

УДК 577.475

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ МЕЛКОВОДИЙ ВОЛЖСКОГО И ВОЛЖСКО- КАМСКОГО ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

М.Г. Борисович, В.А. Яковлев

Аннотация

Исследована трофическая структура зоопланктона мелководий открытого типа и зарослей воздушно-водной растительности, расположенных в различных участках Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища. Участки отличаются по степени ветрового и волнового воздействия и антропогенного загрязнения. Установлено, что трофические группы зоопланктона в разных типах биотопов существенно различаются. Так, в зарослях макрофитов преобладают кладоцеры – вторичные фильтраторы и копеподы-собиратели, а на открытых мелководьях – коловратки-вертикаторы, коловратки – хвататели-всасыватели и копеподы-хвататели. В зарослях воздушно-водной растительности (рогоз узколистый) трофическая структура зоопланктона слабо зависит от степени загрязнения воды, если последняя не превышает α -мезосапробной степени («загрязненные воды»). Трофическая структура зоопланктона открытых мелководий, не заросших макрофитами, сильно зависит от степени загрязнения и ветро-волновой активности.

Ключевые слова: зоопланктон, трофическая структура, мелководья, Куйбышевское водохранилище.

Введение

Мелководная зона водохранилища – участок акватории, верхней границей которого является положение уровня при нормальном подпорном уровне (НПУ), а нижней – 2-метровая глубина при любом положении уровня [1]. Общая площадь мелководий с глубинами до 2 м на Куйбышевском водохранилище составляет 15% от общей площади водоема при НПУ, площадь мелководий глубиной до 1 м – 53.2 тыс. га, с глубиной от 1 до 2 м – 50.3 тыс. га [2]. Площадь зарастающих мелководий равна 8.5 тыс. га [3]. Наиболее обширные участки заросших мелководий расположены в Волжском и Волжско-Камском плесах водохранилища.

Зону мелководий считают одним из важнейших биотопов водохранилища, где осуществляется взаимодействие трех основных компонентов географической оболочки (атмосферы, гидросферы и литосферы) [4]. Специфика мелководий определяется гидрологическим режимом водоема, изрезанностью его береговой линии, степенью и характером зарастания, защищенностью от волнового воздействия, а также значительным влиянием прилегающих площадей. Прибрежно-водный экотон непосредственно подвержен антропогенным воздействиям со стороны водосборной площади, где расположены источники загрязнения. Именно здесь возникают очаги экологической напряженности, вплоть до зон экологических рисков [5].

Биоценозы мелководий функционируют в условиях повышенной флуктуации режимов среды обитания и характеризуется специфической структурно-функциональной организацией, главная особенность которой – наличие механизмов адаптации компонентов биоценоза и сохранение его устойчивости в динамичных условиях среды [6]. Таким образом, в сообществе зоопланктона мелководий водохранилищ создаются сложные трофические и пространственные связи, структура которых определяется не только пищевыми предпочтениями видов, образующих сообщество, но и внешними абиотическими и антропогенными факторами.

В настоящей работе выполнен сравнительный анализ трофической структуры зоопланктона двух типов мелководий: заросли воздушно-водной растительности (рогоз узколистый *Typha angustifolia* L. и тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) и открытое побережье (илистые или песчаные отмели, подверженные действию прибойной волны и лишенные зарослей макрофитов).

1. Материал и методы исследования

Зоопланктон заросших мелководий изучали на примере участков 1 и 2, а зоопланктон открытых мелководий – на примере участков 3 и 4 Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища.

Участок 1 представляет собой мелководный глубоко вдающийся в сушу залив, расположенный в н.п. Победилово (южная часть г. Казани). Залив испытывает на себе влияние сточных вод очистных сооружений.

Участок 2 расположен около н.п. Татарские Саралы (Лаишевский р-н, 60 км южнее г. Казани) и относится к Саралинскому участку Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Антропогенное воздействие на этом участке минимальное.

Участок 3 расположен в устье р. Казанки, в зоне подпора Куйбышевского водохранилища (г. Казань).

Участок 4 находится в Мешинском расширении Волжско-Камского плеса и представляет собой мелководья, прилегающие к островам Большой и Малый Мансур (65 км южнее г. Казани).

Участки 1 и 3 отличаются замедленным течением и защищенностью от ветра, они испытывают сильное влияние урбанизированной территории. Водные массы там относятся к α -мезосапробной степени загрязнения («загрязненные») [7, 8]. Напротив, участки 2 и 4 характеризуются слабо изрезанной береговой линией, интенсивной динамикой водных масс и незначительным антропогенным влиянием [9].

Пробы зоопланктона в зарослях макрофитов участков 1 и 2 отбирали с 3 станций, расположенных вдоль условных профилей от берега до наружной границы зарослей. Исследования начинали после достижения максимального уровня воды в водохранилище, то есть наибольшего подтопления мелководий (середина июня), а заканчивали после осушения зоны зарослей (начало октября). Работы проводили с периодичностью 1 раз в 2 недели в течение вегетационных сезонов 2002–2003 гг. Сбор материала в зарослях рогоза и тростника осуществляли с помощью биоценометра, представляющего собой металлическую трубу

высотой 0.75 м и диаметром 0.3 м. После установки трубы плотно в грунт из нее вычерпывали воду и процеживали через малую сеть Апштейна (газ № 77). Объем профильтрованной воды зависел от глубины станции и колебался от 10 до 50 л.

На участках 3 и 4 было заложено по две станции, относящихся к типу открытого прибрежья, на глубине около 1.5 м. Исследования проводили в течение вегетационных сезонов 1988–1990 гг. и в весенний период 1993 г. (участок 4) и в течение вегетационных сезонов 2001–2002 гг. и весной 1997 г. (участок 3). Пробы зоопланктона отбирали с интервалом в 1–3 суток весной, 3–5 сут – летом и 5–10 сут – осенью. Зоопланктон собирали с помощью малой сети Джели (газ № 77), облавливая слой от дна до поверхности с разных бортов лодки. Таким образом, на каждой станции отбирали 3 пробы, которые сливали в единую емкость, фиксировали 4%-ным раствором формалина и обрабатывали как одну интегральную пробу. Общий объем профильтрованной жидкости колебался от 76 до 136 л. Для анализа качественного состава зоопланктон отлавливали, протягивая сеть Джели за лодкой 15–20 м (на открытых мелководьях) или процеживая 50 л воды (в зарослях растительности). Пробы просматривали живыми в лабораторных условиях. Частота отбора качественных проб составляла 1 раз в 5–14 сут.

Всего собрано и обработано 376 количественных и 108 качественных проб. Их обработка и расчеты проведены в соответствии с общепринятыми гидробиологическими методиками [10]. Экологические подгруппы зоопланктона прибрежных мелководий Куйбышевского водохранилища, выделенные по способу захвата пищи и передвижения в пространстве [11], объединены по способу добычи пищи в трофические группы (табл. 1). Статистический анализ данных проводили после проверки к принадлежности к нормальному распределению. Достоверность полученных результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента.

2. Результаты и их обсуждение

2.1. Трофическая структура зоопланктона зарослей макрофитов. Пелагиаль и литораль водоемов сильно различаются в отношении характера и распределения пищевых ресурсов для зоопланктона. На пелагиали видовой состав водорослей сильно ограничен, тогда как на литорали разнообразие водорослей очень велико как в воде, так и в обрастаниях [12]. Фитопланктон в зарослях макрофитов Куйбышевского водохранилища формируют эвгленовые, динофитовые, диатомовые и десмидиевые водоросли. Состав и общие количественные показатели фитопланктона в зарослях рогоза и тростника отличаются незначительно. Для фитопланктона зарослей, подверженных загрязнению, характерно возрастание количественных показателей гетеротрофных организмов по сравнению с участками с более высоким качеством воды. Мелководья, где наблюдается интенсивное перемешивание водных масс, более благоприятны для диатомовых водорослей [13].

Представляют особый интерес трофические группы прибрежного зоопланктона, тесно связанные с литоралью водоемов: кладоцеры – вторичные фильтраторы, кладоцеры-собиратели, утратившие фильтрационный способ питания, и копеподы-собиратели. Это типично литоральные формы, способы передвижения которых – ползание и плавание, а преобладающие пищевые объекты – обрастания и детрит. Именно эти группы вводят в трофические циклы детрит на различных стадиях разложения [12, 14, 15].

Табл. 1

Трофическая и экологическая классификации зоопланктона прибрежных мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища

Трофическая группа	Экологическая подгруппа		Таксон*
	Способ захвата пищи	Способ передвижения	
Rotifera			
1. Вертикаторы	Вертикация	Плавание	<i>Filinia, Kellicottia, Keratella, Notolca, Polyarthra</i>
		Плавание и ползание	<i>Trichotria, Mytilina, Lophocharis, Lepadella, Euchlanis, Brachionus, Platyias, Testudinella</i>
		Ползание и плавание	<i>Lecane</i>
		Прикрепление к субстрату и плавание	<i>Rotaria</i>
2. Хвататели-всасыватели	Захват и всасывание	Плавание	<i>Asplanchna</i>
	Всасывание	Ползание и плавание	<i>Cephalodella, Trichocerca, Dicranophorus</i>
Cladocera			
3. Фильтраторы первичные	Первичная фильтрация	Плавание	<i>Bosmina, Daphnia, Diaphanosoma, Ceriodaphnia, Moina</i>
		Плавание и прикрепление субстрату	<i>Scapholeberis, Sida, Simocephalus</i>
4. Фильтраторы вторичные	Вторичная фильтрация	Ползание и плавание	Chydoridae, Macrothricidae, кроме видов, перечисленных в п. 5
5. Собиратели	Собирание		<i>Monospilus, Leydigia leydigii, Macrothrix laticornis, Ilyocryptus</i>
6. Хвататели	Активный захват	Плавание	<i>Polyphemus, Leptodora, Bythotrephes</i>
Copepoda			
7. Фильтраторы	Фильтрация	Плавание	<i>Eudiaptomus</i> , науплиальные и младшие (1–3) копепоидные стадии Cyclopoida
	Фильтрация и захват		<i>Eurytemora, Hetercope</i>

8. Хвататели	Активный захват	Плавание	<i>Acanthocyclops</i> , <i>Cyclops</i> , <i>Megacyclops</i> , <i>Diacyclops</i> , старшие (4–6) копеподитные стадии этих родов
		Ползание и плавание	<i>Macrocyclus</i> , <i>Mesocyclops</i> , <i>Thermocyclops</i> , старшие (4–6) копе- подитные стадии этих родов
9. Собиратели	Собирание	Ползание и плавание	<i>Naupacticoidea</i> , <i>Eucyclops</i> , <i>Paracyclops</i>

* Перечислены таксоны, обнаруженные в прибрежных мелководьях.

Табл. 2

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) зоопланктона в зарослях макрофитов

Трофическая группа	Рогоз	Тростник
Rotifera		
Вертикаторы	5.8 ± 1.3	10.2 ± 5.1
Хвататели-всасыватели	1.8 ± 0.8	4.1 ± 3.4
Cladocera		
Фильтраторы первичные	23.5 ± 3.0	18.4 ± 8.1
Фильтраторы вторичные*	16.4 ± 2.9	13.7 ± 3.4
Собиратели	0.3 ± 0.2	0
Хвататели	0.5 ± 0.4	0
Copepoda		
Фильтраторы	11.8 ± 2.5	16.6 ± 4.0
Собиратели	7.3 ± 2.1	13.6 ± 5.9
Хвататели	32.6 ± 4.0	23.4 ± 7.2

* Здесь и в табл. 7 – полужирным шрифтом выделены типичные литоральные формы ракообразных.

В зарослях литоральные формы ракообразных составляют приблизительно четверть от общей биомассы организмов зоопланктона. Для зарослей рогоза эта величина равна $24.0 \pm 3.5\%$, тростника – $27.0 \pm 6.8\%$. В зарослях рогоза преобладают вторичные фильтраторы, а в зарослях тростника их доля практически сопоставима с биомассой копепод-собирателей (табл. 2).

Кроме вышеперечисленных трофических групп, в зарослях макрофитов преобладают копеподы-хвататели, первичные фильтраторы и копеподы-фильтраторы. В зарослях рогоза копеподы-хвататели представлены в основном плавающими формами, а зарослях тростника – ползающе-плавающими. В тростнике среди первичных фильтраторов прикрепленно-плавающие виды значительно доминируют над плавающими. В зарослях рогоза обе подгруппы представлены равномерно. Основу биомассы копепод-фильтраторов составляют науплиальные и младшие копеподитные стадии циклопов.

Деление планктонных беспозвоночных по способу передвижения в пространстве позволяет выделить экологические подгруппы, которые могут использовать пищу из толщи воды и с поверхности субстрата. На примере разнотипных

Табл. 3

Экологические подгруппы ($M \pm m$, % биомассы) зоопланктона в зарослях рогоза узколистного

Способ передвижения	Участок		Уровень значимости (p)	t -критерий Стьюдента
	1	2		
Плавающие	42.2 ± 5.1	54.8 ± 6.3	0.13	-1.54
Плавающе-ползающие и ползающе-плавающие	42.1 ± 4.9	39.2 ± 6.0	0.69	0.39
Прикрепленно-плавающие	15.7 ± 3.0	6.2 ± 2.6	0.02*	2.38

* Здесь и в табл. 4–6, 8, 9 различия достоверны с вероятностью 95%.

водных объектов показано, что при антропогенном загрязнении и эвтрофировании увеличивается доля организмов, добывающих пищу на дне [16–18]. Влияет ли антропогенное эвтрофирование на развитие этой экологической подгруппы в зарослях рогоза узколистного? Считается, что заросли макрофитов – настолько мощный системообразующий фактор, что трофическая структура зоопланктона в них не зависит от скорости течения, расположения зарастающих участков [19].

Из табл. 3 видно, что между участками 1 и 2, различающимися по степени антропогенного эвтрофирования, не выявлено достоверных отличий ($p = 0.05$) в соотношении плавающе-ползающих и ползающе-плавающих организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата, а также в долях плавающих видов, собирающих пищу в водной толще. Лишь на участке 1, представляющем собой полузакрытый, то есть защищенный от ветра и волн, залив с более высоким трофическим статусом, чем участок 2, доля прикрепленно-плавающих существенно выше.

Не обнаружено также достоверных различий между биомассами основных трофических групп зоопланктона (табл. 4).

Различия ($p < 0.05$) выявляются на уровне некоторых экологических подгрупп, например плавающих вертикаторов, плавающих копепод-фильтраторов и прикрепленно-плавающих первичных фильтраторов. Этот факт можно объяснить степенью подверженности зарослей рогоза деструктивным воздействиям ветра и волн. Несмотря на то что заросли рогоза смягчают влияние ветрового волнения, состав зоопланктона в них находится в некоторой зависимости от этих факторов. Как уже отмечалось выше, заросли рогоза на участке 1 характеризуются большей защищенностью от действия ветра и волн по сравнению с участком 2. Соответственно, занос пелагических и эврибионтных форм зоопланктона из открытой части водохранилища в заросли макрофитов более вероятен на участке 2. Что же касается прикрепленно-плавающих первичных фильтраторов, то ветровое и волновое воздействие на участке 2, скорее всего, лимитирует развитие данной группы. На примере малых рек показано, что прикрепленно-плавающие первичные фильтраторы чувствительны к перемешиванию и течению водных масс. Минимальные количественные показатели этой группы наблюдаются на проточных участках, а максимальные – в слабопроточных прудах с зарослями макрофитов [18].

Табл. 4

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) зоопланктона в зарослях рога узколистного

Трофическая группа	Участок		Уровень значимости (p)	t -критерий Стьюдента
	1	2		
Rotifera				
Вертикаторы	2.7 ± 0.9	9.3 ± 2.5	0.01*	-2.58
Хвататели-всасыватели	2.5 ± 1.5	1.1 ± 0.5	0.36	0.92
Cladocera				
Фильтраторы первичные:				
плавающие	8.6 ± 2.7	16.8 ± 4.3	0.09	-1.68
прикрепленно-плавающие	15.7 ± 2.9	5.8 ± 2.5	0.01*	2.46
всего	24.3 ± 4.1	22.8 ± 4.6	0.82	0.22
Фильтраторы вторичные	19.8 ± 4.7	12.5 ± 3.1	0.21	1.25
Собиратели	0.02 ± 0.02	0.6 ± 0.6	0.31	-1.01
Хвататели	0.1 ± 0.1	0.9 ± 0.8	0.29	-1.04
Copepoda				
Фильтраторы	6.9 ± 2.0	17.2 ± 4.7	0.04*	-2.09
Собиратели	6.7 ± 2.0	7.9 ± 3.8	0.78	-0.27
Хвататели	36.9 ± 4.9	27.7 ± 6.4	0.25	1.15

Табл. 5

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) зоопланктона открытых мелководий

Трофическая группа	Участок		Уровень значимости (p)	t -критерий Стьюдента
	3	4		
Rotifera				
Вертикаторы	22.7 ± 3.5	15.8 ± 2.2	0.09	1.72
Хвататели-всасыватели	32.3 ± 4.8	14.3 ± 2.5	0.0003*	3.69
Cladocera				
Фильтраторы первичные	9.3 ± 2.2	14.9 ± 2.2	0.13	-1.52
Фильтраторы вторичные	6.1 ± 2.0	7.9 ± 1.6	0.51	-0.66
Собиратели	1.3 ± 0.8	< 0.1	–	–
Хвататели	3.5 ± 1.3	4.2 ± 1.1	0.71	-0.37
Copepoda				
Фильтраторы	6.2 ± 1.2	12.7 ± 1.4	0.005*	-2.85
Собиратели	3.2 ± 1.4	0.1 ± 0.04	0.0008*	3.44
Хвататели	15.4 ± 3.6	30.1 ± 3.1	0.005*	-2.84

2.2. Трофическая структура зоопланктона открытых мелководий. В трофической структуре зоопланктона открытого мелководья участка 3 преобладают коловратки – хвататели-всасыватели и вертикаторы, составляющие в сумме 53% общей биомассы зоопланктона. На мелководьях участка 4 в условиях равномерного распределения четырех трофических групп (коловраток-вертикаторов, коловраток – хватателей-всасывателей, первичных фильтраторов и копепод-фильтраторов) выделяется одна доминирующая группа – копеподы-хвататели (табл. 5).

Из табл. 6 видно, что достоверные различия ($p < 0.05$) между участками выявлены для плавающе-ползающих коловраток-вертикаторов, плавающих коловраток – хватателей-всасывателей (преобладают на участке 3), плавающих первичных

Табл. 6

Экологические подгруппы зоопланктона ($M \pm m$, % биомассы) открытых мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища

Способ захвата пищи	Способ передвижения	Участок 3	Участок 4	Уровень значимости (p)	t -критерий Стьюдента
Rotatoria					
Вертикация	Плывание	8.9 ± 2.9	10.1 ± 1.7	0.70	-0.38
	Плывание и ползание	12.8 ± 2.0	5.7 ± 1.1	0.001*	3.34
	Ползание и плавание	< 0.1	< 0.1	–	–
	Прикрепление к субстрату	1.1 ± 0.9	< 0.1	–	–
Захват и всасывание	Плывание	32.1 ± 4.8	13.9 ± 2.5	0.0002*	3.77
Всасывание	Ползание и плавание	< 0.1	0.5 ± 0.2	–	–
Cladocera					
Первичная фильтрация	Плывание	7.4 ± 2.1	14.8 ± 2.2	0.04*	-2.04
	Плывание и прикрепление к субстрату	2.0 ± 0.8	0.1 ± 0.1	0.002*	3.09
Вторичная фильтрация	Ползание и плавание	6.1 ± 2.0	7.9 ± 1.6	0.51	-0.65
Собирание		1.3 ± 0.8	< 0.1	–	–
Активный захват	Плывание	3.5 ± 1.3	4.2 ± 1.1	0.71	-0.36
Copepoda					
Фильтрация	Плывание	6.1 ± 1.3	9.3 ± 1.0	0.04*	-2.00
Фильтрация и захват		< 0.1	3.4 ± 1.2	0.04*	-1.99
Активный захват	Плывание	13.4 ± 3.4	25.7 ± 2.8	0.01*	-2.57
	Ползание и плавание	2.1 ± 0.8	4.4 ± 0.9	0.12	-1.55
Собирание	Ползание и плавание	3.2 ± 1.4	< 0.1	0.0008*	3.43

фильтраторов, плавающих копепод-хватателей и копепод-фильтраторов (преобладают на участке 4).

Последовательность развития основных таксономических групп зоопланктона водохранилища, а также накопление автохтонного органического вещества в течение вегетационного сезона отражаются в сезонной динамике трофических групп открытых прибрежных мелководий. Весной фитопланктон не обилен [20], в воде преобладает мелкодисперсный детрит. Соответственно, в зоопланктоне развиваются коловратки-вертикаторы (фито- и детритофаги), а за ними – коловратки – хвататели-всасыватели. Эти трофические группы связаны между собой отношениями «хищник – жертва» ($r = -0.86$ на участке 3). Доля обеих групп в общей биомассе весеннего зоопланктона особенно велика на участке 3,

Табл. 7

Сезонная динамика трофической структуры ($M \pm m$, % биомассы) зоопланктона открытых мелководий

Трофическая группа	Весна	Лето	Осень
Участок 3			
Rotifera			
Вертикаторы	47.2 ± 5.6	9.2 ± 2.0	16.6 ± 7.9
Хвататели-всасыватели	36.8 ± 5.8	25.6 ± 6.5	23.6 ± 11.1
Cladocera			
Фильтраторы первичные	3.0 ± 1.1	25.3 ± 5.1	1.3 ± 1.1
Фильтраторы вторичные*	0.2 ± 0.1	8.2 ± 3.8	13.8 ± 6.0
Собиратели	0.1 ± 0.03	0.7 ± 0.4	4.6 ± 3.5
Хвататели	3.1 ± 1.4	2.2 ± 0.9	0
Copepoda			
Фильтраторы	4.5 ± 1.1	6.8 ± 2.0	6.2 ± 2.3
Собиратели	0.4 ± 0.2	2.4 ± 1.5	10.4 ± 5.1
Хвататели	4.7 ± 1.9	19.4 ± 5.5	23.5 ± 11.2
Участок 4			
Rotifera			
Вертикаторы	29.2 ± 4.3	2.6 ± 1.2	20.2 ± 4.7
Хвататели-всасыватели	24.1 ± 3.1	3.9 ± 1.1	24.7 ± 5.8
Cladocera			
Фильтраторы первичные	12.4 ± 2.9	21.4 ± 3.8	6.1 ± 1.9
Фильтраторы вторичные	0.1 ± 0.04	10.8 ± 2.1	17.7 ± 6.9
Собиратели	–	–	–
Хвататели	0.3 ± 0.2	8.4 ± 2.1	0.8 ± 0.3
Copepoda			
Фильтраторы	12.6 ± 1.6	12.4 ± 2.0	18.0 ± 5.1
Собиратели	< 0.01	< 0.01	0.4 ± 0.3
Хвататели	21.4 ± 3.4	40.5 ± 4.8	12.1 ± 4.1

* То же, что и в табл. 2.

где качество воды соответствует α -мезосапробной степени загрязнения. С летним прогревом воды и развитием фитопланктона на мелководьях возрастает роль первичных фильтраторов (фитофагов) и копепод-хватателей (хищников) ($r = -0.57$ на участке 4), а также вторичных фильтраторов (фито- и детритофагов). Кроме этого, на участке 3 обнаружена слабая отрицательная корреляционная связь между копеподами-хватателями и коловратками – хватателями-всасывателями ($r = -0.46$). Это позволяет предположить, что веслоногими рачками хватателями могут потребляться крупные коловратки рода *Asplanchna*, которые относительно обильны ($25.8 \pm 6.5\%$ общей биомассы зоопланктона) на мелководьях этого участка в летний период. Осенью в процессе отмирания фитопланктона и летнего зоопланктона в воде накапливается автохтонное органическое вещество, поэтому значительно возрастает роль вторичных фильтраторов и собирателей-детритофагов и вновь усиливается значение вертикаторов-детритофагов и коловраток – хватателей-всасывателей (табл. 7).

Табл. 8

Доля хищников ($M \pm m$, % биомассы) зоопланктона на открытых мелководьях

Трофическая группа	Участок		Уровень значимости (p)	t -критерий Стьюдента
	3	4		
Вегетационный сезон	37.3 ± 3.9	28.4 ± 1.9	0.02*	2.31
Весна	49.8 ± 7.1	30.1 ± 2.6	0.002*	3.23
Лето	29.8 ± 4.1	29.9 ± 2.5	0.99	-0.02
Осень	25.2 ± 5.9	17.6 ± 2.6	0.19	1.34

На обоих участках выявлена тенденция увеличения доли литоральных ракообразных с ползающе-плавающим способом передвижения и питающихся с поверхности субстрата (вторичные фильтраторы, кладоцеры собиратели и копеподы собиратели) к концу вегетационного сезона. Суммарная доля литоральных видов увеличивается с $0.7 \pm 0.3\%$ до $28.8 \pm 9.3\%$ (участок 3) и с $0.2 \pm 0.04\%$ до $18.1 \pm 6.9\%$ (участок 4). В составе этой группы доля копепод собирателей на участке 3 осенью равна $10.4 \pm 5.1\%$, то есть в 26 раз больше, чем на умеренно-загрязненном участке 4. В целом за вегетационный сезон суммарная доля литоральных видов в открытых мелководьях колеблется от 8.0% (участок 4) до 10.6% (участок 3).

В среднем за вегетационный сезон соотношение нехищных и хищных видов зоопланктона на участке 3 составляет $1.7 : 1$, на участке 4 – $2.5 : 1$. Выявлено статистически достоверное различие в долях хищников между этими участками (табл. 8). Основной вклад в суммарную биомассу поздневесенней группировки зоопланктона вносят крупные коловратки, относящиеся к факультативным и облигатным хищникам (*Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Asplanchna sieboldi* Leydig, 1854). Их распределение на мелководьях разного типа неодинаково. В умеренно-загрязненном участке 4 *A. priodonta* доминирует лишь в поздневесенний и позднеосенний периоды, что хорошо согласуется с данными по Куйбышевскому водохранилищу в целом [21]. В загрязненном участке 3 этот вид входит в группу хищников в течение всего вегетационного сезона. Из литературы известно, что *A. priodonta* характеризуется значительной устойчивостью к воздействию тяжелых металлов в условиях повышенной трофности; его численность в таких зонах составляет 50–90% общей численности организмов зоопланктона [22]. В загрязненном участке в число доминантов в весенний период входит *A. sieboldi*. Это мелкий облигатный хищник, пищевые объекты которого *Brachionus* sp., *Keratella cochlearis* Gosse, 1851, *Keratella quadrata* Müller, 1786 [23, 24]. Обилие кормовой базы в конце мая – начале июня ведет к кратковременному, но мощному пику численности и биомассы этого вида. К тому же, как и *A. priodonta*, *A. sieboldi*, видимо, достаточно устойчив к воздействию загрязнения и может обитать в загрязненных водах.

Выявлены достоверные ($p < 0.05$) различия в долях организмов, добывающих пищу на дне, как по численности, так и по биомассе (табл. 9), что можно объяснить разным уровнем антропогенного загрязнения и эвтрофирования участков 3 и 4.

Табл. 9

Экологические подгруппы ($M \pm m$, %) зоопланктона открытых мелководий

Способ передвижения	Участок		Уровень значимости (p)	t -критерий Стьюдента
	3	4		
По численности				
Плавающие	59.7 ± 3.5	78.6 ± 1.9	0.000001*	-5.16
Плавающе-ползающие и ползающе-плавающие	36.8 ± 3.6	20.6 ± 1.9	0.00003*	4.38
Прикрепленно-плавающие	3.5 ± 2.1	0.8 ± 0.3	0.08	1.78
По биомассе				
Плавающие	71.5 ± 3.7	81.3 ± 1.7	0.007*	-2.72
Плавающе-ползающие и ползающе-плавающие	25.5 ± 3.4	18.5 ± 1.8	0.04*	2.04
Прикрепленно-плавающие	3.0 ± 1.9	0.2 ± 0.1	0.03*	2.21

Эти различия подтверждаются статистически достоверными отличиями ($p < 0.05$) в экологической подгруппе плавающе-ползающих коловраток (вертикаторов – детрито-, бактерио-, фитофагов; см. табл. 6), в которой доминируют виды рода *Brachionus* – индикаторы загрязнения водоемов. В подгруппе ползающе-плавающих вторичных фильтраторов, составляющих от 6% до 8% общей биомассы зоопланктона, статистически достоверных различий между участками 3 и 4 не обнаружено. На обоих участках преобладает *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller, 1785).

Доля доминирующей по способу передвижения подгруппы – плавающих видов – статистически достоверно ($p < 0.05$) различается между участками как по численности, так и по биомассе. Роль плавающих форм выше на открытых побережьях, отличающихся повышенной ветровой и волновой активностью, а также низким уровнем трофности (участок 4), чем в относительно защищенном и загрязненном заливе (участок 3).

Доля прикрепленно-плавающих видов в суммарной биомассе зоопланктона на открытых побережьях незначительна. Однако на участке 3 доля этой группы по биомассе больше, чем на участке 4 ($p < 0.05$). Возможно, это связано с различным ветровым и волновым режимом исследованных участков. Организмы зоопланктона, относящиеся к прикрепленно-плавающим, характеризуются измененной морфологией и специфическим поведением. Для осуществления фильтрации пищевых частиц им необходимо прикрепляться к поверхности подводных предметов (*Simocephalus*) или к пленке поверхностного натяжения воды (*Scapholeberis*) [15]. Частые и сильные волны в прибрежной зоне участка 4, возможно, вызывают гибель этих ракообразных, а также отрицательно влияют на их питание, рост и размножение.

Заключение

Таким образом, трофическая структура зоопланктона в зарослях воздушно-водной растительности слабо зависит от степени загрязнения, если последняя не превышает α -мезосапробной зоны («загрязненные воды»). Зоопланктон, развивающийся в зарослях макрофитов на относительно открытых участках водо-

хранилища, обогащается за счет заноса пелагических и эврибионтных видов. В отличие от зарослей, структура зоопланктона открытых мелководий сильно зависит от степени антропогенного загрязнения и эвтрофирования, а также от гидродинамической активности водных масс. В трофической структуре зоопланктона загрязненного и защищенного от ветрового и волнового воздействия залива доминируют трофические группы коловраток (вертикаторы, хвататели-всасыватели), повышается доля мелких факультативных и облигатных хищников в весенний период, увеличивается доля организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата.

Summary

M.G. Borisovich, V.A. Yakovlev. Trophic Structure of Zooplankton in Shoals of Different Types of the Volga and Volga-Kama Reaches of the Kuibyshev Reservoir.

The article investigates trophic structure of zooplankton in open shoals and emergent vegetation beds in different sites of the Volga and Volga-Kama reaches of the Kuibyshev Reservoir. The sites differ in the degree of wind and wave action as well as anthropogenic pollution. It is established that zooplankton trophic groups differ substantially in different biotopes. Thus, macrophyte beds are dominated by cladocerans – secondary filter feeders and copepods-collectors, whereas open shoals are dominated by filter-feeding rotifers, rotifers – suckers-grabbers, and copepods-grabbers. The trophic structure of zooplankton in macrophyte beds (narrow-leaved cattail) is weakly dependent on water pollution degree if the latter does not exceed α -mesosaprobic level (“polluted waters”). The zooplankton trophic structure in open shoals without macrophytes is strongly dependent on pollution level and wind-wave activity.

Key words: zooplankton, trophic structure, shoals, Kuibyshev Reservoir.

Литература

1. Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. – 123 с.
2. Куйбышевское водохранилище: экологические аспекты водохозяйственной деятельности / Под науч. ред. В.З. Латыповой и др. – Казань: Фолиантъ, 2007. – 320 с.
3. *Соловьева В.В.* Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Тольятти, 2008. – 44 с.
4. Вода России. Водоохранилища. – Екатеринбург: АКВА-ПРЕСС, 2001. – 700 с.
5. *Распов И.М., Андроникова И.Н.* Литоральная зона Ладожского озера: районы экологической напряженности // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. – С. 76–81.
6. *Новикова Н.М.* Экотонные системы «вода – суша»: современные достижения и задачи исследований // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. – С. 62–66.
7. *Овчаркина М.Г., Кондратьева Т.А., Амосов Д.В., Выборнова Е.В., Иванов Д.И., Махнин В.Г.* Комплексные экологические исследования прибрежных мелководий устьевского участка р. Казанки // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан: Тез. докл. III республик. конф. – Казань: Новое Знание, 1997. – С. 112–113.

8. *Ratushnyak A.A., Borisovich M.G., Valeev V.S., Ivanov D.V., Andreeva M.G., Trushin M.V.* Diagnostics of the water quality of the Kuibyshev reservoir littorals with various anthropogenic load: hydrobiological and multifractal analysis // *Fresenius Environ. Bull.* – 2006. – V. 15, No 7. – P. 626–632.
9. *Борисович М.Г., Григорьян Б.Р., Калимуллина С.Н., Халиуллина Л.Ю.* Комплексная оценка качества воды устьевой части реки Меши // *Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан: Материалы IV республ. научн. конф.* – Казань: Новое Знание, 2000. – С. 28–29.
10. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. – Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1982. – 33 с.
11. *Чуйков Ю.С.* Материалы к Кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. – 196 с.
12. *Смирнов Н.Н.* Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) // *Трофология водных животных. Итоги и задачи.* – М.: Наука, 1973. – С. 164–169.
13. *Халиуллина Л.Ю.* Структура сообществ фитопланктона мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2009. – 25 с.
14. *Смирнов Н.Н.* Биология ветвистоусых ракообразных. Итоги науки и техники: Сер. Зоология беспозвоночных. Т. 3. – М.: ВИНТИ АН СССР, 1975. – 116 с.
15. *Монаков А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных. – М.: Ин-т проблем экологии эволюции РАН, 1998. – 319 с.
16. *Чуйков Ю.С.* Зоопланктон Северного Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенных воздействий: Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. – СПб., 1995. – 73 с.
17. *Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. – СПб.: Наука, 1996. – 189 с.
18. *Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек в изменяющихся условиях среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Москва, 2003. – 41 с.
19. *Крылов А.В., Жгарева Н.Н.* Трофическая структура зоопланктона малых рек в зависимости от их длины, степени зарастания макрофитами и положения по продольному профилю // *Актуальные вопросы изучения микро-, мейобентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов: Тематические лекции и материалы I Междунар. школы-конф., Россия, Борок, 2–7 окт. 2007 г.* – Н. Новгород: Вектор Тис, 2007. – С. 193–197.
20. *Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А., Халиуллин И.И.* Зависимости сезонной и межгодовой динамики фитопланктона от уровня режима Куйбышевского водохранилища // *Водн. ресурсы.* – 2009. – Т. 36, № 4. – С. 481–487.
21. *Тимохина А.Ф.* Зоопланктона как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. – 193 с.
22. *Вандыш О.И.* Особенности структурно-функциональных показателей зоопланктона водоемов Кольского региона в условиях разнофакторного антропогенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1998. – 28 с.
23. *Тимохина А.Ф.* Питание коловраток рода *Asplanchna* (Ploimida, Asplanchnidae) // *Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов.* – Л., 1983. – С. 81–83.

24. *Крылов П.И.* Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. – М., 1989. – Т. 7. – 145 с.

Поступила в редакцию
14.02.11

Борисович Марина Григорьевна – ведущий специалист Центральной специализированной инспекции аналитического контроля Министерства экологии и природных ресурсов Республики Татарстан, г. Казань.

E-mail: *Marina.Borisovich@tatar.ru*

Яковлев Валерий Анатольевич – доктор биологических наук, профессор, ведущий кафедрой зоологии позвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: *Valery.Yakovlev@ksu.ru*