

ГАВРИЛКО ДМИТРИЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ
ЗООПЛАНКТОНА ЗАРОСЛЕЙ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ
(НА ПРИМЕРЕ ВОДОТОКОВ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород
2019

Работа выполнена на базе кафедры экологии Института биологии и биомедицины федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии Института биологии и биомедицины ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»
Шурганова Галина Васильевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор, директор ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина» Российской академии наук (пос. Борок)
Крылов Александр Витальевич

доктор биологических наук, чл.-корр. РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и биоинвазий ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова» Российской академии наук (г. Москва)
Котов Алексей Алексеевич

Ведущая организация: Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиал ФГБУН Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук (г. Тольятти)

Защита диссертации состоится «20» ноября 2019 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 212.166.12 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского по адресу: 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корп. 1, ауд. 321, Институт биологии и биомедицины

E-mail: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2019/959/diss-Gavrilkov-959.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <http://vak.minobrnauki.gov.ru>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук



Н.И. Зазнобина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Фауна зарослей высших водных растений является одним из наименее изученных компонентов водных экосистем (Зимбалеvская, 1981; Актуальные вопросы ..., 2007; Kuczynska-Kippen, 2007). Сообщества беспозвоночных зарослей макрофитов представляют собой разнообразные по видовому составу и количественному обилию биоценозы (Крылов, 2005). Особое место в структуре и функционировании гидробиоценозов зарослей макрофитов играют организмы зоопланктона. Они представляют собой вторичное звено в трофической цепи водных экосистем, являются важным агентом самоочищения и служат индикатором качества вод (Наумова, 1993; Андроникова, 1996; Крылов, 2005).

Литоральная зона водоёмов является одним из первостепенных звеньев в общей цепи продуцирования водных экосистем (Зимбалеvская и др., 1987), в которой основную структурирующую роль выполняют высшие водные растения (Lauridsen et al., 1998; Бусева, 2007; Lucena-Moya & Duggan, 2011; Choi et al., 2015). Гетерогенность водной среды, создаваемая макрофитами выступает ключевым фактором высокого видового богатства и плотности зоопланктона в прибрежной зоне водоёмов (Scheffer, 2004; Kuczynska-Kippen, 2006; Семенченко и др., 2013; Bolduc, Bertolo, Pinel-Alloul, 2016; Курбатова и др., 2019).

Анализ многочисленных работ показал, что наибольшее количество исследований зоопланктона в зарослях макрофитов было проведено на озёрах и водохранилищах (Зимбалеvская и др., 1987; Jeppensen et al., 1997; Kuczynska-Kippen & Nagengast, 2003; Столбунова, 2006; Мухортова, 2008; Stefanidis & Papastergiadou, 2010; Семенченко и др., 2013; Курбатова и др., 2018; и др.). В тоже время количество работ по изучению зоопланктона в зарослях макрофитов в водотоках крайне мало (Крылов, 2005; Столбунова, 2011; Ejsmont-Karabin & Zielinski, 2012; Мухортова, Сабитова, Поддубная, 2018). При этом водотоки, особенно малые реки, являются самым многочисленным типом водных объектов (Крылов, 2005). Перспективами исследований малых рек являются: более глубокий анализ взаимодействий между отдельными группами организмов, изучение озерно-речных комплексов, исследование роли малых рек в процессах инвазий чужеродных видов, применение методов многомерной статистики для обработки данных (Дгебуадзе, 2011).

Актуальным на сегодняшний день является изучение роли макрофитов в распространении и натурализации видов-вселенцев зоопланктона в водотоках (Мухортова, 2011), поскольку речные системы являются удобным коридором для инвазий (Экология малых рек ..., 2011; Самые опасные ..., 2018).

До настоящего времени в полной мере остаются не решенными вопросы континуальности и дискретности водных сообществ и влияния факторов среды на пространственное размещение гидробиоценозов, роли высших водных растений в формировании видовой структуры сообществ зоопланктона, сезонной сукцессии зоопланктоценозов, распространения видов-вселенцев в зарослях макрофитов водотоков.

Таким образом, для решения ряда теоретических и прикладных проблем гидроэкологии изучение структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений водотоков представляется актуальным. Полученные новые знания о зоопланктоне зарослей макрофитов позволят расширить представления о биоразнообразии и биоресурсном потенциале водотоков и функционировании речных экосистем.

Цель и задачи исследования. Цель работы: характеристика видовой структуры и функциональной организации зоопланктонных сообществ разнотипных зарослей высших водных растений (на примере водотоков Нижегородской области).

Задачи:

1. Идентифицировать видовой состав зоопланктона зарослей макрофитов исследованных водотоков, провести его сравнительный анализ. Определить распространение и биотопическую приуроченность редких и чужеродных видов зоопланктона.

2. Дать характеристику видовой структуры сообществ зоопланктона прибрежных зарослей макрофитов в водотоках.

3. Выявить влияние макрофитов на пространственное размещение сообществ зоопланктона в медиали малых водотоков.

4. Изучить сезонные изменения видовой структуры сообществ зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитов малой реки.

5. Провести анализ структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов с учетом функциональных признаков видов.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. В работе рассматривается ряд вопросов, связанных с актуальными теоретическими проблемами экологии: изучения биоразнообразия, континуальности и дискретности видовой структуры сообществ гидробионтов, выявления отличительных особенностей видовой структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов, определения зависимости пространственных и временных изменений видовой структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов от факторов среды, идентификации редких видов и видов-вселенцев, выявления векторов их распространения и биотопической приуроченности, оценки роли рефугиумов в формировании и восстановлении гидробиоценозов.

Впервые для водотоков, расположенных в разных ландшафтных районах Нижегородской области и различающихся по физико-химическим параметрам и степени антропогенного воздействия выявлен сходный видовой состав зоопланктона зарослей макрофитов. В зарослях высших водных растений ряда водотоков Нижегородской области впервые были найдены редкие для Европейской части России виды зоопланктона: *Eurycercus macracanthus* (Frey, 1973), *Graptoleberis pannonica* Daday, 1903, *Ovalona karelica* Stenroos, 1897 и *Mytilina acanthophora* Hauer, 1938. Выявлены предпочтения этих видов к определенным зарослям макрофитов.

Впервые проанализировано распространение вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) в зарослях макрофитов разнотипных водотоков Нижегородской области. Выявлены экологические предпочтения этого вида к обитанию в определенных зонах водотоков.

Впервые установлено влияние зарослей макрофитов на пространственное размещение сообществ зоопланктона малых водотоков. В зарослях макрофитов медиальной зоны водотоков выявлено увеличение видового богатства и количественного развития сообществ зоопланктона, по сравнению с сообществами зоны открытой воды, что характеризует их как зоны рефугиумов.

Впервые получены сведения о сезонной динамике видовой структуры сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов малой реки. Выявлены планктонные комплексы, характеризующиеся сходной видовой структурой в течение периода их существования.

Впервые с использованием современных методов ординации установлено влияние абиотических и биотических факторов на формирование видовой структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов в разнотипных водотоках.

Впервые проведен анализ структуры зоопланктоценозов зарослей макрофитов в водотоках на основе функциональных признаков видов. Установлены различия функциональной структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов и зоны открытой воды. Результаты работы имеют значение для расширения представлений о структуре и функционировании водных экосистем.

Практическая значимость. Результаты изучения зоопланктона зарослей высших водных растений в водотоках могут внести вклад в решение ряда практических задач: создание научных основ рациональной эксплуатации биологических ресурсов природных вод, создание основ прогнозирования состояния водных экосистем в условиях антропогенного воздействия, исследование процессов самоочищения природных вод, разработка научных основ управления качеством вод и экологической реабилитации нарушенных водотоков.

Проведенная инвентаризация основных групп зоопланктона зарослей макрофитов водотоков вносит существенный вклад в изучение биоразнообразия гидробионтов Нижегородской области. Сохранение и восстановление биологического разнообразия является одной из задач подпрограммы «Биологическое разнообразие России» государственной программы РФ «Охрана окружающей среды» на 2012-2020 гг.

Продолжение систематического изучения сообществ зоопланктона малых водотоков г. Нижнего Новгорода вносит вклад в организацию и осуществление экологического мониторинга экосистем в условиях антропогенного пресса. Полученные в ходе работы научные результаты могут лечь в основу рекомендаций по экологической реабилитации малых водотоков г. Нижнего Новгорода.

На основе проведенного анализа функциональных признаков зоопланктона написана глава «Использование функциональных признаков в методах кластерного анализа и ординации гидробиоценозов» в учебном пособии «Экологический мониторинг. Часть X» (2019) для студентов (бакалавров и магистров), аспирантов и преподавателей, занимающихся вопросами экологического мониторинга. Полученные в ходе выполнения диссертационной работы основные положения и выводы используются при чтении лекционных курсов «Учение о гидросфере», «Охрана окружающей среды», «Современные проблемы гидробиологии» в Институте биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты 18-04-00673-а, 19-04-01084-а), гранта Правительства Нижегородской области (распоряжение Правительства Нижегородской области от 25 июня 2015 г. №1168 – р.), грантов Русского географического общества «Экспедиция Плавучий университет Волжского бассейна» 2016-2018 гг. (проекты 10/2016 И, 04/2017-Р, 06/2018-Р).

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 03.02.08 – экология, конкретно области исследования – экологии сообществ.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Структурные показатели сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений водотоков определяются морфологическим строением растения-эдификатора и плотностью зарослей. Наибольшим влиянием обладают погруженные макрофиты,

создающие гетерогенную пространственную структуру биотопа и обуславливающие высокую численность, биомассу и разнообразие зоопланктона.

2. В медиальной зоне медленнотекущих малых водотоков высшие водные растения определяют гетерогенность пространственного размещения сообществ зоопланктона и являются рефугиумами.

3. Изменения видовой структуры в ходе сезонной динамики сообществ зоопланктона зарослей макрофитов водотоков имеют циклический характер. Формирование и перестройки зоопланктонных комплексов обусловлены изменением температуры воды и степени зарастания высшими водными растениями.

4. Различия функциональной структуры зоопланктоценозов зарослей макрофитов и зоны открытой воды выражаются в возрастании доли первичных и вторичных фильтраторов, собирателей и всасывателей, максимального размера тела и доли хищников в зарослях макрофитов.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации были доложены и обсуждены на следующих **международных конференциях и конференциях с международным участием**: XX Международной экологической конференции «Экология России и сопредельных территорий» (Новосибирск, 2015), 17-м, 18-м, 19-м, 20-м ежегодных Международных научно-промышленных форумах «Великие реки» (Нижний Новгород, 2015, 2016, 2017, 2018), VI и VII Международных молодёжных научных конференциях «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2017, 2019), III Международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем» (Санкт-Петербург, 2017), III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» (Зеленоградск, 2018); **всероссийских конференциях**: 68-й, 69-й, 70-й, 71-й 72-й ежегодных Всероссийских школах-конференциях «Биосистемы: организация, поведение, управление» (Нижний Новгород, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019), Всероссийской молодёжной гидробиологической конференции «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (Борок, 2016), III Всероссийской научной конференции «Проблемы экологии Волжского бассейна» (Нижний Новгород, 2018), Всероссийской конференции «Волга и её жизнь» (Борок, 2018); **региональных конференциях**: молодёжной научной конференции с советником Президента Российской Федерации, специальным представителем Президента РФ по вопросам климата А.И. Бедрицким (Нижний Новгород, 2016), XXII и XXIII Нижегородских сессиях молодых ученых «Естественные, математические науки» (Нижний Новгород, 2017, 2018).

Личный вклад автора в работу. Диссертационная работа основана на результатах собственных пятилетних (2014-2018 гг.) полевых исследований зоопланктона водотоков Нижегородской области (реки Ока, Левинка, Вьюница, Гниличка, Чёрная, Троца, Узола, Трестьянка, Жужла, Пыра, Везлома, Кудьма, Серёжа, Керженец, Сура, а также Протока и Шуваловский канал), выполненных лично автором в составе экспедиций, организованных кафедрой экологии ННГУ им. Н.И. Лобачевского, а также в составе экспедиций грантовых проектов РГО «Плавучий университет Волжского бассейна 2016-2018». Все результаты получены автором самостоятельно, либо при его непосредственном участии в ходе коллективных работ. Автор обоснована актуальность темы диссертации, поставлена цель и задачи исследования, сделаны обобщения и выводы. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

Публикации. По теме диссертационной работы опубликовано 50 научных работ, в том числе 8 статей в ведущих рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, 37

материалов докладов и тезисов международных и всероссийских конференций, 4 доклада и тезиса региональных конференций, одно учебное пособие.

Структура и объём работы. Диссертационная работа включает введение, 8 глав, заключение, выводы, список литературы (346 источников, в том числе 131 зарубежный), приложение. Диссертация изложена на 230 страницах, проиллюстрирована 65 таблицами и 91 рисунком. Приложение включает табличный, иллюстративный материал и полный список опубликованных работ.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность за неоценимую поддержку, внимательное и чуткое руководство и наставления своему научному руководителю и учителю д.б.н. Г.В. Шургановой. Автор выражает глубокую признательность за мудрые советы и ценные замечания д.б.н. Д.Б. Гелашвили; за поддержку, консультации и конструктивную критику д.б.н. В.Н. Якимову. Автор также выражает признательность за всестороннюю помощь и поддержку своим коллегам и друзьям: к.б.н. И.А. Кудрину, Д.С. Ручкину, В.С. Жихареву, Т.В. Золотаревой, А.А. Колесникову, к.б.н. М.Ю. Ильину; преподавателям и сотрудникам кафедры экологии ННГУ. Автор выражает благодарность за ценные советы, поддержку и внимание к работе д.б.н. А.В. Крылову; за полезные замечания, доброжелательность и помощь в определении ветвистоусых ракообразных д.б.н. А.А. Котову, д.б.н. А.Ю. Синеву, д.б.н. Н.М. Коровчинскому, к.б.н. А.Н. Неретиной; за помощь в определении коловраток J. Ejsmont-Karabin; за помощь в определении растений зав. гербарием ННГУ О.В. Бирюковой; за ценные советы и обсуждения к.б.н. О.В. Мухортовой, к.б.н. Ж.Ф. Бусевой, к.б.н. С.А. Курбатовой, д.б.н. С.В. Саксонову, д.б.н. Н.М. Мингазовой; за помощь в отборе проб к.б.н. Н.А. Старцевой, к.б.н. И.С. Макееву, к.г.н. О.Н. Ериной, М.А. Терешинной, А.И. Добрыниной, А.С. Горькову, брату Сергею; за многолетнее сотрудничество и моральную поддержку к.б.н. Н.И. Зазнобиной; за помощь в проведении химического анализа вод зав. отделом мониторинга за состоянием окружающей среды МКУ «Горкомэкологии Нижнего Новгорода» Д.Л. Губанову; за моральную поддержку В.В. Шурганову. Отдельные слова благодарности автор выражает за проявленный интерес к работе и помощь в отборе проб проректору по научной работе ВГУВТ к.т.н. А.Б. Корневу, капитану С.В. Евтееву и команде теплохода «Петр Андрианов».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

В главе приведён обзор результатов исследований зоопланктона зарослей высших водных растений водоёмов и водотоков. Дается анализ работ, посвящённых видовой структуре, количественному развитию и экологической приуроченности видов зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитов. Приведены сведения о влиянии высших водных растений на среду обитания зоопланктона, освещены вопросы сезонной динамики развития зоопланктона в зарослях высших водных растений.

Глава 2. Общая характеристика района исследования

В главе приведены общие сведения о районе исследования и расположении исследованных водотоков Нижегородской области: Шуваловский канал, реки Выюница, Гниличка, Левинка, Чёрная, протекающие по территории г. Н. Новгорода, р. Серёжа и Протока (водоток, соединяющий озёра Великое и Свято) Пустынской озёрно-речной системы, устьевых областей рек-притоков Горьковского (р. Троща) и Чебоксарского (реки Ока, Трестьянка, Узола, Жужла, Пыра, Везлома, Кудьма, Керженец, Сура)

водохранилищ. Изученные водотоки протекают по территории трёх ландшафтно-климатических зон Нижегородской области (лесное Заволжье, лесостепное Правобережье, Балахнинское полесье), значительно различающихся по геологическому строению, рельефу, климату, гидрографии, почвенному и растительному покрову (Харитонычев, 1978), а также степени антропогенной нагрузки (Брагазин и др., 2014). Приведены сведения о морфометрических, гидрологических и гидрохимических параметрах водотоков, полученные нами в период исследований.

Глава 3. Материалы и методы исследования

Материалом для работы послужили 640 проб зоопланктона, отобранных в период с 2014 по 2018 г. Сбор материала осуществлялся как при проведении маршрутных съёмок, так и при стационарных сезонных наблюдениях на акваториях водотоков Нижегородской области (рисунок 1).

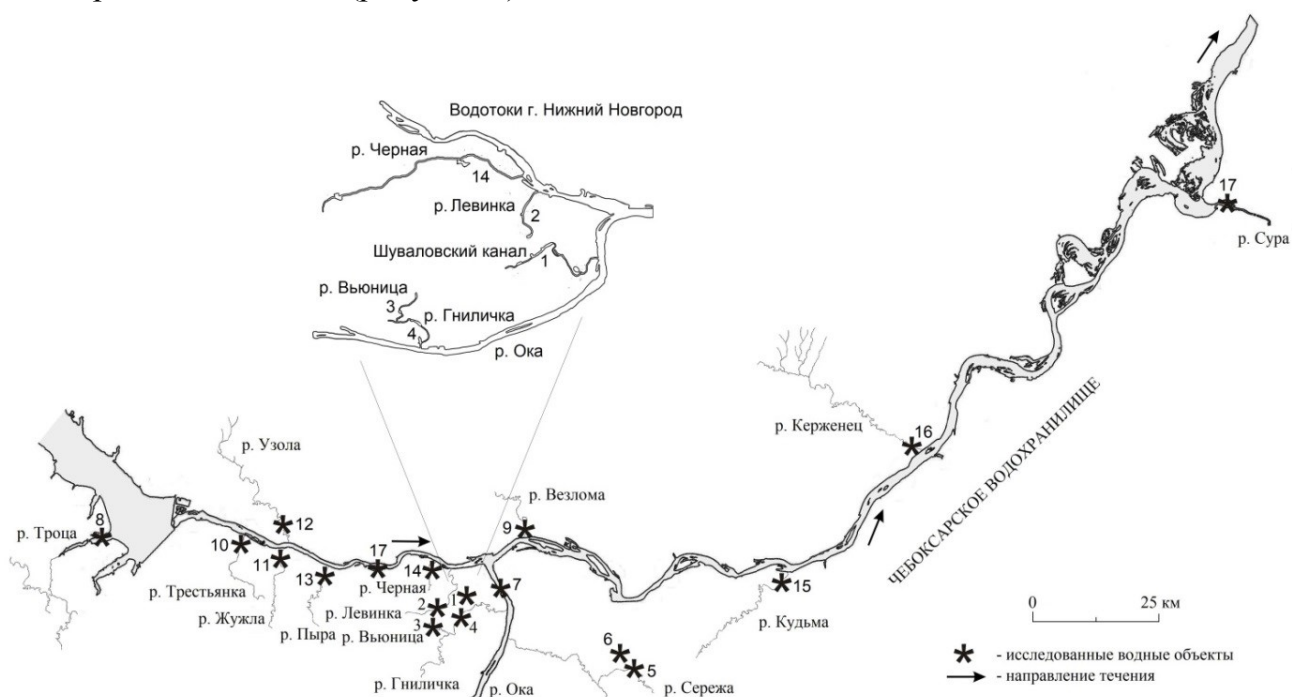


Рисунок 1. Схема расположения исследованных водотоков

Наши исследования были направлены на изучение зоопланктона — совокупности беспозвоночных животных трёх таксономических групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda), плавающих в толще воды между высшими водными растениями. Пробы зоопланктона в зарослях макрофитов отбирали мерным ведром с последующим процеживанием через планктонную сеть (размер ячеей 70 мкм) 25-50 л воды. В зарослевых биотопах, расположенных в рипах водотоков, отбирали по 3 пробы зоопланктона, на расстоянии 1,0-1,5 м между точками отбора в пределах зарослей. В глубоководных участках медиали водотоков и прудовых расширениях отбор проб проводили планктонной сетью Джели (диаметр входного отверстия 18 см, размер ячеей 70 мкм), путем процеживания столба воды от дна до поверхности. Отобранные пробы фиксировались 40%-м раствором формалина, доведенного до 4% концентрации, и этикетировались.

Оценку степени проективного покрытия макрофитов проводили глазомерно и выражали в процентах (Соловьева, Лапиров, 2013). В зависимости от эколого-биологических особенностей и условий обитания (степень развития в водной среде) (Садчиков, Кудряшов, 2004; Соловьева, Лапиров, 2013) все исследованные высшие

водные растения были подразделены на 3 группы: полностью погружённые в воду (гидрофиты), растения с плавающими на поверхности листьями и воздушно-водные растения (гелофиты).

Обработка проб зоопланктона проводилась в соответствии с общепринятым в практике гидробиологических исследований счетно-весовым методом (Методические рекомендации ..., 1982). Идентификацию видов зоопланктона, а также определение их экологической приуроченности проводили с использованием определителей и руководств (Кутикова, 1970, 2005; Смирнов, 1971, 1976; Коровчинский, 2004; Kotov & Štifter, 2006; Определитель зоопланктона ..., 2010; Kotov & Bekker, 2016; Korovchinsky, 2018). Определение высших водных растений проводили по определителям (Лисицина, Папченков, 2000; Лисицина, Папченков, Артеменко, 2009). Применялись традиционные в экологических и гидробиологических исследованиях показатели: видовое богатство (число видов), численность (N), биомасса (B), индекс сходства видового состава Сёренсена (Sørensen, 1948), индекс видового разнообразия Шеннона (Margalef, 1957), индекс выравненности Пielу (Pielou, 1966), индекс доминирования Палия-Ковнацки (Баканов, 1987; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003).

Для анализа видовой структуры и оценки сходства сообществ зоопланктона в работе применялся метод многомерного векторного анализа (Шурганова, 2007). Для упорядочивания и классификации отобранного материала использовались кластерный анализ на основе индексов сходства и анализ избыточности (RDA, redundancy analysis) (Шитиков, Розенберг, 2013). При построении дендрограмм иерархической кластеризации для расчета расстояний между группами проб (кластерами) использовали метод средней связи (Якимов и др., 2016). Для выбора оптимального числа кластеров при кластеризации проб зоопланктона проводили анализ силуэтов и анализ коэффициентов корреляции Мантеля (Legendre & Legendre, 2012; Якимов и др., 2016).

Все расчеты и построение ординационных диаграмм проводили в среде R (R Core Team, 2015), с применением пакетов программ Microsoft Excel 2013, STATISTICA 8 (Халафян, 2007).

Глава 4. Видовой состав зоопланктона и его экологическая характеристика

4.1. Видовое богатство зоопланктона зарослей макрофитов

В составе зоопланктона исследованных водотоков было идентифицировано 250 видов, из которых 145 видов (58%) принадлежало коловраткам (Rotifera), 75 видов (30%) – ветвистоусым ракообразным (Cladocera), 30 видов (12%) – веслоногим ракообразным (Copepoda). В подавляющем большинстве водотоков лидирующей группой по числу видов были коловратки, составлявшие от 38% до 61% от общего видового богатства. Анализ экологической приуроченности идентифицированных видов зоопланктона показал, что большую часть фауны исследованных водных объектов составляли фитофильные виды (53,2%). Облигатно-планктонные составляли 27,2%, фитофильно-планктонные – 11,6%. Придонным видам принадлежало 8,0% от общего числа видов зоопланктона.

На основе анализа видового состава зоопланктона исследованных водотоков была построена кластерная дендрограмма (рисунок 2). В целом видовой состав зоопланктона водотоков был достаточно сходным. Наибольшее сходство наблюдалось между водотоками, расположенными на территории г. Нижний Новгород и испытывающими сильный антропогенный пресс, и реками Серёжа, Троща и Протокой, подверженными минимальному антропогенному воздействию. Они сформировали единый кластер на

дендрограмме. Все эти водотоки расположены в разных ландшафтно-климатических зонах Нижегородской области.

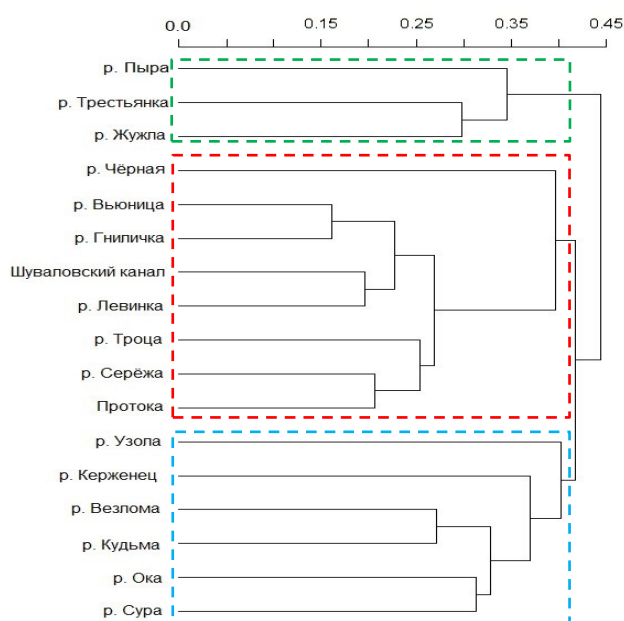


Рисунок 2. Дендрограмма иерархической кластеризации видового состава зоопланктона исследованных водотоков на основе индекса Сёренсена. По оси отложено расстояние объединения

Близким по сходству видового состава зоопланктона с этими водотоками был второй кластер, включающий правые и левые притоки Чебоксарского водохранилища (реки Ока, Узола, Везлома, Кудьма, Керженец, Сура). Эти водотоки различались между собой по показателям электропроводности, рН, скорости течения, а также по трофическому статусу и степени антропогенного воздействия.

Видовой состав зоопланктона рек Трестьянка, Жужла и Пыра незначительно отличался от видового состава зоопланктона других водотоков. По сравнению с остальными водотоками видовое богатство зоопланктона этих рек было низким. Это, по всей видимости, связано с недостаточно подробным изучением этих водотоков, а также значительными скоростями течения и низкой зарастаемостью берегов высшей водной растительностью на исследованных участках.

По результатам проведенного анализа можно констатировать, что зоопланктон зарослей макрофитов водотоков различных ландшафтных зон Нижегородской области обладает высокой степенью сходства.

4.2. Редкие и чужеродные виды зоопланктона

На акватории водотоков Нижегородской области в 2017 и 2018 гг. были впервые обнаружены редкие для Европейской части России ветвистоусые ракообразные *Eurycercus macracanthus*, *Graptoleberis pannonica*, *Ovalona karelica* и коловратка *Mytilina acanthophora*.

Eurycercus macracanthus – наиболее обычный вид в бассейнах Амура и Лены (Котов и др., 2011; Bekker, Kotov, Taylor, 2012) впервые найден нами в зарослях телореза обыкновенного рек Вьюница и Гниличка, а также в зарослях манника большого р. Левинки. *Graptoleberis pannonica* – вид с ограниченным распространением в Европе (Bledzki & Rybak, 2016), был обнаружен в зарослях телореза рек Вьюница, Гниличка и Протоки. *Ovalona karelica* – эндемик Западной Палеарктики (Синев, 2017), найден в зарослях телореза рек Вьюница, Гниличка и Керженец, а также в Протоке. *Mytilina acanthophora* – вид пантропического распространения (Sharma & Sharma, 2011), обнаружен только в зарослях телореза Протоки.

Анализ количественного развития редких видов в зарослях макрофитов исследованных водотоков показал, что численность видов была крайне низкой (менее 1 тыс. экз./м³). Все редкие виды не вносили значительного вклада в формирование общей численности зоопланктона зарослей макрофитов исследованных водотоков.

В составе зоопланктона одиннадцати водотоков впервые был зарегистрирован вид-вселенец – североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis*. В водотоках г. Нижний Новгород *Kellicottia bostoniensis* предпочитала участки прудовых расширений с замедленным течением. Высокой численности коловратка достигала в медиали эвтрофированных водотоков – р. Чёрная и Протоки. В летний период в зарослях макрофитов *Kellicottia bostoniensis* не вносила значительного вклада в формирование общей численности зоопланктона. Однако в октябре, в период массового отмирания высшей водной растительности, в зарослях макрофитов р. Левинки коловратка достигала 25,3% от общей численности зоопланктона при крайне низкой плотности макрофитов.

Глава 5. Видовая структура сообществ зоопланктона прибрежных зарослей макрофитов

В главе впервые приведены сведения о видовой структуре сообществ зоопланктона зарослей макрофитов разнотипных водотоков Нижегородской области. Для каждого сообщества выделены доминирующие виды, рассчитаны показатели количественного развития и соотношения таксономических групп зоопланктона.

5.1. Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей макрофитов прудово-речных систем

Проведенные исследования зоопланктоценозов зарослей макрофитов прудово-речных систем рек Вьюница и Гниличка в 2017 г. показали, что видовой состав сообществ зоопланктона зарослей макрофитов, расположенных на разных участках течения рек, был сходным. Наибольшая степень сходства видового состава зоопланктона отмечалась в зарослях макрофитов внутри одного прудового расширения реки.

Анализ видовой структуры показал, что зоопланктоценозы зарослей элодеи двух различных прудовых расширений р. Вьюница обладали сходной структурой с доминированием науплиальных и копеподитных стадий веслоногих ракообразных. Напротив, сообщества зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов, расположенных в пределах одного прудового расширения, различались по видовой структуре.

Наибольшее количественное развитие зоопланктона наблюдалось в прудовом расширении реки в зарослях элодеи ($793,7 \pm 152,9$ тыс. экз./м³; $4,7 \pm 1,1$ г/м³). В зарослях макрофитов проточных участков реки общее количественное развитие зоопланктона было существенно ниже, чем в прудовых расширениях реки.

Проведенный анализ видовой структуры зоопланктоценозов зарослей макрофитов р. Гниличка показал аналогичные результаты. Сходной видовой структурой характеризовались сообщества зоопланктона зарослей телореца двух прудовых расширений реки, где доминантами являлись коловратка *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 и ветвистоусый рачок *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862.

Сходство видовой структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов одного вида в разных участках реки объясняется формированием растениями сходных условий и параметров среды.

5.2. Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей макрофитов однородного участка водотока

Результаты изучения видовой структуры зоопланктоценозов разнотипных зарослей макрофитов однородного участка водотока продемонстрируем на примере рек Серёжа, Вьюница и Левинка.

Для оценки влияния факторов среды на видовую структуру зоопланктоценозов р. Серёжа в зоне впадения в озеро Великое в 2016 г. была построена модель на основе анализа избыточности. Полная модель RDA объясняла 40,94% ($p < 0,05$) от общей дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона. На построенной по результатам анализа ординационной диаграмме (рисунок 3) горизонтальная ось ординации отделяет зарослевые пробы от проб из зоны открытой воды.

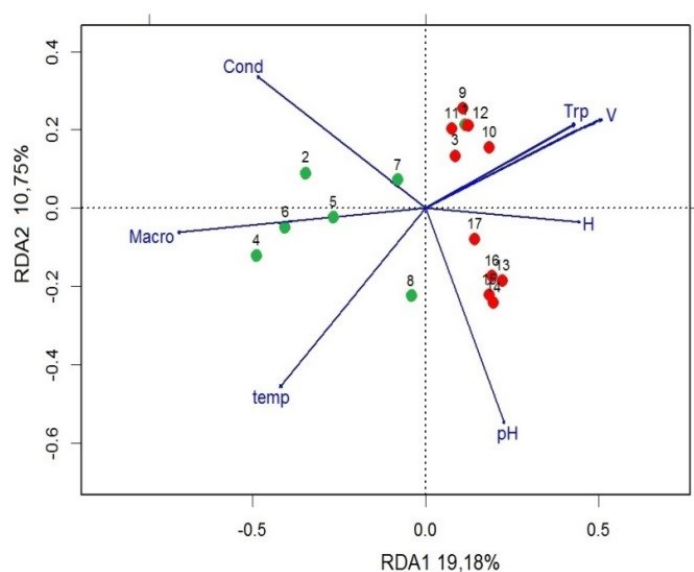


Рисунок 3. Ординационная диаграмма, построенная по результатам анализа избыточности для проб зоопланктона, отобранных на акватории р. Серёжа в 2016 г. Н – глубина, temp – температура, Cond – электропроводность, Trp – прозрачность, pH – водородный показатель, V – скорость течения, Macro – проективное покрытие макрофитов. Зеленым цветом обозначены пробы зарослей макрофитов, красным – пробы зоны открытой воды

В медиальной зоне реки выделялись два сообщества зоопланктона, занимающие акватории свободного течения реки (пробы 9-12) и переходную зону между рекой и озером (пробы 13-16). Видовая структура зарослевых зоопланктоценозов (пробы 1-2, 4-8) существенно различалась между разными биотопами. Наибольший вклад в объяснение дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона вносили проективное покрытие макрофитов (21,0%), температура (14,1%), электропроводность (13,5%) и скорость течения (13,1%). В наиболее плотно сомкнутых зарослях макрофитов (элодеи канадской (проба 4) и стрелолиста обыкновенного (проба 6)) с высоким проективным покрытием (85-90%) наблюдалось наибольшее количественное развитие зоопланктона (682,2-872,4 тыс. экз./м³, 13,5-22,8 г/м³). Большой объем погруженной части макрофита формирует высокую гетерогенность водной среды, которая является ключевым фактором массового развития зоопланктона в зарослях. В медиали реки формирование планктона определяется преимущественно скоростью течения, в рипах главную роль играют высшие водные растения (архитектоника макрофита и густота зарослей).

Анализ распределения зоопланктона в 6 обособленных зарослевых участках прудового расширения р. Вьюница в 2018 г. показал, что сообщества зоопланктона зарослей элодеи отличались по видовой структуре от зоопланктоценозов зарослей телореза. В зарослях элодеи доминировали копеподитные и науплиальные стадии веслоногих ракообразных, а также *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848), в большинстве зарослей телореза – *Ceriodaphnia pulchella* и *Conochilus unicornis*.

Выполненный анализ избыточности показал, что наибольший вклад в объяснение дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона значимо вносило проективное покрытие доминирующих видов макрофитов, таких как элодея (20,7%) и телорез (15,7%).

Проведённые исследования зоопланктоценозов р. Левинка в 2015 г. показали, что в летний период видовая структура сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов существенно различалась. В сентябре смена доминирующего вида макрофита (кубышки жёлтой на рдест плавающий) привела к изменению видовой структуры сообществ зоопланктона.

Таким образом, высшие водные растения оказывают существенное влияние на структуру и распределение зоопланктона в прибрежной зоне водотоков. Видовая структура сообществ зоопланктона неоднородна и зависит от проективного покрытия растения-эдификатора.

5.3. Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей макрофитов устьевых участков водотоков

Анализ видовой структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов устьевых областей малых рек-притоков Горьковского и Чебоксарского водохранилищ продемонстрируем на примере рек Троча и Везлома.

Сообщества зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов, расположенных в разных зонах устьевых областей двух рек (зона свободного течения, переходная зона и зона подпора водохранилища) имели сходный видовой состав и различающуюся видовую структуру. Расположение проб на ординационной диаграмме вдоль вертикальной оси, обусловлено влиянием проективного покрытия макрофитов (9,26%), вдоль горизонтальной оси – влиянием температуры воды (11,8%) и скорости течения (7,40%) (рисунок 4).

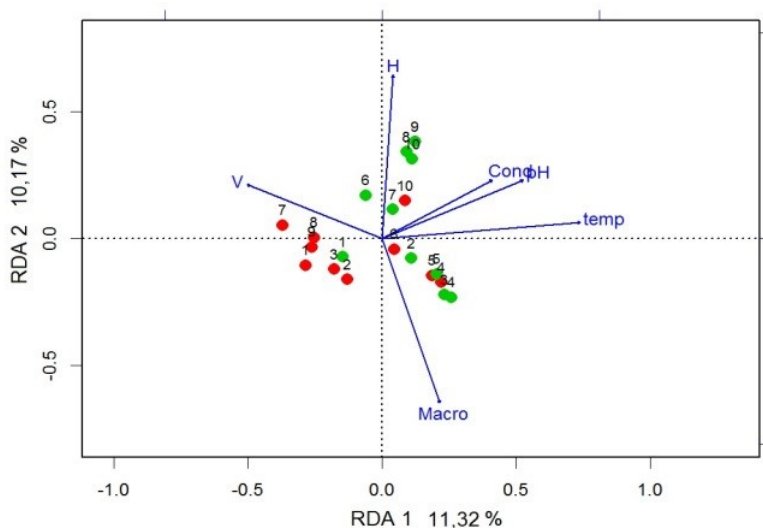


Рисунок 4. Ординационная диаграмма, построенная по результатам анализа избыточности для проб зоопланктона рек Троча и Везлома в 2017 г. H – глубина, Tpr – прозрачность, V – скорость течения; temp – температура; Cond – электропроводность; Macro – проективное покрытие макрофитов; Красным цветом отмечены пробы р. Троча, зеленым – пробы р. Везлома

В сообществах зоопланктона зарослей макрофитов зоны свободного течения двух рек (проба 1) доминантом выступала коловратка *Euchlanis dilatata lucksiana* Hauer, 1930. В зарослях рдеста плавающего переходной зоны р. Везлома (проба 2) и зоны подпора р. Троча (проба 6) преобладали науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных. Для зарослей гелофитов (пробы 4-5) зоны подпора двух рек было характерно доминирование ветвистоусых ракообразных *Ceriodaphnia pulchella* и *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785).

Для устьевых областей исследованных рек отмечено увеличение количественного развития зоопланктона при продвижении от зоны свободного течения рек к зоне подпора как в медиали, так и в зарослях макрофитов. Это обусловлено более благоприятными гидродинамическими, температурными и биотическими условиями в зоне подпора (замедленное течение, большее прогревание воды, высокая зарастаемость биотопов макрофитами).

Результаты изучения устьевого участка р. Оки в 2016-2017 гг. показали, что видовая структура зоопланктоценозов зарослей макрофитов на протяжении двух лет исследований существенно отличалась от сообществ медиальной зоны. Зоопланктоценоз медиали реки характеризовался монодоминированием коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776. В зоопланктонных сообществах зарослей макрофитов наблюдалось доминирование нескольких видов (*Brachionus quadridentatus* Hermann, 1783, *Euchlanis dilatata lucksiana*, *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) *Chydorus* cf. *sphaericus* (O.F. Müller, 1785)). Наибольшее количественное развитие зоопланктона (429,6-541,8 тыс. экз./м³, 1,75-2,17 г/м³) отмечено в зарослях погруженных макрофитов (рдест пронзеннолистный, рдест гребенчатый). При выявлении влияния факторов среды на видовую структуру зоопланктоценозов анализ избыточности показал, что наибольшую часть общей дисперсии объясняли такие параметры, как проективное покрытие макрофитов (61,2-76,1%) и скорость течения (58,3-74,2%).

Таким образом, в устьевых областях малых рек наблюдается увеличение числа видов и количественных показателей развития зоопланктона зарослей макрофитов от зоны свободного течения к зоне водохранилищного подпора. В зарослях макрофитов устьевого участка р. Оки наибольшие различия видовой структуры зоопланктоценозов отмечены между зарослями макрофитов и зоной медиали реки. Наибольшее влияние на сообщества зоопланктона устьевых областей оказывает скорость течения реки и степень развития макрофитов.

5.4. Видовая структура сообществ зоопланктона в неоднородных условиях макрофитного пояса водотоков

В июле 2018 г. были проведены исследования изменений видовой структуры сообществ зоопланктона в неоднородных условиях макрофитного пояса водотоков: Шуваловский канал, Протока, р. Ока. Пробы зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитов отбирали в центре зарослей, по трансекте вдоль береговой линии с расстоянием 2-3 м между точками отбора в зависимости от площади зарослей.

Метод многомерного векторного анализа позволил установить, что в малых водотоках, в условиях неоднородного макрофитного пояса, разнотипные заросли макрофитов занимают сообщества зоопланктона с различающейся видовой структурой. С продвижением от берега к зоне открытой воды в зоопланктоне снижается: число видов, общая численность и биомасса, доля ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе, доля фитофильно-планктонных видов (таблица). Напротив, происходит увеличение доли коловраток в общей численности и общей биомассе зоопланктона и доли облигатно-планктонных видов.

В зарослях погружённых макрофитов (уруть, телорез) наблюдалась наибольшая плотность фитофильных видов зоопланктона. Это связано с большей гетерогенностью среды, создаваемой этими растениями, способствующей формированию субстрата для передвижения фитофильных видов. В зарослях гелофитов (тростник) в большей степени представлены фитофильно-планктонные виды, а в зарослях растений с плавающими листьями (кубышка) – облигатно-планктонные виды. Низкая гетерогенность среды,

которую обеспечивают эти растения, способствует обитанию в них преимущественно организмов с плавающим образом жизни.

Таблица

Показатели видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона Шуваловского канала и Протоки в 2018 г.

Биотоп	Доминанты	О:Ф:Фп:П, %	S	N, тыс. экз./м ³	N, % Rot:Cl:Co	B, г/м ³	B, % Rot:Cl:Co
Шуваловский канал							
Тростник	<i>Conochilus unicornis</i> <i>Ceriodaphnia megops</i>	1:12:86:1	76	675,7± 290,3	26:61:13	10,48± 2,34	1:97:2
Уруть	Nauplii Copepoda <i>Conochilus unicornis</i> <i>Simocephalus vetulus</i>	1:58:40:1	71	434,5± 211,6	22:38:40	7,38± 3,57	2:80:18
Открытая вода	Copepodit Cyclopoida Nauplii Copepoda	27:39:33:1	68	85,7± 44,5	21:21:58	0,94± 0,55	11:56:33
Протока							
Телорез	Copepodit Cyclopoida Nauplii Copepoda <i>Conochilus unicornis</i>	1:55:42:2	100	589,4± 143,7	16:24:60	3,72± 0,66	2:47:51
Кубышка	Nauplii Copepoda Copepodit Cyclopoida <i>Hexarthra mira</i>	55:25:16:4	90	271,7± 68,6	22:16:62	0,83± 0,31	14:40:46
Открытая вода	Nauplii Copepoda <i>Hexarthra mira</i>	88:0,5:11:0,5	58	340,8± 115,5	55:4:41	0,35± 0,11	47:7:46

Примечание. О:Ф:Фп:П – соотношение численностей экологических группировок зоопланктона (О – облигатно-планктонные, Ф – фитофильные, Фп – фитофильно-планктонные, П – придонные), S – общее число видов, Rot:Cl:Co – соотношение коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных, N – численность, B – биомасса.

В крупном водотоке (р. Ока) наибольшие различия видовой структуры зоопланктоценозов проявлялись между зарослями макрофитов и зоной открытой воды. В условиях однородного макрофитного пояса, представленного только воздушно-водными растениями (сусак зонтичный), наблюдалось снижение количественных показателей развития зоопланктона от берега к зоне открытой воде. Наибольшее количественное развитие зоопланктона отмечено в зарослях сусака, расположенных в непосредственной близости к берегу, где формировались благоприятные температурные и гидрологические условия для зоопланктона. При наличии разнотипных зарослей макрофитов происходило увеличение числа видов, численности и биомассы зоопланктона в зарослях погруженного макрофита (рдеста гребенчатого), расположенного между поясом воздушно-водных растений и зоной открытой воды. Это обусловлено большой густотой зарослей рдеста, создающих условия для массового размножения зоопланктона. Для всех зарослей отмечалось снижение доли кладоцер и увеличение доли коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона с продвижением от берега к зоне открытой воды.

Проведенный анализ избыточности для зоопланктоценозов макрофитного пояса трёх водотоков показал, что наибольший вклад в объяснение изменчивости видовой структуры сообществ зоопланктона вносил тип биотопа (определяющийся характером макрофитов).

Глава 6. Влияние макрофитов на пространственное размещение сообществ зоопланктона в медиали малых водотоков

На основе метода многомерного векторного анализа на акваториях исследованных водотоков были выделены пространственно непрерывные области, характеризующиеся сходством видовой структуры зоопланктона, которые мы считаем областями пространственного расположения отдельных зоопланктонных сообществ. Показано влияние высших водных растений на пространственное размещение зоопланктоценозов по продольному профилю водотоков.

6.1. Пространственное размещение сообществ зоопланктона прудово-речных систем

Для оценки влияния высших водных растений на пространственное размещение сообществ зоопланктона было проведено обследование прудово-речных систем рек Выюница и Гниличка в период летней межени 2017 г. Кластерный анализ показал, что все зарослевые пробы р. Выюница отличались по видовой структуре сообществ зоопланктона от проб, находящихся выше и ниже по течению реки (рисунок 5).

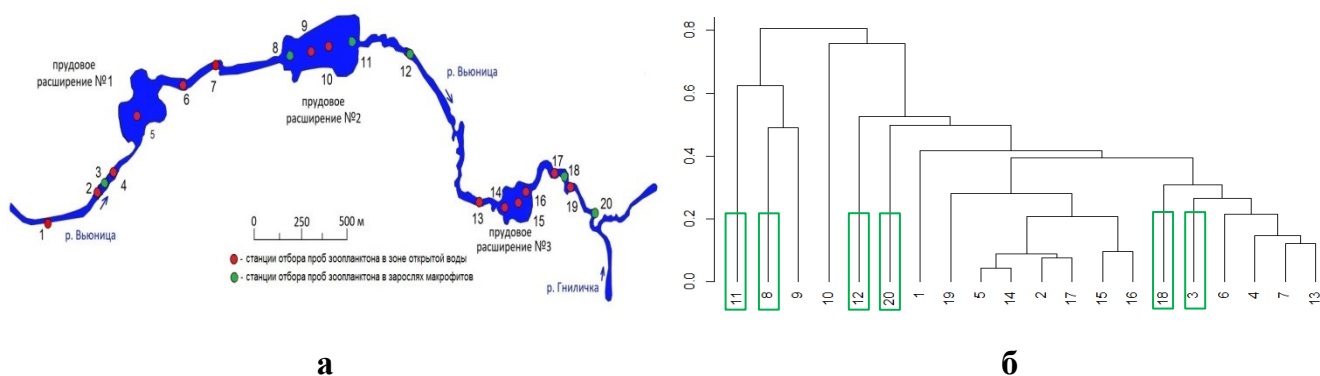


Рисунок 5. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона на акватории р. Выюница в июле 2017 г. (а) и дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона на основе видовой структуры (б). По оси отложено расстояние объединения

В зарослях макрофитов по сравнению с незарастающей медиалью увеличивалось видовое богатство и количественное развитие зоопланктона (до 44 раз по численности и 141 раза по биомассе) и доминировали ветвистоусые ракообразные (*Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851), *Sida crystallina*, *Coronatella rectangula* Sars, 1862, *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller, 1776)). Большинство проб из зоны открытой воды прудовых расширений (пробы 5, 14-16) обладали сходной видовой структурой с доминированием науплиальных и копеподитных стадий веслоногих ракообразных. В пробах открытой медиали (пробы 4, 6-7, 13) преобладал ветвистоусый рачок *Chydorus* cf. *sphaericus* и копеподиты Cyclopoida. Для всех проб из зоны открытой воды отмечалось превышение доли коловраток по численности зоопланктона над ветвистоусыми ракообразными. В зарослях макрофитов численность кладоцер существенно превышала численность коловраток.

Аналогичные результаты были получены для р. Гниличка, где высшие водные растения являлись фактором, обеспечивающим дискретность видовой структуры сообществ зоопланктона. На проточных участках и в прудовых расширениях реки видовая структура сообществ зоопланктона зарослей макрофитов отличалась от зоопланктоценозов зоны открытой воды.

Для обеих рек отмечалось наибольшее количественное развитие зоопланктона в зарослях макрофитов прудовых расширений. Они представляют собой районы «гидродинамической» изоляции с более низкой скоростью течения и высокой степенью развития зарослей высших водных растений, способствующие благоприятному развитию зоопланктона. Такие искусственные водоёмы нарушают продольный континуум проточной воды и увеличивают разнообразие планктона (Spoljar et al., 2012).

6.2. Сезонные изменения пространственного размещения сообществ зоопланктона малого водотока

Для выявления сезонных изменений пространственного размещения сообществ зоопланктона Шуваловского канала было проведено три съёмки (май, июль, сентябрь) в вегетационный сезон 2014 г. В результате проведенных исследований было установлено, что пространственное размещение сообществ зоопланктона Шуваловского канала носило дискретный характер и различалось весной, летом и осенью.

В мае большую часть акватории канала занимал единый зоопланктоценоз, характеризующийся доминированием коловратки *Keratella quadrata* (O.F. Müller, 1786). На формирование этого сообщества большое влияние оказывало весеннее половодье, проявляющееся в высоком уровне воды и значительных скоростях течения, обуславливающее наилучший контакт между озерными расширениями канала, а также слабое развитие высшей водной растительности. Зоопланктоценозы зарослей макрофитов болотного участка канала и зарослей урути мутовчатой отличались по видовой структуре от этого сообщества преобладанием ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

В летний период на акватории канала была выражена максимальная дискретность зоопланктоценозов. Выделены сообщества зоопланктона зарослей макрофитов, озёрных расширений и проток, видовая структура которых существенно различалась. Для сообществ озёрных расширений канала в целом было характерно преобладание по численности и биомассе ветвистоусых и веслоногих ракообразных, а для проток – коловраток. В зарослевых участках формировались специфические сообщества зоопланктона с высоким видовым богатством (55 видов) и видовым разнообразием (индекс Шеннона 4,12 бит/экз.).

В сентябре наблюдалось большее сходство видовой структуры сообществ зоопланктона между разными участками Шуваловского канала, чем в июле. Это обусловлено снижением зарастаемости макрофитов и возрастанием скорости течения. На болотном участке канала сформировался зоопланктоценоз с преобладанием характерной для болот коловратки *Beuchampiella eudactylota* (Gosse, 1886).

Проведенные исследования показали, что распределение зоопланктона по продольному профилю прудово-речных систем малых рек и каналов неоднородно и может описываться положениями концепции «динамики пятен» (Townsend, 1989). В качестве пятен в водотоках выступают заросли высших водных растений. Они являются фактором нарушения водного потока и изменения видовой структуры зоопланктоценозов. Наибольшая гетерогенность распределения зоопланктона наблюдается в летний период, характеризующийся максимальным развитием макрофитов. Увеличение показателей количественного развития зоопланктона в зарослях макрофитов позволяет характеризовать их как зоны «сгущения жизни» или рефугиумы в водотоках.

Глава 7. Сезонная динамика развития сообществ зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитов малой реки

Для выявления сезонных изменений видовой структуры сообществ зоопланктона в зарослях высших водных растений были проведены исследования в 5 биотопах с разнотипной растительностью и без неё малой реки Левинка г. Нижний Новгород. Отбор проб проводили с 26 мая по 10 октября 2018 г. с периодичностью в 2 недели в зарослях кубышки жёлтой, рдеста плавающего, манника большого, пузырчатки обыкновенной и открытого побережья («чистая рипаль») рипальной зоны реки.

Кластеризация проб с использованием многомерного векторного анализа позволила нам выделить в исследуемых биотопах планктонные комплексы, характеризующиеся сходством видовой структуры (рисунок 6).

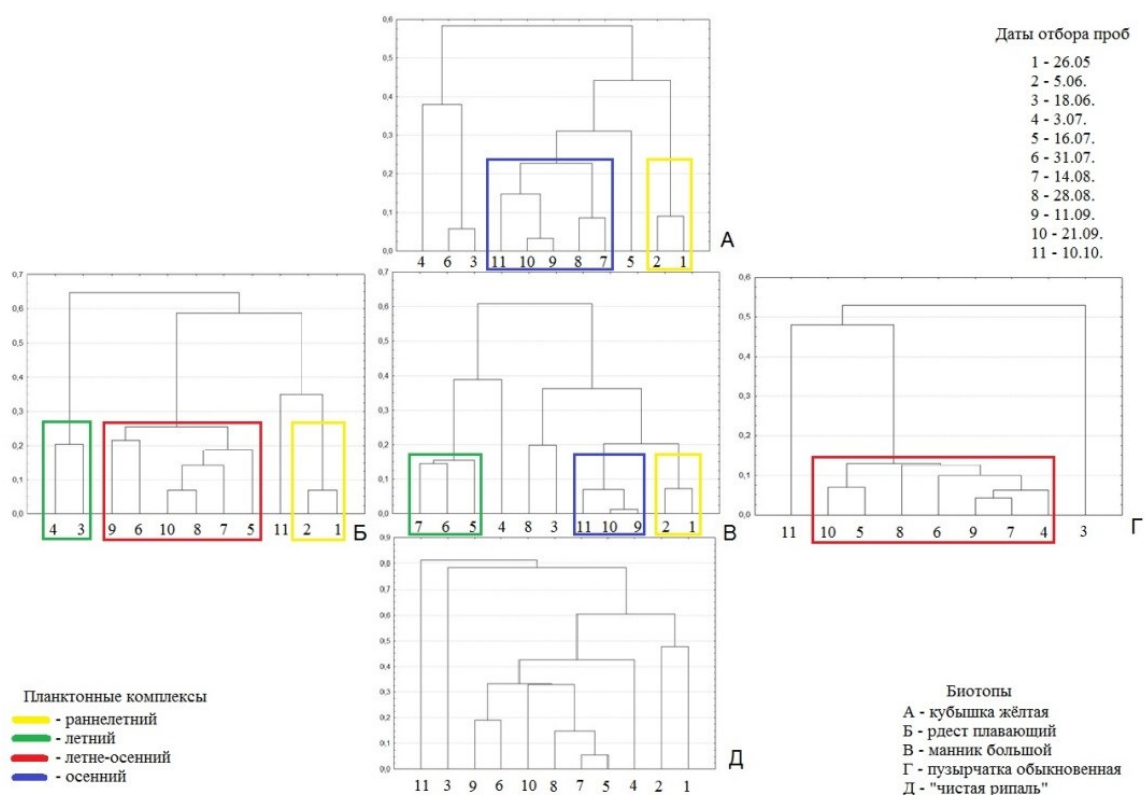


Рисунок 6. Дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона биотопов р. Левинка на основе видовой структуры. По осям отложено расстояние объединения. Линиями обведены отдельные планктонные комплексы

Во всех зарослевых биотопах в течение вегетационного сезона наблюдалась последовательная смена доминирующих видов, что обуславливало формирование планктонных комплексов. Наиболее продолжительный по времени существования планктонный комплекс формировался в зарослях пузырчатки с доминированием ветвистоусого рачка *Ceriodaphnia pulchella*. Его существование обеспечивала высокая плотность погружённых макрофитов. Видовая структура зоопланктона в открытом побережье претерпевала существенные изменения в течение сезона.

Ход сезонной динамики развития видовой структуры сообществ зоопланктона можно изобразить в виде ординационной дендрограммы, построенной по результатам анализа избыточности (рисунок 7).

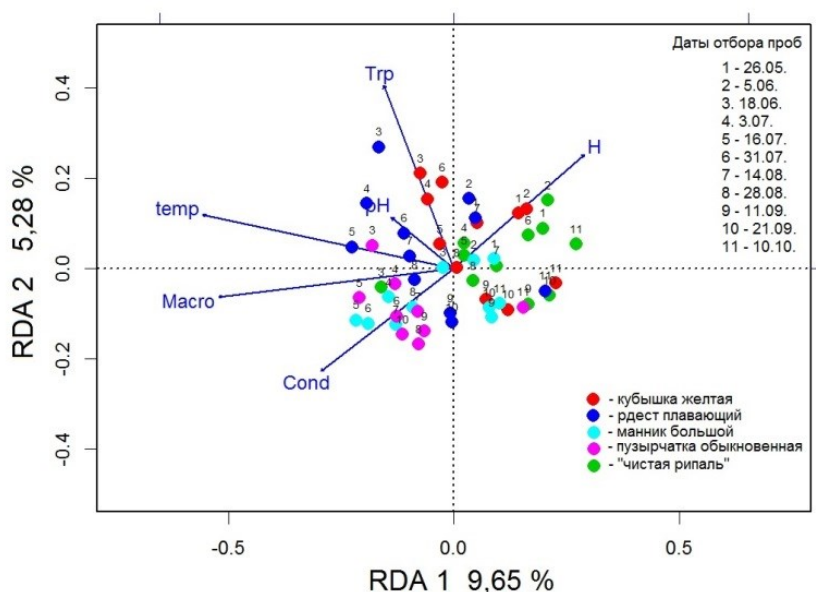


Рисунок 7. Ординационная диаграмма, построенная по результатам анализа избыточности для проб зоопланктона р. Левинка в 2018 г. H – глубина, temp – температура, Cond – электропроводность, Trp – прозрачность, pH – водородный показатель, Macro – проективное покрытие макрофитов

В начале вегетационного сезона наблюдалось высокое сходство видовой структуры зоопланктоценозов зарослевых биотопов, что обуславливалось близостью расположения станций на диаграмме. В этот период растения характеризовались низкой степенью развития, а в планктоне преобладали представители семейства Chydoridae. Анализ диаграммы показывает, что пробы, собранные в июне и начале июля из зарослей кубышки и рдеста разместились вдоль вектора прозрачности воды. В зарослях этих растений доминировал ветвистоусый рачок *Sida crystallina*, приуроченный к высокой плотности плавающих на поверхности воды листьев.

Вдоль векторов температуры воды и проективного покрытия макрофитов расположилось большинство летних проб рдеста, манника и пузырчатки. С летним ростом температуры воды связано отрастание и формирование большой биомассы макрофитов, обеспечивающее пространственную неоднородность биотопов.

Большинство сентябрьских проб и все октябрьские разместились в относительной близости друг от друга. Это свидетельствует о сходстве видовой структуры сообществ зоопланктона в разных биотопах. К осени наблюдалось снижение температуры воды и отмирание высшей водной растительности в биотопах, где формировались сходные условия для зоопланктона. В этот период, как и в мае, в планктоне преобладали ракообразные семейства Chydoridae, добывающие пищу с поверхности субстрата. Таким образом, изменения видовой структуры в ходе сезонной динамики сообществ зоопланктона зарослевых биотопов имеют циклический характер. Видовая структура сходна в начале и конце вегетационного сезона. Наибольшие изменения видовой структуры в разнотипных макрофитах наблюдались летом и были обусловлены различиями в морфологическом строении макрофитов и плотности зарастания биотопа.

Анализ динамики индекса видового разнообразия Шеннона показал, что наибольшие колебания индекса в зарослях макрофитов наблюдались в период перестройки видовой структуры и смены сезонных комплексов зоопланктона. Во всех зарослях макрофитов происходило снижение значения индекса при смене раннелетнего и летнего комплексов. В период существования планктонного комплекса происходило возрастание индекса Шеннона.

Глава 8. Анализ структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов на основе функциональных признаков видов

Одной из ключевых задач современной экологии является описание механизмов, определяющих формирование и функционирование сообществ (Weiher & Keddy, 1999; Gotzenberger et al., 2012). Известно, что в структуре гидробиоценозов выделяются функциональные блоки, состоящие из сходных видов, обладающих сходными признаками. Одним из способов учета функциональных блоков является метод функциональных групп, когда все виды разделяются на дискретные категории, и анализируется соотношение между суммарными представленностями видов таких категорий.

Для учёта функционального сходства видов в методах классификации и ординации гидробиоценозов используются индексы функционального сходства между пробами, рассчитываемые на основе представленностей видов в пробах, а также матрица функционального сходства, которая, в свою очередь, рассчитывается на основе значений функциональных признаков видов. Для оценки функциональных расстояний между видами мы использовали один количественный (максимальный размер тела взрослой особи (s.max)) и три качественных признака: трофическая группа (категории: нехищник (tr.bac), хищник (tr.zoo)), тип питания (категории: захват (feed1), вертикация (feed2), первичная фильтрация (feed3), вторичная фильтрация (feed4), всасывание (feed5), собирание (feed6), тип локомоции (категории: плавание (loc.swim), ползание (loc.crawl), прикрепление (loc.fix)). На основе описанной системы признаков была рассчитана матрица функционального сходства между видами зоопланктона с применением индекса Говера (Gower, 1971). Для анализа структуры зоопланктоценозов использованы кластерный анализ и ординация на основе метода главных координат. Оба метода реализованы в двух вариантах. В традиционном варианте использована матрица расстояний между пробами, рассчитанная с использованием количественного индекса сходства Мориситы-Хорна. Второй вариант учитывает информацию о функциональных признаках видов и основан на матрице сходства, которая рассчитана с применением индекса функционального сходства Сёренсена.

Нами проведен анализ структуры зоопланктоценозов р. Вьюница в 2017 г. и Протоки в 2018 г. Подробное описание видовой структуры сообществ зоопланктона данных водотоков изложено в главах 5.4 и 6.1. Проведённый анализ показал существенные различия видовой структуры сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов, расположенных на проточных участках и прудовых расширениях реки, и сообществ зоны открытой воды (рисунок 8).

При традиционном подходе (8а) горизонтальная ось отделяет пробы 8-11 прудового расширения №2 от остальных проб реки. Вертикальная ось ординации отделяет большинство проб, расположенных на проточных участках от проб прудовых расширений №1 и №3. Пробы 3 и 18 зарослей макрофитов, обладающие сходной видовой структурой, были расположены близко друг от друга.

При функциональном подходе (8б) горизонтальная ось отделяет зарослевые пробы, от проб, расположенных в зоне открытой воды проточных участков и прудовых расширений реки. При этом зарослевые пробы сильно отличались между собой по второй вертикальной оси ординации. Пробы 3 и 12, различающиеся по видовой структуре, были сходны по функциональным группам зоопланктона. В этих пробах доминировали ветвистоусые ракообразные – первичные фильтраторы, ведущие плавающий и прикрепленный образ жизни (*Simocephalus vetulus* в пробе 3 и *Sida crystallina* в пробе 12).

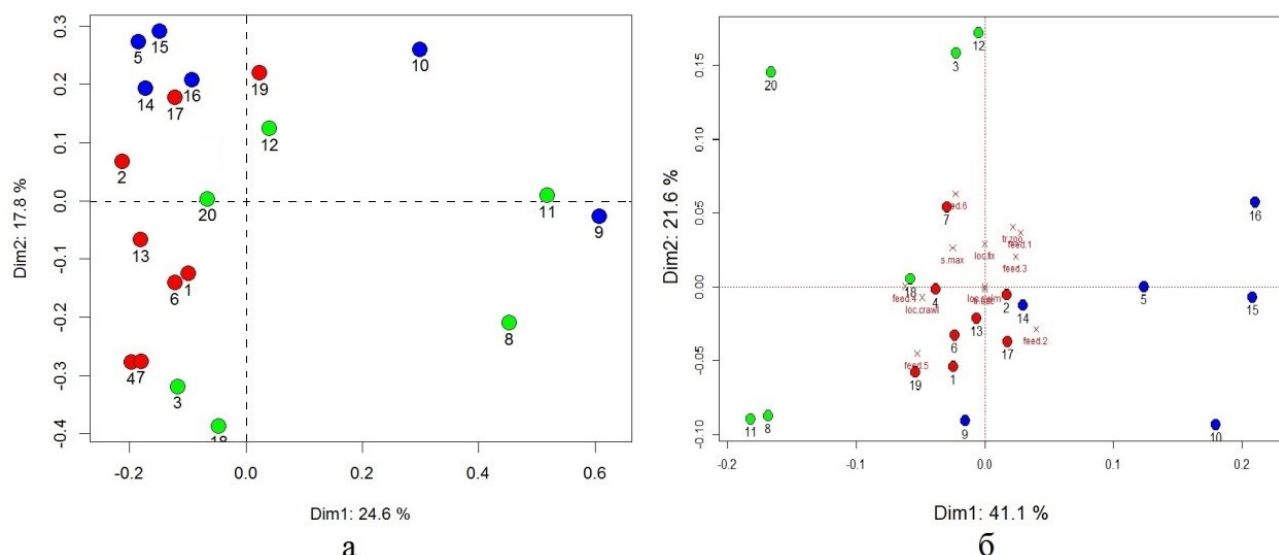


Рисунок 8. Ординационные диаграммы анализа структуры зоопланктоценозов медиали р. Вьюница на основе традиционного индекса Мориситы-Хорна (а) и на основе функционального индекса Сёренсена (б). На диаграммах цифры отражают номера станций отбора проб, на осях указаны значения доли общей изменчивости, объясняемой соответствующими главными координатами. Зеленым цветом обозначены пробы в зарослях макрофитов, красным – пробы проточных участков, синим – пробы прудовых расширений реки. Крестиками указаны функциональные признаки зоопланктона

Расположение проб вдоль горизонтальной оси определяется максимальным размером тела зоопланктона, долей вторичных фильтраторов и долей плавающе-ползающих зоопланктеров, роль которых снижается при продвижении от зарослевых проб к пробам открытой воды прудовых расширений. Расположение проб вдоль вертикальной оси обусловлено долей хищных и нехищных форм зоопланктона, долей собирателей и всасывателей. Таким образом, в зарослях макрофитов и в зоне открытой воды медиали р. Вьюница формируются различные функциональные группы зоопланктона. Для зарослей макрофитов отмечена высокая доля крупных зоопланктеров и хищников. По типу питания преобладали первичные и вторичные фильтраторы, всасыватели, собиратели. По типу передвижения доминировали организмы, ведущие плавающе-ползающий и плавающе-прикрепленный образ жизни.

Исследования распределения зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитного пояса Протоки показали, что с продвижением от берега к зоне открытой воды наблюдалось постепенное изменение различных функциональных групп зоопланктона. От зарослей телореза к зоне открытой воды снижался максимальный размер тела зоопланктона, доля хищников, вторичных фильтраторов, собирателей, доля плавающе-ползающих и плавающе-прикрепленных организмов. Напротив, к зоне открытой воды возрастала доля мирных зоопланктеров и вертикаторов.

Таким образом, при сравнении двух подходов к кластерному анализу и ординации зоопланктоценозов можно сделать вывод, что учёт функциональных признаков зоопланктона дает более обобщенную картину. Нами выявлены существенные различия между функциональными группами зоопланктона зарослей макрофитов и зон открытой воды в водотоках. Заросли макрофитов (особенно погруженные макрофиты) увеличивают количество экологических ниш, способствуя присутствию видов зоопланктона с различными функциональными особенностями (Barnett & Beisner, 2007). Неоднородность среды обитания, создаваемая высшими водными растениями, является

ключевым фактором формирования функционального разнообразия и определения экологических функций сообществ зоопланктона (Massicotte et al., 2014; Bolduc, Bertolo, Pinel-Alloul, 2016). Использование предложенного подхода позволяет получить более полное представление о структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный в диссертационной работе материал обобщает пятилетние исследования автора по составу и структуре сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений водотоков Нижегородской области, находящихся в разных ландшафтных зонах и испытывающих разную антропогенную нагрузку.

В ходе исследований был проанализирован видовой состав зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов водотоков. Впервые найдены редкие для Европейской части России виды *Eurycercus macracanthus*, *Graptoleberis pannonica*, *Ovalona karelica* и *Mytilina acanthophora*. Высокое видовое богатство и находки редких видов в водотоках (особенно водотоках г. Нижний Новгород) демонстрируют важную роль зарослей макрофитов как рефугиумов для зоопланктона.

В работе впервые проведен анализ распространения вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* в зарослях макрофитов разнотипных водотоков. Выявлено обитание коловратки в широком диапазоне условий среды и предпочтение зоны свободной воды с замедленным течением. Это обуславливает необходимость дальнейших мониторинговых исследований распространения чужеродного вида.

Проведенные исследования показали, что в малых водотоках наибольшее видовое богатство зоопланктона сосредоточено в зарослях высших водных растений прибрежной зоны, что увеличивает значимость исследований зоопланктона зарослей макрофитов.

На основе современного подхода к анализу видовой структуры гидробионтов показано влияние высших водных растений на пространственное распределение сообществ зоопланктона в медиали малых водотоков. Заросли макрофитов обуславливают гетерогенность видовой структуры зоопланктоценозов. Пространственное размещение зоопланктоценозов изменяется в течение вегетационного сезона. Эти результаты вносят вклад в решение проблемы континуальности и дискретности видовой структуры сообществ гидробионтов.

Проведенная оценка сезонных изменений видовой структуры сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов позволила выделить планктонные комплексы, установить влияние факторов среды, объясняющих сезонную динамику зоопланктоценозов.

Впервые применённый подход к анализу структуры зоопланктоценозов зарослей макрофитов на основе функциональных признаков может послужить основой для дальнейших исследований функционирования сообществ зоопланктона.

Выводы

1. В составе зоопланктона исследованных водотоков идентифицировано 250 видов: 145 видов (58%) коловраток (Rotifera), 75 видов (30%) ветвистоусых ракообразных (Cladocera), 30 видов (12%) веслоногих ракообразных (Copepoda). Анализ экологической приуроченности идентифицированных видов показал, что фитофильные виды составляют 53,2% от общего числа видов, облигатно-планктонные – 27,2%,

фитофильно-планктонные – 11,6%, придонные – 8,0%. В водотоках, расположенных в разных ландшафтных зонах и подверженных разной степени антропогенного воздействия, обнаружен сходный видовой состав зоопланктона зарослей макрофитов.

2. Впервые обнаруженные в зарослях макрофитов водотоков Нижегородской области редкие виды *Eurycercus macracanthus*, *Graptoleberis pannonica*, *Ovalona karelica* и *Mytilina acanthophora* были приурочены к зарослям телореза обыкновенного и не вносили существенного вклада в формирование видовой структуры сообществ зоопланктона. Установлено, что впервые найденная в большинстве водотоков чужеродная коловратка *Kellicottia bostoniensis* была немногочисленна в зарослях макрофитов и предпочитала зону открытой воды. Наибольшего развития *Kellicottia bostoniensis* достигала в медиали эвтрофированных водотоков и прудовых расширений рек, что характеризует её как облигатно-планктонный вид.

3. Установлено, что в разнотипных зарослях макрофитов, расположенных на однородном участке водотока в летний период видовая структура сообществ зоопланктона существенно различается. Наибольшее влияние на видовую структуру зоопланктоценозов оказывает морфологическое строение растений и плотность зарослей. Максимальное количественное развитие зоопланктона наблюдается в погруженных макрофитах, где основу численности и биомассы составляют ветвистоусые ракообразные. Смена доминирующего вида макрофита приводит к смене видовой структуры сообществ зоопланктона.

4. Установлено, что в устьевых областях малых рек наблюдается увеличение числа видов и количественных показателей развития зоопланктона зарослей макрофитов от зоны свободного течения к зоне водохранилищного подпора. В зарослях макрофитов зоны свободного течения реки основу численности зоопланктона составляют коловратки, а в переходной зоне и зоне подпора – ветвистоусые и веслоногие ракообразные. В зарослях макрофитов устьевой зоны крупного водотока наблюдаются существенные различия видовой структуры сообществ зоопланктона от медиальной зоны реки. Наибольшее влияние на сообщества зоопланктона зарослей макрофитов устьевых областей оказывает скорость течения реки и степень развития макрофитов.

5. В зарослях макрофитного пояса малых водотоков с продвижением от берега к зоне открытой воды в зоопланктоне уменьшается число видов, общая численность и биомасса, доля ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе, доля фитофильно-планктонных видов и увеличивается доля коловраток в общей численности и общей биомассе зоопланктона и доля облигатно-планктонных видов. В крупном водотоке, в условиях однородного макрофитного пояса, наблюдается снижение количественных показателей развития зоопланктона от берега к зоне открытой воды. При наличии разнотипного макрофитного пояса происходит увеличение числа видов, численности и биомассы в зарослях погруженного макрофита.

6. Неравномерность распределения сообществ зоопланктона по продольному профилю малых водотоков г. Нижний Новгород обусловлена влиянием высших водных растений. Наибольшая дискретность зоопланктоценозов, связанная с максимальным развитием макрофитов и низкими скоростями течения, наблюдается в летний период.

7. Изменения видовой структуры в ходе сезонной динамики сообществ зоопланктона зарослей макрофитов малого водотока имеют циклический характер. Перестройки видовой структуры зоопланктона обусловлены изменением температуры воды и зарастаемостью высшими водными растениями. Значения индекса видового разнообразия Шеннона являются отражением перестроек видовой структуры зоопланктоценозов зарослей макрофитов малой реки. Смена планктонных комплексов

сопровождается снижением, а в период существования комплексов – возрастанием индекса Шеннона.

8. Выявлено, что зоопланктоценозы разнотипных зарослей макрофитов в водотоках существенно различаются по функциональной структуре от сообществ зоны открытой воды. По типу питания в зарослях макрофитов преобладают первичные и вторичные фильтраторы, собиратели и всасыватели, в зоне открытой воды – вертикаторы. Максимальный размер тела и доля хищных видов зоопланктона в зарослях макрофитов выше, чем в зоне открытой воды.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

1. Shurganova, G.V. New information on the findings of alien rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) in Nizhny Novgorod oblast / G.V.Shurganova, V.S.Zhikharev, **D.E.Gavrilko**, T.V.Zolotareva, D.S.Ruchkin // Russian Journal of Biological Invasions. – 2019. – Vol. 10. – № 3. – P. 282–288.

2. Shurganova, G.V. Spatial distribution of zooplankton on the upper part of the Cheboksary reservoir / G.V.Shurganova, I.A.Kudrin, V.N.Yakimov, **D.E.Gavrilko**, V.S.Zhikharev, T.V.Zolotareva // Inland Water Biology. – 2018. – Vol. 11. – № 3. – P. 317–325.

3. Shurganova, G.V. Distribution of rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in water bodies and watercourses of Nizhny Novgorod oblast / G.V.Shurganova, **D.E.Gavrilko**, M.Yu.Il'in, I.A.Kudrin, I.S.Makeev, T.V.Zolotareva, V.S.Zhikharev, D.O.Golubeva, A.S.Gorkov // Russian Journal of Biological Invasions. – 2017. – Vol. 8. – № 4. – P. 393–402.

Статьи в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий рекомендованных ВАК

4. Шурганова, Г.В. Современное состояние и прогноз изменения сообществ гидробионтов в зоне строительства Нижегородского низконапорного гидроузла / Г.В.Шурганова, А.Г.Охапкин, **Д.Е.Гаврилко**, Е.Л.Воденеева, И.А.Кудрин, Д.А.Пухнаревич, А.А.Нижегородцев, Д.Б.Гелашвили // Самарский научный вестник. – 2017. – Т. 6. – № 4 (21). – С. 103–109.

5. **Гаврилко, Д.Е.** Характеристика сезонных изменений видовой структуры зоопланктонных сообществ зарослей высшей водной растительности (на примере малых водотоков г. Нижний Новгород) / **Д.Е.Гаврилко**, Г.В.Шурганова, Н.И.Зазнобина // Вода: химия и экология. – 2017. – № 8. – С. 19–26.

6. Шурганова, Г.В. Экодиагностика водоемов питьевого водоснабжения крупного мегаполиса (на примере г. Нижнего Новгорода) / Г.В.Шурганова, **Д.Е.Гаврилко**, В.С.Жихарев, И.А.Кудрин, М.Ю.Ильин, Т.В.Золотарева Д.О.Голубева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – Т. 18. – № 5(2). – С. 387–392.

7. Шурганова, Г.В. Зоопланктон малых водотоков урбанизированных территорий (на примере г. Нижний Новгород) / Г.В.Шурганова, И.А.Кудрин, **Д.Е.Гаврилко**, И.С.Макеев, М.Ю.Ильин, А.С.Горьков // Вода: химия и экология. – 2015. – № 12. – С. 48–55.

8. Шурганова, Г.В. Участие зоопланктона в самоочищении малого водотока г. Нижнего Новгорода / Г.В.Шурганова, И.С.Макеев, **Д.Е.Гаврилко**, А.И.Голикова //

Материалы, труды, тезисы международных, всероссийских и региональных конференций

9. **Гаврилко, Д.Е.** Влияние зарослей макрофитов на структуру сообществ зоопланктона и их размещение в прудовом расширении малой реки / **Д.Е.Гаврилко, Д.С. Ручкин** // Экологический сборник 7: Труды молодых ученых. Всероссийская (с международным участием) молодежная научная конференция. Под ред. канд. биол. наук С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой и проф. С.В. Саксонова. – Тольятти: «Анна», 2019. – С. 117–120.

10. **Гаврилко, Д.Е.** Структура сообществ зоопланктона зарослей высшей водной растительности устьевых участков притоков Чебоксарского водохранилища / **Д.Е.Гаврилко, Т.В.Золотарева, В.С.Жихарев, Г.В.Шурганова** // Сборник тезисов докладов Всероссийской конференции «Волга и её жизнь» (Борок, ИБВВ РАН, 22-26 октября 2018 г.). – Ярославль: Филигрань, 2018. – С. 22.

11. **Гаврилко, Д.Е.** Влияние высших водных растений на структуру сообществ зоопланктона малой реки (на примере реки Выюница г. Нижнего Новгорода) / **Д.Е.Гаврилко, И.А.Кудрин, Д.С.Ручкин, Г.В.Шурганова** // Материалы докладов III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» (Зеленоградск, 24-28 сентября 2018 г.). – Калининград: АтлантНИРО, 2018. – С. 47–50.

12. **Гаврилко, Д.Е.** Структурно-функциональные особенности сообществ зоопланктона устьевого участка р. Оки / **Д.Е.Гаврилко, Д.С.Ручкин** // Материалы докладов XXIII Нижегородской сессии молодых ученых (технические, естественные, математические науки). – Княгинино: НГИЭУ, 2018. – Том 2. – С. 109–112.

13. **Шурганова, Г.В.** О современном экологическом состоянии устьевого участка р. Оки / **Г.В.Шурганова, Д.Е.Гаврилко, В.С.Жихарев, Д.О.Голубева, Д.С.Ручкин, Т.В.Золотарева** // Труды конгресса 19-го Международного научно-промышленного форума «Великие Реки 2017» в 3 томах. – Том 1. – Нижний Новгород: ННГАСУ, 2017. – С. 92–95.

14. **Гаврилко, Д.Е.** Сезонные изменения зоопланктона зарослей высшей водной растительности малых водотоков г. Нижнего Новгорода / **Д.Е.Гаврилко** // Экологический сборник 6: Труды молодых ученых Поволжья. Международная молодежная научная конференция. – Тольятти: ИЭВБ РАН, «Касандра», 2017. – С. 79–84.

15. **Гаврилко, Д.Е.** Пространственное размещение сообществ зоопланктона малого водотока (на примере Шуваловского канала, г. Нижний Новгород) / **Д.Е.Гаврилко, Г.В.Шурганова** // Материалы Всероссийской молодежной гидробиологической конференции «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (Борок, 10-13 ноября 2016 г.). – Ярославль: Филигрань, 2016. – С. 74–76.

Учебные пособия

16. **Якимов, В.Н.** Использование функциональных признаков в методах кластерного анализа и ординации гидробиоценозов / **В.Н.Якимов, Г.В.Шурганова, И.А.Кудрин, Д.Е.Гаврилко, В.С.Жихарев** // Экологический мониторинг. Часть X: Учебное пособие. Под ред. проф. Д.Б. Гелашвили. – Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2019. – С. 131–144.