

УДК 574.583(470.43)

**ЗООПЛАНКТОН УРБАНИЗИРОВАННОГО ВОДОЁМА И ФАКТОРЫ,
ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕГО РАЗВИТИЕ**
(на примере озера Большое Васильевское, г. Тольятти, Самарская область)

**О. В. Мухортова¹, С. Э. Болотов², Н. Г. Тарасова¹, С. В. Быкова¹,
М. В. Уманская¹, М. Ю. Горбунов¹, Е. С. Краснова¹,
Е. С. Кривина¹, Т. Н. Буркова¹**

¹ *Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10*

² *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: muhortova-o@mail.ru*

Поступила в редакцию 06.08.2014 г.

Зоопланктон урбанизированного водоёма и факторы, определяющие его развитие (на примере озера Большое Васильевское, г. Тольятти, Самарская область). – Мухортова О. В., Болотов С. Э., Тарасова Н. Г., Быкова С. В., Уманская М. В., Горбунов М. Ю., Краснова Е. С., Кривина Е. С., Буркова Т. Н. – Зоопланктон антропогенно эвтрофированного озера Большое Васильевское относительно беден видами. Сообщество гидробионтов в нем характеризуется низким удельным числом видов, невысокими величинами численности, биомассы и продукции зоопланктона. Основу его состава образуют виды-эврибионты, индикаторы высокой степени органического загрязнения. Сравнительный анализ количественных показателей развития зоопланктона на разных станциях позволяет сделать заключение о его однородности на всей акватории водоёма в течение всего периода открытой воды. Только в зимний период состав зоопланктона заметно отличался от такового для прочих сезонов. Оценка межаттракторных расстояний хаотических центров аттракторов демонстрирует определенные различия между станциями и относительную экологическую специфичность локального сообщества зоопланктона станции 1, подверженной влиянию промышленных стоков, и отличающегося более выраженной хаотической динамикой. В условиях преобладания в составе фитопланктона непригодных в качестве пищи и токсичных видов фитопланктона наиболее важными факторами для развития зоопланктона в озере выступают жесткость воды, биомассы бактерий и инфузорий.

Ключевые слова: зоопланктон, озеро, численность, биомасса, гипертрофное озеро.

Zooplankton of an urbanized water body and the factors determining its development (a case study on the Bolshoye Vasilyevskoye Lake, Togliatti City, Samara region). – Mukhortova O. V., Bolotov S. E., Tarasova N. G., Bykova S. V., Umanskaya M. V., Gorbunov M. Yu., Krasnova E. S., Krivina E. S., and Burkova T. N. – The zooplankton of the anthropogenically eutrophied Bolshoye Vasilyevskoye Lake is poor in taxa. The community of hydrobionts in the lake is characterized by a low specific number of species, low indices of abundance, biomass and zooplankton production. Its base includes eurybiont species, which are indicators of high levels of organic pollution. Our comparative analysis of some quantitative indicators of zooplankton development at various stages provides making a conclusion of its uniformity over the whole surface area of the reservoir during the navigation season. Significant differences in the zooplankton community structure were observed only during the winter period (relative to the other seasons). Our evaluation of the interattractor distances (between chaotic attractor centers) shows certain differences between the stations and relative ecological specificity of the local zooplankton community at Station 1, influenced by industrial waste waters and possessing more expressive chaotic dynamics. Water hardness, the biomasses of bacteria and ciliates appear to be the most important fac-

tors for zooplankton development in the lake under the conditions of predominance of «uneatable» and toxic phytoplankton species.

Key words: zooplankton, lake, abundance, biomass, eutrophic lake.

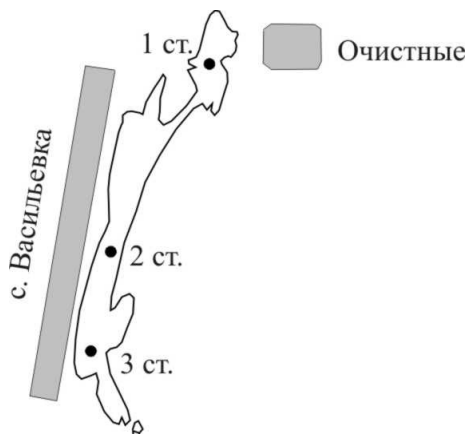
ВВЕДЕНИЕ

Водные объекты в условиях антропогенно измененного ландшафта испытывают значительную комплексную нагрузку. В них создаются условия, резко меняющиеся во времени и пространстве и обусловленные спецификой антропогенного воздействия на них. Важнейшим компонентом водной системы, принимающим участие в процессах трансформации органики, круговороте веществ и энергии являются организмы зоопланктона. Зоопланктёры-фильтраторы вносят заметный вклад в естественное самоочищение водоёмов, значение которого существенно возрастает в условиях повышения антропогенной нагрузки на водоём. Сообщество зоопланктона достаточно чутко реагирует на антропогенное изменение среды обитания, при этом меняются показатели его видового богатства, разнообразия, размерно-массовой структуры и доминирования (Одум, 1975; Лазарева, 2010).

Цель данной работы – оценить состояние сообщества зоопланктона в антропогенно эвтрофированном водоёме (на примере Большого Васильевского озера) и выявить биотические и абиотические факторы, определяющие его развитие с применением как традиционных экологических методов, так и современных методов математического анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Каскад Васильевских озёр расположен в Ставропольском районе Самарской области с северо-восточной стороны г. Тольятти. Озеро Большое Васильевское находится в восточной части каскада. Оно имеет неправильную, вытянутую форму длиной около 3.22 км, шириной 0.30 км, максимальной глубиной 3 м, средней глубиной 1 м. Схема расположения станций



отбора проб показана на рис. 1. Водоём испытывает значительную антропогенную нагрузку от расположенных вблизи промышленных предприятий (по производству синтетического каучука, удобрений и цементного машиностроения), Тольяттинской ТЭЦ, очистных сооружений ВАЗа и ТОАЗа. Непосредственное влияние на озеро оказывают и расположенное на его берегах с. Васильевка (с населением более 3 тыс. человек), дачный массив и многочисленные отдыхающие.

Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб оз. Большое Васильевское

Первые комплексные исследования Большого Васильевского озера (изучение сезонной динамики и вертикального

распределения гидрохимических и гидробиологических параметров) проводились в конце 80-х – начале 90-х гг. XX в. Эти работы позволили оценить трофическое состояние озера в конце XX в. уже как гипертрофное (Тимохина, Комлева, 1999; Номоконова и др., 2001). Исследования были возобновлены авторами статьи после 22-летнего перерыва. Отбор материала проводили ежемесячно с июня по октябрь 2013 г. и в феврале 2014 г. в поверхностном и придонном горизонтах на трех станциях (см. рис. 1) при помощи батометра Рутнера. Пробы зоопланктона концентрировали, фильтруя воду через газ с размером ячеек 64 мкм, и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Обработку проб зоопланктона осуществляли стандартными методами (Методика изучения..., 1975; Определитель зоопланктона..., 2010). Одновременно на тех же станциях определяли физико-химические показатели, основной химический состав воды, содержание биогенных элементов, концентрацию хлорофилла «а», численность и биомассу фито-, протозоо- (инфузории) и бактериопланктона.

Состояние зоопланктона оценивали по удельному числу видов, численности (тыс. экз./м³), биомассе (г/м³), продукции (кал/(м³×сут.)), показателям видового богатства, коэффициенту видового сходства Брея – Кертиса, индексу Шеннона, рассчитанному по численности и биомассе, индексу доминирования Бергера – Паркера, фаунистическому коэффициенту трофности и индексу сапробности. К доминирующим относили виды, численность и биомасса которых составляла 10 и более % от общей.

Расчеты ансамбля экологических параметров развития зоопланктона выполнены с применением модуля экологического анализа «FW-Zooplankton», разработанного в лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН (Болотов, 2012). Многомерную ординацию сообществ зоопланктона в градиенте абиотических факторов среды проводили с помощью канонического анализа соответствий (ССА), а силу связи с факторами среды оценивали с помощью пермутационного теста Монте – Карло с 999 перестановками.

Для выявления экологических особенностей сообществ зоопланктона различных участков водоёма на основе теории хаоса-самоорганизации была выполнена идентификация параметров хаотических квазиаттракторов (Eskov et al., 2012; Болотов и др., 2014). Расчеты параметров хаотических квазиаттракторов поведения вектора состояния зоопланктоценозов выполнены в программе «Identity» (НИИ биофизики и нейрокибернетики Сургутского государственного университета, проф. В. М. Еськов), реализующей идентификацию параметров аттрактора поведения вектора состояния биосистем в m -мерном фазовом пространстве, предназначенной для исследования систем с хаотической организацией. Производили расчет координат граней, их длины (D_i) и объема m -мерного параллелепипеда (vX), ограничивающего квазиаттрактор, внутри которого варьировал вектор состояния зоопланктоценоза, а также показателя асимметрии (rX) между стохастическим и хаотическим центром квазиаттрактора. Количественная оценка меры близости (или удаленности) зоопланктоценозов в фазовом пространстве состояний дана на основе межаттракторных дистанций, рассчитанных как евклидово расстояние между стохастическими или хаотическими центрами квазиаттракторов сравниваемых сообществ зоопланктона.

Статистический анализ данных проводили с использованием пакетов программ Statistica 6.0, PAST 3.01, Canoco for Windows 4.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические показатели. Гидрофизические и гидрохимические параметры на разных станциях в оз. Большое Васильевское в период исследования существенно не различались (табл. 1).

Таблица 1

Гидрофизические, гидрохимические характеристики и содержание хлорофилла «а» оз. Большое Васильевское

Год / Месяц	$T_{\text{воды}}, ^\circ\text{C}$	pH	Eh	O ₂ , %	Pt, мгР/л	N-NH ₄ , мг/л	Хл а, мкг/л
2013 г.	VI	24.5	9.3	346.6	104.7	0.3	1.1
	VII	25.9	9.9	286.4	98.9	0.3	0.9
	IX	20.2	10.1	281.2	114.4	0.4	0.8
	X	9.6	9.3	297.5	107.6	0.3	0.4
2014 г.	II	1.4	7.2	390.5	0.3	—	—

Примечание. Pt – общий фосфор, прочерк – отсутствие данных.

В течение всего времени в озере наблюдались высокие концентрации хлорофилла «а», общего фосфора и низкая прозрачность. Трофический статус оз. Большое Васильевское в 2013 г. по этим трем показателям (см. табл. 1) является гипертрофным (Горбунов и др., 2014). По сравнению с 1991 г. (Номоконова и др., 2001), средняя концентрация хлорофилла в озере выросла почти втрое (с 86 до 199 мкг/л), а средняя прозрачность воды уменьшилась более чем вдвое (с 65 до 28 см), причем в период активного «цветения» в 2013 г. она была < 10 см. Кроме того, если в 1991 г. в оз. Большое Васильевское вода относилась к кальций-гидрокарбонатному, то в 2013 г. – к содовому (натрий-гидрокарбонатному) классу (Горбунов и др., 2014).

Значительное, хотя и кратковременное, влияние на химический состав воды оз. Большое Васильевское во время наблюдений оказывали аварийные сбросы очистных сооружений. Так, в июне 2013 г. минерализация воды на станциях 2 и 3 озера составляла 291 и 296 мг/л, а на станции 1, ближайшей к очистным сооружениям, – 723 мг/л, при значительно большем содержании хлоридов и щелочных металлов. Уже в июле эти различия нивелировались (Горбунов и др., 2014).

В 2013 г. вода в озере не соответствовала санитарным и экологическим нормам по целому ряду гидрохимических показателей: pH воды с июня по октябрь составляет 9.1 – 10.7, а в нескольких пробах была отмечена даже свободная гидроксильная щелочность; концентрация свободного аммиака, токсичного для большинства гидробионтов, в нескольких пробах достигала 1 мг/л или 25 ПДК, а в среднем составила 0.6 мг/л, т.е. 15 ПДК (Горбунов и др., 2014).

Видовой состав и количественное развитие зоопланктона. В результате проведенных исследований на оз. Большое Васильевское выявлено 76 видов зоопланктона. Из них Rotifera – 33 вида (43.4% от общего числа зарегистрированных

ЗООПЛАНКТОН УРБАНИЗИРОВАННОГО ВОДОЁМА

видов), Cladocera – 22 (28.9%), Cyclopoida – 19 (25%), Calanoida – 2 (2.6%). Наибольшим числом видов отличались Crustacea (43 вида или 56.6%) (табл. 2). Среднее удельное число видов гидробионтов, обнаруженных на трех станциях, было практически одинаковым (табл. 3).

Таблица 2

Видовой состав и встречаемость (P, %) зоопланктона оз. Большое Васильевское

№ п/п	Код вида	Вид	Станция			P, %
			1	2	3	
1	2	3	4	5	6	7
1	AspPri	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	60
2	BrAngul	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	+	+	80
3	BrBen	<i>Brachionus bennini</i> Leissling, 1924	+	+	+	73
4	BrCal	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	+	+	+	60
5	BrDiv	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	+	+	80
6	BrNil	<i>Brachionus nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	+	+	+	40
7	BrPlic	<i>Brachionus plicatilis</i> O.F. Müller, 1786	+	+	+	40
8	BrQuadri	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	+	+	40
9	BrUrce	<i>Brachionus urceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	27
10	EuDil	<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	–	–	+	7
11	FilTerm	<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	+	+	+	67
12	KerCoch	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	47
13	KerIrreg	<i>Keratella irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	+	+	+	47
14	KerQuad	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+	+	47
15	KerSerr	<i>Keratella serrulata</i> (Ehrenberg, 1838)	+	+	+	27
16	KerTest	<i>Keratella testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	–	13
17	LeBull	<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	27
18	LeCorn	<i>Lecane cornuta rotunda</i> (Fadeev, 1927)	–	+	–	7
19	LeLuna	<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller, 1776)	–	+	–	13
20	LeLunar	<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	20
21	MytVent	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	+	7
22	PlatPatul	<i>Platylas patulus</i> (O.F. Müller, 1786)	–	–	+	7
23	PolDol	<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson, 1925)	+	+	–	13
24	TrBid	<i>Trichocerca (D.) bidens</i> (Lucks, 1912)	–	+	–	7
25	TrBra	<i>Trichocerca (D.) brachyura</i> (Gosse, 1851)	–	+	–	7
26	TrSim	<i>Trichocerca (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	–	–	+	7
27	TrTen	<i>Trichocerca (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	–	–	+	13
28	TrCap	<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	+	+	+	47
29	TrCyl	<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	–	+	+	20
30	TrElon	<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	40
31	TrLong	<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	–	–	+	7
32	TrRat	<i>Trichocerca rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	–	+	+	13
33	TrSyil	<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	–	+	+	13
34	AlonQuad	<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1875)	–	+	+	13
35	AlonExc	<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	+	–	+	13
36	AlonNan	<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	–	–	+	7
37	BosLong	<i>Bosmina (B.) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	7
38	BosCor	<i>Bosmina (E.) coregoni</i> Baird, 1857	+	+	+	27
39	BosCrass	<i>Bosmina (E.) crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	+	+	+	20
40	BosLogis	<i>Bosmina (E.) longispina</i> Leydig, 1860	+	–	+	20
41	CerPulch	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	+	–	–	7
42	CerQuad	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	7

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
43	<i>CerRet</i>	CLADOCERA	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	+	–	–	7
44	<i>ChyGibb</i>		<i>Chydorus gibbus</i> Sars, 1891	+	–	–	7
45	<i>ChySph</i>		<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	67
46	<i>DaphCuc</i>		<i>Daphnia cucullata</i> Sars, 1862	+	–	+	20
47	<i>DaphGal</i>		<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1864	+	+	+	33
48	<i>DiapMong</i>		<i>Diaphanosoma mongolianum</i> Uéno, 1938	–	–	+	7
49	<i>KurLat</i>		<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	–	–	+	7
50	<i>LepKind</i>		<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	–	+	+	13
51	<i>MoiBra</i>		<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	40
52	<i>MoiMac</i>		<i>Moina macrocopa</i> (Straus, 1820)	+	+	+	53
53	<i>MonDisp</i>		<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	+	–	13
54	<i>PchGlob</i>		<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	–	+	+	13
55	<i>ScaphMuc</i>		<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	33
56	<i>AcVen</i>		<i>Acanthocyclops venustus</i> (Norman et Scott, 1906)	–	–	+	7
57	<i>AcVer</i>		<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	+	+	40
58	<i>CrypBicol</i>		<i>Cryptocyclops bicolor</i> (Sars, 1863)	+	+	+	27
59	<i>CycSrt</i>		<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851	–	+	–	7
60	<i>CycVic</i>		<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	+	+	–	13
61	<i>DiaBicu</i>		<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+	–	–	7
62	<i>DiaLang</i>		<i>Diacyclops languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	–	–	7
63	<i>EuMacr</i>		<i>Eucyclops macruoides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	+	+	40
64	<i>EuMac</i>	COPEPODA	<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars, 1863)	+	+	+	47
65	<i>EuSerr</i>		<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	60
66	<i>MegGig</i>		<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	–	–	+	7
67	<i>MegVirid</i>		<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	+	–	+	20
68	<i>MetaGrac</i>		<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg, 1853)	+	+	+	67
69	<i>MesLeu</i>		<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	+	+	60
70	<i>MicroVar</i>		<i>Microcyclops varicans</i> (Sars, 1863)	+	+	+	73
71	<i>ParacAff</i>		<i>Paracyclops affinis</i> (Sars, 1863)	+	–	+	13
72	<i>ParacFimb</i>		<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	–	–	20
73	<i>ThermDyb</i>		<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Lande, 1890)	+	–	–	7
74	<i>ThermOith</i>		<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+	+	+	73
75	<i>EuGra</i>		<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+	+	+	20
76	<i>EuGrads</i>		<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	+	+	20
77	<i>CopCal</i>		Copepodit Calanoida	+	+	+	60
78	<i>CopCyc</i>		Copepodit Cyclopoida	+	+	+	100
79	<i>NaupCal</i>		Nauplii Calanoida	+	+	+	73
80	<i>NaupCyc</i>		Nauplii Cyclopoida	+	+	+	100

В период исследования в планктоне озера встречались типично теплолюбивые эвритопные виды, которые являются обычными для мезотрофных или умерено эвтрофных водоёмов (Лазарева, 2010; Ривьер, 2012; Столбунова, 2006). В феврале, кроме них, регистрировались и холодолюбивые виды, такие как *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, которые были встречены в озере только в подледный период, в весенних пробах (середина мая) их не было. Известно, что при низких температурах (1 – 3°C) и в присутствии кислорода диаптомусы размножаются и медленно растут всю зиму, а весной показатели их количественного развития достигают максимума (Салахутдинова, 2003; Ривьер, 2012). Возможно, их отсутствие в составе зоопланктона в ранневесенний период связано с тем, что перед освобож-

ЗООПЛАНКТОН УРБАНИЗИРОВАННОГО ВОДОЁМА

дением водоёма ото льда (конец марта) содержание кислорода в нем было очень низким (0.5%). Кроме того, только зимой в озере встречался типично эвритермный вид *Daphnia cucullata*. Он является фильтратором, и его отсутствие в водоёме в летний период связано с активным «цветением» озера практически в течение всего периода открытой воды: крупные колонии цианопрокариот не могут быть использованы данным видом в качестве пищевого объекта. Несмотря на то, что синезеленые водоросли преобладают в составе фитопланктона и зимой, показатели их количественного развития в это время значительно ниже, следовательно, и колонии значительно меньше. Это подтверждает предположение (Горлачёв, 1972; Николаев, 1977) о том, что в антропогенно эвтрофированном водоёме пищевой фактор оказывает большее влияние на развитие гидробионтов, чем температурный.

Таблица 3

Статистические характеристики основных экологических параметров
развития зоопланктона оз. Большое Васильевское

Показатель	Станция		
	1	2	3
Удельное число видов, шт.*	<u>18.4±1.3</u> 14.8–22.0	<u>17.0±2.4</u> 10.5–23.5	<u>15.1±1.6</u> 10.7–19.4
Численность, тыс. экз./м ³	<u>266.4±49.2</u> 129.8–402.9	<u>192.2±38.8</u> 84.4–300.0	<u>162.4±25.8</u> 90.9–233.9
Биомасса, г/м ³	<u>1.2±0.4</u> 0.2–2.2	<u>0.7±0.2</u> 0.1–1.2	<u>0.8±0.2</u> 0.3–1.32
Суточная продукция, кал/(м ³ ×сут.)	<u>57.7±33.3</u> 34.7–150.2	<u>53.7±7.3</u> 33.6–73.9	<u>45.1±13.1</u> 8.8–81.3
Индекс сапробности Пантле – Букк	<u>1.8±0.1</u> 1.4–2.2	<u>1.7±0.1</u> 1.3–2.1	<u>1.8±0.1</u> 1.6–2.0

Примечание. В числителе – среднее ± стандартная ошибка среднего, в знаменателе – 95% доверительный интервал; * – число видов в пробе.

Интересной особенностью зоопланктона оз. Большое Васильевское выступает развитие видов р. *Moina*, обитающих преимущественно в малых временных водоёмах и небольших озерах, где их присутствие указывает на сильное эвтрофирование вод (Мануйлова, 1964; Смирнов, 1976; Тимохина, Комлева, 1999).

Зоопланктон озера характеризуется достаточно однородным видовым составом с уровнем сходства видового состава изученных станций 74.5 – 77.4%. Методами неметрического шкалирования (рис. 2) и анализа группового сходства ANOSIM (Global R = 0.162, 999 пермутаций, $p = 0.031$) статистически значимых отличий видового состава зоопланктона между изученными станциями не выявлено.

Значения численности, биомассы, продукции зоопланктона в течение всего периода исследования на трех станциях оз. Большое Васильевское были близки (табл. 3). Результаты дисперсионного анализа показывают, что статистически значимых отличий по показателям удельного видового богатства ($F_{[2; 12]} = 0.870$, $p = 0.444$), численности ($F_{[2; 12]} = 1.873$, $p = 0.196$), биомассы ($F_{[2; 12]} = 1.230$, $p = 0.327$), продукции сообщества ($F_{[2; 12]} = 0.094$, $p = 0.911$) и уровню сапробности ($F_{[2; 12]} = 0.123$, $p = 0.886$) между изученными станциями не обнаружено.

Хаотичность (по существу, вариабельность) динамики зоопланктона – это его внутреннее и естественное свойство (Beninca et al., 2006), используя которое можно охарактеризовать реализованный адаптационный потенциал сообщества (Eskov et al., 2012) через анализ многообразия его откликов в фоновых или нарушенных условиях (Болотов и др., 2014). Вариабельность жизненных параметров зоопланктона оз. Большое Васильевское может быть описана хаотическим квазиаттрактором – областью многомерного фазового пространства, в границах которой по каждой из 23 координат, соответствующих конкретным исследованным экологическим параметрам, задается облако состояний сообщества.

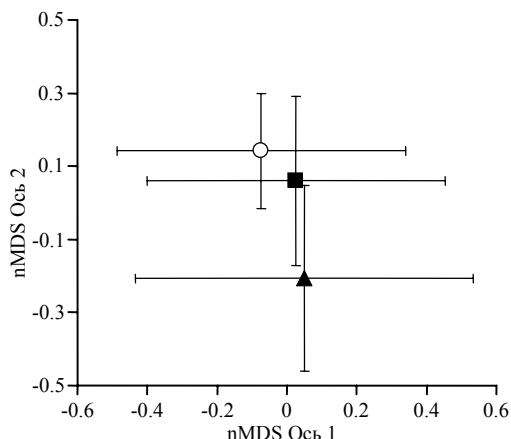


Рис. 2. Пространственные центроиды (среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего) неметрической ординации зоопланктона оз. Большое Васильевское по видовому составу: $\circ$ – ст. 1, $\blacksquare$ – ст. 2, $\blacktriangle$ – ст. 3

Показателя Ляпунова принимают положительные значения (табл. 4), что может свидетельствовать о хаотической организации сообщества зоопланктона оз. Большое Васильевское. При этом наиболее выраженной хаотической динамикой ($\lambda = 0.032$ сут.⁻¹) характеризуется локальное сообщество станции 1, подверженное влиянию промышленных стоков, что, возможно, отражает его некоторую экологическую специфичность.

Идентификация межаттракторных расстояний стохастических центров квазиаттракторов, характеризующих различия статистических параметров развития локальных сообществ, свидетельствует об отсутствии существенных отличий в показателях количественного развития зоопланктона изученных станций (рис. 3, а), что хорошо согласуется с результатами дисперсионного анализа.

Таблица 4

Основные параметры хаотических аттракторов сообществ зоопланктона оз. Большое Васильевское

Параметр	Станция		
	1	2	3
λ , сут. ⁻¹	0.032	0.026	0.016
rX , у.е.	150.7	165.9	291.2
νX , у.е.	4.5×10^{31}	2.0×10^{28}	9.8×10^{28}

Примечание. λ – экспонента Ляпунова; rX – асимметрия между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора; νX – суммарный объем хаотического квазиаттрактора.

Предварительно для локальных сообществ зоопланктона озера выполнили оценку экспоненты Ляпунова как параметра, указывающего на присутствие в биосистеме динамического хаоса. Полученные оценки показателя Ляпунова принимают положительные значения (табл. 4), что может свидетельствовать о хаотической организации сообщества зоопланктона оз. Большое Васильевское. При этом наиболее выраженной хаотической динамикой ($\lambda = 0.032$ сут.⁻¹) характеризуется локальное сообщество станции 1, подверженное влиянию промышленных стоков, что, возможно, отражает его некоторую экологическую специфичность.

Идентификация межаттракторных расстояний стохастических центров квазиаттракторов, характеризующих различия статистических параметров развития локальных сообществ, свидетельствует об отсутствии существенных отличий в показателях количественного развития зоопланктона изученных станций (рис. 3, а), что хорошо согласуется с результатами дисперсионного анализа.

Таким образом, отсутствие статистически значимых различий видового состава и показателей количественного развития зоопланктона между изученными станциями может свидетельствовать об однородности и композиционном единстве зоопланктоценоза оз. Большое Васильевское. Однако оценка

Таким образом, отсутствие статистически значимых различий видового состава и показателей количественного развития зоопланктона между изученными станциями может свидетельствовать об однородности и композиционном единстве зоопланктоценоза оз. Большое Васильевское. Однако оценка

межаттракторных расстояний хаотических центров аттракторов демонстрирует экологическую специфичность подверженного влиянию промышленных стоков локального сообщества зоопланктона станции 1 (рис. 3, б), отличающегося более выраженной хаотической динамикой, указывающей на его стрессовое состояние (Болотов, 2014).

Несмотря на пространственную однородность, было выделено три основных сезонных видовых комплекса зоопланктона оз. Большое Васильевское (рис. 4): раннелетний-позднеосенний, летне-осенний и зимний.

Раннелетний-позднеосенний видовой комплекс, характерный для стартового (начало июня) и терминального (середина октября) этапа развития зоопланктона озера, представлен коловратками *Brachionus bennigi* и *B. diversicornis*, а также ракообразными *Chydorus sphaericus*, *Moina brachiat*a, *M. macrocopa*, *Scapholeberis mucronata* и *Metacyclops gracilis*. Летне-осенний комплекс объединяет виды, характерные для периода активного развития зоопланктона (июль – сентябрь). Среди них коловратки *B. angularis* и *B. diversicornis*, весло-

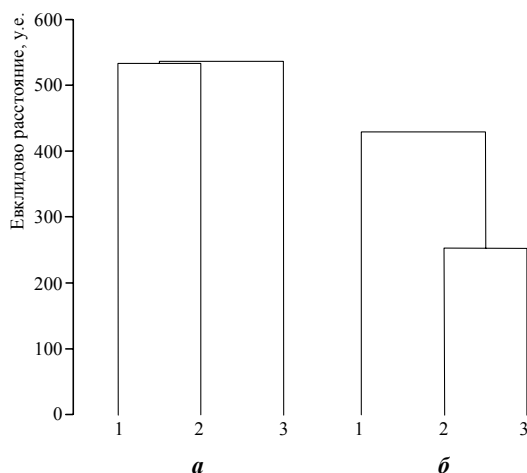


Рис. 3. Дендрограммы (евклидово расстояние, метод Варда) межаттракторных расстояний между стохастическими (а) и хаотическими (б) центрами квазиаттракторов локальных сообществ зоопланктона оз. Большое Васильевское

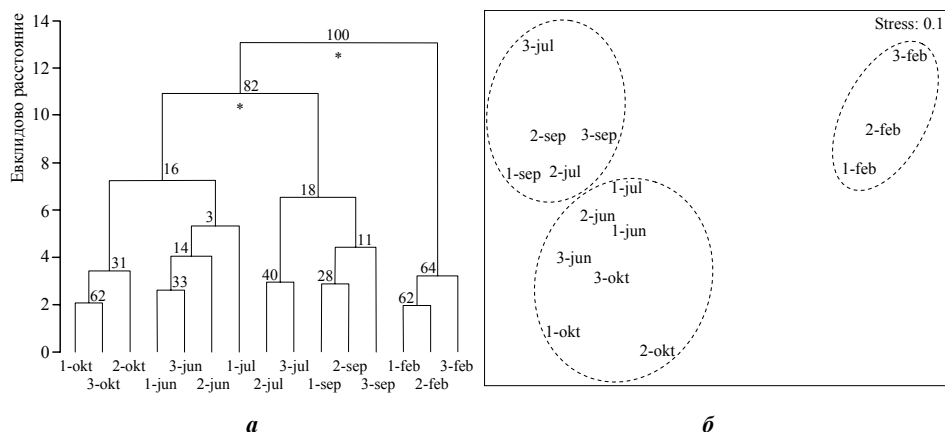


Рис. 4. Дендрограмма (евклидово расстояние, метод Варда) сходства (а) видового состава и неметрическое шкалирование (сходство по индексу Брея – Кертиса) зоопланктона (б) оз. Большое Васильевское. В узлах дендрограммы приведены значения бутстреп-поддержки кластеров, звездочкой помечены статистически значимые кластеры при $p < 0.05$

ногие рачки *Microcyclops varicans*, *Thermocyclops oithonoides*. Зимний видовой комплекс озера представлен коловратками *Filinia terminalis*, *Trichocerca capucina*, ветвистоусыми рачками *Bosmina coregoni*, *C. sphaericus* и *Daphnia cucullata*, которые получают активное развитие за счет улучшения кормовой базы (отмечается снижение уровня цветения воды в озере).

Биоценоотические параметры зоопланктона. Биологическое разнообразие зоопланктона, оцениваемое по индексу Шеннона (по численности и биомассе), было достаточно вариабельным и изменялось от 1.3 до 2.7, что соответствует мезотрофно-эвтрофному типу водоёма (Андроникова, 1996). Индекс Бергера – Паркера – одна из часто используемых мер доминирования – выражает относительную значимость наиболее обильного вида. Его средний показатель для озера – 0.3, что означает небольшое разнообразие и при высокой степени доминирования.

Коэффициент трофности (Мяэметс, 1980) (ср. значения для озера 6.56) позволяет оценить трофический статус озера как гиперэвтрофный. По литературным данным (Мяэметс, 1980; Лазарева, 2010; Patalas, 1972), на первых этапах эвтрофирования показана положительная корреляция между численностью ракообразных,

фаунистическим коэффициентом трофности зоопланктона и содержанием хлорофилла «а». В оз. Большое Васильевское нами была установлена обратная зависимость между индексом трофности и численностью ракообразных (-0.54 ; $p < 0.05$), а корреляции с хлорофиллом «а» не выявлено, что указывает на нестабильную ситуацию в сообществе зоопланктона антропогенно урбанизированного водоёма. Проведенный сапробиологический анализ оз. Большое Васильевское с использованием зоопланктёров позволяет отнести воду в нем к β -мезосапробной зоне (умеренно загрязненная) (см. табл. 2).

Оценка влияния факторов среды. Рассмотрено 23 абиотических и биотических фактора, влияющих на развитие зоопланктона в оз. Большое Васильевское (рис. 5). Анализ показал, что структур-

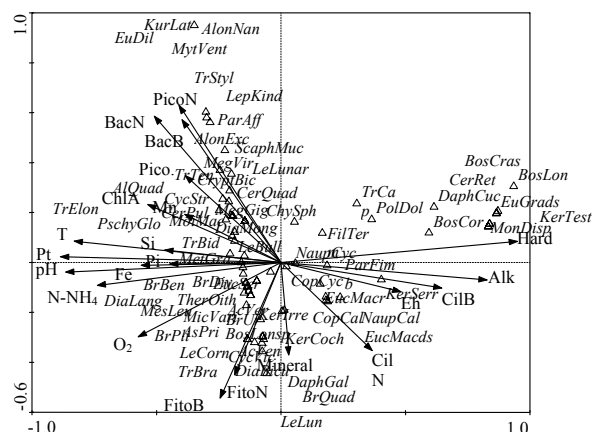


Рис. 5. Экологическая ординация зоопланктона оз. Большое Васильевское в пространстве основных факторов среды: ChlA – хлорофилл «а», BacN – численность бактерии, BacB – биомасса бактерий, PicoN – численность пикофитопланктона, PicoB – биомасса пикофитопланктона, CerQuad – численность инфузорий, CerRet – биомасса инфузорий, FitoN – численность фитопланктона, FitoB – биомасса фитопланктона, Pt – общий фосфор, N-NH₄ – аммонийный азот, Si – кремний, Fe – железо, Mn – марганец, Hard – жесткость, Alk – щёлочность, Mineral – минерализация, O₂ – кислород, Н – глубина, Т – температура, pH – водородный показатель, Eh – окислительно-восстановительный потенциал; коды видов см. табл. 2

ЗООПЛАНКТОН УРБАНИЗИРОВАННОГО ВОДОЁМА

ная специфика зоопланктона оз. Большое Васильевское определяется главным образом жесткостью воды ($\lambda_A = 0.42$, $p = 0.001$, $F = 3.39$) и развитием бактериопланктона ($\lambda_A = 0.20$, $p = 0.001$, $F = 1.80$); в меньшей степени – развитием инфузорий ($\lambda_A = 0.14$, $p = 0.244$, $F = 1.24$) (см. рис. 3).

Бактерии и инфузории являются неотъемлемым компонентом пищевой цепи зоопланктона. В большинстве случаев в мезотрофных озерах до начала «цветения» водоёмов размер колоний цианобактерий невелик, и наряду с другими видами водорослей они активно потребляются зоопланктоном (Садчиков, 1983 а, б; Reynolds et al., 1982, 2002; Ferguson et al., 1982). Однако в период массового развития цианобактерий они практически не поедаются, а организмы зоопланктона избегают слоев с их максимальной концентрацией. В оз. Большое Васильевское в 2013 г. до 97% общей численности и до 87% общей биомассы фитопланктона составляли цианобактерии. Количество водорослей, потребляемых фильтраторами-ракообразными, в таких условиях заметно снижается, и главную роль в их питании (Садчиков, 1983 а, б; Крючкова, 1989) начинает играть бактериопланктон (до 70 – 80% рациона). Инфузории активно выедаются копеподами (Павловская, Печень, 1971; Петина и др., 1975; Mendiola, 1974; Cycles of Essential Elements..., 1974), причем потребление их рачками на ранних копеподитных стадиях в два раза выше, чем взрослыми (Арсланова, 1983).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон антропогенно эвтрофированного оз. Большое Васильевское представлен небогатым видовым составом. Сообщество зоопланктона характеризуется невысокими величинами удельного числа видов, численности, биомассы и продукции. В его составе в основном представлены эвритопные виды и виды-индикаторы высокой степени органического загрязнения (коловратки рода *Brachionus*, рачки *Chydorus sphaericus* и др.).

Коэффициент трофности зоопланктона (Мязметс, 1980) указывает на гипертрофное состояние, что согласуется с оценкой трофности озера по развитию фитопланктона, содержанию хлорофилла «а» и общего фосфора.

Сравнительный анализ разнообразных показателей зоопланктона, проведенный с использованием многомерных статистических методов, на различных участках озера позволяет сделать заключение о его относительной однородности на всей акватории водоёма в течение всего периода открытой воды. Однако использование более чувствительного метода на основе теории хаоса-самоорганизации позволило выявить экологическую специфичность локального сообщества зоопланктона станции 1 как находящего в стрессовой ситуации. Наибольшее влияние на развитие зоопланктона озера в период исследования оказывали жёсткость воды, развитие бактерий и инфузорий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-97031 п_поволжье_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996. 189 с.

Арсланова Т. П. Роль инфузорий в зоопланктоне озер : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 21 с.

Болотов С. Э. Модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона «FW-Zooplankton» // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2009617238 от 18.08.2012 г.

Болотов С. Э. Изменения структуры и параметров хаотических аттракторов сообществ зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в условиях погодно-климатических аномалий // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность : материалы Междунар. науч. конф. / Ин-т водных проблем РАН. М., 2014. С. 108 – 111.

Болотов С. Э., Крылов А. В., Еськов В. М., Козлова В. В., Мухортова О. В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 223 – 226.

Горбунов М. Ю., Уманская М. В., Краснова Е. С. Современное экологическое состояние озера Большое Васильевское // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 183 – 187.

Горлачёв В. П. Сезонная структура и межгодовые изменения зоопланктона некоторых Иваново-Арахлейских озер // Зап. Байкальск. фил. Всесоюз. геогр. о-ва. Чита, 1972. Вып. 80. С. 63 – 96.

Крючкова В. И. Трофическое взаимодействие зоо- и фитопланктона М. : Наука, 1989. 124 с.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / ред. А. И. Копылов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 182 с.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Определители по фауне СССР. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 88. 237 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М. : Наука, 1975. 240 с.

Мязметс А. Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 54 – 64.

Николаев И. И. Зоопланктон оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. Ч. 3. С. 5 – 45.

Номоконова В. И., Выхристюк Л. А., Тарасова Н. Г. Трофический статус Васильевских озер в окрестностях г. Тольятти // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2001. Т. 3, № 2. С. 274 – 283.

Одум Ю. Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

Павловская Т. В., Печень Г. А. Инфузории как пища для некоторых массовых видов планктонных животных // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 5. С. 633 – 641.

Петина Т. С., Монаков А. С., Сорокин Ю. И., Волошина Г. В., Кукина И. В. Баланс вещества и энергии у веслоногих раков в тропических апвеллингах // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1975. Т. 102. С. 335 – 350.

Ривьер И. К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Ижевск : Изд. Пермиков С. А., 2012. 390 с.

Садчиков А. П. Сезонные изменения потребления *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) озерного фито- и бактериопланктона // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1983 а. № 4. С. 53 – 58.

Садчиков А. П. Питание некоторых Cladocera мезотрофного озера фито- и бактериопланктоном. I. Эпилимниальные *Bosmina coregoni* и *Diaphanosoma brachyurum* // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1983 б. № 8. С. 64 – 70.

ЗООПЛАНКТОН УРБАНИЗИРОВАННОГО ВОДОЁМА

Салахутдинова А. Н. Закономерности развития зоопланктона мезотрофных и эвтрофных озёр Среднего Поволжья в подлёдный и безлёдный периоды : автореф. канд. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 25 с.

Смирнов Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 1. 237 с.

Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Плещеево. М. : Наука, 2006. 152 с.

Тимохина А. Ф., Комлева Т. Е. Зоопланктон Васильевских озёр (Самарская обл.) // Биологии внутренних вод. 1999. № 1 – 3. С. 82 – 91.

Benincà E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K. D., Branco P., Van Nes E. H., Scheffer M., Ellner S. P. Chaos in a long-term experiment with a plankton community // Nature. 2006. Vol. 451. P. 822 – 825.

Cycles of Essential Elements, Benchmark Papers in Ecology / ed. L. R. Pomeroy. New York : Academic Press, 1974. Vol. 1. 373 p.

Eskov V. M., Gavrilenko T. V., Kozlova V. V., Filatov M. A. Measurement of the dynamic parameters of microchaos in the behavior of living biosystems // Measurement Techniques. 2012. Vol. 55, iss. 9. P. 1096 – 1101.

Ferguson A. I., Thompson J. M., Reynolds C. S. Structure and dynamic of zooplankton communities maintained in closed system with special reference to the algae food supply // J. of Plankton Research. 1982. Vol. 4, № 3. P. 523 – 543.

Mendiola D. R. de. Food of the larval Anchoveta *Engraulis ringiensis* // The larly lijevhis touf of fish / ed. I. Blaxter. New York : Springer-Verland, 1974. P. 277 – 285.

Patalas K. Crustacean plankton and the eutrophication of St. Lawrence Great Lakes // J. Fisheries Research Board of Canada. 1972. Vol. 29, № 10. P. 1451 – 1462.

Reynolds C. S., Thompson J. M., Ferguson A. J. D., Wiseman S. W. Loss process in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed system // J. of Plankton Research. 1982. Vol. 4, № 3. P. 561 – 600.

Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores, Melo L. S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // J. of Plankton Research. 2002. Vol. 24, № 5. P. 417 – 428.