

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,  
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.52:574.583:581.526.3(282.256.138)

**ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ И ТРОФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
НА СУТОЧНУЮ ГОРИЗОНТАЛЬНУЮ МИГРАЦИЮ ЗООПЛАНКТОНА  
В ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЕ НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

© 2019 г. Н. И. Ермолаева<sup>1</sup>\*, Е. Ю. Зарубина<sup>1</sup>, О. П. Баженова<sup>2</sup>,  
С. Я. Двуреченская<sup>1</sup>, В. В. Михайлов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук,  
Морской проспект, 2, Новосибирск, 630090 Россия

<sup>2</sup>Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина,  
Институтская площадь, 1, Омск, 644008 Россия

\*e-mail: hope@iwep.nsc.ru

Поступила в редакцию 28.03.2018 г.

После доработки 07.12.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

Проанализированы суточные изменения температуры воды, гидрохимических показателей, состава и структуры фито- и зоопланктона в открытой и заросшей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища. Рассмотрена связь между численностью отдельных групп и видов зоопланктона и факторами среды. Показано, что основную роль в суточной динамике численности планктона в литоральной зоне играют температура воды и трофические взаимоотношения.

*Ключевые слова:* суточная динамика, литораль, фитопланктон, зоопланктон, макрофиты, температура, кислород, рН, БПК<sub>5</sub>, трофические связи

DOI: 10.1134/S0320965219040053

**ВВЕДЕНИЕ**

Литоральная зона водоемов – область, биоценозы которой формируются в условиях постоянно меняющихся факторов среды. Здесь наиболее сильно проявляются последствия динамического воздействия водных масс, интенсивнее протекают биологические и химические процессы, создаются специфические температурные условия с широкой суточной и сезонной амплитудой колебаний. Важнейшую роль в литорали играет высшая водная растительность, в зарослях которой формируются отличные от открытой воды световые, термические и химические условия [8, 26, 27]. Заросли макрофитов способствуют развитию зоопланктона, создавая убежища и защищая его от планктоноядных рыб, стабилизируя динамику вод и позволяя популяциям планктонных организмов развиваться более продолжительное время [14, 20, 24]. Как для пелагиальной, так и для литоральной зоны водоемов характерны суточные миграции зоопланктона. Если в пелагиали наблюдаются вертикальные суточные миграции зоопланктона, в результате которых большая часть массовых видов днем опускается в средние слои (4–6 м), а ночью поднимается в поверхностный горизонт [1], то на прибрежных участках, где

нет эффективного градиента глубины, зоопланктон использует механизм горизонтальных миграций в заросли макрофитов [10, 11, 14, 16]. На суточные миграции зоопланктона влияют многочисленные факторы – давление хищников, распределение биогенных элементов, температура, концентрация кислорода, интенсивность солнечной радиации, присутствие сигнальных веществ от хищников и др. [21]. Несмотря на целый ряд обобщающих работ, касающихся действия различных факторов на изменчивость сообществ зоопланктона в литоральной зоне, в том числе и суточных миграций [2, 10, 11, 16, 18–21], многие причины миграционного поведения недостаточно изучены. Актуальными остаются вопросы суточной миграции отдельных видов зоопланктона, ее связей с параметрами среды, межвидовых взаимодействий, ежесуточной и ежегодной повторяемости наблюдаемых процессов.

Цель работы – выявить связь суточной динамики различных видов зоопланктона с изменениями гидрохимических показателей и структуры фитопланктона в открытой и заросшей литорали Новосибирского водохранилища.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Новосибирское водохранилище, расположенное на р. Обь, — крупнейшее в Западной Сибири. Площадь его акватории 1089 км<sup>2</sup>, длина ~180 км, средняя глубина 8.2 м. Мелководные литоральные участки с глубинами ≤5 м занимают >30% площади акватории. Зарастание литорали происходит, преимущественно, в заливах, на участках мелководий, ограниченных островами от основной акватории, вдоль защищенных берегов, излучин, островов до глубины 3.5–4.0 м [6].

Наблюдения проводили в первой декаде августа с 2013 по 2015 г. на двух участках литоральной зоны Бердского залива Новосибирского водохранилища — в зарослях погруженных растений и в открытой литорали на расстоянии 15 м от зарослей. Глубина на обоих участках была 2.1 м. Пробы отбирали в поверхностном слое воды в течение суток (с 15:00 ч первых суток по 15:00 ч следующих). В заросшей литорали отбор планктонных и гидрохимических проб и измерение температуры осуществляли каждые 3 ч. В открытой литорали сбор планктона и отбор проб на БПК<sub>5</sub> проводили каждые 3 ч; температуру воды, pH и содержание O<sub>2</sub> измеряли непрерывно с помощью многопараметрического зонда качества воды YSI 6600 V2-4. Анализ воды по химическим показателям выполняли в аккредитованном отделе ФГУ «ВерхнеОбьрегионводхоз» Минприроды РФ.

Для сбора зоопланктона 50 л воды процеживали через планктонную сеть Апштейна (размер ячеи 76 мкм), фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали общепринятыми методами [9]. Пробы фитопланктона концентрировали путем фильтрации 200 мл воды через мембранные фильтры марки «Владипор» с величиной пор 0.8 мкм под вакуумом. Пробы обрабатывали общепринятыми методами [13]. Доминирующими считали виды, составляющие >5% общей численности [4]. Высшую водную растительность на участках, где проводили суточные наблюдения, изучали стандартными методами [9]. Пробы (укосы) для определения биомассы брали в преобладающих на данном участке фитоценозах, с площади 0.25 м<sup>2</sup> [7].

Проведена статистическая обработка полученных результатов. Для выявления и оценки силы связи между рядами сопоставляемых показателей использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Макрофиты.** Доминировали сообщества болотноцветника щитолистного (*Nymphoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze), гидриллы мутовчатой (*Hydrilla verticillata* (L. Fill.) Royle) и роголистника погруженного (*Ceratophyllum demersum* L.). Вели-

чина биомассы, образованной данными сообществами, составляла 656–1104 г/м<sup>2</sup> в воздушно-сухой массе при проективном покрытии 80–95% [3].

**Температура воды.** В течение суток ход температуры воды в заросшей литорали повторял таковой в открытой с максимальными значениями в дневные часы и минимальными — в ночные. Температура воды и разница между предельными значениями за сутки в заросшей литорали были несколько выше (3.6°C), чем в открытой (2.2°C) (рис. 1а–1б).

**Газовый режим и pH среды.** Результаты наблюдений показали значительные суточные колебания концентрации растворенного в воде кислорода и в заросшей, и в открытой литорали (рис. 1з–1е). В заросшей литорали концентрация кислорода снижалась с 03:00 ч, достигая минимума к 06:00–09:00 ч (до 7.57 мг/дм<sup>3</sup>). В дневные часы в результате процессов фотосинтеза концентрация кислорода возрастала до 18.3 мг/дм<sup>3</sup> (18:00 ч). В открытой литорали суточная динамика концентрации кислорода была менее выражена, чем в заросшей, а сходную тенденцию суточных колебаний наблюдали только в 2015 г. В 2013 и 2014 гг. в открытой литорали суточные колебания концентрации кислорода не совпадали с таковыми в заросшей литорали: концентрации кислорода снижались уже ранним вечером (к 21:00 ч), затем с 3:00 ч начинался их подъем, достигая максимальных значений (14.8 мг/дм<sup>3</sup>) в дневное время (к 15:00 ч).

Суточный диапазон колебаний pH в открытой литорали был существенно больше, чем в заросшей. Наименьшие значения в открытой литорали (7.6) отмечены с 3:00 до 9:00 ч, затем значение pH резко возрастало и достигало максимума (8.9) к 15:00 ч. Разница между предельными значениями в открытой литорали составила 0.6–0.9. В заросшей литорали значения pH в течение суток изменялись незначительно: в 2013–2014 гг. — в пределах 8.3–8.5, в 2015 г. — 7.7–7.8 (рис. 1к–1м).

**Органическое вещество.** Концентрация органического вещества (по величине БПК<sub>5</sub>) на исследованном участке водохранилища во все годы наблюдений изменялась в очень широких пределах — от 3.3 до 17.2 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>. В целом суточный ход кривой значений БПК<sub>5</sub> как в заросшей, так и в открытой литорали повторял суточный ход кривой значений концентрации кислорода со смещением по времени на три часа. Максимальная концентрация органических веществ (15.63 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>) в заросшей литорали отмечена в 21:00 ч, затем происходило резкое падение до минимальных значений (3.31 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>) к 06:00–09:00 ч и постепенный подъем в дневное время. В открытой литорали суточные колебания БПК<sub>5</sub> были более сглажены с максимумом (17.15 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>) в дневное время (15:00 ч) и небольшим пиком (9.7 мг O<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup>) в

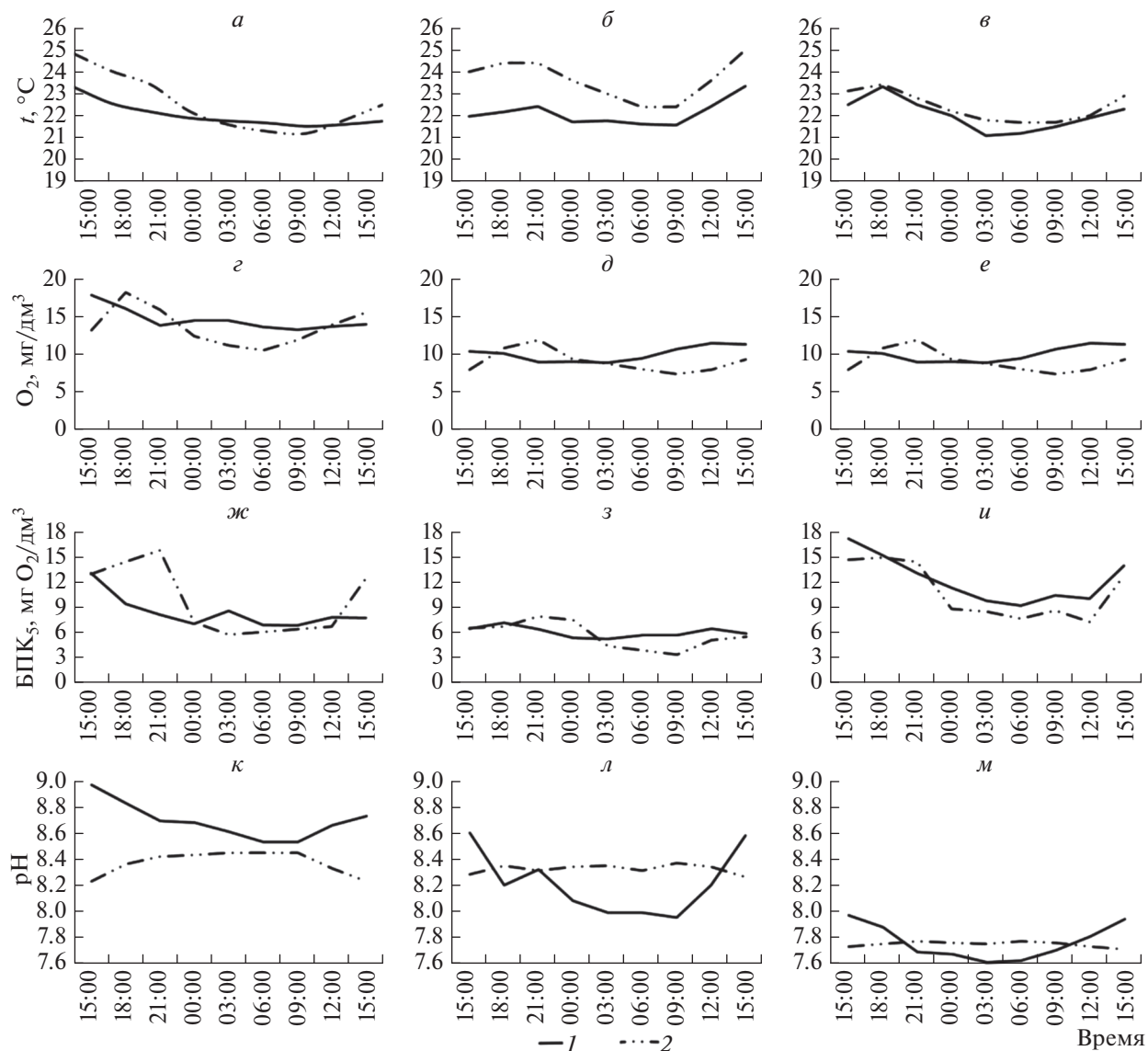


Рис. 1. Суточный ход температуры воды (а–в), концентрации кислорода (г–е), БПК<sub>5</sub> (ж–и) и рН (к–м) в поверхностном слое воды в Бердском заливе Новосибирского водохранилища. 1 – открытая литораль; 2 – заросшая литораль.

ранние утренние часы (03:00–06:00 ч). В 2015 г. концентрация органических веществ, как в открытой, так и в заросшей литорали была значительно выше, чем в другие годы исследования, что, вероятно, связано с массовым развитием цианобактерий в этом году.

**Фитопланктон.** В пробах фитопланктона идентифицировано 122 видовых и внутривидовых таксона из 8 отделов: Chlorophyta (67), Bacillariophyta (17), Cyanoprokaryota (11), Euglenophyta (10), Streptophyta (9), Dinophyta (4), Chrysophyta (2), Xanthophyta (2). Видовое разнообразие фитопланктона в заросшей литорали во все годы исследований было выше, чем в открытой литорали (табл. 1).

Как в открытой, так и в заросшей литорали по численности и биомассе доминировали цианобактерии (*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs), в число субдоминантов в разные годы *Dolichospermum flosaquae* (Bréb.) Wacklin, Hoffmann & Komárek, *D. scheremetieviae* (Elenk.) Wacklin, Hoffmann & Komárek, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. и *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. & Komárek. В 2014 г. в открытой литорали доминировал также *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Kom-Legn. & Cronberg. Второе место по обилию в фитопланктоне занимали зеленые водоросли, из них в зарослях макрофитов наиболее часто встречалась *Spirogyra* sp., а в открытой литорали – *Phacotus lenticularis* (Ehrenberg) Deising, *Mucidosphaerium pulchellum* (Wood) Bock, Proschold & Krienitz, *Mon-*

**Таблица 1.** Количество видов фитопланктона в заросшей (ЗЛ) и открытой (ОЛ) литорали Новосибирского водохранилища

Отдел	2013 г.		2014 г.		2015 г.	
	ЗЛ	ОЛ	ЗЛ	ОЛ	ЗЛ	ОЛ
Cyanoprokaryota	10	9	10	10	7	7
Euglenophyta	6	8	7	7	4	4
Dinophyta	3	2	2	2	2	2
Chrysophyta	1	1	1	1	0	0
Bacillariophyta	10	10	11	7	12	11
Xanthophyta	0	1	1	2	0	0
Chlorophyta	43	39	46	47	45	42
Streptophyta	4	1	6	4	2	2
Всего	77	71	84	80	72	68

*oraphidium contortum* (Thuret) Kom-Legn. Водоросли других отделов не вносили заметного вклада в численность фитопланктона.

Численность фитопланктона, как в открытой, так и в заросшей литорали существенно изменялась в течение суток во все годы наблюдений (рис. 2). В вечерние и ночные часы отмечено ее падение с последующим возрастанием в светлое время суток до максимальных значений к 15:00. Суточные колебания численности фитопланктона как в заросшей (рис. 2б, 2г, 2е), так и в открытой литорали (рис. 2а, 2в, 2д) в целом совпадали. Однако в первом случае отмечены более резкие колебания, а численность фитопланктона была, как правило, выше, чем в открытой литорали.

**Зоопланктон.** Видовое богатство зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища высокое. В заросшей литорали за весь период наблюдений было обнаружено 72 вида беспозвоночных, в открытой — 37 видов. Ежегодно на обоих участках по числу видов и по численности доминировали Rotifera.

Суточная динамика численности зоопланктона как в открытой (рис. 3а, 3в, 3д), так и в заросшей (рис. 3б, 3г, 3е) литорали характеризовалась подъемом численности в вечерние часы (18:00–21:00 ч), а в открытой литорали еще и ранним утром (03:00 ч). Колебания численности всех групп зоопланктона в заросшей литорали были более выражены, чем в открытой, где в основном варьировала численность Cuscleroidea (взрослых и старших копепоидитных стадий) и Rotifera. В заросшей литорали в течение суток изменялась представленность всех трех рассматриваемых групп (Copepoda, Cladocera, Rotifera): различные группы, а тем более виды зоопланктона показывали различную динамику численности, часто диаметрально противоположную друг другу.

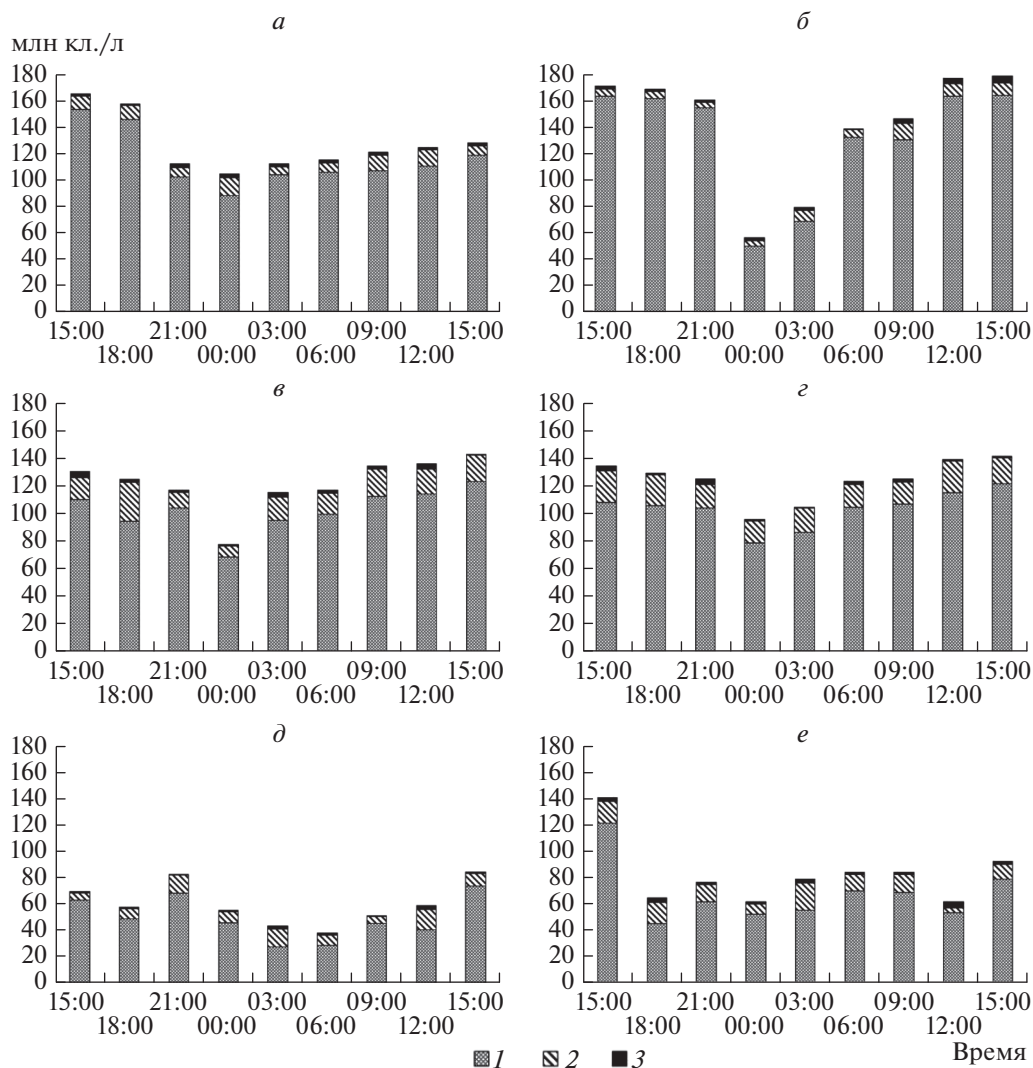
Максимальная численность *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes longimanus* Leydig была в открытой литорали и в зарослях макрофитов в дневные часы (с 12:00 до 18:00 ч) при максимальном солнечном освещении. В вечерние и ночные часы их численность снижалась везде, однако в зарослях она, как правило, превышала в 2–3 раза таковую в открытой воде. *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) демонстрировала максимальную численность в открытой литорали в дневные часы, а в зарослях — в ночные (с 21:00 до 06:00 ч). Схожая картина суточного распределения была для *Daphnia longispina* O.F. Müller, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) и *Moina brachiata* (Jurine). В заросшей литорали в вечерние и ночные часы численность мирных ветвистоусых рачков возрастала одновременно со снижением численности фитопланктона (коэффициент корреляции ( $r$ ) до  $-0.44$ ).

Для Copepoda в целом максимальная численность рачков всех возрастных стадий зарегистрирована в открытой литорали в вечерние, а в заросшей — в ночные и утренние часы (рис. 3). В дневное время на заросшем участке отмечено снижение численности *Paracyclops fimbriatus* (Fischer) и *Macrocyclus albidus* (Jurine), а *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *Cyclops strenuus* Fischer, напротив, демонстрировали максимальные суточные показатели численности.

Менее мобильные коловратки не показали значительных суточных колебаний численности на обоих участках во все годы наблюдений. Однако, максимальная численность *Keratella quadrata* (Müller), *Trichocerca cylindrica* (Imhof), *Brachionus angularis* Gosse и всех обнаруженных видов рода *Polyarthra* отмечена в открытой воде в ночные часы, а в заросшей литорали — в дневные.

Для заросшей литорали при скользящем трехлетнем осреднении данных выявлены относительно высокие корреляционные связи суточной динамики общей численности зоопланктона с температурой воды и концентрацией кислорода ( $r = 0.63$  и  $0.51$  соответственно). В открытой литорали связи не обнаружено.

При рассмотрении суточной динамики численности отдельных групп зоопланктона следует отметить, что на открытом участке Cladocera положительно, а Rotifera отрицательно коррелировали с концентрацией кислорода и температурой воды. Суточная динамика численности фитопланктона была обратно пропорциональна таковой Cladocera и Rotifera (табл. 2). В заросшей литорали корреляционные связи между суточной динамикой численности отдельных групп зоопланктона с факторами среды были положительными, однако значительная связь выявлена только между численностью ракообразных и температурой воды. Значимых корреляций с численностью



**Рис. 2.** Суточная динамика численности фитопланктона (млн кл./л) в открытой и заросшей литорали Новосибирского водохранилища в 2013–2015 гг.: а, в, д – открытая литораль, б, г, е – заросшая литораль; а, б – 2013 г., в, г – 2014 г., д, е – 2015 г.; 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Chlorophyta, 3 – прочие.

фитопланктона в заросшей литорали не обнаружено (табл. 2).

Более выражено влияние факторов среды на суточную динамику численности отдельных видов зоопланктона (табл. 3). В открытой литорали статистически значимые связи со всеми рассматриваемыми факторами среды отмечены среди “мирных” Cladocera для *Bosmina longirostris*, а для *Moina brachiata* – только с кислородом и БПК<sub>5</sub>. В зарослях для “мирных” Cladocera выявлены положительные корреляции с температурой и отрицательные с рН, однако в целом связь с факторами среды показало гораздо меньшее число видов.

В открытой литорали значительная положительная связь между всеми рассмотренными абиотическими факторами и суточной динамикой численности отмечена для *Lecane luna*, *Kera-*

*tella quadrata*, *Trichocerca cylindrica* и *Brachionus angularis* – обратная связь с температурой воды. Численность всех мирных ветвистоусых и коловраток отрицательно коррелировала (до  $-0.71$ ) с таковой фитопланктона.

В заросшей литорали для *Polyarthra minor* и *Keratella quadrata* отмечены положительные связи суточной динамики численности с концентрацией кислорода и БПК<sub>5</sub>, для коловраток рода *Trichocerca*, наоборот, – отрицательные, но положительные с рН. Выявлена отрицательная корреляция численности коловраток рода *Keratella* с таковой цианобактерий ( $r = -0.49 \dots -0.62$ ), однако, коловратки родов *Polyarthra*, *Trichocerca* и *Brachionus* увеличивали свою численность одновременно с ростом общей численности фитопланктона (табл. 3).

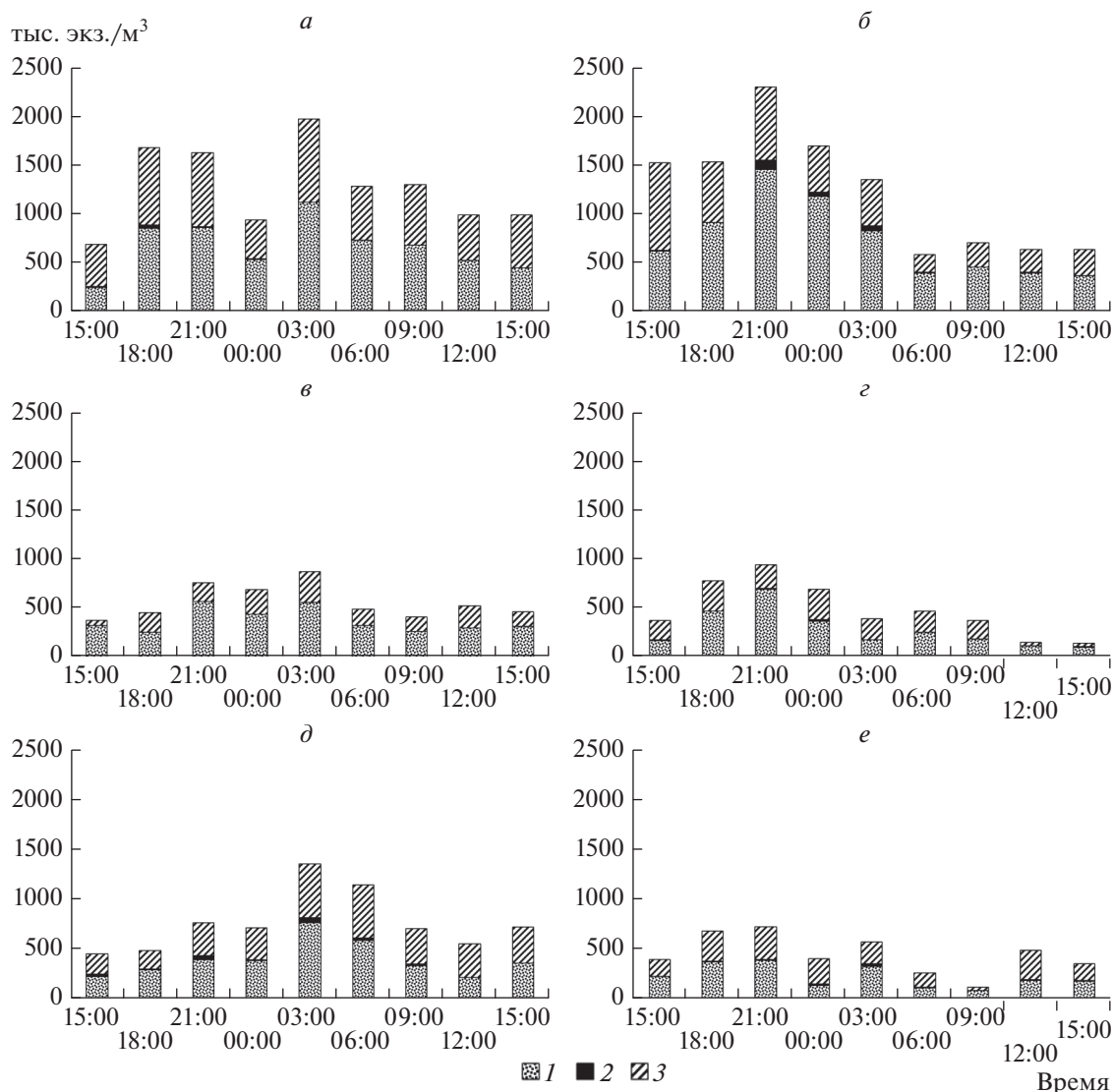


Рис. 3. Суточная динамика численности зоопланктона в открытой и заросшей литорали Новосибирского водохранилища 2013–2015 гг. 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Copepoda. Остальные обозначения, как на рис. 2.

Прослеживается и сопряженная суточная динамика видов различных трофических уровней. В открытой литорали одновременно возрастала численность хищных беспозвоночных (Copepoda и Cladocera) и мелких мирных ветвистоусых (*Bosmina longirostris* и *Ceriodaphnia quadrangula*) в макрофитах ( $r = 0.83$ ). В то же время увеличение численности коловраток (главным образом, рода *Trichocerca*) в открытой литорали вызывало рост численности хищных Copepoda ( $r = 0.71...0.92$ ) на этом участке. Во всех трех суточных наблюдениях в открытой литорали численность хищных ветвистоусых *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* возрастала вслед за таковой мирных зоопланктонов *Bosmina longirostris*, *Moina brachiata* и *Lecane luna* ( $r = 0.78...0.99$ ), однако не синхронно, а согласно классической схеме “хищник–жертва”, со

смещением по времени (пик численности хищников был на 3 или 6 ч позже, чем таковой у их потенциальных жертв). В заросшей литорали численность *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* коррелировала с численностью коловраток рода *Polyarthra* ( $r = 0.84...0.89$ ), *Filinia* ( $r = 0.69...0.75$ ) и *Brachionus* ( $r = 0.73...0.78$ ). Суточные колебания численности хищных Copepoda во всех биотопах в значительной степени были связаны с численностью мирных ветвистоусых и коловраток (особенно рода *Trichocerca*).

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В зарослях макрофитов формируется своеобразная среда, отличающаяся от незаросшей литорали интенсивностью протекания физических,

химических и биологических процессов. Множественность экологических ниш в системе вода—макрофиты—донные отложения, которую можно рассматривать как экотон, обуславливает более высокие показатели численности и биомассы фито- и зоопланктона и большее видовое разнообразие в заросшей литорали по сравнению с открытыми участками. Однако распределение различных групп и видов зоопланктона между открытыми и заросшими участками литорали значительно изменяется в течение суток. По данным В.П. Семенченко, В.И. Разлуцкого, и др. [10, 11], основные причины горизонтальных миграций зоопланктона — уход от хищников, обеспеченность пищей и температурный режим. Проведенные ими исследования показали, что природа суточных миграций может быть разной для различных видов, стадий развития и половой принадлежности особей зоопланктона.

В настоящем исследовании основным фактором, регулирующим суточную динамику численности Cladocera и Copepoda, была отмечена температура воды, что согласуется с данными из ряда работ [10, 11, 20, 25]. Остальные рассматриваемые гидрохимические показатели (концентрация кислорода, pH и БПК<sub>5</sub>) оказывали не столь значимое влияние. При этом каждый вид зоопланктона реагировал на изменение этих параметров, как правило, особым образом.

По данным Burks et al. [16], более высокая температура воды в зарослях способствует увеличению метаболической активности крупных фильтраторов. Возможно, это служит одной из причин наблюдавшегося перемещения фильтраторов в вечернее время на участки с большим количеством доступной пищи, т.е. в зарастающую литораль. Отрицательная корреляция численности коловраток рода *Keratella* с численностью цианобактерий, возможно, обусловлена действием микроцистинов. Аналогичные данные по снижению численности *K. quadrata* в условиях повышенных концентраций микроцистинов получены для ряда эвтрофных водоемов Ярославской и Калининградской областей [12]. Вместе с тем, наблюдаемый рост численности коловраток родов *Polyarthra*, *Trichocerca* и *Brachionus* одновременно с ростом численности фитопланктона, возможно, объясняется как устойчивостью данных видов к водорослевым токсинам, так и защитными свойствами плотного слоя водорослей на поверхности воды для мелких форм зоопланктона от позвоночных и беспозвоночных хищников.

Возможно, что и горизонтальные миграции ряда видов Cladocera также связаны с распределением фитопланктона, поскольку все выявленные корреляции между численностью ветвистоусых фильтраторов и численностью фитопланктона отрицательные, хотя и невысокие. В работе

**Таблица 2.** Значимые коэффициенты корреляции между суточной динамикой численности отдельных групп зоопланктона, численностью фитопланктона (ФП) и факторами среды ( $p \leq 0.05$ )

Таксон	O <sub>2</sub>	БПК <sub>5</sub>	pH	Температура, °C	ФП
<b>2013 г.</b>					
Rotifera	$\frac{-}{0.38}$	$\frac{-}{0.69}$	$\frac{-}{-0.33}$	$\frac{-}{0.88}$	$\frac{-0.49}{-}$
Cladocera	$\frac{0.56}{-}$	$\frac{0.29}{-}$	$\frac{-0.48}{0.40}$	$\frac{0.48}{-}$	$\frac{-0.57}{-}$
Copepoda	$\frac{-0.33}{0.31}$	$\frac{-0.34}{-}$	$\frac{-0.49}{0.44}$	$\frac{-0.39}{0.37}$	$\frac{-}{-}$
<b>2014 г.</b>					
Rotifera	$\frac{-}{0.29}$	$\frac{-0.67}{0.50}$	$\frac{0.29}{-}$	$\frac{-0.57}{0.66}$	$\frac{-0.45}{-}$
Cladocera	$\frac{0.52}{-}$	$\frac{-}{0.47}$	$\frac{-}{0.33}$	$\frac{0.60}{0.63}$	$\frac{-0.42}{-}$
Copepoda	$\frac{-0.29}{0.54}$	$\frac{-0.43}{0.61}$	$\frac{-}{0.36}$	$\frac{-0.45}{0.86}$	$\frac{-}{-}$
<b>2015 г.</b>					
Rotifera	$\frac{-0.62}{0.45}$	$\frac{-0.47}{-}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-0.78}{0.63}$	$\frac{-0.48}{-}$
Cladocera	$\frac{0.48}{-}$	$\frac{-}{0.33}$	$\frac{-}{0.32}$	$\frac{-}{0.88}$	$\frac{-0.51}{-}$
Copepoda	$\frac{-0.31}{0.65}$	$\frac{-0.34}{0.44}$	$\frac{-}{0.35}$	$\frac{-0.48}{0.44}$	$\frac{-}{-}$

Примечание. Над чертой — открытая литораль, под чертой — заросшая литораль, “—” — нет значимых корреляций.

А.П. Левича с соавт. [5] показано, что многие ветвистоусые рачки, в том числе *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *Bosmina longirostris* (основа ветвистоусых рачков в наших наблюдениях) потребляют в пищу представителей синезеленых, в частности *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Такой же эффект снижения численности нитчатых сине-зеленых водорослей в присутствии крупных фильтрующих Cladocera отмечен для целого ряда эвтрофных водоемов [15, 17, 22, 23].

Несомненно, что зарастающая литораль служит хорошим убежищем для крупных и мелких видов зоопланктона. Макрофиты защищают их от пресса хищников (в том числе и беспозвоночных): заросли снижают освещенность и механически препятствуют свободному перемещению крупных организмов [21]. В светлые дневные часы возрастание в макрофитах численности мелких мирных ветвистоусых и беспозвоночных хищников в открытой литорали может быть реакцией избегания хищника, и виды, способные к быстрому направленному перемещению, мигрируют в убежище. На основании проведенных ис-

**Таблица 3.** Значимые коэффициенты корреляции суточной динамики численности отдельных видов зоопланктона с численностью фитопланктона (ФП) и с факторами среды ( $p \leq 0.05$ ) (по объединенным данным 2013–2015 гг.)

	O <sub>2</sub>	БПК <sub>5</sub>	pH	T, °C	ФП
Открытая литораль					
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	–	–	–	–	–0.74
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	–	–	–	–	0.47
<i>Mesocyclops leuckartii</i> (Claus)	–	0.68	–	–	–
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	–0.72	–	–	–	0.45
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	0.78	0.89	0.68	0.76	0.42
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	0.72	0.91	0.73	0.82	–
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	0.76	0.89	0.66	0.71	–0.68
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)	–0.64	–	–	–0.48	–0.66
<i>Moina brachiata</i> (Jurine)	0.75	0.73	–	–	–0.40
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	–0.65	–0.82	–	–0.68	–0.44
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)	–	–0.73	–	–0.76	–0.75
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof)	–	–	–	–0.65	–0.46
<i>T. elongata</i> (Gosse)	–	–	–0.64	–	–
<i>Lecane luna</i> (Müller)	0.77	0.90	0.67	0.78	–
Заросшая литораль					
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	0.66	0.72	–	0.71	0.44
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	–0.69	–0.68	0.68	–0.64	–0.41
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	–0.65	–0.71	0.62	–0.72	–
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	–	–	–	–0.69	–0.40
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	0.68	0.68	–	–	–
<i>Alonella nana</i> (Baird)	–	–0.78	–	0.75	–
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)	0.79	0.71	–	–	–0.46
<i>Picripleuroxus striatus</i> Schödler	–	–	–0.72	0.62	–0.43
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (Müller)	–	–	–0.75	–	–0.42
<i>Moina brachiata</i> (Jurine)	–	–	–	0.74	–
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann	–	–0.79	–	–	0.49
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)	0.66	0.64	–	0.67	–0.39
<i>Polyarthra minor</i> Voigt	0.67	0.61	–	0.71	0.42
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias)	–	–0.68	0.62	–0.68	0.33
<i>T. elongata</i> (Gosse)	–	–0.71	0.66	–0.70	0.32

Примечание. “–” – нет значимой корреляции.

следований можно с некоторой степенью вероятности определить пищевые предпочтения отдельных видов и групп хищников. По-видимому, основные жертвы *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus* в открытой литорали – *Bosmina longirostris*, *Moina brachiata* и *Lecane luna*, в заросшей литорали – менее мобильные и более многочисленные коловратки, поскольку заросли макрофитов мешают активной охоте на более крупных ветвистых рачков. Хищные Сорерода, вероятно, активно потребляют почти всех обнаруженных мирных ветвистых и коловраток (особенно рода *Trichocerca*) во всех биотопах. Таким образом, анализ динамики численности хищных и

мирных зоопланктеров подтверждает ранее сделанные выводы о значимой роли связей “хищник–жертва” в суточных миграциях.

Численность различных видов зоопланктона на обоих участках в течение суток изменялась несинхронно, “смазывая” общую картину миграций. Однако четко и однозначно проследить зависимость этих перемещений от конкретного фактора невозможно. Вопрос о первичности и вторичности остается актуальным, поскольку изменение всех гидрохимических и гидробиологических параметров происходит параллельно и в тесной связи. Ряд видов не покидает зарослей, а



особи многих видов довольно равномерно распределены между двумя участками и суточных миграций не совершают. Однако в целом полученные результаты совпадают с данными работ [18, 19, 28, 29] о характерности для литорального зоопланктона классических суточных горизонтальных ночных миграций из заросшей погруженными макрофитами литорали в открытую.

Представленные результаты можно рассматривать как подтверждение ранее опубликованных нами данных о влиянии ряда биотических и абиотических факторов на суточные горизонтальные миграции зоопланктона в литоральной зоне водоемов [2].

**Выводы.** Температура воды – основной фактор, определяющий суточные миграции зоопланктона в литоральной зоне. Cladocera, помимо температуры, продемонстрировали зависимость от значений рН, а в открытой литорали – и от концентрации растворенного кислорода и содержания органического вещества (по БПК<sub>5</sub>). Rotifera менее зависимы от рН, но в большей степени реагировали на уровень БПК<sub>5</sub>. Численность Soropoda в открытой воде не зависела от рассматриваемых факторов внешней среды, тогда как в зарослях для большинства видов веслоногих отмечена значимая связь с температурой, БПК<sub>5</sub> и концентрацией растворенного кислорода. Каждый вид зоопланктона индивидуально реагирует на смену внешних параметров – как биотических, так и абиотических. Это связано с уходом от конкуренции, избеганием хищника, избирательностью питания, разной адаптацией видов к температуре и различным гидрохимическим условиям. Суточная динамика изменения численности в открытой и заросшей литорали у различных видов не совпадает, что приводит к “смазанной” картине миграций, если рассматривать сообщество в целом. Возрастание численности хищных Soropoda и Cladocera в открытой литорали вызывает миграцию мелких мирных ветвистоусых в заросли макрофитов. Горизонтальные миграции ряда видов Cladocera могут быть обусловлены пищевыми ресурсами: при возрастании численности фильтрующих Cladocera отмечен эффект снижения численности нитчатых синезеленых водорослей. Абиотические и биотические факторы в литоральной зоне водоемов в течение суток изменяются циклически, ежегодно демонстрируя близкие пределы изменений в аналогичных погодных и гидродинамических условиях и вызывая сходные поведенческие реакции зоопланктона.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Научной программы 134.1 “Исследование палео- и современных изменений состояния водоемов и водотоков Сиби-

ри, анализ природных и антропогенных изменений для стратегии охраны, использования и обеспечения безопасности водных ресурсов Сибири”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ермолаева Н.И.* Формирование и современное состояние зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1998. 18 с.
2. *Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Двуреченская С.Я.* Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2016. № 2. С. 155–166. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-155-166>
3. *Зарубина Е.Ю.* Влияние уровня режима Новосибирского водохранилища на продукцию водных и прибрежно-водных фитоценозов // Гидробиотика-2015: Матер. VIII Всерос. конф. (Борок, 16–20 октября 2015 г.). Ярославль, 2015. С. 14–16.
4. *Корнева Л.Г.* Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Ин-т озерадения РАН, 2009. 47 с.
5. *Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г.* Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона. Управление структурой и функциями сообществ. М.: Изд-во НИЛ, 1997. 192 с.
6. Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 393 с.
7. *Папченков В.Г.* Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: Междунар. академ. бизнеса и нов. технол. 2001. 200 с.
8. *Распопов И.М.* Высшие водные растения как структурообразующий фактор в развитии гидробиценозов // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 242–245.
9. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 320 с.
10. *Семенченко В.П., Разлуцкий В.И.* Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биол. 2009. № 2. С. 191–225.
11. *Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф., Палаш А.Л.* Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. Минск: Беларуснавука, 2013. 172 с.
12. *Сиделев С.И., Семенова А.С., Бабаназарова О.В., Жданова С.М.* Зоопланктон и токсигенные цианобактерии: согласуются ли полевые данные с защитной гипотезой? // Междунар. науч. шк.-конф. “Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение”. Апатиты 5–9 сентября 2016 г. Тез. докл. Апатиты: ООО “КаЭМ”, 2016. С. 117–119.
13. *Фёдоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во МГУ, 1979. 168 с.

14. *Basu B.K., Kalff J., Pinel-Alloul B.* The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St Lawrence River // *Freshwater Biol.* 2000. V. 45. № 4. P. 373–382. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00635.x>
15. *Blank K., Laugaste R., Haberman J.* Temporal and spatial variation in the zooplankton: Phytoplankton biomass ratio in a large shallow lake // *Eston. J. Ecol.* 2010. V. 59. № 2. P. 99–115. <https://doi.org/10.3176/eco.2010.2.02>
16. *Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T.L.* Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // *Freshwater Biol.* 2002. V. 47. № 3. P. 343–365. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x>
17. *Burns C.W.* Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclosure studies // *New Zealand J. Mar. and Freshwater Res.* 1987. V. 21. P. 477–482.
18. *Chaparro G., Kandus P., O'Farrell I.* Effect of spatial heterogeneity on zooplankton diversity: a multiscale habitat approximation in a floodplain lake // *River Research and Application.* 2015. V. 31. № 1. P. 85–97. <https://doi.org/10.1002/rra.2711>
19. *de Tezanos Pinto P., Allende L., O'Farrell I.* Influence of free-floating plants on the structure of a natural phytoplankton assemblage: an experimental approach // *J. Plankton Res.* 2007. V. 29. № 1. P. 47–56. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl056>
20. *Dembowska E.A., Napiórkowski P.* A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland // *J. Limnol.* 2015. V. 74. № 2. P. 2008–2015. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.1057>
21. *Kuczyńska-Kippen N., Nagengast B., Joniak T.* The impact of biometric parameters of a hydromacrophyte habitat on the structure of zooplankton communities in various types of small water bodies // *Int. J. Oceanogr. and Hydrobiol.* 2009. V. 38. № 2. P. 99–108. <https://doi.org/10.2478/v10009-009-0026-4>
22. *Lampert W.* Daphnia: Development of a model organism in ecology and evolution. Oldendorf; Luhe: IIEI Publ., 2011. 250 p.
23. *Laugaste R., Haberman J., Krause T., Salujõe J.* Significant changes in phyto- and zooplankton in Lake Peipsi in recent years: What is the underlying reason? // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 2007. V. 56. № 2. P. 106–123.
24. *Lucena-Moya P., Duggan I.C.* Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna // *Aquat. Ecol.* 2011. V. 45. № 2. P. 279–287. <https://doi.org/10.1007/s10452-011-9353-0>
25. *Melo T.X., Medeiros E.S.F.* Spatial Distribution of Zooplankton Diversity across Temporary Pools in a Semi-arid Intermittent River // *Int. J. Biodiversity.* 2013. V. 2013. 13 p. <https://doi.org/10.1155/2013/946361>
26. *Protasov A.A.* River and lake continua: An attempt at analysis and synthesis // *Inland Water Biology.* 2008. V. 1. № 2. P. 105–113.
27. *Raspopov I.M., Adamec L., Husák S.* Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the lake Ladoga, NW Russia // *Preslia.* 2002. V. 74. № 4. P. 315–321.
28. *Stefanidis K., Papastergiadou E.* Influence of hydrophyte abundance on the spatial distribution of zooplankton in selected lakes in Greece // *Hydrobiologia.* 2010. V. 656. № 1. P. 55–65. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0435-0>
29. *Walls M., Rajasilta M., Sarvala J., Salo J.* Diel changes in horizontal microdistribution of littoral Cladocera // *Limnologia.* 1990. V. 20. № 2. P. 253–258.

## Influence of Abiotic and Trophic Factors on Daily Horizontal Migration of Zooplankton in the Littoral Zone of the Reservoir

N. I. Yermolayeva<sup>a,\*</sup>, E. Yu. Zarubina<sup>a</sup>, O. P. Bazhenova<sup>b</sup>,  
S. Ya. Dvurechenskaya<sup>a</sup>, and V. V. Mikhaylov<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch,  
Russian Academy of Sciences, Morskoy pr., 2, Novosibirsk, 630090 Russia*

<sup>b</sup>*Omsk State Agricultural University, Institutskaya pl., 1, Omsk, 644008 Russia*

\*e-mail: hope@iwep.nsc.ru

Daily changes in water temperature, hydrochemical characteristics, composition and structure of phyto- and zooplankton in the open and overgrown littoral parts in Berdsk Bay of the Novosibirsk reservoir have been analyzed. The relationship between the number of some groups of zooplankton, phytoplankton and factors of the environment is considered. It is shown that water temperature and trophic relationships play the main role in the daily dynamics of phyto- and zooplankton abundance in the littoral zone.

**Keywords:** daily dynamics, littoral, phytoplankton, zooplankton, macrophytes, temperature, oxygen, pH, biochemical oxygen demand, trophic relationship