P. 2012. Zooplankton of nursery ponds during the cultivation of large carp planting material. *Fisheries issues of Belarus* 28: 50–58. [In Russian]
- Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27(4): 325–349. DOI: 10.2307/1942268
- Celewicz-Goldyn S., Kuczyńska-Kippen N. 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLoS ONE* 12(5): e0177317. DOI: 10.1371/journal.pone.0177317
- Céréghino R., Boix D., Cauchie H.M., Martens K., Oertli B. 2014. The ecological role of ponds in a changing world. *Hydrobiologia* 723(1): 1–6. DOI: 10.1007/s10750-013-1719-y
- Chernov A.V. 2009. *Geography and geo-ecological condition of river channels and floodplains of Northern Eurasia*. Moscow: Krona. 674 p. [In Russian]
- Chernova M.A., Dudnik S.N., Bukovsky M.E. 2020. Variability of the water regime in the Don basin rivers. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology* 3: 40–48. DOI: 10.17308/geo.2020.3/3022 [In Russian]
- Dembowska E.A., Napiórkowski P. 2014. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland. *Journal of Limnology* 74(2): 346–357. DOI: 10.4081/jlimnol.2014.1057
- Dmitrieva V.A. 2020. Modern changes in the water regime and the morphometry of rivers in the Upper Don basin. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya* 1: 103–113. DOI: 10.31857/S2587556620010070 [In Russian]
- Downing J.A., Prairie Y.T., Cole J.J., Duarte C.M., Tranvik L.J., Striegl R.G., McDowell W.H., Kortelainen P., Caraco N.F., Melack J.M., Middelburg J.J. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography* 51(5): 2388–2397. DOI: 10.4319/lo.2006.51.5.2388
- Everitt B., Skrondal A. 2010. *The Cambridge dictionary of statistics*. Cambridge: Cambridge University Press. 480 p.

- Frolova N.L., Kireeva M.B., Agafonova S.A., Evstigneev V.M., Efremova N.A., Povalishnikova E.S. 2015. Intra-annual distribution of runoff of plain rivers of the European territory of Russia and its changes. *Water sector of Russia: problems, technologies, management* 4: 4–20. [In Russian]
- Gehring J.W., Aron W. 1968. Field techniques. In: *Zooplankton sampling: review papers of the proceedings of the symposium on the hydrodynamics of zooplankton sampling. Monographs on Oceanographic Methodology*. Vol. 2. Paris: UNESCO. P. 87–104.
- Gerasimov Yu.L., Dyuzheva I.V. 2011. Rotifers and insects of a floodplain lake in the National Park «Samarskaya Luka». *Bulletin of the V.N. Tatishchev Volga University* 12: 21–25. [In Russian]
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Havel J.E., Eisenbacher E.M., Black A.A. 2000. Diversity of crustacean zooplankton in riparian wetlands: colonization and egg banks. *Aquatic Ecology* 34(1): 63–76. DOI: 10.1023/A:1009918703131
- Hill M.J., Death R.G., Mathers K.L., Ryves D.B., White J.C., Wood P.J. 2017. Macroinvertebrate community composition and diversity in ephemeral and perennial ponds on unregulated floodplain meadows in the UK. *Hydrobiologia* 793(1): 95–108. DOI: 10.1007/s10750-016-2856-x
- Joniak T., Kuczynska-Kippen N. 2016. Habitat features and zooplankton community structure of oxbows in the limnophase: reference to transitional phase between flooding and stabilization. *Limnetica* 35(1): 37–48. <https://doi.org/10.23818/limn.35.03>
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. 1989. The Flood Pulse Concept in River-Floodplain systems. In: D.P. Dodge (Ed.): *Proceedings of the International Large River Symposium*. Vol. 106. Honey Harbour, Ontario, Canada. P. 110–127.
- Kamlyuk L.V. 1992. *Regularities of functioning of zooplankton community of ecosystems of fish ponds*. Dr.Sc. Thesis Abstract. Minsk. 39 p. [In Russian]
- Krylov A.V. 2015. Interannual changes in the summer zooplankton in the lakes of the Khopyor River flood plain. *Biological Bulletin* 42(10): 891–898. DOI: 10.1134/S1062359015100076
- Kuczyńska-Kippen N., Joniak T. 2010. The impact of water chemistry on zooplankton occurrence in two types (field versus forest) of small water bodies. *International Review of Hydrobiology* 95(2): 130–141. DOI: 10.1002/iroh.200911166
- Kutikova L.A. 1970. *Rotifer fauna of the USSR*. Leningrad: Nauka. 744 p. [In Russian]
- Legendre P., Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier. 853 p.
- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* 18(1): 50–60.
- Maksimov A.A. 1974. *Structure and dynamics of biocenoses of river valleys*. Novosibirsk: Nauka. 257 p. [In Russian]
- Mordukhai-Boltovskiy F.D. 1954. Materials on the average weight of invertebrates of the Don basin. In: *Proceedings of the problem and theme meeting*. Vol. 2. Moscow, Leningrad: AS USSR Publishing House. P. 223–241. [In Russian]
- Mosin V.G., Efimovskaya S.L. 2007. The impact of floods on the dynamics and functioning of floods land natural complexes of the Vychehga River valley. *Izvestia: Herzen University Journal of Humanities and Sciences* 8(38): 130–135. [In Russian]
- Myers J.L., Well A., Lorch R.F. 2010. *Research design and statistical analysis*. New York: Routledge. 832 p.
- Napiórkowski P. 2009. Influence of hydrological conditions on zooplankton of oxbow lakes (old riverbeds) of the Lower Vistula in the city of Torun. *Limnology Papers* 4: 55–67. DOI: 10.2478/V10232-011-0027-7
- Napiórkowski P., Napiórkowska T. 2017. Limnophase versus potamophase: how hydrological connectivity affects the zooplankton community in an oxbow lake (Vistula River, Poland). *International Journal of Limnology* 53: 143–151. DOI: 10.1051/limn/2017001
- Naus C.J., Reid Adams S. 2018. Fish nursery habitat function of the main channel, floodplain tributaries and oxbow lakes of a medium-sized river. *Ecology of Freshwater Fish* 27(1): 4–18. DOI: 10.1111/eff.12319
- Obolewski K. 2011. Macrozoobenthos patterns along environmental gradients and hydrological connectivity of oxbow lakes. *Ecological Engineering* 37(5): 796–805. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2010.06.037
- Paillex A., Dolédec S., Castella E., Méricoux S., Aldridge D.C. 2013. Functional diversity in a large river floodplain: anticipating the response of native and alien macroinvertebrate to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology* 50(1): 97–106. DOI: 10.1111/1365-2664.12018
- Pankova N.L. 2014. Structure and dynamics of vegetation cover of water bodies in the Oksky State Nature Reserve. *Proceedings of the Oksky State Nature Biosphere Reserve* 31: 1–166. [In Russian]
- Pasztaleniec A., Karpowicz M., Strzałek M. 2013. The influence of habitat conditions on the plankton in the Białe oxbow lake (Nadbużański Landscape Park). *Limnological Review* 13(1): 43–50.
- Pidgayko M.L. 1984. *Zooplankton of water bodies of the European part of the USSR*. Moscow: Nauka. 208 p. [In Russian]
- Podshivalina V.N. 2016. To the issue of the occurrence of southern faunal elements in the plankton of water bodies of undisturbed areas of the Volga Upland. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 17: 179–182. [In Russian]
- Prokhoda T.A. 2003. Assessment of the role of zooplankton in the process of self-purification of thermal power station cooling pond. In: *Biodiversity and the role of zoocenosis in natural and anthropogenic ecosystems*. Dnepropetrovsk: DNU. P. 75–78. [In Russian]
- Prokin A.A., Reshetnikov A.N. 2013. Fauna of aquatic macroinvertebrates of floodplain lakes of the Khopersky State Nature Reserve. *Proceedings of the Khopersky State Nature Reserve*. 8: 137–157. [In Russian]
- Rylov V.M. 1930. *Freshwater Calanoida of the USSR*. Vol. 1. St. Petersburg: Zoological Institute of AS USSR. 288 p. [In Russian]

- Sokal R.R., Michener C.D. 1958. A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 38: 1409–1448.
- Špoljar M., Dražina T., Habdija I., Meseljević M., Grčić Z. 2011. Contrasting zooplankton assemblages in two oxbow lakes with low transparencies and narrow emergent macrophyte belts (Krapina River, Croatia). *International Review of Hydrobiology* 96(2): 175–190. DOI: 10.1002/iroh.201011257
- StatSoft. 2004. *STATISTICA (data analysis software system), ver. 7*. Oklahoma: StatSoft. Available from www.statsoft.com
- Stojko T.G., Mazey Yu.A. 2006. *Planktonic rotifers of Penza water bodies*. Penza: Penza State Pedagogical University. 134 p. [In Russian]
- Tockner K., Stanford J.A. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation* 29(3): 308–330. DOI: 10.1017/S037689290200022X
- Vargot E.V. 2011. Vegetation cover of some lakes in the Mordovia State Nature Reserve. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 9: 51–59. [In Russian]
- Vargot E.V. 2014. Dynamics of vegetation cover of some lakes in the Mordovia State Nature Reserve. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 12: 279–288. [In Russian]
- Vinberg G.G. (Ed.). 1976. *Methods of biological analysis of fresh waters*. Leningrad: Zoological Institute of AS USSR. 167 p. [In Russian]
- Yatsenko-Stepanova T.N. 2011. *Structural and functional characterization of algal community and its use in the assessment of trophicity of lentic water bodies*. Dr.Sc. Thesis Abstract. Orenburg. 47 p. [In Russian]

ZOOPLANKTON COMMUNITIES OF SMALL FLOODPLAIN WATER BODIES IN LONGTIME LIMNOPHASE (KHOPER RIVER VALLEY, EUROPEAN RUSSIA)

Viktoriya A. Senkevich^{1,*} , Tamara G. Stojko¹, Ivan V. Bashinskiy² 

¹*Penza State University, Russia*

**e-mail: viktoriya0606@mail.ru*

²*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Russia*

Under conditions of low floods and disturbed water exchange with the river, small floodplain water bodies gradually dry up, which leads to a decrease in biodiversity of the entire floodplain area. The zooplankton is one of the main indicators of the ecosystem status in aquatic ecosystems. Hence, this study was aimed to investigate the structure of zooplankton communities, their seasonal and interannual dynamics in an oxbow system, which has been in the limnophase stage (in isolation from the river) for a long time. The study has been carried out in the upper reaches of the River Khoper in the buffer zone of the Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve (Penza Region, European Russia) at the forest-steppe natural zone. A part of the studied water bodies is located in the centre of the forested area («forest» sites), while other water bodies are located along the forest edge («open» sites). In 2016–2017, from April to September, 80 zooplankton samples were taken from eight water bodies near the water body shores by filtering 10 litres of water through an Apstein net. A total of 129 species and forms of planktonic invertebrates were found in the studied water bodies. A high proportion of species, which prefer plant thickets, was observed, especially in the forested sites. Based on the used structural parameters of zooplankton communities, the studied water bodies have a high similarity being located in various parts of the oxbow system. The zooplankton communities of forested water bodies are at later stages of the successional development. The temporal and spatial differences of the zooplankton communities are indirectly determined by water temperature, with which the number of species, abundance and biomass of the zooplankton are positively correlated. The zooplankton communities of open water bodies are more spatially variable, but they are more stable in dynamics than zooplankton communities of forested water bodies, which is probably determined by differences in the time of the water level drop. A sharp decrease in the area of open water bodies is being observed in spring, while it less affects zooplankton communities at summer. The drying of forested water bodies occurs gradually throughout the whole summer. Therefore, under conditions of the limnophase and absence of flooding, the zooplankton community dynamics are determined by the intensity of the water level drop at summer, but not the water level fluctuations at spring. The obtained data emphasise the necessity of the monitoring of the whole complex of various floodplain water bodies (pondscapes) but not individual oxbows. In turn, this will allow us to assess the consequences of the prolonged isolation of these ecosystems from a river.

Key words: Cladocera, Copepoda, oxbows, Privolzhskaya Lesostep State Nature Reserve, Rotifera, spring floods, water inundation