

Водные растения

УДК 574.52

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ МЕЛКОВОДНОГО ГИПЕРТРОФНОГО ОЗЕРА В РАЗЛИЧНЫХ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

А. Г. Русанов, А. В. Терехов

Институт озераведения Российской академии наук,
196105, Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, дом 9, e-mail: a_rusanov@yahoo.com
Поступила в редакцию 10.08.2020

Приводится сравнение структуры растительного покрова мелководного гипертрофного оз. Неро (Ярославская обл.) в различных гидрологических условиях: в период пониженной водности 2002–2004 гг. и в многоводный 2017 г. Общая площадь зарастания макрофитами выросла с 14.8 км² в 2000–2004 гг. до 15.8 км² в 2017 г. Соответственно, степень зарастания озера увеличилась с 27% до 29%. Увеличение зарастания озера произошло за счет гелофитов, площадь зарослей которых возросла с 8.4 км² до 11.2 км². Площадь зарослей погруженных гидрофитов за тот же период снизилась с 5.4 км² до 3.6 км². Наиболее сильно (в 2.6 раза) упала площадь *Potamogeton perfoliatus* в центральной части озера. Напротив, площадь *Ceratophyllum demersum* и *Myriophyllum verticillatum* на мелководьях южной части озера осталась практически без изменений. Анализ литературы и собственных данных показал, что подъем уровня воды, благодаря вводу в действие плотины на р. Векса в 1980-е годы и влиянию климатических факторов, снижал распространение погруженной растительности. Таким образом, высокий уровень воды является одним из механизмов поддержания экосистемы оз. Неро в состоянии низкой прозрачности воды и доминирования фитопланктона.

Ключевые слова: погруженные гидрофиты, площадь покрытия, альтернативные стабильные состояния, климатические факторы.

DOI: 10.47021/0320-3557-2020-38-48

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное эвтрофирование относится к наиболее широко распространенным причинам ухудшения экологического состояния мелководных озер. Увеличение биогенной нагрузки приводит к переходу экосистемы мелководного водоема из состояния доминирования макрофитов с высокой прозрачностью воды в состояние с более эвтрофным статусом, характеризующее массовым развитием фитопланктона и низкой прозрачностью воды [Scheffer et al., 1993; Jackson, 2003]. Тот факт, что подобные переходы могут происходить в широком диапазоне концентрации фосфора, указывает на существование других факторов, помимо биогенных веществ, ответственных за трансформацию мелководных озер [Scheffer, 2001]. Одним из таких факторов, отвечающих за переключение экосистемы из одного альтернативного стабильного состояния в другое, является гидрологический режим [Blindow et al., 1993]. Подъем уровня воды в мелководных эвтрофных водоемах и сопровождающее его ухудшение условий подводной освещенности может приводить к резкому сокращению обилия погруженных растений, способствуя массовому развитию фитопланктона и снижению прозрачности воды [Scheffer, van Nes, 2007].

Озеро Неро (Ярославская область) – крупный мелководный водоем, находящийся на последней стадии олиготрофно-эвтрофной

сукцессии [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. По биомассе фитопланктона оз. Неро относится к категории гипертрофных водоемов [Ляшенко, Бабаназарова, 2008 (Lyashenko, Babanazarova, 2008)]. Оценка степени зарастания оз. Неро в 2002–2004 гг. показала, что, несмотря на высокий уровень развития фитопланктона, озеро характеризуется значительным зарастанием макрофитами [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. В работе В.Г. Папченкова и др. [2008 (Papchenkov et al., 2008)] было выявлено, что увеличение зарастания мелководий оз. Неро в многолетнем аспекте происходило, в основном, за счет зарослей тростника, указывая на выраженные процессы заболачивания озера [Папченков и др., 2008 (Papchenkov et al., 2008)]. В тоже время, установленная противоположная по направленности динамика отдельных видов погруженных макрофитов поднимает вопрос о роли гидрологического режима в зарастании оз. Неро, который остается не до конца выясненным.

Цель данного исследования – оценить современное состояние высшей водной растительности в оз. Неро и провести сравнение между годами с разным гидрологическим режимом: в многоводный 2017 г. и в фазу пониженной водности 2002–2004 гг. [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. В круг задач исследования так же входило выявить, используя

литературные данные, влияние эвтрофирования и флуктуаций уровня режима на мно-

голетнюю динамику сообщества макрофитов в оз. Неро.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Озеро Неро расположено на юго-западе Ярославской области и принадлежит бассейну Горьковского водохранилища. Озеро Неро – мелководный водоем, более 80% его акватории составляют глубины 0.7–1.2 м. Площадь водного зеркала оз. Неро – 54.4 км², объем воды – 90 млн. м³. В озеро впадает около 20 рек, самая крупная р. Сара; вытекает из озера р. Векса, на которой вблизи с. Белогостица расположена плотина. Оз. Неро подвержено сильному антропогенному воздействию за счет бытовых и промышленных стоков г. Ростова. Высокий уровень биомассы фитопланктона (14.5–28.4 мг/л) указывает на гипертрофный статус оз. Неро [Ляшенко, Бабаназарова, 2008 (Lyashenko, Babanazarova, 2008)].

Для характеристики гидрологического режима оз. Неро в период 2002–2004 гг. и 2017 г. использовали данные, характеризующие режим осадков. Ежемесячные данные количества осадков (мм) были взяты с сервиса WorldClim (<https://www.worldclim.org/>) [Harris et al., 2014], на котором представлены климатические данные за период 1901–2018 гг. на координатной сетке высокого пространственного разрешения (0.5° шир./долг.). По количеству осадков период 2002–2004 гг. характеризовался как маловодный в сравнении с многоводным 2017 г. Наиболее существенные различия были между 2017 г. (среднее значение за апрель–сентябрь 73.6 мм/мес) и 2002 г. (30.6 мм/мес), когда количество осадков было низким на протяжении всего теплого периода (рис. 1). В 2003 и 2004 гг. наиболее выраженные отличия были в июне-июле, когда

количество осадков было ниже соответствующих значений в 2017 г. На 23.9–52.9 мм.

Исследование высшей водной растительности оз. Неро проводилось в июле–августе 2017 г. Видовой состав и пространственное распределение макрофитов фиксировались с лодки методом глазомерной съемки и картирования фитолисторали [Катанская, 1981 (Katanskaya, 1981); Kolada et al., 2009]. Границы зарослей основных растительных формаций и экологических групп макрофитов, включая воздушно-водные, плавающие и погруженные растения, определялись по GPS-координатам, полученным при помощи полевого исследования, и космическим снимкам Sentinel-2 (разрешение 10 м/пикс), доступных на сервисе Glovis (<http://glovis.usgs.gov/>). Площади зарослей основных растительных формаций были оцифрованы при помощи GPS-координат в среде ArcView GIS, на основе которых были подсчитаны общая площадь покрытия макрофитами и доли участия в зарастании растительных формаций и экологических групп. Также для сравнения данных, полученных в 2017 г., использовали сетку станций отбора проб в 2002–2004 гг. [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. Отбор укосов для определения фитомассы осуществлялся с помощью учетной рамки с площади 0.25 м² в зарослях гелофитов и 1 м² в зарослях погруженных и плавающих гидрофитов. Абсолютно-сухая фитомасса определялась общепринятым методом [Катанская, 1981 (Katanskaya, 1981)]. Для разделения макрофитов на экологические группы использовалась классификация В.Г. Папченкова [2001 (Papchenkov, 2001)].

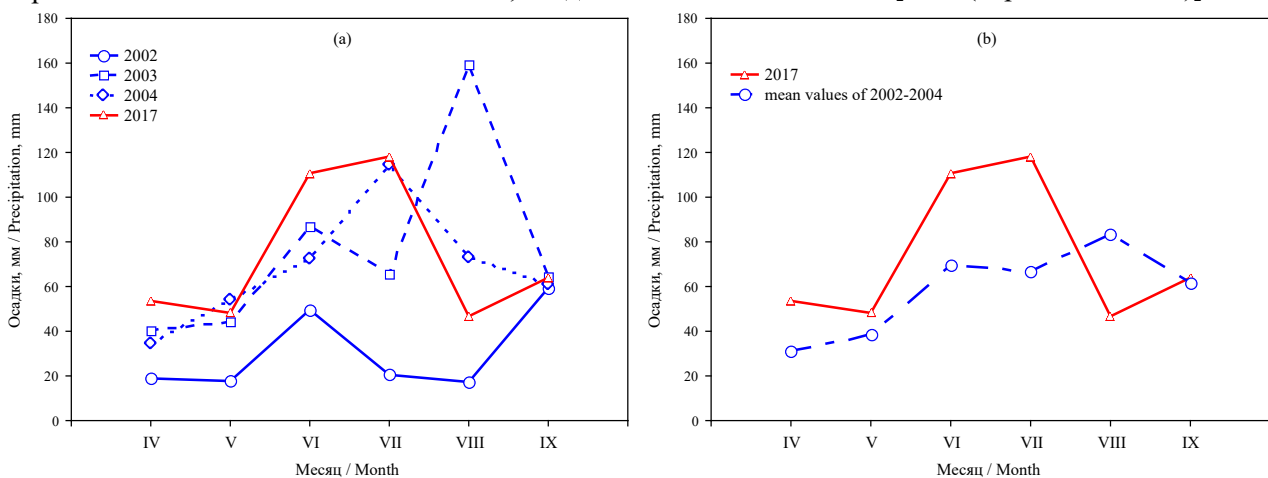


Рис. 1. Изменение уровня осадков (мм/мес) в оз. Неро с апреля по сентябрь: (а) сравнение между 2002, 2003, 2004 и 2017 гг.; (б) сравнение между средними значениями за период 2002–2004 гг. и 2017 г.

Fig. 1. Changes in precipitation (mm/month) in the Lake Nero from April to September: (a) comparison between 2002, 2003, 2004 and 2017; (b) comparison between mean values for the period 2002–2004 and 2017.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флора. При картировании растительности в 2017 г. в оз. Неро было отмечено 11 погруженных гидрофитов (*Ceratophyllum demersum* L., *Elodea canadensis* Michx., *Lemna trisulca* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Potamogeton compressus* L., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *Stratiotes aloides* L., *Utricularia vulgaris* L.); 4 укореняющихся гидрофита с плавающими на воде листьями (*Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea candida* J. Presl., *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray, *Potamogeton natans* L.); 4 гидрофита, свободно плавающие на поверхности воды (*Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.); 12 гелофитов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris* L., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Sparganium emersum* Rehm., *S. erectum* L., *S. microcarpum* (Neum.) Raunk., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L.); 17 гигрогелофитов (*Agrostis stolonifera* L., *Caltha palustris* L., *Carex acuta* L., *C. aquatilis* Wahlenb., *C. vesicaria* L., *Cicuta virosa* L., *Comarum palustre* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Iris pseudacorus* L., *Lythrum salicaria* L., *Naumburgia thyrsoiflora* (L.) Reichenb., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Ranunculus lingua* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Rumex aquaticus* L., *R. hydrolapathum* Huds., *Sium latifolium* L.).

Пространственное распределение и продукция макрофитов. Исследование пространственного распределения водной растительности оз. Неро в 2017 г. показало, что его акватория зарастает крайне неравномерно. Сравнение современного распределения зарослей с данными, полученными в 2002–2004 гг. [Папченко и др., 2008 (Papchenkov et al., 2008)], выявило, что по-прежнему основные заросли макрофитов сосредоточены в южной части озера (рис. 2). В этих массивах господствуют жесткие воздушно-водные растения (гелофиты) – рогоз узколистный (*Typha angustifolia*), образующий односоставные заросли на открытых пространствах водоема, и тростник южный (*Phragmites australis*), тяготеющий к берегам. Свободные пространства в зарослях гелофитов заняты погруженными гидрофитами с преобладанием рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*) и урути мутовчатой (*Myriophyllum verticillatum*). Крупные заросли гидрофитов с плавающими листьями, представленные в основном кубышкой желтой (*Nuphar lutea*), располагаются

в устье основного притока р. Сара и с обеих сторон образованного наносами реки мыса.

Изменение степени и характера зарастания оз. Неро за прошедший с 2002–2004 гг. период выявляется при сравнении зарастания на постоянных станциях отбора проб [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. Станции 3, 4, 5 и 13 находятся в центральной части озера и лишены водной растительности (рис. 2). Станция 1 находится в основном притоке р. Сара, по берегам которой располагаются заросли рогоза узколистного, манника большого (*Glyceria maxima*) и хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*). Станция 2 напротив впадения р. Сары в 2017 г., как и ранее в 2002–2004 гг., характеризовалась плотными зарослями кубышки желтой, но заросли широколистных рдестов (*P. perfoliatus*, *P. lucens*) и роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum*) отсутствовали. Процесс зарастания северной части водоема хорошо заметен на ст. 6 напротив истока р. Векса. Здесь в 2017 г. располагались заросли рогоза с редкими вкраплениями тростника южного и камыша озерного (*Scirpus lacustris*), которые в 2002–2004 гг. полностью отсутствовали. Характер зарастания северо-восточного побережья мало изменился: как и прежде на ст. 6а присутствовали береговые заросли тростника, на мелководье в воде – куртины сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*), заросли рдеста пронзеннолистного и пятна рдеста плавающего (*Potamogeton natans*) и горца земноводного (*Persicaria amphibia*). На ст. 7 напротив западного (городского) берега в 2017 г. были обнаружены сильно изреженные заросли рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*), которые в 2002–2004 гг. здесь не встречались. Станция 8, расположенная южнее ст. 7 также напротив западного (городского) берега, характеризовалась, как и в 2002–2004 гг., отсутствием растительности. Станции 9 и 9а располагались вблизи устья р. Ишня среди куртин рогоза узколистного, граничащих с плотными зарослями кубышки желтой. Станции 10 и 10а, размещенные на границе односоставных зарослей рогоза в юго-западном заливе озера, в 2017 г. отличались полным отсутствием погруженной растительности, которая в 2002–2004 гг. была представлена зарослями рдеста пронзеннолистного. Станция 11 в глубине односоставных зарослей рогоза также отличалась в 2017 г. отсутствием погруженной и плавающей растительности, которая была обильно представлена широколиственными рдестами, роголистником и кубышкой в 2002–2004 гг.

Погруженная растительность также практически отсутствовала на ст. 12 и 12а-б в юго-восточном районе озера, где в 2017 г. в зарослях рогоза встречались редкие вкрапления куртин тростника и камыша и пятна кубышки. На ст. 14, расположенной в юго-восточном заливе ближе к восточному берегу, в 2017 г. располагались односоставные заросли рогоза с редкими пятнами кубышки желтой. В 2002–2004 гг. здесь находились плотные заросли погруженных и плавающих макрофитов, затрудняющих продвижение на лодке. Станции 15 и 16 напротив восточного берега по-

прежнему были лишены зарослей макрофитов. В целом, в 2017 г. картирование зарастания оз. Неро показало, что распространение погруженных растений в центральной части озера значительно снизилось, и они практически не встречались глубже 1 м. В тоже время, мелководье в южных заливах озера отличалось повсеместным распространением погруженных растений, представленных мозаичным комплексом из рдеста пронзеннолистного, роголистника и урути мутовчатой (*Myriophyllum verticillatum*).

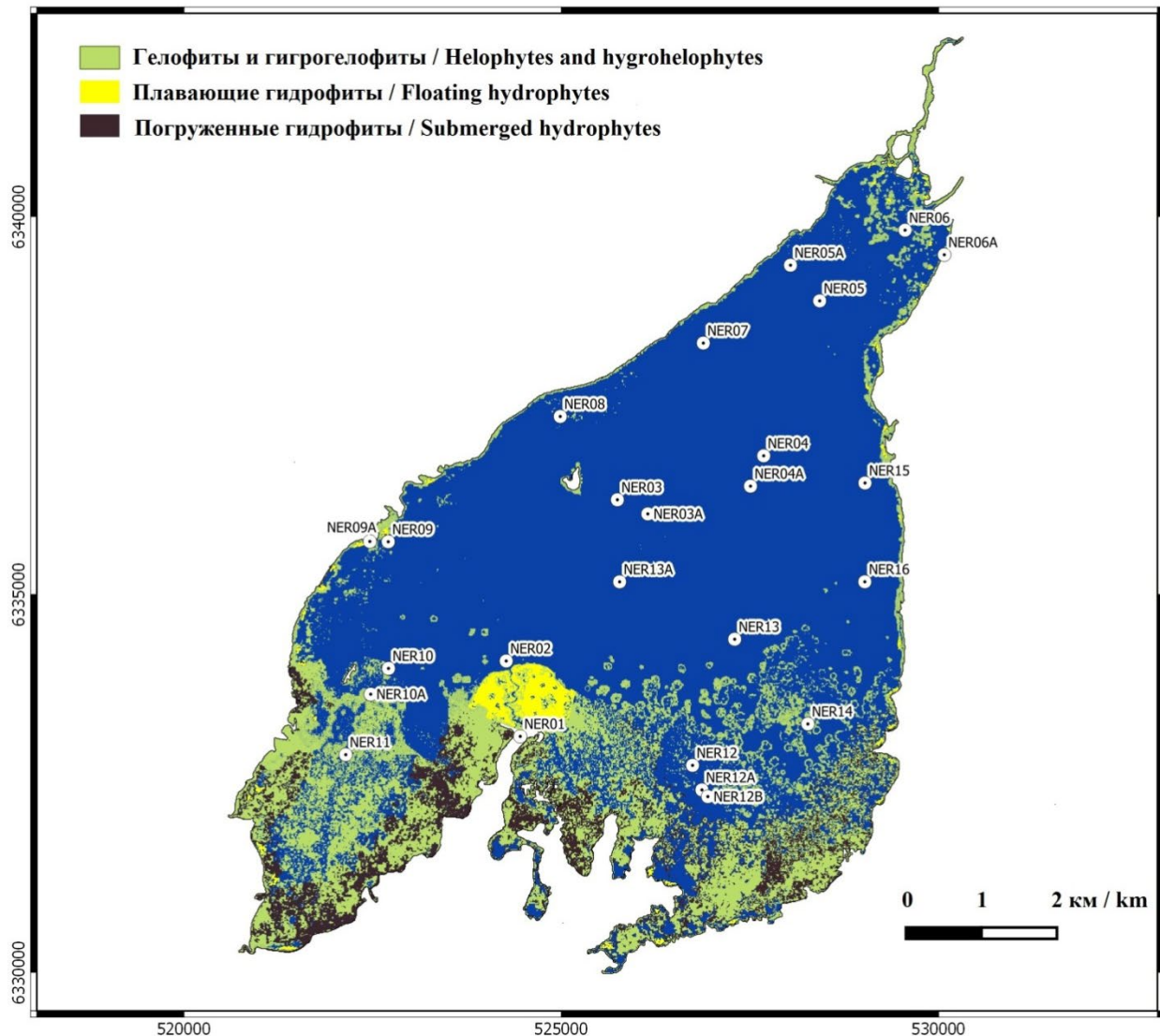


Рис. 2. Карта-схема распространения зарослей макрофитов в оз. Неро в 2017 г. NER 1–16 – станции отбора гидробиологических проб.

Fig. 2. Map of the spatial distribution of aquatic vegetation in the Lake Nero in 2017. NER 1–16 – sampling sites.

Сравнение результатов 2017 г. с данными картирования зарастания озера в 2002–2004 гг. показало, что в настоящее время общая площадь зарослей макрофитов в озере увеличилась с 14.8 км² до 15.8 км². Соответственно, степень зарастания озера увеличилась

с 27 до 29% (табл. 1). Увеличение зарастания озера произошло за счет гелофитов, площадь зарослей которых возросла с 8.5 км² до 11.3 км². В тоже время, площадь зарослей плавающей и погруженной растительности в 2017 г. снизилась. Наиболее существенное

снижение площади произошло в зарослях погруженной растительности: с 5.4 км² в 2002–2004 гг. до 3.6 км² в 2017 г. Площадь зарослей плавающих гидрофитов изменилась сравнительно меньше – с 0.96 км² в 2002–2004 гг. до 0.83 км² в 2017 г. По степени зарастания (29% от площади водоема) оз. Неро по-прежнему принадлежит в категории значительно заросших водоемов [Папченков, 2001 (Papchenkov, 2001)].

При сравнении площадей покрытия доминирующими растительными ассоциациями в 2017 г. и в 2002–2004 гг. можно отметить следующие изменения. В 2017 г. сильно снизилось зарастание центральной части озера – практически исчезли широко распространенные здесь в 2002–2004 гг. заросли рдеста прон-

зеннолистного. В результате этого площадь зарослей рдеста пронзеннолистного сократилась в 2.6 раза (табл. 2). В 2017 г. погруженная растительность, представленная рдестом пронзеннолистным, урутью мутовчатой, роголистником темно-зеленым и элодеей канадской (*Eloдея canadensis*), по-прежнему имела широкое распространение на мелководьях в южных заливах озера. Сохранила свое доминирующее значение в зарастании водоема кубышка желтая, образующая плотные заросли в устье р. Сары. Значительный прирост площади наблюдался у сообществ рогоза и тростника за счет разрастания зарослей в открытую часть водоема. Остальные виды макрофитов играли незначительную роль в зарастании озера (табл. 2).

Таблица 1. Участие экологических групп макрофитов в строении растительного покрова оз. Неро в 2002–2004* и 2017 гг.

Table 1. Contributions of ecological groups of macrophytes to the area of the Lake Nero in 2002–2004* and 2017

Экологическая группа Ecological group	Площадь / Area			
	2002–2004*		2017	
	км ² /km ²	%	км ² /km ²	%
Гигрогеллофиты / Hygrohelophytes	0.07	0.1	0.08	0.1
Гелофиты / Helophytes	8.39	15.4	11.23	20.6
Плавающие гидрофиты / Floating hydrophytes	0.96	1.8	0.83	1.5
Погруженные гидрофиты / Submerged hydrophytes	5.38	9.9	3.63	6.7
Всего / Total	14.80	27.2	15.77	29.0

Примечание: “*” – данные Папченкова и др. [2008 (Papchenkov et al., 2008)].

Note: “*” – data of Papchenkov et al. [2008].

Подсчет биомассы и чистой первичной продукции макрофитов в 2017 г. показал, что запасы абсолютно-сухой надземной биомассы высших растений в озере равны 17.6 тыс. т при чистой первичной годовой продукции 22.6 тыс. т (табл. 2). Основными продуцентами в озере являются гелофиты, чистая надземная годовая продукция которых составляет 80.8% от продукции всего растительного сообщества. На долю погруженных и плавающих гидрофитов приходится соответственно 13.4% и 5.7%. Сравнение 2017 г. с 2002–2004 гг., когда вклад гелофитов, погруженных и плавающих гидрофитов в годовую продукцию составлял соответственно 56.3%, 35.3% и 8.4%, указывает на значительное падение роли погруженных гидрофитов при одновременном увеличении вклада гелофитов в 2017 г. При сопоставлении данных за 2002–2004 гг. и 2017 г. выявляется практически тот же состав доминирующих ассоциаций. Среди доминирующих ассоциаций в 2017 г. по продукции выделяются сообщества рогоза узколистного – 42.6%, тростника южного – 36.3%, кубышки желтой – 5.6%, урути мутовчатой – 4.2%, рдеста пронзенноли-

стного – 3.7%, роголистника темно-зеленого – 2.8% и элодеи канадской – 2.3%.

Таким образом, приведенные данные указывают на снижение распространения и продуктивности погруженных фитоценозов в центральной части оз. Неро в многоводном 2017 г. Резкое снижение уровня зарастания центральной части озера, связанное с исчезновением зарослей рдеста, также наблюдалось при высоком уровне воды в весенне-летний период 2012 г. [Бабаназарова, 2012 (Babanazarova, 2012)].

Многолетняя динамика зарастания. Имеющиеся в литературе данные о характере зарастания оз. Неро позволяют проследить многолетнюю динамику растительного покрова водоема. В 1902 г. озеро сильно зарастало; в зарастании доминировали заросли тростника и камыша [Флеров, 1903 (Flyorov, 1903)]. В 1913–1914 гг. при сохранении доминирующих позиций тростника и камыша, а также кубышки желтой и рдеста пронзеннолистного, началось распространение телореза [Дамская, 1921 (Damskaya, 1921)].

Таблица 2. Занимаемая площадь и продуктивность растительных формаций и экологических групп макрофитов оз. Неро в 2002–2004* и 2017 гг. Tons – запасы абсолютно-сухой надземной массы в тоннах; t/year – чистая первичная продукция в тоннах за год; k – коэффициент для расчета продукции экологических групп макрофитов

Table 2. The coverage area and biomass of macrophyte associations and ecological groups in the Lake Nero in 2002–2004* and 2017. Tons – the total aboveground biomass; t/year – plant production per year; k – coefficient for calculation of production of ecological groups

Формации и экологические группы / Associations and ecological groups	2002–2004*					2017				
	S, km ²	Биомасса / Biomass		Продукция / Production		S, km ²	Биомасса / Biomass		Продукция / Production	
		kg/m ²	Tons	k	t/year		kg/m ²	Tons	k	t/year
<i>Ceratophylleta demersi</i>	0.62	0.29	179.8	2.5	449.5	0.56	0.30	168.0	2.5	420.0
Группа I Group I	0.62	–	179.8	–	449.5	0.56	–	168.0	–	420.0
<i>Batrachietta trichophylli</i>	0.01	0.42	4.2	2.5	10.5	0	–	0	2.5	0
<i>Elodeeta canadensis</i>	0.48	0.49	235.2	2.5	588.0	0.50	0.42	210.0	2.5	525.0
<i>Myriophylleta verticillati</i>	1.60	0.43	688.0	2.5	1720.0	1.50	0.32	480.0	2.5	1200.0
<i>Potameta perfoliati</i>	2.62	0.58	1519.6	2.5	3799.0	1.02	0.33	336.6	2.5	841.5
<i>Stratioteta aloides</i>	0.06	0.40	24.0	2.5	60.0	0.05	0.56	28.0	2.5	70.0
Группа II Group II	4.76	–	2471.0	–	6177.5	3.07	–	1054.6	–	2636.5
<i>Nuphareta luteae</i>	0.80	0.75	600.0	2.5	1500.0	0.74	0.68	503.2	2.5	1258.0
<i>Nymphaeta candidae</i>	0.01	0.72	7.2	2.5	18.0	0.01	0.56	5.6	2.5	14.0
<i>Persicarieta amphibii</i>	0.05	0.22	11.0	2.5	27.5	0.02	0.20	4.0	2.5	10.0
<i>Potameta natantis</i>	0.02	0.25	5.0	2.5	12.5	0.01	0.26	2.6	2.5	6.5
Группа III Group III	0.88	–	623.2	–	1558.0	0.78	–	515.4	–	1288.5
Группа IV Group IV	0.08	0.14	11.2	2.5	28.0	0.05	0.10	5.0	2.5	12.5
<i>Alismateta plantago-aquaticae</i>	0	–	0	2.5	0	0.02	0.26	5.2	2.5	13.0
<i>Butometa umbellati</i>	0.02	0.53	10.6	2.5	24.4	0.04	0.72	28.8	2.5	72.0
<i>Equiseteta fluviatilis</i>	0.03	0.42	12.6	2.5	29.0	0.07	0.40	28.0	2.5	70.0
<i>Sagittarieta sagittifoliae</i>	0.003	0.20	0.6	2.5	1.4	0.02	0.34	6.8	2.5	17.0
<i>Sparganieta erecti</i>	0.01	0.69	6.9	2.5	15.9	0.04	0.52	20.8	2.5	52.0
<i>Glycerieta maximae</i>	0.01	1.16	11.6	2.5	23.2	0.03	0.96	28.8	2.5	72.0
<i>Phragmiteta australis</i>	3.21	1.32	4237.2	1.2	5084.6	4.39	1.56	6848.4	1.2	8218.1
<i>Scirpeta lacustris</i>	0.03	0.70	21.0	1.2	25.2	0.07	0.80	56.0	1.2	67.2
<i>Typheta angustifoliae</i>	5.07	0.95	4816.5	1.1	5298.2	6.55	1.34	8777.0	1.1	9654.7
<i>Zizanieta latifoliae</i>	0.01	1.20	12.0	1.2	14.4	0	–	0	1.2	0
Гелофиты Helophytes	8.39	–	9129.0	–	10516	11.23	–	15800	–	18236
<i>Bolboschoeneta maritimi</i>	0.02	0.50	10.0	2.0	20.0	0	–	0	–	0
<i>Bolboschoeneta koshevnikovii</i>	0.01	0.48	4.8	2.0	9.6	0	–	0	–	0
<i>Eleocharieta palustri</i>	0.01	0.13	1.3	2.0	2.6	0.02	0.20	4.0	2.0	8.0
<i>Cariceta acutae</i>	0.03	0.46	13.8	2.0	27.6	0.06	0.42	25.2	2.0	50.4
Гигрогелофиты Hygrohelophytes	0.07	–	29.9	–	59.8	0.08	–	29.2	–	58.4
Всего / Total	14.80	–	12444	–	18789	15.77	–	17572	–	22652

Примечание. “*” – данные Папченкова и др. [2008 (Papchenkov et al., 2008)]. Экологические группы: I – гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; II – погруженные укореняющиеся гидрофиты; III – укореняющиеся гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями; IV – гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Note. “*” – data of Papchenkov et al. [2008]. Ecological groups: I – unrooted submerged hydrophytes; II – rooted submerged hydrophytes; III – rooted floating-leaved hydrophytes; IV – free floating hydrophytes.

В 1925–1927 гг. телорез занял большие площади в южных заливах озера. На открытых пространствах широкое распространение имели заросли рдестов пронзеннолистного и курчавого (*P. crispus* L.) [Грезе, 1929 (Greze, 1929)]. В 1954 г. отмечалось значительное снижение площадей, занятых зарослями рдестов, и их изреживание [Чижиков, 1956 (Chizhikov, 1956)]. В 1962 г. доминировали те же фитоценозы, что и в 1954 г., но массовое распространение получил рдест пронзеннолистный [Монаков, Экзерцев, 1970 (Monakov, Ekhzertsev, 1970)]. Первое наиболее подробное описание зарастания озера с подсчетом площади доминирующих фитоценозов было проведено в 1987–1989 гг. [Довбня, 1995 (Dovbnya, 1995)]. В 1989 г. на озере преобладала воздушно-водная растительность, среди которой доминировали рогоз узколистный и тростник южный [Довбня, 1991 (Dovbnya, 1991)]. Растения с плавающими листьями были преимущественно представлены кубышкой желтой, а погруженные растения – рдестом пронзеннолистным. При этом отмечалось, что по сравнению с 1962 г. площадь рдестовых зарослей сократилась [Довбня, 1991 (Dovbnya, 1991)], что, очевидно, было результатом подъема уровня воды в результате ввода в действие гидротехнических сооружений на р. Векса в 1980-е годы.

Сравнивая данные за 1989 г. [Довбня, 1995 (Dovbnya, 1995)], 2002–2004 гг. [Папченков и др., 2008 (Papchenkov et al., 2008)] и 2017 г. (табл. 3), можно отметить, что при сохранении тенденции увеличения общей пло-

щади зарослей скорость зарастания озера в последнее время замедлилась. Основной прирост площади покрытия гелофитами в 2002–2004 гг. произошел за счет увеличения зарослей тростника в южной и восточной части озера [Папченков и др., 2008 (Papchenkov et al., 2008)]. Причем распространение тростника происходило более агрессивно на временном отрезке с 1989 по 2002–2004 гг., чем в последующий период с 2002–2004 гг. по 2017 г. (табл. 3). Напротив, кубышка желтая на этом временном интервале характеризовалась тенденцией к снижению площади зарослей, которая к 2017 г. по сравнению с 1989 г. сократилась почти вдвое. У погруженных растений сходный характер многолетней динамики имел рдест пронзеннолистный – площадь его зарослей в 2017 г. по сравнению с 1989 г. снизилась почти в три раза. В тоже время, площадь покрытия роголистником темно-зеленым и урутью мутовчатой значительно увеличились в период с 1989 по 2002–2004 гг., что вместе с увеличением площади тростниковых зарослей рассматривалось, как результат активизации болотообразовательного процесса в южных заливах озера [Папченков и др., 2008 (Papchenkov et al., 2008)]. В последующий период с 2002–2004 гг. по 2017 г. площадь зарослей роголистника и урути практически не изменилась. Все это вместе с замедлением распространения зарослей тростника указывает на то, что в более многоводный период интенсивность процессов зарастания и заболачивания оз. Неро снижается.

Таблица 3. Изменение площадей покрытия (км²) основных растительных формаций и общей фитомассы (10³ т) в 1989*, 2002–2004** и 2017 гг.

Table 3. Changes in areas (km²) covered by dominant plant associations and total plant biomass (10³ t) in 1989*, 2002–2004** and 2017

Формации / Associations	1989*	2002–2004**	2017
<i>Typheta angustifoliae</i>	5.53	5.07	6.55
<i>Phragmiteta australis</i>	1.33	3.21	4.39
<i>Nuphareta luteae</i>	1.39	0.80	0.74
<i>Potameta perfoliati</i>	2.75	2.62	1.02
<i>Myriophylleta verticillati</i>	0.01	1.60	1.50
<i>Ceratophylleta demersi</i>	0.02	0.62	0.56
Всего (км ²) / Total (km ²)	11.2	14.8	15.8
Общая фитомасса (10 ³ т) / Total biomass (10 ³ t)	8.7	12.4	17.6

Примечание. “*” – данные Довбня [1995 (Dovbnya, 1995)]; “**” – данные Папченкова и др. [2008 (Papchenkov et al., 2008)].

Note. “*” – data of Dovbnya [1995]; “**” – data of Papchenkov et al. [2008].

Взаимодействие сообществ макрофитов и фитопланктона. С позиции теории альтернативных стабильных состояний в мелководных эвтрофных водоемах [Scheffer et al.,

1993], выявленная в оз. Неро тенденция к сокращению зарослей погруженных макрофитов указывает на то, что эвтрофирование водоема идет по фитопланктонному пути. При этом

сценарии эвтрофирования увеличение биогенной нагрузки в мелководных озерах приводит к увеличению биомассы фитопланктона и снижению прозрачности воды, что угнетающе действует на развитие водной растительности. Наши результаты согласуются с другими работами, в которых было показано, что погруженные растения наиболее уязвимы к негативному воздействию эвтрофирования [Sand-Jensen et al., 2000; Egertson et al., 2004]. Например, в процессе антропогенного эвтрофирования водохранилища Сестрорецкий Разлив (Карельский перешеек) переход водоема из мезо-эвтрофного статуса в 1980-х гг. в гипертрофный в 2000-х и 2010-х гг. сопровождался снижением общей площади зарастания вдвое, причем площадь погруженной растительности снизилась в четыре раза [Rusanov et al., 2020]. Однако маловероятно, что в оз. Неро, сохраняющем гипертрофный статус на протяжении рассматриваемого периода с конца 1980-х гг. [Бикбулатов и др., 2003 (Bikbulatov et al., 2003)], падение площади погруженных макрофитов было вызвано увеличением антропогенного пресса (т.е. увеличением концентрации биогенных веществ). Известно, что гидрологический режим может играть роль “переключателя” между альтернативными экологическими состояниями, влияя на погруженную растительность через изменение условий подводной освещенности [Blindow et al., 1993]. Наряду с другими факторами – поступлением фосфора из донных отложений и повышением температуры, способствующим развитию фитопланктона и снижению прозрачности воды, подъем уровня негативно воздействует на макрофиты посредством снижения доступности света [Scheffer, van Nes, 2007]. Таким образом, подь-

ем уровня воды – это один из механизмов поддержания экосистемы мелководного эвтрофного водоема в состоянии доминирования фитопланктона. Первое зарегистрированное сокращение зарослей рдеста произошло в оз. Неро после повышения уровня, вызванного вводом в действие плотины в 1981–1986 гг. [Довбня, 1991 (Dovbnya, 1991)]. Следующее значительное сокращение рдестовых зарослей произошло в период 2004–2017 гг. и, по-видимому, связано с многолетней фазой гидрологического цикла, последовавшей после 2002–2004 гг. [Бабаназарова, 2012 (Babanazarova, 2012)].

Погруженные макрофиты играют важную роль в экосистеме мелководных водоемов, конкурируя с фитопланктоном за минеральные питательные вещества, выделяя аллелопатические вещества и предоставляя укрытия для зоопланктона [Scheffer et al., 1993]. Значительная степень зарастания (около трети акватории) и широкое распространение погруженных растений на мелководьях говорит о потенциальной возможности восстановления оз. Неро в статусе менее эвтрофного водоема и переключения экосистемы озера в состояние доминирования макрофитов с более высокой прозрачностью воды. Низкие показатели биомассы фитопланктона в зарослях макрофитов на мелководьях по сравнению с лишенной зарослей центральной частью позволяют рассматривать в оз. Неро как водоем, в котором существуют оба типа продуцирования органического вещества: макрофитный и фитопланктонный [Состояние..., 2008 (Sostoyanie..., 2008)]. Их баланс в озере может меняться в зависимости от уровня режима и изменчивости климатических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая имеющиеся литературные данные о степени зарастания и изменчивости структуры растительного покрова оз. Неро за более чем 100-летний период, можно сделать вывод, что центральная часть озера является наиболее динамичной в отношении уровня зарастания погруженными растениями. Сравнение с материалами картирования в 2002–2004 гг. показало, что общая площадь зарослей в 2017 г. увеличилась на 1 км² и составляла 29% от площади озера. В настоящее время при сохраняющейся тенденции зарастания и заболачивания

водоема в мелководной южной части, в центральной части озера наблюдается снижение распространения зарослей *Potamogeton perfoliatus*. Подъем уровня воды, благодаря вводу в действие плотины на реке Векса в 1980-е годы и влиянию климатических факторов, снижал распространение погруженной растительности, являясь одним из механизмов поддержания экосистемы эвтрофного мелководного оз. Неро в состоянии низкой прозрачности воды и доминирования фитопланктона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны А.И. Цветкову (ИБВВ РАН) и М.О. Дудакову (ИНОЗ РАН) за помощь в проведении полевых исследований. Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0133-2019-0001 при частичном финансовом обеспечении за счет средств федерального бюджета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаназарова О.В. Изучение гидрохимических и гидробиологических особенностей оз. Неро: Отчет о НИР. Ярославль, 2012. 82 с.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А. Гидрология и гидрохимия оз. Неро. Рыбинск: Изд-во ОАО "Рыбинский дом печати". 2003. 192 с.
- Дамская С.А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны // Тр. Ярославского естественно-исторического и краеведческого об-ва. 1921. Т. 3. Вып. 1. С. 90–103.
- Довбня И.В. Высшая водная растительность оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Ч. 1. Рыбинск. 1991. С. 62–73.
- Довбня И.В. Продукция гидрофильной растительности озера Неро // Информ. бюл. ИБВВ РАН. 1995. № 98. С. 13–16.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука. 1981. 187 с.
- Ляшенко О.А., Бабаназарова О.В. Фитопланктон // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 71–89.
- Монаков А.В., Экзерцев В.А. Сообщества прибрежных и водных растений оз. Неро и их фауна // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Яросл. гос. пед. ин-т, Яросл. геогр. о-во, 1970. С. 304–318.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В.Г., Борисова М.А., Сатина С.Ю., Ремизов И.Е., Папенцова Н.П. Макрофиты // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / Отв. ред. Лазарева В.И. М.: Наука, 2008. С. 97–116.
- Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / Отв. ред. Лазарева В.И. М.: Наука, 2008. 407 с.
- Флеров А.Ф. Ботанико-географические очерки. III. Ростовский край // Землеведение. 1903. Т. 10. Кн. 2–3. С. 193–218.
- Чижигов Н.В. Геоморфология и почвы бассейна озера Неро и реки Устье-Которосль // Тр. лаб. сапропелевых отложений. М.: 1956, Вып. 6. С. 130–144.
- Blindow I., Andersson G., Hargeby A., Johansson S. Long-term pattern of alternative stable states in 2 shallow eutrophic lakes // *Freshw. Biol.* 1993. Vol. 30. P. 159–167. DOI:10.1111/j.1365-2427.1993.tb00796.x
- Egerton C.J., Kopaska J.A., Downing J.A. A century of change in macrophyte abundance and composition in response to agricultural eutrophication // *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 524. P. 145–156. DOI:10.1023/B:HYDR.0000036129.40386.ce.
- Harris I., Jones P.D., Osborn T.J., Lister D.H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset // *Int. J. Climatol.* 2014. Vol. 34. P. 623–642. DOI: 10.1002/joc.3711
- Havens K.E., Sharfstein B., Brady M.A., East T.L., Harwell M.C., Maki R.P., Rodusky A.J. Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA // *Aquat. Bot.* 2004. Vol. 78. P. 67–82. DOI: 10.1016/j.aquabot.2003.09.005
- Jackson L. Macrophyte-dominated and turbid states of shallow lakes: Evidence from Alberta lakes // *Ecosystems*. 2003. Vol. 6, P. 213–223. DOI: 10.1007/s10021-002-0001-3
- Kolada A., Seppo H., Kanninen A., Sondergaard M., Dudley B., Noges P., Ott I., Ecke F., Mjelde M., Bertrin V., Davidson Th., Duel H. Deliverable D3.2-1: Overview and comparison of macrophyte survey methods used in European countries and a proposal of harmonized common sampling protocol to be used for WISER uncertainty exercise including a relevant common species list. Project co-funded by the European Commission within the Seventh Framework Programme (2007-2013). 2009. Available online at <http://www.wiser.eu/download/D3.2-1.pdf>.
- Rusanov A.G., Trifonova I.S., Ignatyeva N.V., Pavlova O.A. Long-term changes in phytoplankton and macrophyte communities in an eutrophic shallow reservoir and prospects for its restoration // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 2020. Vol. 49(2). P. 168–183. DOI: 10.1515/ohs-2020-0016
- Sand-Jensen K., Riis T., Vestergaard O., Larsen S.E. Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years // *J. Ecol.* 2000. Vol. 88. P. 1030–1040. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2000.00519.x.
- Scheffer M. Alternative attractors of shallow lakes // *Sci. World. J.* 2001. Vol. 1. P. 254–263. DOI: 10.1100/tsw.2001.62
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B., Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes // *Trends Ecol. Evol.* 1993. Vol. 8. P. 275–279. DOI: 10.1016/0169-5347(93)90254-M
- Scheffer M., van Nes E.H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 584. P. 455–466. DOI: 10.1007/s10750-007-0616-7

REFERENCES

- Babanazarova O.V. *Izuchenie gidrokhemicheskikh i gidrobiologicheskikh osobennostej oz. Nero: Otchet o NIR* [Study of hydrochemical and hydrobiological features of the Lake Nero: Research report]. Yaroslavl, 2012. 82 p. (In Russian).
- Bikbulatov Eh.S., Bikbulatova E.M., Litvinov A.S., Poddubnyj S.A. *Gidrologiya i gidrokhiymiya oz. Nero* [Hydrology and hydrochemistry of the Lake Nero]. Rybinsk: Izd-vo ОАО "Rybinskij dom pečhati", 2003. 192 p.
- Blindow I., Andersson G., Hargeby A., Johansson S. Long-term pattern of alternative stable states in 2 shallow eutrophic lakes. *Freshw. Biol.*, 1993, vol. 30, pp. 159–167. doi:10.1111/j.1365-2427.1993.tb00796.x

- Chizhikov N.V. Geomorfologiya i pochvy bassejna ozera Nero i reki Ust'e-Kotorosl' [Geomorphology and soils in catchment of the Lake Nero and River Ust'e-Kotorosl']. *Trudy lab. sapropelevykh otlozhenij*, Moscow, 1956, no. 6, pp. 130–144.
- Damskaya S.A. Ocherk zaroslej ozera Nero i ikh fauny [Essays about plant stands in the Lake Nero and their fauna]. *Trudy Yaroslavskogo estestvenno-istoricheskogo i kraevedcheskogo obshchestva*, 1921, vol. 3, no. 1, pp. 90–103. (In Russian).
- Dovbnaya I.V. Produktiya gidrofil'noj rastitel'nost' ozera Nero [Production of hygrophilous vegetation of the Lake Nero]. *Inform. byulleten' IBVV RAN*, 1995, no. 98, pp. 13–16. (In Russian).
- Dovbnaya I.V. Vysshaya vodnaya rastitel'nost' oz. Nero [Higher aquatic vegetation of the Lake Nero]. *Sovremennoe sostoyanie ekosistemy ozera Nero*. [The current state of the ecosystem of the Lake Nero] Rybinsk: Izd-vo IBVV RAN, 1991, pp. 62–73 (In Russian).
- Egerton C.J., Kopaska J.A., Downing J.A. A century of change in macrophyte abundance and composition in response to agricultural eutrophication. *Hydrobiologia*, 2004, vol. 524, pp. 145–156. doi: 10.1023/B:HYDR.0000036129.40386.ce.
- Flyorov A.F. Botaniko-geograficheskie ocherki. III. Rostovskij kraj [Botanico-geographic essays. III. Rostov region]. *Zemlevedenie*, 1903, vol. 10, no. 2–3, pp. 193–218.
- Harris I., Jones P.D., Osborn T.J., Lister D.H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.*, 2014, vol. 34, pp. 623–642. doi: 10.1002/joc.3711
- Havens K.E., Sharfstein B., Brady M.A., East T.L., Harwell M.C., Maki R.P., Rodusky A.J. Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquat. Bot.*, 2004, vol. 78, pp. 67–82. doi: 10.1016/j.aquabot.2003.09.005
- Jackson L. Macrophyte-dominated and turbid states of shallow lakes: Evidence from Alberta lakes. *Ecosystems*, 2003, vol. 6, pp. 213–223. doi: 10.1007/s10021-002-0001-3
- Katanskaya V.M. *Vysshaya vodnaya rastitel'nost' kontinental'nykh vodoemov SSSR*. Metody izucheniya. [Vascular aquatic vegetation of continental waters of the USSR. Study methods]. Leningrad: Nauka, 1981, 187 p. (In Russian).
- Kolada A., Seppo H., Kanninen A., Sondergaard M., Dudley B., Noges P., Ott I., Ecke F., Mjelde M., Bertrin V., Davidson Th., Duel H. Deliverable D3.2-1: Overview and comparison of macrophyte survey methods used in European countries and a proposal of harmonized common sampling protocol to be used for WISER uncertainty exercise including a relevant common species list. Project co-funded by the European Commission within the Seventh Framework Programme (2007-2013). 2009. Available online at <http://www.wiser.eu/download/D3.2-1.pdf>.
- Lyashenko O.A., Babanazarova O.V. Fitoplankton [Phytoplankton]. *Sostoyanie ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka*. [The state of the ecosystem of the Lake Nero in the beginning of XXI century]. Moscow: Nauka, 2008, pp. 71–89. (In Russian).
- Monakov A.V., Ehkzertsev V.A. Soobshchestva pribrezhnykh i vodnykh rastenij oz. Nero i ikh fauna [Communities of inshore and aquatic plants in the Lake Nero and their fauna]. *Ozera Yaroslavskoj oblasti i perspektivy ikh khozyajstvennogo ispol'zovaniya* [Lakes of Yaroslavl oblast and prospects of their economic use]. Yaroslavl: Yarosl. gos. ped. in-t, Yarosl. geogr. o-vo, 1970, pp. 304–318. (In Russian).
- Papchenkov V.G. *Rastitel'nyj pokrov vodoemov i vodotokov Srednego Povolzh'ya*. [Vegetation coverage of water bodies and watercourses of the Middle Volga region] Yaroslavl: CMP MUBiNT, 2001, 213 p. (In Russian).
- Papchenkov V.G., Borisova M.A., Satina S.Yu., Remizov I.E., Papanova N.P. Makrofity [Macrophytes]. *Sostoyanie ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka*. [The state of the ecosystem of the Lake Nero in the beginning of XXI century]. Moscow: Nauka, 2008, pp. 97–116. (In Russian).
- Rusanov A.G., Trifonova I.S., Ignatyeva N.V., Pavlova O.A. Long-term changes in phytoplankton and macrophyte communities in an eutrophic shallow reservoir and prospects for its restoration. *Oceanol. Hydrobiol. Stud.*, 2020, vol. 49, no. 2, pp. 168–183. doi: 10.1515/ohs-2020-0016
- Sand-Jensen K., Riis T., Vestergaard O., Larsen S.E. Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *J. Ecol.*, 2000, vol. 88, pp. 1030–1040. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00519.x.
- Scheffer M. Alternative attractors of shallow lakes. *Sci. World. J.*, 2001, vol. 1, pp. 254–263. doi: 10.1100/tsw.2001.62
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B., Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.*, 1993, vol. 8, pp. 275–279. doi: 10.1016/0169-5347(93)90254-M
- Scheffer M., van Nes E.H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 584, pp. 455–466. doi: 10.1007/s10750-007-0616-7
- Sostoyanie ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka*. [The state of the ecosystem of the Lake Nero in the beginning of XXI century]. Moscow: Nauka, 2008. 407 p. (In Russian).

AQUATIC VEGETATION OF SHALLOW HYPERTROPHIC LAKE IN DIFFERENT HYDROLOGICAL CONDITIONS

A. G. Rusanov, A. V. Terekhov

*Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences,
196105 Russia, St. Petersburg, Sevastyanova st., 9, e-mail: a_rusanov@yahoo.com*

Comparison of the distribution of aquatic vegetation in shallow hypertrophic Lake Nero (Yaroslavl oblast, Russia) in different hydrological conditions – during low water phase in 2002–2004 and water level rise in 2017 is presented. The total area covered by aquatic vegetation increased from 14.8 km² in 2000–2004 to 15.8 km² in

2017. Correspondingly, the lake area covered by macrophytes showed its increase from 27% to 29%. The observed increase in the total plant coverage was mainly driven by helophytes which increased in the coverage area from 8.4 km² to 11.2 km². The coverage area of submerged vegetation during this period decreased from 5.4 km² to 3.6 km². *Potamogeton perfoliatus* showed the highest reduction in the coverage area by factor of 2.6 in the central part of the lake. In contrast, the coverage area of *Ceratophyllum demersum* and *Myriophyllum verticillatum* did not change mostly in the shallow, southern part of the lake. The analysis of literature and our data revealed that increase in water level due to building a dam on the River Veksa in the 1980s and impact of climatic factors had a negative influence on submerged vegetation. Thus, the high water level is one of the mechanisms stabilising the ecosystem of the Lake Nero in the turbid, phytoplankton-dominated state.

Keywords: submerged hydrophytes, coverage area, alternative stable states, climatic factors