




Научная статья

Количественные показатели и трофическая структура зоопланктона разнотипных участков мелководной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища

М.А. Гвоздарева 

Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («ТатарстанНИРО»), 420111, Россия, Респ. Татарстан, г. Казань, ул. Тази Гиззата, д. 4.

rita_6878@mail.ru

Поступила в редакцию: 17.03.2021

Доработана: 21.04.2021

Принята к печати: 30.04.2021

Опубликована онлайн: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210317

УДК 574.583 (282.274.416.1)

Аннотация. Описаны особенности трофической структуры и количественных характеристик зоопланктона четырех участков мелководий Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в летний и осенний сезоны. Участки различались защищенностью от ветрового и волнового воздействия, а также степенью зарастания макрофитами. Максимальное видовое богатство зоопланктона, питающихся в толще воды, отмечено на открытом и лишенном растительности участке, а добывающих пищу с поверхности субстрата – на закрытом мелководье, заросшем преимущественно одним видом погруженного растения. Наибольшие количественные показатели зоопланктона на всех участках отмечены летом. Независимо от сезона максимальными численностью и биомассой отличались сообщества на защищенном мелководье среди зарослей *Potamogeton lucens* L., что связано с густотой растительного покрова, благодаря которому беспозвоночные менее доступны рыбам.

Ключевые слова: коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные, макрофиты, открытая, закрытая и зарастающая литораль, численность, биомасса, способ добывания пищи.

Для цитирования. Гвоздарева, М.А., 2021. Количественные показатели и трофическая структура зоопланктона разнотипных участков мелководной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища. *Трансформация экосистем* 4 (3), 87–99. <https://doi.org/10.23859/estr-210317>

Введение

Прибрежная (литоральная) зона – важнейший биотоп водоемов, оказывающий существенное воздействие на формирование их гидрохимического и биологического режимов. Она характеризуется выраженной изменчивостью качественных и количественных характеристик сообществ гидробионтов, поскольку здесь наиболее ярко проявляется влияние уровня режима, происходит взаимодействие воздушных масс, суши, воды и

дна между собой, сказывается влияние волнового и ветрового перемешивания, отмечаются заросли макрофитов. Прибрежье отличается от глубоководных частей водоема более ранним прогревом весной, высокими абсолютными температурами воды летом, ранним охлаждением осенью, промерзанием грунтов в зимнее время (Буторин, 1984), а также большей обеспеченностью биогенными веществами, поступающими с водосборной площади (Корнева, 1983; Лаврентьева, 1977). В

литоральной зоне возникают особые условия для формирования и дальнейшего развития высшей водной растительности, выступающей здесь основным компонентом биоценозов и выполняющей ряд важных функций (главный продуцент первичного органического вещества, убежище и объект питания для разных групп животных, субстрат для нереста фитофильных рыб, естественный биофильтр между водосбросом и водоемом и др.) (Халиуллина и Яковлев, 2015). В связи с тем, что мелководья в ряде крупных водохранилищ занимают обширные площади, играют значительную роль в формировании их биологического режима и в первую очередь реагируют на изменяющиеся факторы среды, их изучение остается актуальным.

Площадь зарастающих мелководных участков Куйбышевского водохранилища составляет 8.5 тыс. га (Соловьева, 2008). Наиболее крупные массивы зарослей сосредоточены в Свияжском, Мешинском и Черемшанском заливах (Голубева и др., 1990а, б). Ключевой для воспроизводства и нагула молоди рыб Мешинский залив расположен в северной части Волжско-Камского плеса водохранилища в месте слияния двух крупных рек – Волги и Камы (N 55°21'14" E 49°23'59"). Он представляет собой затопленное водное расширение р. Меши и ее пойменных приустьевых участков, характеризуется слабо изрезанной береговой линией и испытывает интенсивное волновое воздействие. В заливе имеется большое количество мелководий и островов, служащих не только излюбленным местом нереста фитофильных видов рыб, но и местом нагула их молоди (Гвоздарева, 2018). В прибрежной части этого участка водохранилища нерестится в среднем около 40% всего рыбного населения водоема. По результатам исследований, проведенных в 2012–2017 гг., видовой состав личинок рыб представлен массовыми видами фитофилов, многие из которых являются и основными объектами промысла (Северов и др., 2018).

Известно, что зоопланктон – один из важнейших элементов кормовой базы молоди рыб (Гутельмахер, 1986; Киселев, 1969; Крылов, 2006; Попов и Мухортова, 2016). Многочисленные исследования фито- и зоопланктона указывают на то, что их обилие и разнообразие выше в защищенных от ветрового волнения биотопах прибрежья, что наиболее заметно проявляется в зарослях макрофитов (Зарубина и Ермолаева, 2014; Зимбалева, 1981; Мордухай-Болтовской, 1974, 1976). Среди растений создаются особые световые, температурные, гидрохимические, гидродинамические и трофические условия (Семенченко и др., 2013), а растительность, в свою очередь, служит дополнительным источником органики (Мордухай-Болтовской, 1976).

Наблюдения за развитием зоопланктона в Куйбышевском водохранилище ведутся с момента его

заполнения. Много работ посвящено комплексному исследованию формирования и динамики зоопланктонных сообществ в условиях зарегулированного стока р. Волги (Лазарева и др., 2018; Куйбышевское водохранилище, 1983; Романова, 2010; Чернышева и Соколова, 1960, 1964 и др.). В нескольких публикациях рассмотрены трофическая структура и пространственное распределение зоопланктона на мелководных участках Волжско-Камского плеса в районе Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (Борисович, 2005; Борисович и Яковлев, 2011). Для акватории Мешинского залива выполнялись работы, в рамках которых рассматривался видовой состав и показатели количественного развития зоопланктона (Гвоздарева, 2014). Однако исследования трофической структуры зоопланктона на мелководных участках, различающихся степенью зарастаемости макрофитами и защищенностью от ветрового и волнового воздействия, ранее не проводились; в связи с этим данная тема представляется актуальной.

Цель работы – описать трофическую структуру и количественные характеристики зоопланктона в разные сезоны вегетационного периода на разнотипных участках литоральной зоны Мешинского залива Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища.

Материалы и методы

Материал собирали на 6 станциях в 2017 г. в июле (в период максимального развития высшей водной растительности) и в октябре (в начале активных процессов отмирания и разложения растений). Изучаемые участки разделили на 4 категории по уровню защищенности от ветрового и волнового воздействия, а также по степени зарастания макрофитами: I – открытые участки, лишенные растительности (станции 2 и 5); II – защищенный участок, заросший преимущественно одним видом воздушно-водных растений (ст. 1); III – защищенный участок, заросший преимущественно одним видом погруженных растений с плавающими на поверхности воды листьями (ст. 4); IV – защищенные участки, заросшие воздушно-водными и погруженными высшими растениями (станции 3 и 6) (Табл. 1).

Интегральные пробы зоопланктона собирали от границы растительности с открытой водой вглубь зарослей через каждые 0.5–0.8 м, суммарно процеживая через планктонную сеть (размер ячеи 96 мкм) 50 л воды. Фиксацию и камеральную обработку проб проводили общепринятыми методами (Методические рекомендации..., 1982). Зоопланктон оценивали по видовому богатству, индексу видового разнообразия Шеннона, численности, биомассе, соотношению таксономических и трофических групп планктонных беспозвоночных. Индекс видового разнообразия Шеннона рас-

Табл. 1. Характеристика исследуемых участков литоральной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища.

Тип	Станция	Виды макрофитов
I	2	Лишен зарослей
	5	Лишен зарослей
II	1	Тростник южный – <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud
III	4	Рдест блестящий – <i>Potamogeton lucens</i> L., ограниченный песчаной косой, поросшей рогозом узколистным – <i>Typha angustifolia</i> L.
	3	Тростник южный, рогоз узколистный, сусак зонтичный – <i>Butomus umbellatus</i> L., пузырчатка обыкновенная – <i>Utricularia vulgaris</i> L., рдест блестящий, рдест гребенчатый – <i>Potamogeton pectinatus</i> L., рдест нитчатый – <i>Potamogeton gramineus</i> L., рдест пронзеннолистный – <i>Potamogeton perfoliatus</i> L., роголистник погруженный (темно-зеленый) – <i>Ceratophyllum demersum</i> L., кладофора – <i>Cladophora</i> sp.
IV	6	Манник гигантский – <i>Glyceria maxima</i> (Hartm.) Holmb., сусак зонтичный, ситняг болотный – <i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br., рдест блестящий, рдест гребенчатый, рдест пронзеннолистный, рогоз узколистный

считывали по численности без учета науплиусов и копеподитов Copepoda (Шитиков и др., 2003). Трофические группы водных беспозвоночных выделяли по способам передвижения и захвата пищи (Крылов, 2005; Чуйков, 1981a, b, 2018).

Результаты исследований

Видовой состав зоопланктона Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в исследуемый период был представлен 66 видами (Rotifera – 36, Cladocera – 20, Copepoda – 10), из них 3 – вселенцы Понто-Каспийского комплекса (*Heterocope caspia* Sars, 1897, *Cornigerius maeoticus* (Pengo, 1879), *Eurytemora caspia* Sukhikh et Alekseev, 2013) и 1 – бореально-арктический (*E. lacustris* (Poppe, 1887)).

Среди Rotifera наиболее разнообразно на изученных мелководьях представлены две экологические группы: вертикаторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (12 видов) и в толще воды (10) – представители семейств Brachionidae и Synchaetidae. В группе Cladocera наибольшее число видов отмечено среди плавающих первичных фильтраторов (9 видов из семейств Bosminidae и Daphniidae) и ползающе-плавающих вторичных фильтраторов (7 видов сем. Chydoridae). Среди Copepoda наибольшим видовым богатством отличались плавающие хищники (3 вида подсем. Cyclopinae). На всех исследуемых станциях обнаружены неполовозрелые особи Copepoda со смешанным типом питания и передвижения.

Летом в составе зоопланктона изученных мелководий обнаружено 53 вида: Rotifera – 25, Cladocera – 19, Copepoda – 9. Наибольшее число видов зафиксировано на мелководье IV-го типа – 27; на участке II-го типа отмечено 26 видов, на

мелководьях I-го и III-го типов – по 24. На участках I-го и II-го типов основу видового состава составляли Rotifera (53 и 50% соответственно), а на участках III-го и IV-го типов – Cladocera (46 и 44%).

Преобладающая доля видов беспозвоночных, добывающих пищу в толще воды (62%), зарегистрирована на мелководье I-го типа; эта же экологическая группа составляла более половины видового состава на участках II-го и IV-го типов (58 и 54% соответственно). Среди Rotifera доминировали вертикаторы (представители семейств Synchaetidae, Brachionidae, Filiniidae, Conochilidae, Dicranophoridae), наибольшая их доля отмечена на мелководье I-го (30%) и II-го типов (25%). Плавающие хищники (сем. Asplanchnidae) зарегистрированы на участках I-го, II-го и IV-го типов (< 4%). На всех изученных участках среди Cladocera ведущее положение (21%) занимали плавающие первичные фильтраторы (представители семейств Bosminidae, Daphniidae). Плавающие активные хищники (сем. Polyphemidae) встречались лишь на участках III-го и IV-го типов (4 и 2% соответственно). Доля видов Copepoda, добывающих пищу в толще воды и с поверхности субстрата, в среднем была везде одинаковой ($7 \pm 3\%$), однако максимальное число хищников, питающихся в толще воды (сем. Temoridae и п/сем. Cyclopinae), отмечалось на участке IV-го типа (11%).

Зоопланктеры, использующие пищу с поверхности субстрата, преобладали на защищенном участке, заросшем рдестом блестящим (III тип) (54%), наименьшая их доля (38%) отмечена на открытом мелководье (I тип), а на участках II-го и IV-го типов их доля составляла не более 46%. Коловратки-вертикаторы, связанные с субстратом (представители семейств Brachionidae,

Euchlanidae, Testudinellidae), в равных долях (по 17%) были обнаружены на защищенных участках (II–IV типы), меньше их было на открытом мелководье (13%). На участках I–III-го типов встречалось небольшое (< 6%) количество видов зоопланктона, добывающих пищу с поверхности субстрата из семейств Notommatidae и Trichocercidae. Среди ветвистоусых ракообразных преобладали вторичные фильтраторы из сем. Chydoridae, а наибольшая их доля (17%) отмечалась на закрытом участке IV-го типа. Доля видов из числа первичных фильтраторов (представители семейств Daphniidae и Sididae) невысокая, максимального значения (8%) она достигала на закрытом мелководье в зарослях рдеста (IV тип). Связанные с субстратом веслоногие ракообразные были максимально (12%) представлены на мелководье III-го типа и включали активных хищников (п/сем. Cyclopoidea) и собирателей (п/сем. Eucyclopoidea).

Летом средняя численность зоопланктона исследованных участков составляла 29.5 ± 17.1 тыс. экз./м³, биомасса – 680.9 ± 439.4 мг/м³. Наибольшие величины были характерны для участка III-го типа, наименьшие – для IV-го (Рис. 1). На всех типах мелководий основу численности и биомассы составляли Cladocera ($55.0 \pm 8.0\%$ и $71.0 \pm 12.0\%$ соответственно), вклад Rotifera и Copepoda был ниже (соответственно $22.0 \pm 4.0\%$ и $8.0 \pm 5.0\%$ по численности, $23.0 \pm 6.0\%$ и $21.0 \pm 9.0\%$ по биомассе) (Рис. 1).

Максимальная доля коловраток в общей численности отмечена на I-м и II-м типах мелководий, в общей биомассе – только на мелководье I-го типа. Ветвистоусые ракообразные наибольшую долю в общей численности составляли на закрытом мелководье, заросшем одним видом погруженного растения, а в общей биомассе – на участке, заросшем одним видом воздушно-водного растения. Доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона достигала максимальных величин на закрытом мелководье, заросшем воздушно-водными и погруженными растениями.

Наиболее высокие значения индекса Шеннона были отмечены на мелководье IV-го типа (4.06 бит/экз.), а минимальные – III-го типа (1.82 бит/экз.), в то время как на участках I и II-го типов – 3.28 и 3.66 бит/экз. соответственно.

Помимо отличий в видовом составе, были также выявлены различия трофической структуры зоопланктона. Так, незарастающее открытое мелководье (I тип) отличалось максимальной плотностью первичных фильтраторов за счет доминирования *Daphnia cucullata* (Sars, 1862), *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1785) и *B. (Eubosmina) coregoni* (Baird, 1857)), а также вертикаторов (*Keratella quadrata* (Müller, 1786)), добывающих пищу в толще воды (Табл. 2).

На участке II-го типа доля вертикаторов, связанных с субстратом, была выше за счет *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766). На закрытом и заросшем рдестом мелководье (III тип) за счет доминирования *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) отмечена максимальная численность и доля планктонных беспозвоночных, добывающих пищу с поверхности субстрата. Одновременно этот тип побережья характеризовался наибольшей численностью вертикаторов и хищных Cladocera, питающихся в толще воды, а также ползающе-плавающих вертикаторов, связанных с субстратом. На участке IV-го типа обнаружены максимальная численность и доля веслоногих хищников, добывающих пищу в толще воды (за счет доминирования *E. lacustris*, *Acanthocyclops vernalis* (Fisher, 1853)) и на субстрате (за счет доминирования *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857)). На этом же типе мелководья, в отличие от других, отмечена наибольшая доля ювенильных ракообразных. В целом на участке I-го типа преобладали плавающие мирные беспозвоночные, на участках II-го и III-го типов – связанные с субстратом фильтраторы и вертикаторы, на участке IV-го типа доля всех групп была примерно одинакова.

Осенью число обнаруженных видов зоопланктона сократилось до 40, среди которых Rotifera – 26, Cladocera – 8, Copepoda – 6. Закрытые мелководья II-го и III-го типов отличались наибольшим числом видов – по 20, на участке IV-го типа отмечено 14 видов, а на открытом мелководье без растительности (I тип) наблюдалось их минимальное число – 7. На всех исследуемых станциях основу видового состава зоопланктона формировали коловратки (71%) при максимальной доле на участках I-го (79%) и IV-го (77%) типов. Наибольшая доля видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных выявлена на мелководьях II-го (21 и 11% соответственно) и III-го (25 и 15%) типов.

На открытом и лишенном зарослей мелководье (I тип) отмечена максимальная доля видов, добывающих пищу в толще воды (57%) за счет вертикаторов (представителей семейств Synchaetidae и Brachionidae) (43%), а также хищников (сем. Synchaetidae и *Heterocope* spp.) (14%). Первичные фильтраторы среди ветвистоусых ракообразных (сем. Bosminidae) регистрировались лишь на мелководьях III-го и IV-го типов (5 и 3% соответственно), где также присутствовали неактивные хищники (*Eurytemora* spp.) (10 и 6%).

Виды зоопланктона, добывающих пищу с поверхности субстрата, максимально представлены на защищенных мелководьях II–IV-го типов (64, 65 и 68%), а минимальная их доля (43%) – на мелководье I-го типа. При этом на участках III-го и IV-го типов наибольшая доля видов относилась к вертикаторам (представители семейств Brachionidae, Euchlanidae, Testudinellidae и Trichotriidae) (25 и 37% соответственно). Состав Cladocera на всех

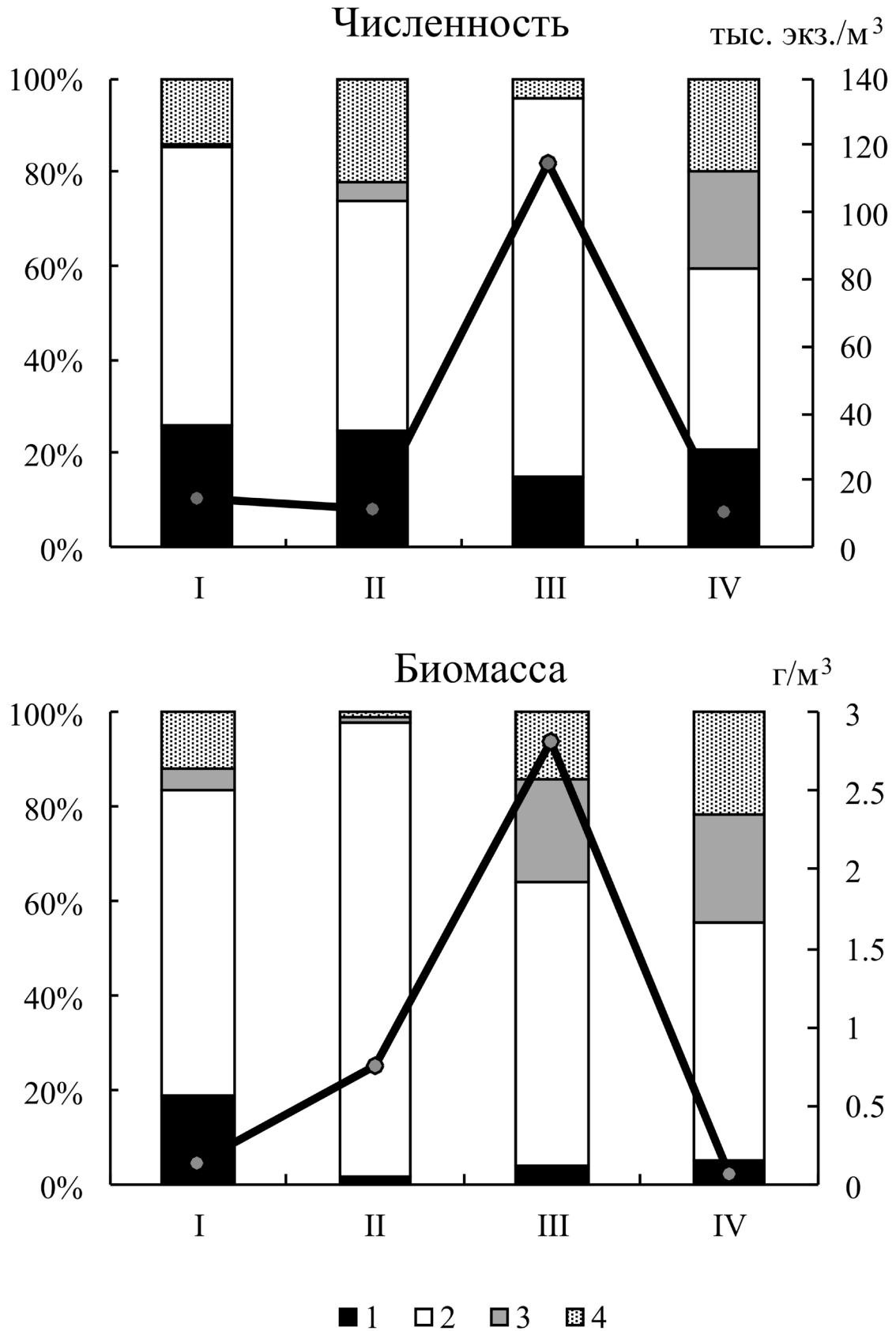


Рис. 1. Количественные показатели и доля таксономических групп зоопланктона Мешинского залива на разных типах мелководья в июле 2017 г. 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – взрослые Соперода, 4 – ювенильные Соперода. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Табл. 2. Численность и доля в общей численности зоопланктона экологических групп беспозвоночных летом 2017 г. 1а – плавание/вертикация; 1б – плавание/первичная фильтрация; 2а – плавание/захват и всасывание; 2б – плавание/фильтрация и захват; 3б – плавание/активный захват; 4а – плавание и ползание/вертикация; 5а – ползание и плавание/всасывание; 5б – ползание и плавание/вторичная фильтрация; 6б – плавание и ползание/собирающие; 7 – ползание и плавание/активный захват; 8 – плавание и прикрепление к субстрату/первичная фильтрация; 10 – смешанная по типам питания и передвижения. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Способ передвижения	Экологическая группа	Таксон	Численность, экз./м ³				Доля в общей численности, %			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
Плавающие	1а	Rotifera	2050	575	6100	425	15.8	5.0	5.3	4.1
	1б	Cladocera	5775	2625	27300	2270	38.2	22.7	23.7	21.7
	2а	Rotifera	187.5	225	0	12.5	1.5	1.9	0.0	0.1
	2б	Copepoda	37.5	50	75	256.5	0.3	0.4	0.1	2.5
	3б	Cladocera	0	50	425	25	0.0	0.4	0.4	0.2
	3б	Copepoda	12.5	50	150	187.5	0.1	0.4	0.1	1.8
	Всего		8063	3575	34050	3177	55.9	30.9	29.6	30.4
Связанные с субстратом	4а	Rotifera	850	1850	10600	1056.5	6.8	16.0	9.2	10.2
	5а	Rotifera	175	25	125	0	1.3	0.2	0.1	0.0
	5б	Cladocera	750	550	325	657	5.1	4.8	0.3	6.4
	6б	Copepoda	37.5	375	50	25	0.3	3.2	0.0	0.2
	7	Copepoda	0	0	125	300.5	0.0	0.0	0.1	2.9
	8	Cladocera	2775	2100	64575	607	15.3	18.1	56.2	5.9
	Всего		4588	4900	75800	2646	28.8	42.3	65.9	25.5
Смешанный	10	Copepoda	2038	2525	3725	3482	14.2	21.8	3.2	33.4

типах мелководья был сформирован вторичными (сем. Chydoridae) и первичными (семейства Daphniidae и Sididae) фильтраторами, добывающими пищу с поверхности субстрата. Однако на закрытых мелководьях, заросших преимущественно одним видом водных растений (II и III типы), их доля была больше (21 и 20%), чем на мелководьях I-го и IV-го (14 и 11%) типов. Среди веслоногих ракообразных на мелководьях II-го и III-го типов наибольшую долю составляли виды п/сем. Eucyclopiniae – собиратели-эврифаги, связанные с субстратом (11 и 5%), а на участках IV-го типа – активные хищники из п/сем. Cyclopiniae (3%).

Средняя численность осеннего зоопланктона исследованных участков составляла 7.2 ± 2.6 тыс. экз./м³, биомасса – 22.7 ± 10.9 мг/м³. Наибольшие значения были характерны для участка III-го типа, наименьшие – для I-го и IV типов мелководий (Рис. 2). Основу численности формировали Rotifera ($43.9 \pm 8.5\%$) и Copepoda ($41.6 \pm 9.9\%$), доля Cladocera была минимальной ($14.6 \pm 3.9\%$). Наибольший вклад в общую биомассу вносили Copepoda ($54.0 \pm 6.0\%$), доля Rotifera составила $23.3 \pm 8.1\%$, Cladocera – $18.7 \pm 5.5\%$. Максимальная доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона отмечена на закрытом мелководье, заросшем тростником (II тип), ветвистоусых ракообразных – на закрытом участке, заросшем рдестом (III тип), веслоногих ракообразных – на открытом не заросшем участке и на закрытом мелководье с комплексом воздушно-водных и погруженных высших растений (I и IV типы).

Наиболее высокое значение индекса видового разнообразия зафиксировано на участке IV-го типа (2.92 бит/экз.), наименьшее – на участке III-го типа (2.03 бит/экз.), а на участках I-го и II-го типов они были практически одинаковыми (2.38 и 2.40 бит/экз. соответственно).

Зоопланктон прибрежных участков I-го (при доминировании *Keratella quadrata* и *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879)) и II-го (при доминировании *Polyarthra vulgaris* (Carlin, 1943) и *P. major* (Skorikov, 1896)) типов характеризовался максимальной долей плавающих беспозвоночных за счет вертикаторов, наибольшая численность которых отмечалась на мелководье II-го типа (Табл. 3).

На мелководьях II–IV-го типов доля беспозвоночных, связанных с субстратом, составляла более 50% от общей численности зоопланктона. На участках II-го и III-го типов за счет доминирования *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832) отмечена наибольшая численность и доля в общей численности вертикаторов, связанных с субстратом. Одновременно, на участках III-го и IV-го типов за счет доминирования *Chydorus sphaericus* (Müller, 1776) и *Disparalona rostrata* (Koch, 1841) значительный вклад в общую численность вносили вторичные фильтраторы, добывающие

пищу с поверхности субстрата. Мелководье III-го типа отличалось максимальной численностью и долей первичных фильтраторов, связанных с субстратом (*Sida crystallina*), а также наибольшей численностью ювенильных Copepoda. Зоопланктон участка IV-го типа отличался от других мелководий наиболее высокой численностью и долей в общей численности коловраток, связанных с субстратом, за счет доминирования *Trichocerca pusilla* (Lauterborn, 1898) (тип питания – всасывание) и коловраток *Lecane* spp. (тип питания – вертикация и всасывание).

Обсуждение результатов

Данные большинства исследований свидетельствуют, что на заросших и защищенных мелководьях водоемов и водотоков видовое богатство, численность и биомасса планктонных беспозвоночных больше, чем на открытых и лишенных макрофитов участках (Ермолаева и др., 2016; Мордухай-Болтовской, 1976; Столбунова, 1976; Столбунова и Столбунов, 2010). Заросли макрофитов способствуют развитию зоопланктона, создавая убежища и защищая его от планктоноядных рыб и крупных беспозвоночных хищников. Вместе с тем густые заросли изменяют динамику вод, уменьшая скорость течения и препятствуя развитию ветровых волн (Бреховских и др., 2008; Dembowska and Napiórkowski, 2015; Janse et al., 1998; Lucena-Moya and Duggan, 2011). Кроме того, в защищенных от ветра и прогреваемых мелководьях формируются благоприятные условия для развития фитопланктона (Халиуллина и Яковлев, 2015; Чернышева и Соколова, 1960), составляющего основу питания беспозвоночных.

Однако в определенных условиях водная растительность может развиваться чрезмерно. Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1976) отмечал снижение численности зоопланктона и молоди рыб в зарослях воздушно-водной растительности, а в плотных зарослях молодь рыб вовсе могла отсутствовать. По мере развития зарослей (увеличения густоты, высоты над дном и т.д.) условия нагула рыб-планктофагов ухудшаются вследствие снижения доступности корма. В густых зарослях макрофитов беспозвоночные успешнее осуществляют поиск убежища в случае опасности, а рыбе труднее их обнаружить из-за ухудшения видимости и сложнее добыть ввиду стесненности маневра в ограниченном пространстве среди зарослей (Герасимов, 2007). Очевидно, что по этой причине наибольшие количественные показатели зоопланктона и в июле, и в октябре регистрировались на защищенном участке, плотно заросшем преимущественно одним видом погруженного высшего водного растения с плавающими на поверхности листьями (III тип).

Вместе с тем зоопланктон наиболее сходного мелководного участка, заросшего комплексом воз-

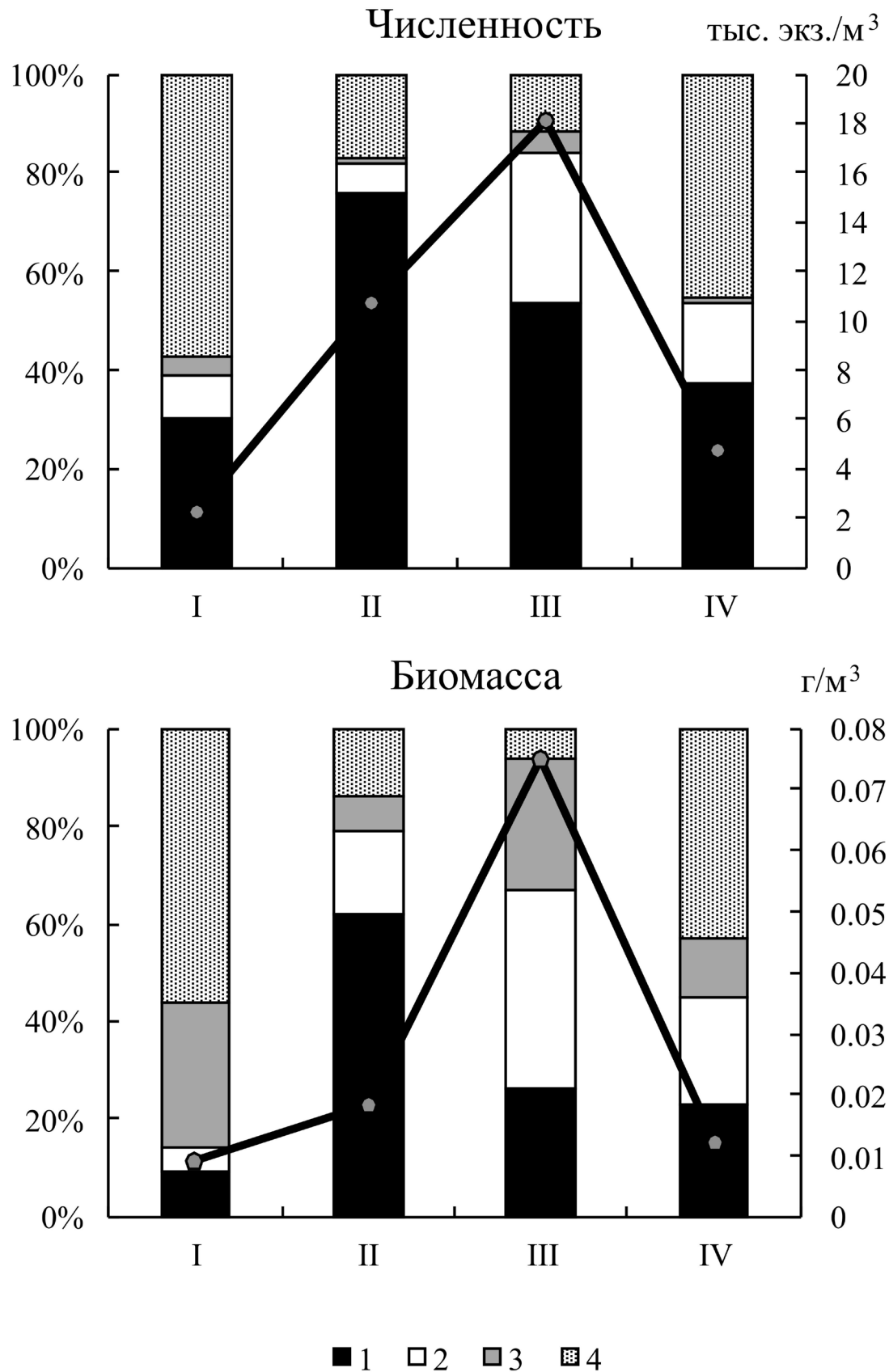


Рис. 2. Количественные показатели и доля основных групп зоопланктона Мешинского залива на разных типах мелководья в октябре 2017 г. 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – взрослые Соперода, 4 – ювенильные Соперода. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Табл. 3. Численность и доля в общей численности зоопланктона экологических групп беспозвоночных осенью 2017 г. 1а – плавание/вертикация; 1б – плавание/первичная фильтрация; 2а – плавание/захват и всасывание; 2б – плавание/фильтрация и захват; 2в – плавание/фильтрация и активный захват; 3б – плавание/активный захват; 4а – плавание и ползание/вертикация; 5а – ползание и плавание/всасывание; 5б – ползание и плавание/вторичная фильтрация; 6б – плавание и ползание/собирающие; 7 – ползание и плавание/активный захват; 8 – плавание и прикрепление к субстрату/первичная. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Способ передвижения	Экологическая группа	Таксон	Численность, экз./м ³				Доля в общей численности, %			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
	1а	Rotifera	545	2925	725	322.5	25.9	27.1	3.9	6.5
	1б	Cladocera	0	0	25	37.5	0	0	0.1	0.6
	2а	Rotifera	0	0	50	0	0	0	0.28	0
Плавающие	2б	Соперода	0	0	575	75	0	0	3.2	1.2
	2в	Соперода	112.5	0	0	0	4.2	0	0	0
	3а	Rotifera	10	0	0	0	0,7	0	0	0
		Всего	667.5	2925.0	1375.0	435.0	30.6	22.2	7.6	8.4
	4а	Rotifera	57.5	5100	8700	1195	2.8	47.3	47.9	23.1
	4б	Rotifera	0	75	50	147.5	0	0.7	0.3	2.6
	5а	Rotifera	0	50	200	240	0	0.5	1.1	4.8
	5б	Cladocera	202.5	525	5000	757.5	8.8	4.9	27.6	15.8
Связанные с субстратом	5б	Соперода	0	50	150	0	0	0.5	0.8	0
	6б	Соперода	0	25	0	0	0	0.2	0	0
	7	Соперода	0	0	0	12.5	0	0	0	0.2
	8	Cladocera	0	125	500	0	0	1.2	2.8	0
		Всего	260	5950.0	14600.0	2352.5	11.6	55.2	80.4	46.5
Смешанный	10	Соперода	1117.5	1875.0	2150.0	1625.0	56.9	17.4	11.9	45.1

душно-водных и погруженных растений (IV тип), летом отличался минимальными численностью и биомассой. Известно, что в разреженных зарослях макрофитов зоопланктон более доступен малькам, чем в плотных зарослях (Черевичко, 2007). Разовый лов газовой волокушей (6 м), осуществленный в июле, показал, что на один заброд с пересчетом на 30 м среднее количество экземпляров на участке IV-го типа составило 2900, II-го типа – 304. Известно, что выедание рыбами приводит к сокращению численности и биомассы зоопланктона в первую очередь за счет Cladocera (Гиляров, 1987; Садчиков, 2007; Brooks and Dodson, 1965; Hrbáček, 1962; Stenson et al., 1978). Очевидно, по этой причине на мелководье IV-го типа, где обнаружена высокая плотность молоди рыб, отмечены минимальные численность и биомасса летнего зоопланктона (и в частности Cladocera). В то же время здесь наблюдались наибольшие численность и биомасса Copepoda, отличающихся большей подвижностью и способностью избегать хищников. Кроме того, о выедании зоопланктона свидетельствует минимальная средняя индивидуальная масса организмов на участке IV-го типа, где она составляла 0.011 мг, в то время как на участке II-го типа – 0.065 мг. Максимальная величина индекса Шеннона для зоопланктона, наблюдаемая на мелководье с большой плотностью рыб, также может быть связана с выеданием. Дело в том, что рыбы выбирают наиболее заметные и/или многочисленные пищевые объекты (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). Вследствие их выедания снижается степень доминирования одного вида, в результате чего значение индекса Шеннона увеличивается (Крылов и др., 2016).

Открытое мелководье, лишенное растительности (I тип), характеризовалось минимальными количественными показателями планктонных беспозвоночных лишь только в конце вегетационного периода. Однако в июле численность зоопланктона в этом типе прибрежья находилась практически на одном уровне с показателями участков II-го и IV-го типов, а биомасса превышала значения, отмеченные на мелководье IV-го типа. По всей видимости, этому способствовала высокая температура воды и минимальный пресс со стороны молоди рыб, избегающей открытых участков мелководий для защиты от ветра, волн и хищников.

Вполне закономерно изменялась трофическая структура зоопланктона. Во-первых, осенью в связи с предшествующим накоплением детрита на субстрате в течение вегетационного периода, в зоопланктоне всех исследованных участков мелководья возрастала доля плавающе-ползающих и ползающе-плавающих беспозвоночных. Во-вторых, на открытом участке без зарослей отмечена максимальная доля плавающих организмов, а на зарастающих макрофитами – связанных с суб-

стратом. При этом в связи с наибольшей защищенностью от волнового и ветрового воздействия, а также контроля со стороны хищников, среди плавающих и связанных с субстратом организмов максимальной долей в летний сезон отличались представители ветвистоусых ракообразных.

Выводы

Видовой состав зоопланктона Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в исследуемый период был представлен 66 видами (Rotifera – 36, Cladocera – 20, Copepoda – 10). Летом на 6 исследованных станциях зарегистрировано 53 вида, средняя численность которых составляла 29.5 ± 17.1 тыс. экз./м³, а биомасса – 680.9 ± 439.4 мг/м³, осенью – 40 видов с численностью 7.2 ± 2.6 тыс. экз./м³ и биомассой 22.7 ± 10.9 мг/м³.

Летом и осенью планктонные беспозвоночные, добывающие пищу из толщи воды, максимально представлены на открытых, лишенных растительности, мелководных участках, а добывающие пищу с поверхности субстрата – на закрытых мелководьях, заросших либо погруженными, либо воздушно-водными и погруженными высшими водными растениями.

Закрытые мелководья, заросшие преимущественно одним видом растений из группы погруженных с плавающими на поверхности воды листьями, в оба сезона отличались наиболее высокими количественными показателями зоопланктона. Открытые мелководья, лишенные растительности, характеризовались минимальными значениями численности и биомассы только в октябре. Летом наименьшие количественные показатели развития планктонных беспозвоночных фиксировались на участке с высоким видовым разнообразием высших водных растений.

Важную роль в формировании количественных показателей и структуры зоопланктона играет контроль сверху. Закрытые участки, где произрастали воздушно-водные растения (отдельно или в комплексе с погруженными), в среднем характеризовались невысокими показателями численности и биомассы зоопланктона. Ряд структурных и количественных показателей сообщества свидетельствует, что это связано с сильным прессом со стороны молоди рыб. Защищенный мелководный участок, заросший плотными зарослями одного вида погруженного водного растения с плавающими на поверхности листьями, характеризовался наиболее высокими количественными показателями зоопланктона. Это может быть связано с густотой растительного покрова, препятствующего проникновению рыб и их молоди.

ORCID

М.А. Гвоздарева  [0000-0002-1483-1652](https://orcid.org/0000-0002-1483-1652)

Список литературы

- Борисович, М.Г., 2005. Сравнительное изучение сообществ зоопланктона зарослей *Typha angustifolia* L. и открытой литорали Куйбышевского водохранилища в Саралинском участке Волжско-Камского заповедника. *Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника* 6, 61–70.
- Борисович, М.Г., Яковлев, В.А., 2011. Трофическая структура зоопланктона разнотипных мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища. *Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки* 153, 214–227.
- Бреховских, В.Ф., Казмирук, В.Д., Вишневская, Г.Н., 2008. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. Наука, Москва, Россия, 315 с.
- Буторин, Н.В., 1984. Абиотические факторы продуктивности водохранилищ. В: Буторин, Н.В., Поддубный, А.Г. (ред.), *Биологические ресурсы водохранилищ*. Наука, Москва, СССР, 8–23.
- Гвоздарева, М.А., 2014. Зоопланктон Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в 2013 г. *Тезисы докладов XVI межрегиональной научно-практической конференции «Природа Симбирского Поволжья»*. Ульяновск, Россия, 106–113.
- Гвоздарева, М.А., 2018. Биоразнообразие зоопланктона прибрежных участков Мешинского залива Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г. *Тезисы докладов VI научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса»*. Москва, Россия, 67–73.
- Герасимов, Ю.В., 2007. Трофические отношения рыб в зарослях макрофитов пресноводных водоемов. *Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции «Актуальные вопросы изучения микро-, мейо-зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов»*. Борок, Россия, 72–100.
- Гиляров, А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. Наука, Москва, СССР, 191 с.
- Голубева, И.Д., Папченков, В.Г., Шпак, Т.Л., 1990а. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Ч. 1. Казанский институт биологии, Казань, Россия, 83 с.
- Голубева, И.Д., Папченков, В.Г., Шпак, Т.Л., 1990b. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Ч. 2. Казанский институт биологии, Казань, Россия, 128 с.
- Гутельмехер, Б.Л., 1986. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Наука, Ленинград, СССР, 155 с.
- Ермолаева, Н.И., Зарубина, Е.Ю., Двуреченская, С.Я., 2016. Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища. *Поволжский экологический журнал* 2, 155–166. <https://www.doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-155-166>
- Зарубина, Е.Ю., Ермолаева, Н.И., 2014. Сезонная динамика макрофитов и зоопланктона литоральной зоны Новосибирского водохранилища в 2013 г. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований* 11, 216–220.
- Зимбалева, Л.Н., 1981. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Наукова думка, Киев, СССР, 216 с.
- Киселев, И.А., 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Наука, Ленинград, СССР, 658 с.
- Корнева, Л.Г., 1983. Планктонные альгоценозы прибрежья Рыбинского водохранилища. В: Монаков, А.В. (ред.), *Пресноводные гидробионты и их биология (Труды ИБВВ АН СССР. Вып. 48/51)*, 38–51.
- Крылов, А.В., 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. Наука, Москва, Россия, 263 с.
- Крылов, А.В., 2006. Гидробиология малых рек. Введение: Научно-популярное издание. Рыбинский Дом печати, Рыбинск, Россия, 110 с.
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Болотов, С.Э., Акопян, С.А., Косолапов, Д.Б. и др., 2016. Изменения экосистемы озера Севан и особенности структуры основных элементов его биоты в период повышения уровня воды. В: Крылов, А.В. (ред.), *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды*. Филигрань, Ярославль, Россия, 253–272.
- Куйбышевское водохранилище, 1983. Монаков, А.В. (ред.). Наука, Москва, СССР, 214 с.

- Лаврентьева, Г.М., 1977. Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада. Известия ГосНИОРХ. Т. 114. 166 с.
- Лазарева, В.И., Сабитова, Р.З., Соколова, Е.А., 2018. Особенности структуры распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги. *Труды Института биологии внутренних вод Российской академии наук* **82/85**, 28–51. <https://www.doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0011>
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция, 1982. Винберг, Г.Г., Лаврентьева, Г.М. (ред.). ГосНИОРХ, Ленинград, СССР, 33 с.
- Мордухай-Болтовской, Ф.Д., 1974. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. В: Кудинов, К.А. (ред.), *Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище*. Северо-Западное книжное издательство, Вологда, СССР, 158–195.
- Мордухай-Болтовской, Ф.Д., 1976. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги. В: Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), *Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ*. Ярославль, СССР, 3–12.
- Попов, А.И., Мухортова, О.В., 2016. Пелагический и литоральный зоопланктон Саратовского водохранилища: видовой состав, биологические инвазии, особенности формирования фауны. Кассандра, Тольятти, Россия, 158 с.
- Романова, Е.П., 2010. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища. *Тезисы докладов конференции Института экологии Волжского бассейна РАН «Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любимцевские чтения)»*. Тольятти, Россия, 159–164.
- Садчиков, А.П., 2007. Планктология. Ч. 1: Трофические и метаболические взаимоотношения. МАКС-Пресс, Москва, Россия, 240 с.
- Северов, Ю.А., Кузнецов, В.А., Шакирова, Ф.М., Кузнецов, В.В., 2018. Оценка численности ранней молоди рыб на прибрежных нерестилищах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища. *Водные биоресурсы и их рациональное использование* **2**, 33–40. <http://www.doi.org/10.24143/2073-5529-2018-2-33-40>
- Семенченко, В.П., Разлуцкий, В.И., Бусева, Ж.Ф., Палаш, А.Л., 2013. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. *Беларуская навука*, Минск, Беларусь, 172 с.
- Соловьева, В.В., 2008. Структура и динамика растительного покрова экотонных природно-технических водоемов Среднего Поволжья. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Тольятти, Россия, 44 с.
- Столбунова, В.Н., 1976. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. В: Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), *Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ*. Институт биологии внутренних вод АН СССР, Ярославль, СССР, 170–212.
- Столбунова, В.Н., Столбунов, И.А., 2010. Зоопланктон как кормовой ресурс молоди рыб в прибрежном мелководье Рыбинского водохранилища. *Вестник Днепропетровского университета. Биология, экология* **18** (2), 106–111.
- Халиуллина, Л.Ю., Яковлев, В.А., 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Академия наук РТ, Казань, Россия, 171 с.
- Черевичко, А.В., 2007. Зоопланктон зарослей высшей водной растительности озера Полисто. *Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции «Актуальные вопросы изучения микро-, мейо-зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов»*. Борок, Россия, 297–300.
- Чернышева, Э.Р., Соколова, К.Н., 1960. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища по наблюдениям 1958 и 1959 гг. *Труды Татарского отделения ГосНИОРХ* **9**, 40–71.
- Чернышева, Э.Р., Соколова, К.Н., 1964. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища в 1960–1962 гг. *Труды Татарского отделения ГосНИОРХ* **10**, 65–79.
- Чуйков, Ю.С., 1981а. Анализ трофической структуры планктонного сообщества. В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Основы изучения пресноводных экосистем*. Зоологический институт, Ленинград, СССР, 45–52.

- Чуйков, Ю.С., 1981b. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод. *Экология* 3, 71–77.
- Чуйков, Ю.С., 2018. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения. *Астраханский вестник экологического образования* 3 (45), 175–185.
- Шитиков, В.К., Розенберг, Г.С., Зинченко, Т.Д., 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия, 463 с.
- Brooks, J.L., Dodson, S.I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150, 28–35.
- Dembowska, E.A., Napiórkowski, P., 2015. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland. *Journal of Limnology* 74 (2), 346–357.
- Hrbaček, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozprawy České akademie* 72 (10), 1–116.
- Janse, J.H., Van Donk, E., Aldenberg, T.A., 1998. A model study on the stability of the macrophyte-dominated state as affected by biological factors. *Water Research* 32 (9), 2696–2706.
- Lucena-Moya, P., Duggan, I.C., 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45, 279–287.
- Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39, 335–354.
- Murdoch, W.W., Avery, S., Smyth, M.E.B., 1975. Switching in predatory fish. *Ecology* 56, 1094–1105.
- Stenson, J.A.E., Bohlin, T., Henrikson, L., Nilsson, B.I., Nyman, H.G., Oscarson, H.G., Larson, P., 1978. Effects of fish removal from a small lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 20, 794–801.

Article

Quantitative indicators and trophic structure of zooplankton in different types of shallow water zone in Meshinsky Bay (Kuibyshev Reservoir)

Margarita A. Gvozdareva 

Tatar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“TatarstanNIRO”), ul. Tazi Gizzata 4, Kazan, 420111 Russia

rita_6878@mail.ru

Abstract. The trophic structure and quantitative characteristics of zooplankton in four shallow water areas of Meshinsky Bay of Kuibyshev Reservoir were studied in the summer and autumn seasons. The sites differed in their protection from wind and wave impacts, and in intensity of macrophyte overgrowth. The maximum species richness of zooplankters feeding in the water column was observed in open and vegetation-free shallow water and foraging from the surface of the substrate in closed areas, overgrown mainly with one type of submerged plant. The highest quantitative indicators of zooplankton in all areas were observed in summer. Regardless of the season, the maximum abundance and biomass of communities was observed in protected shallow water in thickets of *Potamogeton lucens* L. This is associated with the density of vegetation cover protecting invertebrates from predation by fish.

Keywords: Rotifera, Cladocera, Copepoda, Crustacea, macrophytes, littoral zone, overgrown, abundance, biomass, feeding strategy.