

Влияние водных растений разных экологических групп на распределение и обилие зоопланктона

С. А. КУРБАТОВА, З. М. МЫЛЬНИКОВА, И. Ю. ЕРШОВ, С. Н. БЫКОВА, О. Г. ВИНОГРАДОВА

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
E-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru

Статья поступила 08.06.2017

Принята к печати 18.07.2017

АННОТАЦИЯ

Проведено исследование распределения зоопланктона в водоеме, вся площадь которого занята фитоценозами с доминированием растений из разных экологических групп. Показано, что в фитоценозе погруженного гидрофита *Elodea canadensis* зоопланктон включен в классическую “пастбищную” трофическую сеть и в сообществе преобладают альгофаги. В фитоценозе воздушно-водного растения *Carex riparia* зоопланктон в большей степени связан со звеньями “микробальной петли” и массовое развитие в сообществе получили хищники и бактерио-детритофаги.

Ключевые слова: зоопланктон, погруженные растения, воздушно-водные растения, *Carex riparia*, *Elodea canadensis*.

Водные растения занимают значительные площади прибрежных участков и мелководных зон водоемов. Роль высших растений в цикле минеральных и органических веществ в водных экосистемах является заметной. Способность поглощать определенные элементы, накапливать и выделять их в ходе жизнедеятельности и при отмирании отличается у разных видов [Дукујová, 1979]. Водные растения продуцируют во внешнюю среду углеводы, органические и аминокислоты [Лукина, 1990; Ратушняк, 1993]. Прижизненные выделения ими фосфора относительно невелики, основная доля P поступает в воду при разложении гидрофитов [Granéli, Solander, 1988]. Среди растений, принадлежащих к одной экологической группе (погруженные,

плавающие или воздушно-водные), создаются во многом сходные условия и параметры среды. Разрастаясь и меняя физическую организацию пространства, физико-химические условия и связи в пищевых цепях, влияя, с одной стороны, на количество и доступность трофических ресурсов и на интенсивность пресса со стороны хищников, с другой, растения могут определять распределение и обилие гидробионтов, в том числе зоопланктона.

В работе исследован зоопланктон водоема, не имеющего участков с открытой водой, вся площадь которого занята двумя фитоценозами: с доминированием воздушно-водного растения осоки *Carex riparia* Curt. и погруженного растения элодеи *Elodea canadensis* Michx.

Питание осок связано в большей степени с грунтом, чем с водой. Весной рост идет за счет накопления питательных веществ в корнях, летом биогенные вещества поглощаются из грунта. Выделение в воду азота и фосфора живыми побегами незначительно [Bernard et al., 1988]. Накопленные в фитомассе осок биогены поступают в среду при разложении растений. Однако они разлагаются медленно. У разных видов потеря массы составляет за год лишь 24–53 % [Verhoeven, Arts, 1992; Schulz et al., 2011]. Для воздушно-водных растений в целом характерна более низкая скорость разложения, чем для погруженных [Белова, 1982]. В течение первых 4–7 месяцев концентрации азота и фосфора в пересчете на массу разлагающихся растений осоки увеличиваются относительно первоначального содержания на 75–100 % [Morris, Lajtha, 1986; Bernard et al., 1988]. Снижение концентраций этих элементов начинается после прорастания растительных остатков корнями вегетирующих растений. Таким образом, осоки образуют зоны, в которых происходит удерживание N и P в осадках [Morris, Lajtha, 1986; Bernard et al., 1988]. Исследователи [Longhi et al., 2008] отмечают, что воздушно-водные растения образуют значительную продукцию, малая ее часть используется фитофагами, большая же поступает в детритные пищевые сети или остается неиспользованной. Замечено [Morris, Lajtha, 1986], что у однолетних гелофитов высвобождение биогенных элементов происходит быстрее, чем у многолетних.

Взаимообмен минеральными и органическими веществами между элодеей и водной средой происходит активнее. В воде вокруг нее регистрируют более высокие, чем на открытых участках, концентрации фосфора (фосфатов) и азота (нитратов и нитритов) [Pokorný et al., 1984], отмечены повышенные концентрации углеводов, органических и аминокислот [Лукина, 1990; Ратушняк, 1993; Massachiro, Takuo, 1994]. Содержание N, P, K в тканях *Elodea canadensis* выше, чем в *Carex riparia* [Дукужová, 1979]. Поскольку элодея имеет высокую скорость разложения [Белова, 1982; Massachiro, Takuo, 1994], то при ее отмирании биогенные элементы быстрее, чем из осоки поступают в воду [Massachiro,

Takuo, 1994] и вновь включаются в биотический оборот.

Цель работы – исследовать распределение зоопланктона в водоеме в зависимости от характера растительности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в двух типах зарослей одного водоема – пруда, площадью 1080 м², окруженного с трех сторон мелколесьем и с четвертой (южной) стороны граничащего с необрабатываемым полем. Фитоценоз с доминированием осоки *Carex riparia* Curt. (общее проективное покрытие (ОПП) 60 %) образовывал полосу вдоль южного берега длиной ~18 м, шириной 2–6 м. Кроме доминирующего вида фитоценоз включал водный мох и единичные растения *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Utricularia vulgaris* L., *Lycopus europaeus* L., *Scutellaria galericulata* L. и *Typha latifolia* L. Глубина воды в местах отбора проб составляла 0,3–0,7 м. Остальную площадь водоема занимал фитоценоз с доминированием элодеи *Elodea canadensis* Michx. (ОПП 90 %), с небольшими “пятнами” *Persicaria amphibia* (L.). Пробы отбирали с глубины ~1 м. Максимальная глубина водоема 1,9 м. Наблюдения вели в период активного сезонного развития водных растений с 10.06 по 2.09.2015 г. К сентябрю растения элодеи занимали всю водную толщу от дна до поверхности, сухая масса элодеи составила 564 г/м³ (сырая 7088 г/м³). Осока весь сезон оставалась в полупогруженном состоянии. В сентябре сухая масса надгрунтовой ее части равнялась 636 г/м² (сырая 3448 г/м²).

Пробы собирали еженедельно в трех точках каждого фитоценоза. Для анализа растительных пигментов, бактерий, жгутиконосцев и инфузорий воду из трех точек (по 2 л) сливали в одно ведро, затем проводили отбор интегральной пробы. Для оценки развития зоопланктона пробы брали из разных точек отдельно, что позволило оценить распределение зоопланктеров внутри каждого фитоценоза и между ними. Для этого процеживали по 10 л воды через планктонную сеть № 73 и фиксировали в 70%-м этиловом спирте. Затем обрабатывали общепринятыми в гидробиологии методами. Рассчитывали сред-

ние значения показателей и доверительный интервал.

Содержание пигментов фитопланктона измеряли спектрофотометрическим методом в ацетоновой вытяжке [Сиренко, Курейшев, 1982]. Бактерий осаждали на ядерных фильтрах с диаметром пор 0,17 мкм, окрашивали флуорохромом DAPI [Porter, Feig, 1980] и подсчитывали под эпифлуоресцентным микроскопом. Численность жгутиконосцев считали в “живых” пробах воды с использованием световой микроскопии, биомассу находили с учетом размеров и геометрической формы клеток, удельную плотность принимали равной единице. Инфузорий определяли в свежееотобранных пробах воды в камере Богорова под световым микроскопом МБС-10 (Россия), мелкие формы – под микроскопом “Ergaval” (Германия). При расчете биомассы использовали индивидуальные массы цилиат, приводимые в литературе [Чорик, 1968; Мамаева, 1979; Жариков, 1996]. Идентификацию видов проводили по определителям [Kahl, 1930–1935; Мамаева, 1979; Carey, 1991; Foissner, Berker, 1996].

Пробы отбирали в утренние часы (9^{00} – 10^{30}), предварительно измерив температуру воды и рН и взяв воду для определения содержания в ней растворенного кислорода иодометрическим методом [ИСО 5813-83, 2010].

Для определения взаимосвязей между количественными характеристиками развития водных организмов использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Расчеты проводили в программе PAST [Hammer et al., 2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В воде фитоценоза элодеи в период до конца июля отмечали более высокие показатели концентрации кислорода и рН (рис. 1). Температура воды в утренние часы составляла $19,2 \pm 2,4$ °С.

Концентрации пигментов фитопланктона и их динамика в двух типах зарослей оказались сходны до конца июля. Затем среди осоки концентрации хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов стали вдвое превышать таковые среди элодеи (рис. 2). Концентрации хлорофилла *c*, присущего диатомовым водорос-

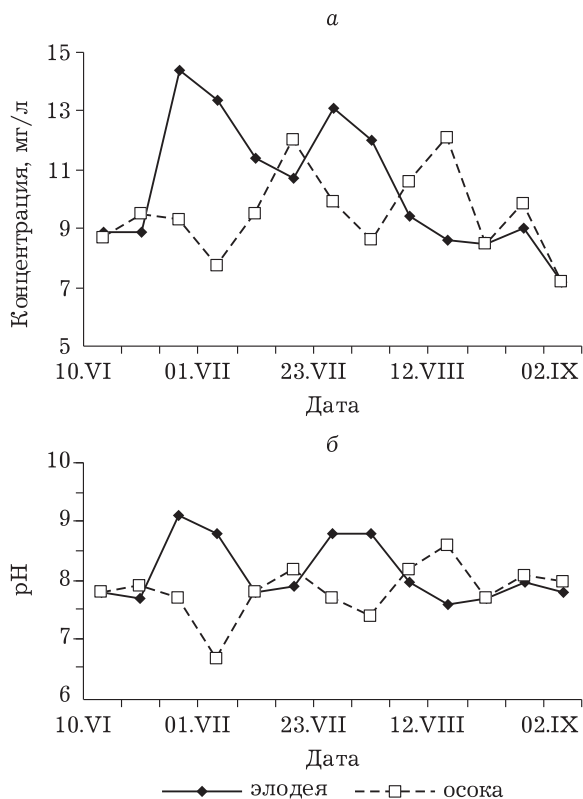


Рис. 1. Изменение концентрации кислорода в воде (а) и значений рН (б) в фитоценозах

лям, являлись низкими (в среднем 0,6 мкг/л) в обоих типах зарослей. С конца июля содержание феофитина снижалось в пробах воды из фитоценоза осоки, составляя в среднем 16 % хлорофилла, в то время как в фитопланктоне, развивающемся среди элодеи, его содержание оставалось на уровне 30 % в течение всего лета. С конца июля пигментный индекс E_{480}/E_{665} свидетельствовал о большей доли желтых пигментов в фитопланктоне среди элодеи, чем среди осоки.

Численность бактерий в воде постепенно нарастала в течение вегетационного сезона. Средние за период значения численности микроорганизмов среди элодеи и среди осоки оказались близки (табл. 1). В фитоценозе элодеи кривая динамики численности бактерий носила выраженный пилообразный характер, вследствие более резких скачков количества бактерий. Среди осоки последние 4 нед. периода наблюдений (август – начало сентября) численность бактерий держалась на относительно стабильном уровне $16,8 \pm 1,1$ млн кл./мл. В зарослях обоих типов их численность коррелировала с концентрацией хлорофилла *a*,

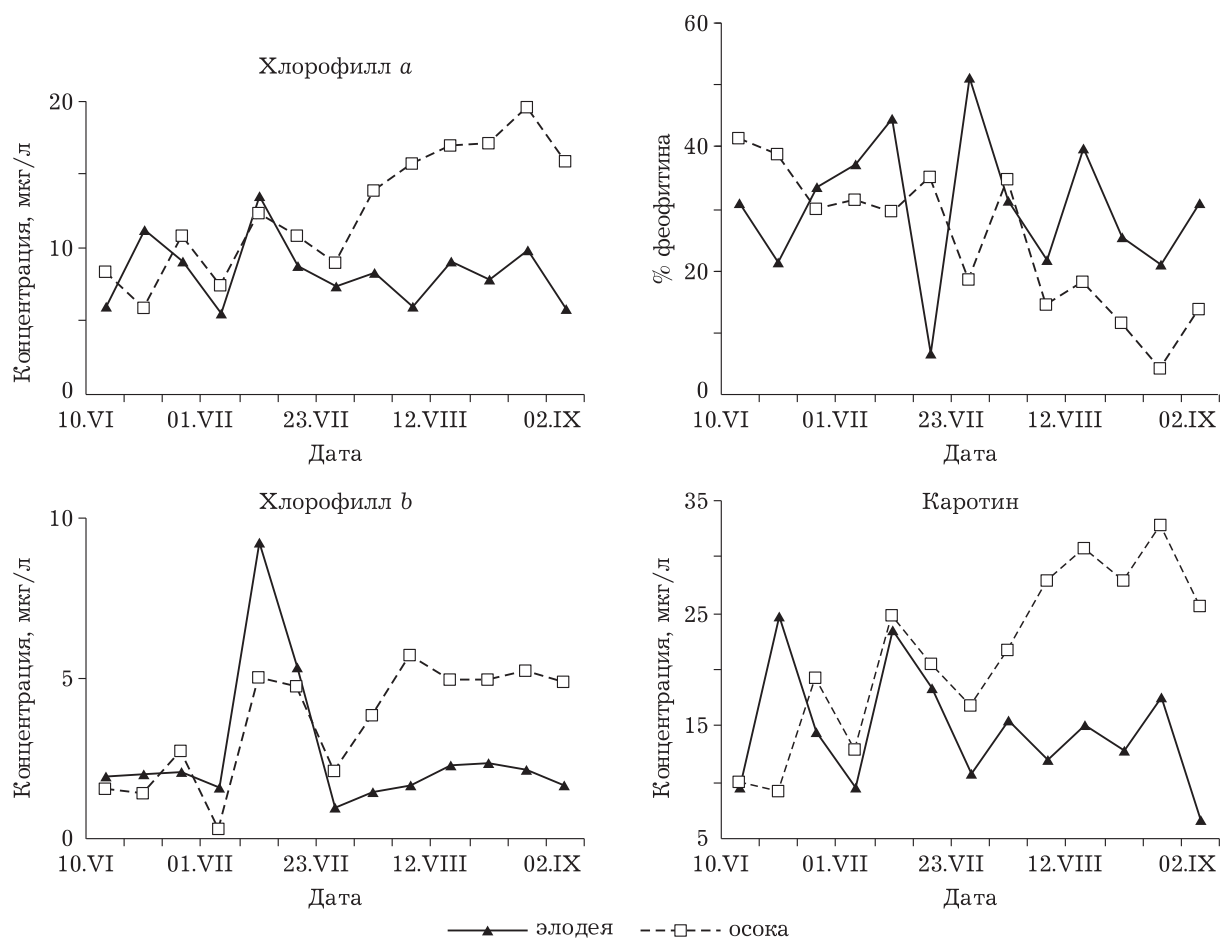


Рис. 2. Изменение концентраций пигментов и содержания феофитина в фитопланктоне среди элодеи и осоки

Т а б л и ц а 1

Численность и биомасса планктонных организмов в фитоценозах элодеи и осоки (минимум – максимум (среднее))

Показатель	Элодея	Осока
Численность:		
бактерий, млн кл./мл	3,5–19,8 (11,2)	7,1–18,1 (12,3)
жгутиконосцев, кл./мл	95–323 (198)	29–455 (222)
Testacea, тыс. экз./м ³	0,4–3,9 (2,1)	4,3–45,9 (21,6)
инфузорий, тыс. экз./м ³	297–759 (492,5)	231–1221 (657,5)
Rotifera, тыс. экз./м ³	0,9–4,9 (2,5)	2,7–24,8 (12)
Cladocera, тыс. экз./м ³	1,2–7,3 (2,9)	4,3–29,2 (16,9)
Copepoda, тыс. экз./м ³	39,5–126,6 (82,8)	26,6–122,6 (70,8)
Биомасса, мг/м³:		
жгутиконосцев	320–3500 (1350)	210–3370 (1660)
инфузорий	30,9–237,3 (97,7)	9,24–553,2 (120)
Rotifera	1,3–13,3 (4,8)	3,3–21,6 (11,2)
Cladocera	8,4–34 (13,9)	17,4–96,5 (57,5)
Copepoda	216,4–1134,4 (502,3)	394,9–1047,4 (697)

Статистически значимые связи между количественными показателями развития планктонных организмов в фитоценозах элодеи и осоки

Показатель	R	p
Элодея		
Хлорофилл <i>a</i> & <i>N</i> бактерий	-0,57	<0,05
Хлорофилл <i>a</i> & <i>B</i> инфузорий	-0,64	<0,05
Осока		
Хлорофилл <i>a</i> & <i>N</i> бактерий	0,87	<0,001
Хлорофилл <i>a</i> & <i>N</i> инфузорий альгофагов	-0,63	<0,05
Хлорофилл <i>a</i> & <i>B</i> инфузорий бактерио-детритофагов	0,74	<0,01
Хлорофилл <i>a</i> & <i>B</i> Chydoridae	0,57	<0,05
Хлорофилл <i>a</i> & <i>N</i> Rotifera	0,66	<0,05
Хлорофилл <i>a</i> & <i>B</i> Rotifera	0,57	<0,05
<i>N</i> бактерий & <i>B</i> инфузорий	0,64	<0,05
<i>N</i> бактерий & <i>B</i> инфузорий бактерио-детритофагов	0,73	<0,01
<i>N</i> бактерий & <i>N</i> Chydoridae	0,55	<0,05
<i>N</i> бактерий & <i>B</i> Chydoridae	0,68	<0,05
<i>N</i> бактерий & <i>N</i> Rotifera	0,59	<0,05
<i>N</i> жгутиконосцев & <i>B</i> инфузорий	0,70	<0,01
<i>N</i> жгутиконосцев & <i>B</i> инфузорий альгофагов	0,67	<0,05
<i>B</i> инфузорий бактерио-детритофагов & <i>N</i> Chydoridae	0,63	<0,05
<i>B</i> инфузорий бактерио-детритофагов & <i>B</i> Chydoridae	0,69	<0,01
<i>B</i> инфузорий бактерио-детритофагов & <i>N</i> Rotifera	0,70	<0,01
<i>B</i> инфузорий бактерио-детритофагов & <i>B</i> Rotifera	0,58	<0,05

П р и м е ч а н и е. *R* – коэффициент корреляции Спирмена, *p* – вероятность, *N* – численность, *B* – биомасса.

в осоке, кроме того, с количеством потребителей: инфузорий, коловраток и рачков сем. Chydoridae (табл. 2).

Численность и биомасса жгутиконосцев в элодее и в осоке менялись сходным образом. Однако в конце июля и в середине августа среди осоки отмечали более высокие показатели их биомассы. В зарослях осоки обнаружена статистически значимая связь между численностью жгутиконосцев и биомассой инфузорий (см. табл. 2).

В воде из фитоценоза осоки зафиксировано на порядок большее количество раковинных амеб (Testacea) родов *Arcella* и *Diffugia* (см. табл. 1).

За период наблюдений зарегистрировали 37 видов инфузорий: 31 – среди осоки и 21 – среди элодеи. В обоих фитоценозах в пробах регулярно присутствовали *Strombidium viride* Stein и *Halteria grandinella* (O. F. Müller), кроме того, в осоке – *Coleps hirtus* (Ehrenberg).

Наибольшая численность *Strombidium viride* отмечена в июне: 594 тыс. экз./м³ среди элодеи и 660 тыс. экз./м³ среди осоки. Максимум *Halteria grandinella* наблюдали в элодее в конце июля (165 тыс. экз./м³), а в осоке – в конце августа (627 тыс. экз./м³). *Coleps hirtus* среди осоки достигал пика численности в сентябре (297 тыс. экз./м³). В фитоценозе элодеи преобладали альгофаги, составляя в среднем 68 % численности всех инфузорий, среди осоки доминировали бактерио-детритофаги – 47 % численности (рис. 3). В элодее определена связь между биомассой инфузорий и концентрацией хлорофилла *a*, в осоке выявлена зависимость первого показателя как от кормовых объектов (водорослей, бактерий и жгутиконосцев), так и от потенциальных потребителей (коловраток и Chydoridae) (см. табл. 2).

В пробах зоопланктона обнаружили 40 видов Rotifera, 14 – Cladocera и 12 – Copepoda.

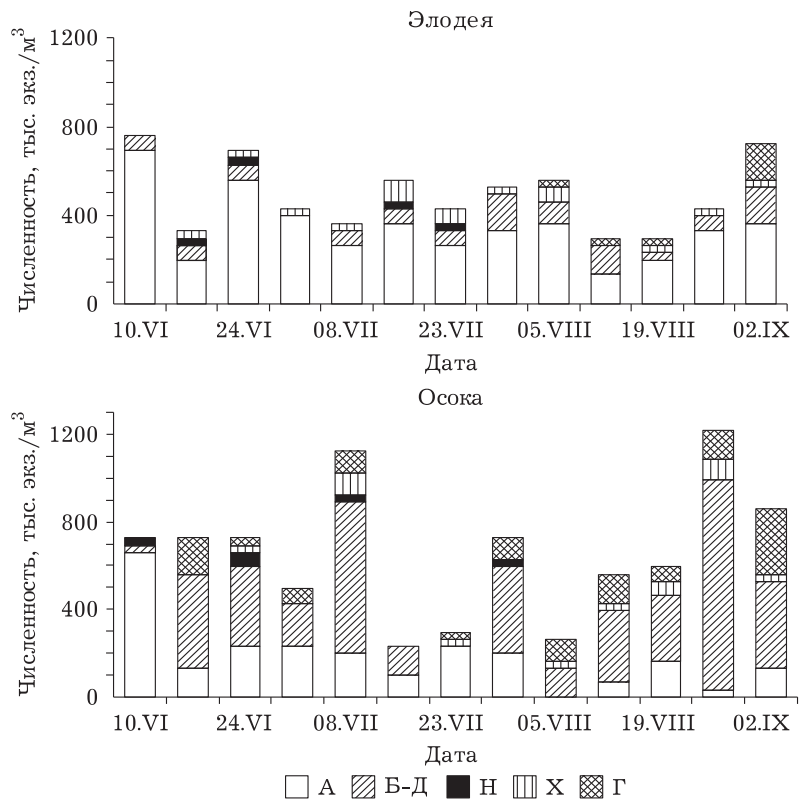


Рис. 3. Распределение инфузорий по трофическим группам: А – альгофаги, Б-Д – бактерио-детритофаги, Н – неселективные всеяды, Х – хищники, Г – гистофаги

В июне и июле общая биомасса зоопланктона (Crustacea + Rotifera) среди осоки вдвое превышала таковую среди элодеи. Затем различия стали менее заметными. Количество Rotifera (рис. 4) и Cladocera (рис. 5, а) оказалось выше в фитоценозе осоки (см. табл. 1) на протяжении всего периода наблюдений. Распределение Соперода зависело от возрастной стадии ракообразных и их таксономической принадлежности. Копеподиты и взрослые Cyclopidae предпочитали находиться среди осоки, в то время как науплиусы Соперода, а также копеподиты и половозрелые Calanidae (*Eudiaptomus transylvanicus* (Daday)) – среди элодеи (рис. 6).

Общими для зарослей обоих типов являлись виды *Mesocyclops leuckarti* (Claus), который доминировал среди половозрелых циклопов в обоих фитоценозах, *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin), *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer), *Lecane luna* (Müller), *L. (M.) bulla* (Gosse), *Mytilina ventralis* (Ehrenberg), *Brachionus quadridentatus* Herman, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg и коло-

вратки отряда Bdelloida. Но численность перечисленных видов, кроме *Diaphanosoma brachyurum*, оказалась выше среди осоки. В количественных показателях *D. brachyurum* не выявлено различий для двух исследованных фитоценозов, за исключением короткого периода в середине августа, когда численность и биомасса этого рачка также больше в осоке (см. рис. 5, б).

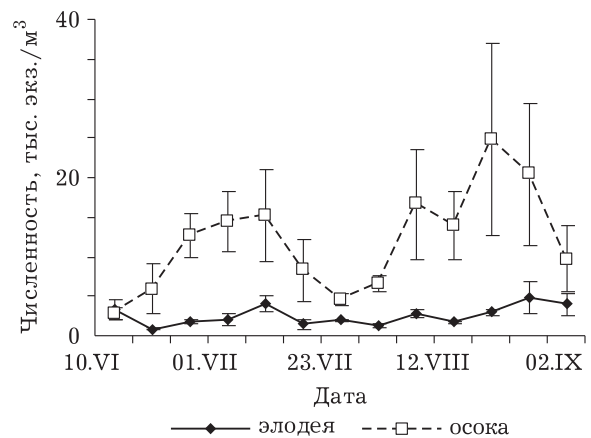


Рис. 4. Численность Rotifera в двух фитоценозах. Показаны доверительные интервалы

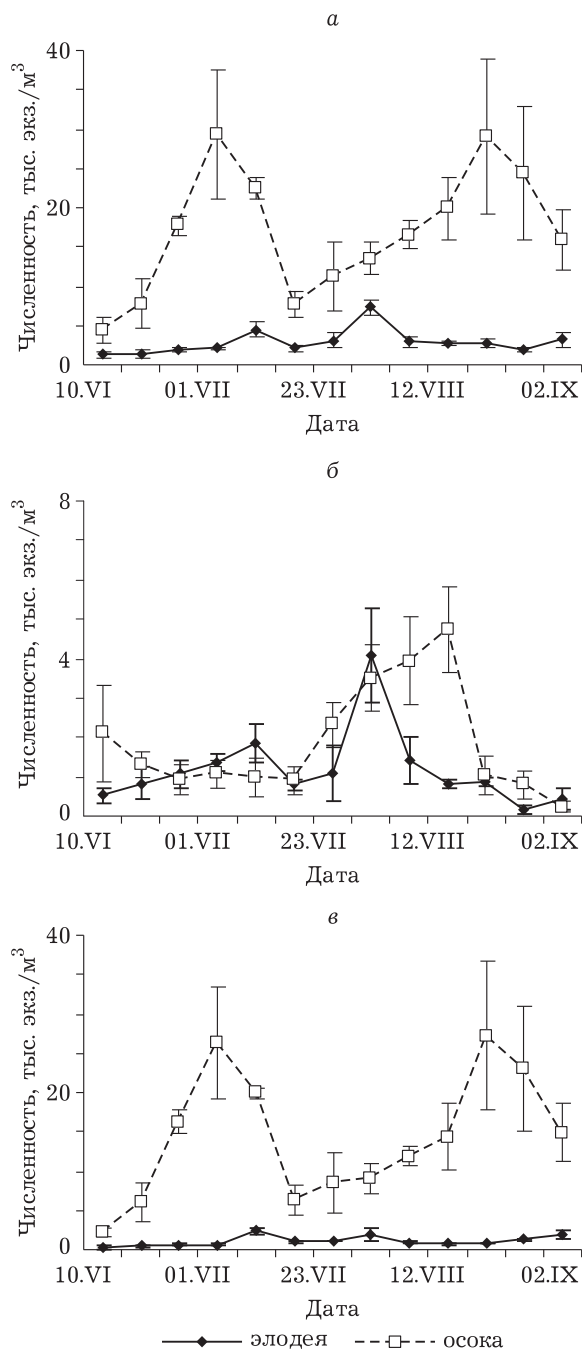


Рис. 5. Численность Cladocera: а — общая, б — *Diaphanosoma brachyurum*, в — сем. Chydoridae. Показаны доверительные интервалы

Только среди осоки в пробах регистрировали коловраток *Euchlanis deflexa* Gosse и *Dicranophorus grandis* Ehrenberg, веслоногих рачков *Ectocyclops phaleratus* (Koch), ветвистоусых *Macrothrix* sp., *Oxyurella tenuicaudis* (Sars) и *Ceriodaphnia setosa* Matile (помимо отмечаемой в обоих типах зарослей *S. quad-*

rangula (O. F. Müller)). Преобладающую долю (в среднем 81 %) всех Cladocera, развивающихся среди осоки, составляли рачки семейства Chydoridae (см. рис. 5, в), с доминированием *Chydorus sphaericus*. В элодее ракообразные данного семейства давали менее половины (в среднем 38 %) общей численности Cladocera.

К особенностям видового состава зоопланктона в фитоценозе элодеи можно отнести массовое развитие каляниды *Eudiaptomus transylvanicus*, которая здесь составляла в среднем за период наблюдений 7 % (от 1 до 23 %) общей численности и 36 % (6–61 %) биомассы зоопланктона. В осоке этот вид отсутствовал или в пробах регистрировали единичные экземпляры. Среди элодеи предпочитали находиться кладоцера *Bosmina longirostris* (O. F. Müller) и коловратка *Keratella cochlearis* (Gosse).

ОБСУЖДЕНИЕ

В фитоценозах обоих типов пространственная организация среды имела сложную структуру за счет большой плотности растений. Эупланктонные виды, как правило, избегают таких условий. Тем не менее среди элодеи успешно развивался планктонный фильтратор *Eudiaptomus transylvanicus*. По-видимому, структура пространства, создаваемая элодеей не ограничивает движение и питание этого рачка. Пик численности *E. transylvanicus* наблюдали во второй половине лета, когда побеги элодеи значительно выросли в длину и достигали поверхности, сокращая свободные от растений объемы воды. Известно, что диаптомидам присуща большая, чем, например для дафний, селективность в выборе объектов питания, в частности водорослей [DeMott, 1989]. Успешное существование *E. transylvanicus* в фитоценозе элодеи подтверждает, что состав и размер фитопланктона удовлетворяли его пищевые потребности. Кроме того, эти рачки в качестве кормовых объектов могли использовать инфузорий, обилие которых среди элодеи являлось довольно высоким. Показано, что диаптомусы потребляют инфузорий и способны сокращать их численность до очень низких значений [Adrian, Schneider-Olt, 1999].

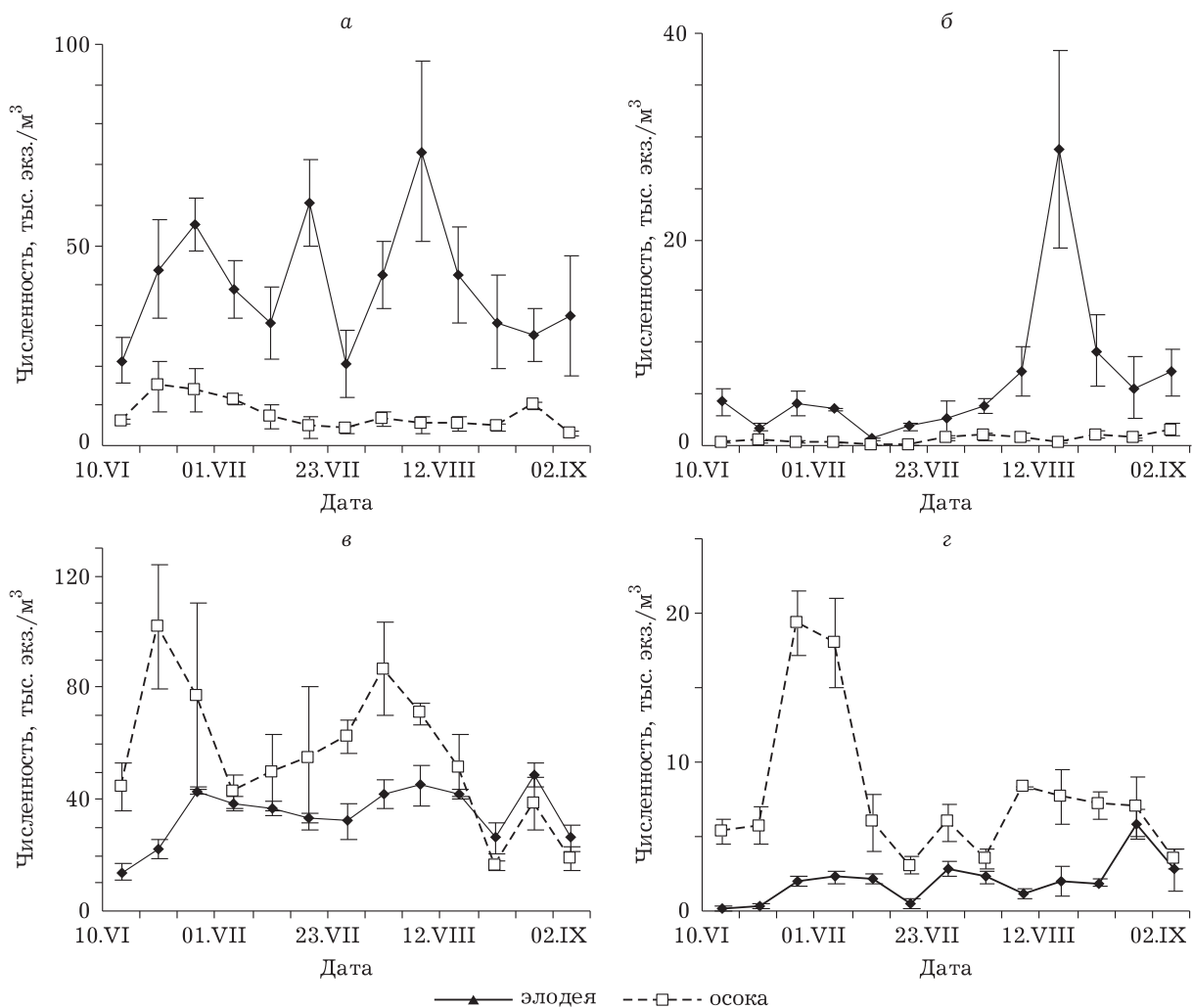


Рис. 6. Численность Copepoda: а – науплии, б – взрослые и копеподиты *Eudiaptomus transylvanicus*, в – копеподиты Cyclopidae, г – половозрелые Cyclopidae. Показаны доверительные интервалы.

В зоопланктоне среди осоки основу сообщества составляли хищные формы – взрослые Cyclopidae и их копеподиты, а также собиратели и фильтраторы, связанные с субстратом – ветвистоусые рачки семейства Chydoridae и коловратки.

Влияние высших водных растений на кормовые организмы через изменение баланса биогенных элементов и оборота органического вещества представляется наиболее существенным фактором, который определял распределение зоопланктона. Поскольку в рацион рачкового планктона могут входить как водоросли, так и простейшие и бактерии (в зависимости от того, какие кормовые организмы развиваются в водоеме в массе), то наглядное представление дает распределение инфузорий по трофическим группам.

Многие виды инфузорий проявляют высокую степень избирательности в потреблении пищи, предпочитая объекты определенных размеров, формы и качества [Бурковский, 1984]. В фитоценозе элодеи наиболее многочисленными оказались инфузории альгофаги, в фитоценозе осоки – бактерио-детритофаги (см. рис. 3). Можно заключить, что среди элодеи преимущественной пищей для зоопланктона служили водоросли, а среди осоки – бактерии и детрит.

Высшие водные растения, особенно те, питание которых в значительной степени связано с водой (многие погруженные виды), состоят в конкурентных отношениях с водорослями. Для ряда гидрофитов отмечают аллелопатическую активность. Одни исследователи [Vanderstukken et al., 2014] показыва-

ют, что элодея за счет аллелопатических веществ может контролировать развитие фитопланктона. Другие [Erhard, Gross, 2006] обнаруживают это влияние по отношению к синезеленым, большей частью эпифитным водорослям, но не находят, например, к зеленым – *Scenedesmus brevispina* (G. M. Sm.) Chodat. Обилие альгофагов в исследованном фитоценозе элодеи свидетельствует о том, что значительного подавления фитопланктона растениями не происходило, и концентрации биогенных веществ являлись достаточными для поддержания роста как высших растений, так и водорослей.

В водных биоценозах развитие планктонных водорослей всегда тесно взаимосвязано с развитием бактерий. С одной стороны, эти организмы конкурируют за ресурсы, с другой – своими продуктами жизнедеятельности стимулируют рост друг друга. Баланс этих процессов во многом определяет численное соотношение водорослей и бактерий. В фитоценозе элодеи преимущественное развитие получал фитопланктон. Установлена отрицательная корреляция между концентрацией хлорофилла *a* и численностью бактерий (см. табл. 2). Более низкую бактериальную активность в фитоценозе элодеи по сравнению с открытыми участками без растений отмечали другие исследователи [Pokorný et al., 1984].

Снижение концентраций растительных пигментов в воде среди элодеи со второй половины лета, кроме выедания альгофагами, возможно, происходило из-за меньшей доступности для фитопланктона фосфора, вследствие его соосаждения с CaCO_3 [Granéli, Solander, 1988]. Нерастворимые соли CaCO_3 выделялись в результате смещения карбонатного равновесия, вызванного повышением дневных значений pH из-за активного фотосинтеза элодеи [Pokorný et al., 1984], фитомасса которой к этому времени значительно выросла. Напротив, в фитоценозе осоки можно предполагать высокие концентрации фосфора в воде, так как *Carex riparia* относят к индикаторам водоемов с повышенной трофностью. Развитие данного вида регистрируют на участках с высокими концентрациями общего P [Sager, Lachavanne, 2009].

Если в фитоценозе элодеи зоопланктон включался в классическую “пастбищную” трофическую сеть, то среди осоки он в боль-

шей степени был связан со звеньями “микробиальной петли” и участвовал в передаче органического вещества через детритные цепи. Многолетние накопления растительных остатков на участке произрастания осоки способствуют развитию в этой зоне организмов-деструкторов, в том числе гетеротрофных бактерий. В условиях относительно небольшого уровня воды и значительной толщины осадков обмен веществ между грунтом и водой здесь происходит интенсивнее, во многом благодаря деятельности бентосных организмов [Mermillod-Blondin et al., 2008; Mieczan et al., 2015]. Концентрация взрослых и копеподитов циклопов среди осоки происходила вследствие того, что этот участок водоема для них более богат пищевыми ресурсами – инфузориями (в основном бактерио-детритофагами) и жгутиконосцами. Показано [Zingel et al., 2016], что увеличение биомассы Copepoda в зоопланктоне вызывает изменение структуры сообщества инфузорий – заметно снижается обилие крупных форм и увеличивается численность мелких инфузорий бактериофагов. Для *Chydorus sphaericus*, который преобладал по численности среди Cladocera в осоке, также установлена способность эффективно контролировать численность инфузорий [Ventelä et al., 2002]. В проведенном исследовании выявлена корреляционная связь средней степени между количеством Chydoridae и биомассой инфузорий бактерио-детритофагов (см. табл. 2). Взаимосвязь между рачковым планктоном и инфузориями признается важным механизмом, регулирующим поток энергии между мета- и протозоопланктоном [Zingel et al., 2016]. Обнаруженная среди осоки прямая корреляция численности и биомассы Chydoridae с численностью бактерий (см. табл. 2), очевидно, отражает связь по пищевым цепочкам: бактерии – инфузории – *Chydorus sphaericus*, а также детрит + бактерии – Chydoridae.

Младшие стадии Cyclopidae – науплиусы предпочитали обитать среди элодеи, находя там достаточно корма и испытывая меньший пресс со стороны хищных взрослых циклопов.

Микрофильтратор *Diaphanosoma brachyurum*, потребляющий как мелкие водоросли, так и бактерий, не показал выраженного предпочтения какому-либо типу фитоценоза.

Известно, что этот вид весьма нетребователен к факторам среды (рН, гумификации, трофности) и массовое его развитие отмечают как в пелагиали водоемов, так и в открытой и заросшей литорали [Коровчинский, 2004]. Более высокую численность *D. brachyurum* регистрировали в осоке на фоне снижения концентрации хлорофилла в фитопланкете элодеи. Мигрируя на участки, более благоприятные для питания, эти рачки подвергались опасности стать атакованными циклопами, обилие которых среди осоки было выше. Известно [Коровчинский, 2004], что молодь *D. brachyurum* часто становится жертвой взрослых *Mesocyclops* и их старших копепоидов. С середины августа численность *D. brachyurum* падала в обоих фитопланктонах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фитопланктонах элодеи и осоки формировались разные трофические условия для развития зоопланктона, что определяло его распределение и обилие. Среди элодеи преимущественной пищей для зоопланктона служили водоросли, а среди осоки – бактерии и простейшие. Исследования показали большую биомассу зоопланктона и его видовой разнообразия, рассчитанного по биомассе, в фитопланкете осоки. В разных типах зарослей рачковый планктон отличался видовым составом и распределением возрастных стадий Cusculidae, инфузории – обилием по трофическим группам.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН: Э. В. Гарину за консультацию по определению осоки, а также Н. А. Лаптевой и И. В. Рыбаковой за помощь в отборе проб и подсчете бактерий.

ЛИТЕРАТУРА

- Белова М. А. Процессы бактериальной деструкции макрофитов в озерах разного типа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 20 с.
- Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1984. 208 с.
- Жариков В. В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги (состав, распределение по водохранилищам, обзор методов исследований). Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 1996. 76 с.
- ИСО 5813-83. Определение растворенного кислорода. Иодометрический метод. М., 2010.
- Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Steporoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Лукина Г. А. Выделение аминокислот макрофитами // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитопланктонов водоемов бассейна Волги: тр. ИБВВ РАН. Л.: Наука, 1990. Вып. 59 (62). С. 147–152.
- Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л.: Наука, 1979. 149 с.
- Ратушняк А. А. Роль прижизненных выделений высшей водной растительности в процессах самоочищения воды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1993. 26 с.
- Сиренко Л. А., Курейшевич А. В. Определение содержания хлорофилла в планктоне пресных водоемов. Киев: Наук. думка, 1982. 52 с.
- Чорик Ф. П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев, 1968. 251 с.
- Adrian R., Schneider-Olt B. Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake // J. Plankton Res. 1999. Vol. 21, N 11. P. 2175–2190.
- Bernard J. M., Solander D., Květ J. Production and nutrient dynamics in *Carex* wetlands // Aquat. Bot. 1988. Vol. 30, N 1-2. P. 125–147.
- Carey P. Marine Interstitial Ciliates. An Illustrated Key. N.Y.: Chapman and Hall, 1991. 368 p.
- DeMott W. R. Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding copepods // Limnol., Oceanogr. 1989. Vol. 34, N 1. P. 140–154.
- Dykyjová D. Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants // Folia Geobot. Phytotax. 1979. Vol. 14, N 3. P. 267–325.
- Erhard D., Gross E. M. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton // Aquat. Bot. 2006. Vol. 85, N 3. P. 203–211.
- Foissner W., Berker H. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology // Freshwater Biol. 1996. Vol. 35, N 2. P. 375–482.
- Granéli W., Solander D. Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes // Hydrobiologia. 1988. Vol. 170, N 1. P. 245–266.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. P. 9–15.
- Kahl A. Urtiere oder Protozoa. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // Die Tierwelt Deutschlands. Jena, 1930–1935. 886 S.
- Longhi D., Bartoli M., Viaroli P. Decomposition of four macrophytes in wetland sediments: organic matter and nutrient decay and associated benthic processes // Aquat. Bot. 2008. Vol. 89, N 3. P. 303–310.
- Massachiro O., Takuo N. Decomposition of aquatic plant *Elodea nuttallii* from Lake Biwa // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1994. Vol. 25. P. 2276–2278.
- Mermillod-Blondin F., Lemoine D., Boisson J.-C., Mallet E., Montuelle B. Relative influences of submersed macrophytes and bioturbating fauna on biogeochemical processes and microbial activities in freshwater

- sediments // *Freshwater Biol.* 2008. Vol. 53, N 10. P. 1969–1982.
- Mieczan T., Niedźwiecki M., Tarkowska-Kukuryk M. Effects of rotifers, copepods and chironomid larvae on microbial communities in peatlands // *Europ. Journ. Protistol.* 2015. Vol. 51. P. 386–400.
- Morris J. T., Lajtha K. Decomposition and nutrient dynamics of litter from four species of freshwater emergent macrophytes // *Hydrobiologia.* 1986. Vol. 131, N 3. P. 215–223.
- Pokorný J., Květ J., Ondok J. P., Toul Z., Ostrý I. Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx // *Aquat. Bot.* 1984. Vol. 19, N 3–4. P. 263–292.
- Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol., Oceanogr.* 1980. Vol. 25, N 5. P. 943–948.
- Sager L., Lachavanne J.-B. The M-NIP: A macrophyte-based Nutrient Index for Ponds // *Hydrobiologia.* 2009. Vol. 634, N 1. P. 43–63.
- Schulz K., Timmermann T., Steffenhagen P., Zerbe S., Succow M. The effect of flooding on carbon and nutrient standing stocks of helophyte biomass in rewetted fens // *Ibid.* 2011. Vol. 674, N 1. P. 25–40.
- Vanderstukken M., Declerck S. A. J., Decaestecker E., Muylaert K. Long-term allelopathic control of phytoplankton by the submerged macrophyte *Elodea nuttallii* // *Freshwater Biol.* 2014. Vol. 59, N 5. P. 930–941.
- Ventelä A.-M., Wiackowski K., Moilanen M., Saarikari V., Vuorio K., Sarvala J. The effect of small zooplankton on the microbial loop and edible algae during a cyanobacterial bloom // *Ibid.* 2002. Vol. 47, N 10. P. 1807–1819.
- Verhoeven J. T. A., Arts H. H. M. *Carex* litter decomposition and nutrient release in mires with different water chemistry // *Aquat. Bot.* 1992. Vol. 43, N 4. P. 365–377.
- Zingel P., Agasild H., Karus K., Kangro K., Tammert H., Tönno I., Feldmann T., Nöges T. The influence of zooplankton enrichment on the microbial loop in a shallow, eutrophic lake // *Europ. Journ. Protistol.* 2016. Vol. 52. P. 22–35.

Influence of Aquatic Plants from Different Ecological Groups on Distribution and Abundance of Zooplankton

S. A. KURBATOVA, Z. M. MYLNIKOVA, I. Yu. YERSHOV,
S. N. BYKOVA, O. G. VINOGRADOVA

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
152742, Yaroslavl Oblast, Nekouzsky Region, Borok,
E-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru*

The distribution of zooplankton in the pond, the entire area of which is occupied by phytocenoses with the dominance of plants from different ecological groups was studied. It was shown that in the phytocenosis of the submerged hydrophyte *Elodea canadensis* zooplankton was included in the classical grazing food chain and algophages prevailed in the community. In the phytocenosis of the emergent plant *Carex riparia* zooplankton was connected to a greater extent with the links of the “microbial loop” and predators and bacterio-detrivores developed abundantly in the community.

Key words: zooplankton, submerged aquatic plant, emergent aquatic plant, *Carex riparia*, *Elodea canadensis*.