

УДК 574.52:574.583:581.526.3(282.256.138)

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА В ЛИТОРАЛИ НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. И. Ермолаева, Е. Ю. Зарубина, С. Я. Двуреченская

*Новосибирский филиал Института водных и экологических проблем СО РАН
Россия, 630090, Новосибирск, Морской просп., 2
E-mail: zeurl1@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.06.15 г.

Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища. – Ермолаева Н. И., Зарубина Е. Ю., Двуреченская С. Я. – Приведены результаты суточного мониторинга температуры воды, гидрохимических показателей, а также состава и структуры зоопланктона в защищенной зарастающей и незарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища. Полученные данные позволили выявить различия в суточной динамике температуры воды, гидрохимических и гидробиологических показателей разнотипных участков литорали. Особенности горизонтальных миграций зоопланктона определяются степенью зарастания мелководий. Заросли макрофитов формируют особый гидрохимический и гидротермический режим, выступают убежищем, как для крупных, так и для мелких видов зоопланктона, защищая их от пресса хищников и неблагоприятного гидродинамического воздействия.

Ключевые слова: суточная динамика, литораль, зоопланктон, макрофиты, кислород, температура, водохранилище.

Daily dynamics of hydrochemical characteristics and zooplankton in the littoral of the Novosibirsk reservoir. – Yermolaeva N. I., Zarubina E. Yu., and Dvurechenskaya S. Ya. – Our results of daily monitoring of the water temperature, hydrochemical parameters, as well as the zooplankton composition and structure in the protected overgrown and non-overgrown littoral of Berd's Bay of the Novosibirsk reservoir are presented. The data obtained allow us to reveal differences in the daily dynamics of the water temperature, hydrochemical and hydrobiological characteristics of littoral areas of different types. Features of the horizontal migrations of zooplankton are determined by the water overgrowing degree. Macrophytes form a special hydrochemical and hydrothermal mode and act as a refuge for both large and small zooplankton species, protecting them from predators and adverse hydrodynamic effects.

Key words: daily dynamics, littoral, zooplankton, macrophytes, oxygen, temperature, reservoir.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-155-166

ВВЕДЕНИЕ

Литоральная зона водоёмов отличается особым режимом функционирования биоценозов, связанным с постоянно меняющимися условиями окружающей 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. Это обеспечивает мозаичность биотопов, различающихся в

вертикальном и горизонтальном направлении, а также высокое видовое разнообразие и продуктивность биоценозов.

Литораль является экологическим барьером между водосбором и основной акваторией. Важнейшую роль здесь играют макрофиты и беспозвоночные организмы-фильтраторы, которые участвуют в процессах естественного самоочищения водоёмов (Семенченко и др., 2013; Rasporov et al., 2002). Высшая водная растительность является структурообразующим фактором для водных биоценозов. В растительных сообществах создаются отличные от открытой воды световые, термические и химические условия, сильно меняющиеся в течение суток (Распопов, 2002). Заросли макрофитов способствуют развитию зоопланктона, с одной стороны, создавая убежища и защищая его от планктоноядных рыб и крупных беспозвоночных хищников. С другой стороны, густые заросли изменяют динамику вод, уменьшая скорость течения и препятствуя развитию ветровых волн, что позволяет планктонным организмам развиваться более продолжительное время (Бреховских и др., 2008; Janse et al., 1998; Basu et al., 2000; Lucena-Moya, Duggan, 2011; Dembowska, Napiórkowski, 2015).

Цель исследования – изучение суточной динамики гидрохимических показателей и структурных характеристик зоопланктона в защищенной зарастающей и незарастающей (открытой) литорали крупного равнинного водохранилища (на примере Новосибирского водохранилища), что позволит приблизиться к пониманию внутриводоёмных процессов и процессов круговорота вещества и энергии в водных экосистемах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за суточной динамикой температуры воды и гидрохимических показателей (O_2 , БПК₅, pH), а также составом и структурой зоопланктона в литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища проводились 19 – 20 августа 2013 г. в период летней стабилизации уровня воды в водохранилище. Суточные наблюдения проводились в защищенной зарастающей и незарастающей (на расстоянии 15 м от зарослей) литорали. Глубина на станциях отбора проб составляла 1.6 м. Расстояние от уреза воды до точки отбора проб в зарастающей литорали около 15 м, в незарастающей – около 40 м. Отбор проб и измерение температуры проводили в поверхностном слое воды (глубина 0.2 – 0.4 м).

В незарастающей литорали проводили непрерывные измерения температуры, O_2 и pH с помощью многопараметрического зонда качества воды YSI 6600 V2-4. В зарастающей литорали пробы воды отбирали каждые 3 часа, измерение температуры проводили гидрологическим термометром, измерение кислорода методом Винклера, pH-кондуктометром. Определение гидрохимических показателей выполнялось в аккредитованном отделе ФГУ «ВерхнеОбьрегионводхоз» Минприроды РФ. Перед началом наблюдений там же кондуктометр и термометр были проверены и откалиброваны с показаниями зонда.

Отбор проб зоопланктона проводился одновременно с отбором гидрохимических проб каждые 3 часа. Пробы отбирали в незарастающей и зарастающей литорали процеживанием 50 л воды через планктонную сеть Апштейна (газ № 72) и обрабатывали общепринятыми методами (Руководство..., 1992).

Геоботанические описания выполнены с применением стандартных методов, продуктивность макрофитов определяли по их биомассе на укосных площадках размером 0.25 м^2 (Папченков, 2001).

В период наблюдений температура воздуха 19 августа колебалась в пределах $21 - 23^\circ\text{C}$, 20 августа – $18 - 21^\circ\text{C}$. Наблюдалось «цветение» фитопланктона в поверхностном слое.

Соответствие распределений выборочных параметров нормальному закону проверено с использованием критерия согласия Пирсона. В большинстве анализируемых выборок распределение не соответствовало нормальному распределению и требовало использования непараметрических методов анализа данных. Для сопоставления данных, полученных на различных участках (зарастающая и открытая литораль), был использован непараметрический критерий парных сравнений Вилкоксона, позволяющий оценить достоверность полученных различий. Критерий хорошо работает, когда число наблюдений $5 \leq n \leq 50$. Для рядов данных с достоверными различиями (уровень значимости $p \leq 0.05$) вычислялись коэффициенты ранговой корреляции Спирмена. Полученные эмпирические значения коэффициента сопоставляли с соответствующим критическим значением для уровня значимости $p \leq 0.05$ из таблицы критических значений коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием пакета программ «STATISTICA v 5.5 А».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Новосибирском водохранилище литораль составляет 33.6% акватории, но из-за широкого распространения абразионных берегов, активных гидродинамических процессов и нестабильности грунтов зарастает высшей водной растительностью, преимущественно в заливах и на заостровных участках мелководий.

Наиболее благоприятные условия для роста и развития макрофитов создаются в Бердском заливе. Зарастание наблюдается вдоль берегов, излучин, островов до глубины 3.5 – 4.0 м. Большую роль в зарастании играет погруженная растительность, среди которой доминируют сообщества гидриллы мутовчатой (*Hydrilla verticillata* (L. fill.) Royle) и роголистника погруженного (*Ceratophyllum demersum* L.), образующие на глубине 1.0 – 2.0 м плотный густой травостой (более 400 экз./м²). Проективное покрытие в этих сообществах достигает 95%, биомасса – 656 – 1104 г/м² в воздушно-сухом весе.

Температура воды. Суточный ход температуры воды, как в открытой, так и в зарастающей литорали в период наблюдений характеризовался максимумом в дневные часы и минимальными значениями в ночные и утренние часы. В целом суточный ход температуры воды в поверхностном слое в значительной степени отражал ход температуры воздуха (рис. 1).

В открытой литорали в первый день наблюдений при слабом ветре (около 1 м/с) и спокойном состоянии водной поверхности вода прогревалась интенсивней, чем на второй день, когда произошло понижение температуры воздуха, усиление ветра (порывы до 5 м/с) и появилось волнение. При волнении, как правило,

происходит отдача тепла в атмосферу и поэтому колебания температуры сглаживаются. На второй день наблюдений температура воды в 15:00 была уже на 1.5°C ниже.

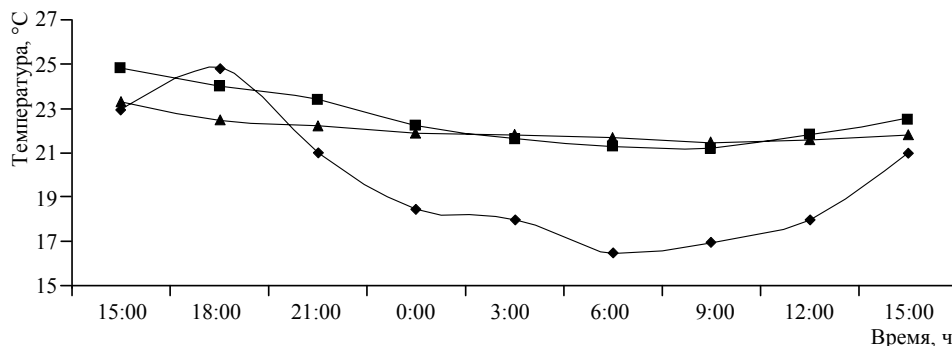


Рис. 1. Суточный ход температуры воздуха (♦) и воды в зарастающей (■) и открытой (▲) литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

По мнению ряда исследователей (Журавлева, 1973; Распопов, 2002), заросшие участки прогреваются медленнее и меньше открытых, так как проникновению солнечных лучей вглубь зарослей мешает масса листьев и побегов растений. Однако в период наших наблюдений суточный ход температуры воды в зарастающей литорали был более выражен и максимальные значения были выше, чем в незарастающей литорали. Суточный ход температуры воды в зарослях имел один максимум в 15:00, который совпадал с максимумом на открытом участке, но был больше его по абсолютной величине. В темное время суток температура воды в зарослях падала до минимума и начинала расти только к утру следующего дня. При волнении она снижалась, но все же была выше, чем на открытом участке, так как в зарослях волнение гасится.

Возможно, основным фактором, определяющим температуру воды в густых растительных группировках, является не только плотность зарослей, но и размер листовой пластины растений. Так как наблюдения проводили в густых зарослях (более 400 экз./м²) гидриллы и роголистника, имеющих, однако, небольшие по размерам (гидриллы) или рассеченные на узкие сегменты (роголистник) листья, то они не препятствовали проникновению солнечных лучей в толщу воды и, соответственно, ее прогреву.

Кислород. Основными источниками обогащения воды кислородом являются инвазия из атмосферы и фотосинтез водных растений. Как в зарастающей, так и в незарастающей литорали концентрация растворенного в воде кислорода в период наблюдений была высокой и колебалась в пределах 10.7 – 18.3 мг/дм³ (в зарастающей литорали) и 13.8 – 16.1 мг/дм³ (в незарастающей литорали). Суточный ход концентрации растворенного в воде кислорода, как в открытой, так и в зарастающей литорали, характеризовался максимальными значениями в светлое время 19 августа и минимальными – в утренние часы 20 августа (рис. 2).

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА

В зарастающей литорали отмечены значительные суточные колебания концентрации растворенного в воде кислорода. Максимальные величины отмечены в светлое время суток, что, вероятно, связано с активной фотосинтетической деятельностью водных растений (фитопланктона, фитоперифитона, макрофитов). В ночные часы кислород активно расходуется растительностью на дыхание и это приводит к значительному снижению его концентрации в воде.

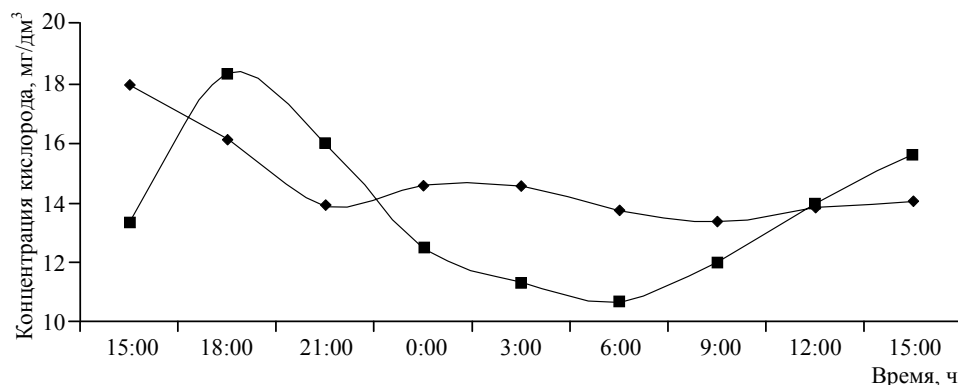


Рис. 2. Суточная динамика концентрации кислорода в зарастающей (■) и открытой (♦) литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

В открытой литорали суточная динамика концентрации кислорода менее выражена, что, по-видимому, связано с более активным ветро-волновым перемешиванием поверхностного слоя воды и с меньшим влиянием фотосинтетической деятельности фитопланктона по сравнению с макрофитами. В ночные часы наблюдается некоторое снижение концентрации кислорода, однако не такое значительное, как в зарослях. Максимальная концентрация кислорода наблюдалась в 17:00 19 августа, минимальная – в 10:00 20 августа.

Многие исследователи (Журавлева, 1973; Мережко и др., 1977; Распопов, 2002; Семенченко, Разлуцкий, 2009) во время суточных наблюдений также отмечали, что максимальные концентрации кислорода характерны для светлого времени суток, особенно в зарастающей литорали.

Однако изменение этого показателя нельзя объяснить только воздействием биотических факторов. Значительное влияние на величину концентрации растворенного в воде кислорода оказывала температура воды, особенно в открытой литорали. Коэффициент корреляции между концентрацией кислорода и температурой воды в открытой литорали составлял 0.93, в зарослях – 0.64 ($p \leq 0.05$).

Биохимическое потребление кислорода (БПК₅). Как в незарастающей, так и зарастающей литорали суточный ход значений БПК₅ практически повторял суточный ход значений концентрации кислорода (рис. 3) с коэффициентами корреляции 0.91 и 0.84 соответственно ($p \leq 0.05$). Величина БПК₅ в зарастающей литорали значительно превышала таковую на открытом участке. Суточный ход БПК₅ в зарас-

тающей литорали имел два максимума (в 21:00 – $15.6 \text{ мгО}_2/\text{дм}^3$ и в 15:00 – $13.3 \text{ мгО}_2/\text{дм}^3$). Суточный ход БПК₅ в незарастающей литорали был более плавным и имел один пик (в 15:00 – $13.0 \text{ мгО}_2/\text{дм}^3$).

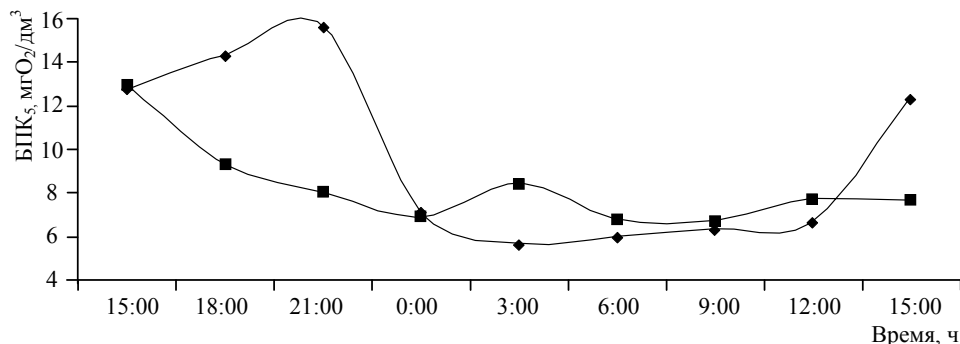


Рис. 3. Суточная динамика значений БПК₅ в зарастающей (■) и открытой (◆) литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

Водородные ионы. Величина pH в период наблюдений колебалась от 8.0 до 9.0, что характеризовало воду Бердского залива как слабощелочную и щелочную. Суточный ход pH в незарастающей литорали характеризовался минимумом (8.4) в утренние часы и максимумом (9.0) – в дневные, что, вероятно, связано с активной фотосинтетической деятельностью синезеленых водорослей. Так как при интенсивном фотосинтезе вследствие почти полного потребления растениями растворенного CO₂ и подщелачивания воды гидрокарбонатами pH повышается, а ночью pH, напротив, понижается вследствие выделения CO₂ при дыхании растений. Все это приводит к весьма значительным колебаниям pH в водоёме в течение суток, что характерно для многих водоёмов в период цветения синезеленых водорослей или массового развития макрофитов (Мережко и др., 1977; Константинов, 1979; van Donk, van de Bund, 2002). Однако в период наблюдений в зарастающей литорали значения pH были ниже, чем в незарастающей, и их колебания в течение суток были незначительными (8.0 – 8.3). Подобная картина отмечалась и на других лимнических водоёмах в период массового цветения синезеленых водорослей, которые активно защелачивают воду (Nurminen, Norggila, 2002). Тогда как макрофиты, как правило, подавляют развитие фитопланктона (van Donk, van de Bund, 2002). «Цветение» синезеленых в зарастающей литорали было значительно ниже, что, вероятно, и является причиной более низких значений pH на этом участке.

Зоопланктон. Во время проведения суточных наблюдений было отмечено высокое видовое разнообразие зоопланктона. В зарастающей литорали обнаружено 44 вида беспозвоночных, в открытой – 35 видов. На обоих участках по числу видов и по численности доминировали коловратки (Rotifera), по биомассе – веслоногие рачки (Copepoda), представленные в основном отр. Cyclopoida, что характерно для литоральной зоны многих равнинных водоёмов (Телеш, 1988; Ляшенко и др., 2002; Семенченко и др., 2013). Динамика численности зоопланктона в зарастаю-

щей литорали в течение суток характеризовалась высокими показателями в первый день наблюдений с максимумом в вечерние часы (21:00) за счет увеличения численности всех групп, низкими значениями на второй день с минимумом в ранние утренние часы (6:00) (рис. 4).

Суточный ход численности зоопланктона во многом совпадал с ходом суточной динамики концентрации кислорода и БПК₅ и был близок к суточной динамике температуры воды.

В открытой литорали суточный ход численности зоопланктона был более динамичен и характеризовался двумя пиками: в вечерние часы (18:00 – 21:00) и ранним утром (3:00 час.); минимум был зафиксирован в дневное время (15:00) (рис. 5). Максимумы были вызваны ростом численности мирных коловраток и параллельно ростом численности циклопов, как взрослых, так и старших копепоидитных стадий. В целом, как в зарастающей, так и в незарастающей литорали наибольшая численность зоопланктона отмечена в вечерние и ночные часы (с 21:00 до 3:00).

Полученные результаты совпадают с данными М. Meerhoff с соавторами (2007), согласно которым для литорального зоопланктона характерны классические суточные горизонтальные миграции из зарастающей погруженными макрофитами литорали в открытую в ночное время, и классические вертикальные миграции, выраженные в увеличении ночной численности во всех биотопах.

Проведенный анализ связи суточной динамики численности зоопланктонного сообщества в целом и абиотических факторов (O₂, БПК₅, pH и t°C) показал, что высокая корреляция численности зоопланктона отмечена только с температурой воды в зарастающей литорали ($k = 0.60$). Подобная корреляция была получена и другими исследователями (Се-

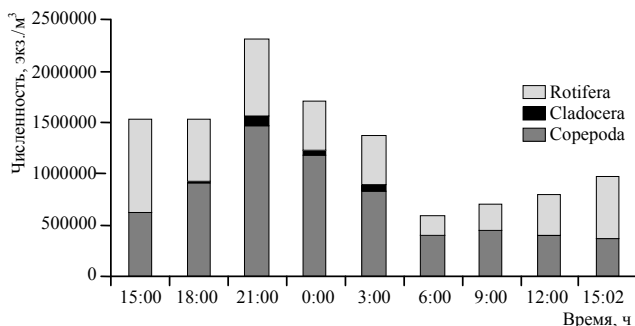


Рис. 4. Суточная динамика численности зоопланктона в зарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища, 19–20 августа 2013 г.

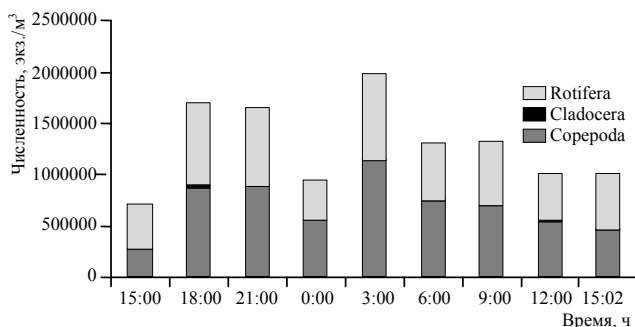


Рис. 5. Суточная динамика численности зоопланктона в незарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища, 19–20 августа 2013 г.

менченко, Разлуцкий, 2009; Семенченко и др., 2013; Melo, Medeiros, 2013; Dembowska, Napiórkowski, 2015).

Для определения влияния факторов среды на разные группы зоопланктона был проведен корреляционный анализ динамики гидрохимических характеристик и численности отдельных групп зоопланктона. При рассмотрении сообщества в целом эти связи не прослеживаются, поскольку коэффициенты корреляции с выбранными показателями в разных группах зоопланктона имеют разные знаки.

В открытой литорали динамика численности ветвистоусых ракообразных была прямо пропорциональна концентрации кислорода, температуре воды, pH и БПК₅, в то время как динамика численности веслоногих ракообразных, напротив, была обратно пропорционально динамике гидрохимических показателей. При этом связи между динамикой численности коловраток и абиотическими факторами не обнаружено (табл. 1).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции численности отдельных групп зоопланктона с факторами среды ($p \leq 0.05$) в период суточного наблюдения в литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

Таксон	O ₂	БПК ₅	pH	t°C
Незарастающая литораль				
Copepoda	-0.33	-0.34	-0.49	-0.39
Cladocera	0.56	0.29	0.48	0.48
Rotifera	–	–	–	–
Зарастающая литораль				
Copepoda	0.31	0.21	0.44	0.37
Cladocera	–	0.24	0.33	–
Rotifera	0.38	0.69	0.40	0.88

В зарастающей литорали отмечена положительная корреляция между суточной динамикой численности коловраток, температурой воды и БПК₅, а также между суточной динамикой численности веслоногих, активной реакцией среды (pH) и температурой воды.

Особенно четко прослеживается влияние факторов среды на отдельные виды зоопланктона (табл. 2).

В открытой литорали суточная динамика численности крупных хищных дафний (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) находилась в прямой зависимости от динамики концентрации кислорода, температуры воды, БПК₅ и pH. Среди мирных ветвистоусых положительная корреляция со всеми перечисленными факторами отмечена для *Bosmina longirostris*, в то время как для *Moina brachiata* эта связь выявлена только с БПК₅. Обратная зависимость отмечена между суточной динамикой численности коловраток *Trichocerca cylindrica* и *T. elongata* и температурой воды.

В зарастающей литорали суточная динамика численности веслоногих *Paracyclops fimbriatus* и *Macrocyclus albidus* находилась в обратной зависимости от температуры воды, концентрации кислорода и БПК₅ и в прямой – от pH. Для *Eudiap-*

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА

tomus gracilis, *Chydorus sphaericus* и *Keratella quadrata* отмечена прямая корреляционная зависимость между суточной динамикой численности и концентрацией кислорода. Для численности коловраток рода *Trichocerca* наблюдалась положительная корреляция с pH и отрицательная – с БПК₅.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции суточной динамики численности отдельных видов зоопланктона и факторов среды ($p \leq 0.05$) во время суточного наблюдения в литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

Вид	O ₂	БПК ₅	pH	t°C
Незарастающая литораль				
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	0.83	0.94	0.78	0.87
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	0.76	0.94	0.778	0.89
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	0.72	0.88	0.74	0.83
<i>Moina brachiata</i> (Jurine)	–	0.77	–	–
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof)	–	–	–	-0.74
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse)	–	–	-0.72	–
<i>Lecane luna</i> (Müller)	0.77	0.90	0.74	0.83
Зарастающая литораль				
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	-0.80	-0.78	–	-0.69
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	-0.80	-0.72	0.75	-0.74
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	0.69	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	0.75	–	–	–
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)	0.72	0.75	–	0.86
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias)	–	-0.77	0.69	–
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse)	–	-0.77	0.80	–

Установлены высокие статистически достоверные корреляции между динамикой численности хищных и мирных зоопланктеров. Так, при возрастании численности беспозвоночных хищников (как Copepoda, так и Cladocera) на открытой литорали одновременно возрастает число ветвистоусых в макрофитах ($k = 0.83$), а рост численности коловраток (главным образом, род *Trichocerca*) в открытой литорали вызывает рост численности хищных Copepoda ($k = 0.71 – 0.92$).

На основании корреляционного анализа можно с некоторой степенью вероятности определить пищевые предпочтения отдельных видов и групп хищников. Так, вероятно, основными жертвами хищных Cladocera (*L. kindtii* и *B. longimanus*) в открытой литорали являются *B. longirostris*, *M. brachiata* и *Lecane luna*, поскольку численность *L. kindtii* и *B. longimanus* возрастает вслед за численностью указанных видов ($k = 0.78 – 0.99$). Во то же время в зарастающей литорали численность *L. kindtii* и *B. longimanus* коррелирует с численностью коловраток родов *Polyarthra* ($k = 0.84 – 0.89$), *Filinia* ($k = 0.69 – 0.75$) и *Brachionus* ($k = 0.73 – 0.78$). Численность хищных Copepoda оказалась связана с численностью практически всех обнаруженных мирных ветвистоусых и коловраток (особенно род *Trichocerca*) во всех биотопах, что подтверждается высокими коэффициентами корреляции. Такие межвидовые взаимодействия также могут отчасти объяснить изменение структуры зоопланктонного сообщества в течение суток на различных участках литорали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суточные наблюдения за динамикой температуры воды и гидрохимическими характеристиками в открытой и зарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища показали, что сообщества высших водных растений формируют своеобразную среду, которая отличается от открытой литорали интенсивностью протекания физических, химических и биологических процессов, влияющих на видовой состав и структуру зоопланктона.

Анализ суточной динамики температуры воды, концентрации кислорода, pH и содержания легко растворимых органических веществ в литорали показал их значительные различия на зарастающих и открытых участках. Так, суточная амплитуда колебания температуры воды в зарослях составляла 3.6°C , а на открытом участке – 1.6°C , амплитуда колебаний кислорода соответственно 7.0 и 4.6 мг/дм^3 . Таким образом, в течение суток в зарослях макрофитов наблюдались резкие изменения температуры воды и кислородного режима. Такой ход содержания кислорода в значительной степени является следствием фотосинтетической деятельности растений и жизнедеятельности населяющих заросли организмов.

Суточный ход значений БПК₅ в зарастающей литорали имел ярко выраженный пик в дневное время что, вероятно, связано с поступлением легко окисляемого органического вещества в воду в результате активной деятельности бактериопланктона и метаболизма эпифитона и макрофитов (Allen, 1971).

На температуру воды, содержание кислорода и величину БПК₅ в зарастающей и незарастающей литорали значительное влияние оказали также гидрометеорологические условия. Понижение температуры воздуха и усиление ветра и волнения на второй день нарушили суточный ход температуры воды и газового режима, как в зарослях, так и на открытых участках литорали. Вследствие чего температура воды понизилась, а количество кислорода и содержание легко окисляемых органических веществ на всех участках выровнялось.

Из всего многообразия факторов, воздействующих на миграции зоопланктона в литоральной зоне водоёмов, одним из важнейших являются макрофиты. Заросли высшей водной растительности – это рефугиум, как для крупных, так и для мелких видов зоопланктона, защищающий их от пресса хищников и неблагоприятного гидродинамического воздействия, позволяя планктонным организмам развиваться более продолжительное время.

Изменения структуры зоопланктонного сообщества в течение суток на различных участках литорали могут быть также вызваны прессом беспозвоночных хищников. Проведенный корреляционный анализ динамики численности хищных и мирных зоопланктонов с некоторой степенью вероятности позволил определить пищевые предпочтения отдельных видов и групп хищников.

Из абиотических факторов, определяющих распределение и суточные миграции зоопланктона в литоральной зоне, наиболее важным оказалась температура воды, которая, в свою очередь, опосредованно способствовала изменению концентраций O_2 , БПК₅ и показателей pH и отчасти через них воздействовала на численные показатели групп и отдельных видов зоопланктона.

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА

Авторы выражают благодарность научному сотруднику, кандидату биологических наук А. В. Котовщикову, научному сотруднику, кандидату биологических наук М. И. Ковешникову, младшему научному сотруднику А. В. Дьяченко за помощь при постановке суточных наблюдений; заведующей отделом по контролю качества природных и сточных вод ФГУ «ВерхнеОбьегионводхоз» Т. М. Булычевой за проведение химических анализов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-05-00937).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бреховских В. Ф., Казмирук В. Д., Вишневская Г. Н. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. М. : Наука, 2008. 315 с.

Бурмистрова О. С. Суточная динамика зоопланктона в зарослях макрофитов Телецкого озера // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов : тематические лекции и материалы I Междунар. shk.-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 138 – 143.

Журавлева Л. А. Влияние высшей водной растительности на гидрохимический режим пойменных водоёмов Нижнего Днепра // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 1. С. 23 – 30.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М. : Высш. shk., 1979. 480 с.

Ляшенко Г. Ф., Лазарева В. И., Ляшенко О. А. Динамика высшей водной растительности и планктона в малых озерах бассейна Верхней Волги // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоёмах России / под ред. В. Г. Папченкова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2002. С. 34 – 58.

Мережко А. И., Рябов А. К., Цыцарин Г. В. Влияние макрофитов на некоторые гидрохимические показатели мелководий Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. 1977. Т. XIII, № 3. С. 111 – 115.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль : Центр малой полиграфии Междунар. ун-та бизнеса и новых технологий, 2001. 200 с.

Распопов И. М. Высшие водные растения как структурообразующий фактор в развитии гидробиоценозов // Ладожское озеро : прошлое, настоящее, будущее. СПб. : Наука. С-Петерб. отд-ние, 2002. С. 242 – 245.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В. А. Абакумова. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 320 с.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озёр (обзор) // Журн. Сиб. федерального ун-та. Биология. 2009. № 2. С. 191 – 225.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И., Бусева Ж. Ф., Палаш А. Л. Зоопланктон литоральной зоны озёр разного типа. Минск : Беларус. навука, 2013. 172 с.

Телеш И. В. Состав и количественное развитие зоопланктона в зарослях прибрежных макрофитов // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 186. Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. 1988. С. 17 – 20.

Allen H. L. Primary Productivity, Chemo-organotrophy and Nutritional Interactions of Epiphytic Algae and Bacteria on Macrophytes in the Littoral of a Lake // Ecological Monographs. 1971. Vol. 41. P. 98 – 127.

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 Biology. 2000. Vol. 45, № 4. P. 373 – 382.

Dembowska E. A., Napiórkowski P. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland // *J. of Limnology*. 2015. Vol. 74, № 2. P. 346 – 357.

Janse J. H., Van Donk E., Aldenberg T. A model study on the stability of the macrophyte-dominated state as affected by biological factors // *Water Research*. 1998. Vol. 32, № 9. P. 2696 – 2706.

Lucena-Moya P., Duggan I. C. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna // *Aquat. Ecol.* 2011. Vol. 45. P. 279 – 287.

Nurminen L. K. L., Horppila J. A. A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton : Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy // *Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 64, № 2. P. 198 – 206.

Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira De Mello F., Clemente J. M., Jensen E., Lauridsen T. L., Jeppesen E. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes // *Freshwater Biology*. 2007. Vol. 52, № 6. P. 1009 – 1021.

Melo T. X., Medeiros E. S. F. Spatial Distribution of Zooplankton Diversity across Temporary Pools in a Semi-arid Intermittent River // *Intern. J. of Biodiversity*. 2013. Vol. 2013. Article ID 946361. 13 p.

Raspopov I. M., Adamec L., Husák S. Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the lake Ladoga, NW Russia // *Preslia*. 2002. Vol. 74, № 4. P. 315 – 321.

Van Donk E., Van de Bund W. J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities : allelopathy versus other mechanisms // *Aquatic Botany*. 2002. Vol. 72, № 3 – 4. P. 261 – 274.