

ЗООПЛАНКТОН САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ И РОЛЬ БИОИНВАЗИЙНЫХ ВИДОВ

© 2006 А.И. Попов

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Излагаются итоги шестилетнего изучения зоопланктона Саратовского водохранилища. Приводятся данные о видовом составе и основных биологических показателях зоопланктона. Описано современное состояние большинства биоинвазийных видов, их сезонная динамика и горизонтальное распределение. Приведена информация о новом понто-каспийском вселенце *Cercopagis pengoi*.

Введение

Зоопланктонные организмы играют исключительно важную роль в водных экосистемах, любые изменения в планктофауне приводят к той или иной модификации всего водного биогеоценоза [6,10]. Антропогенное распространение живых организмов приобрело планетарные масштабы, эти изменения затронули и экосистемы водоемов Волжского бассейна.

Целью нашей работы было изучение видового состава, сезонной динамики и ряда биологических показателей биоинвазийных видов зоопланктона Саратовского водохранилища.

Материал и методика

Материалом послужили пробы зоопланктона, собранные нами по стандартной гидробиологической методике в течение 2001-2006 гг. в Мордовинской пойме Саратовского водохранилища. Отбор проб производился при помощи количественных сетей Джеди (диаметр верхнего кольца 18 и 12 см), а на мелководных участках мерным ведром, путем процеживания 50 л воды через гидробиологический сачок. Сетью тотально облавливался столб воды от дна до поверхности. Пробы фиксировались 4%-м формалином, а зимой – 75%-м этиловым спиртом. Периодичность отбора летом, поздней весной и ранней осенью – через 7-10 дней, в остальные периоды через 10-15 дней. Сеть станций была наме-

чена на поперечном разрезе водохранилища – 5 станций от глубинных срединных участков до литорали. В литорали брались дополнительные пробы в зарослях макрофитов, на застойных заиленных участках, постоянно связанных с водохранилищем, и на территориях, заливаемых в половодье. Специального исследования зарослевых фитофильных форм не велось. Кроме того, проводился отбор на трех станциях в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. Ленина и в районе с. Моркваши в течение 2004-2005 гг. За весь период исследования нами было взято около 600 количественных проб зоопланктона. Произведена количественная обработка проб, с определением планктонных организмов до вида и расчетом их биомассы. Определение мелких беспанцирных коловраток, требующих прижизненной идентификации, не велось. Поэтому все полученные результаты мы приводим для Cladocera, Calanidae, Cyclopidae, панцирных Rotatoria и крупных беспанцирных коловраток (*Asplanchna*, *Asplanchnopus*), которые определялись по строению челюстного аппарата.

Характеристика района исследования

Основные исследования проводились в Мордовинской пойме Саратовского водохранилища. Пойма находится в средней части водохранилища, которая характеризуется уже как озеровидная [7]. Густая сеть протоков, островов и отмелей способствует развитию за-

рослей высшей водной растительности. С водохранилищем постоянно или временно связано несколько озер, а в половодье могут заливаться пойменные террасы. Все это приводит к постоянному смешению русловой, собственно озерной и литоральной планктофаун. Максимальная глубина, зарегистрированная нами в русловой части, – 23 м. В зарослях нагуливается молодь рыб, большого развития достигают поля моллюска-фильтраатора *Dreissena*.

Такие условия весьма значительно отличаются от речных, существовавших до образования Саратовского водохранилища, поэтому образование планктонных сообществ в русловой части шло практически заново.

Результаты и обсуждение

В составе планктофауны Саратовского водохранилища нами установлено 156 видов и форм зоопланктона, 112 из которых встречаются регулярно. Из них коловраток (*Rotatoria*) – 40, ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) – 48, каланид (*Calanidae*) – 8, циклопид (*Cyclopidae*) – 16. Для сравнения: до зарегулирования Волги здесь обнаруживался 51 вид, из которых на долю ракообразных приходилось только 19 видов. Последнее масштабное планомерное исследование (проходившее в 70-е годы XX в.) выявило 6 видов инвазийных ракообразных [7].

Из обнаруженных видов 15 следует считать биоинвазийными. По некоторым данным, к ним можно причислить еще 4 вида из обнаруженных нами [11]. В данной работе мы рассмотрим таких представителей северного озерного комплекса, как *Notholca acuminata*, *Limnosida frontosa*, *Heterocope appendiculata*, *Euritemora lacustris*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Daphnia cristata*, *Cyclops kolensis*, *Bosmina longispina*, *B. crassicornis*, *B. coregoni*, *Bythotrephes longimanus*, а из понто-каспийских вселенцев – *Heterocope caspia*, *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*.

Зоопланктон Саратовского водохранилища может характеризоваться как лимнофильный. Об этом говорит и видовой состав (подавляющее большинство зарегистрирован-

ных видов относятся к озерным), и преобладание рачкового планктона над ротаторным в большинстве проб. Коловратки, часто доминирующие по количеству, редко образуют и 20% биомассы зоопланктона. По массе они могут преобладать лишь в зимне-весенний период, а также на проточном участке водохранилища от нижнего бьефа ГЭС и до г. Самара. Циклопы преобладают в планктоне, как правило в мае-июне, ветвистоусые – в июле, а благодаря массовому развитию *Heterocope*, в августе преобладают *Calanidae*. Эти тенденции зачастую нарушаются, причем не только из-за различия погодных условий и антропогенных факторов, но и из-за изменений, вносимых в сообщества инвазийными видами.

Средняя биомасса в русловой части за исследуемый период колеблется от 0,2 до 0,9 г/м³. Зимой она может уменьшаться до нуля, а во второй половине лета в отдельных пробах достигать 4 и более г/м³, за счет скопленных *Heterocope*. В литорали, в зарослях макрофитов, нередко регистрируется биомасса более 10 г/м³, а на незащищенных участках и на отмелях с полями дрейссен, напротив, может существенно уменьшаться до 0,01 г/м³ и ниже.

Наибольшее видовое разнообразие наблюдается с середины лета, когда, помимо массового развития руслового планктона, в открытые части водохранилища во множестве выносятся литоральные и фитофильные формы. В летний период может регистрироваться более 110 видов и форм. Наименьшее разнообразие отмечается зимой – всего около 20 видов зоопланктона.

В структуре зоопланктона можно выделить следующие группы: аборигенные русловые виды, аборигенные литоральные виды, северные биоинвазийные виды, южные вселенцы, а также планктон временных водоемов и бентические формы, принадлежащие к исследуемым группам. Соотношение количества видов в этих группировках приведено на диаграмме (рис. 1).

Однако это соотношение не отражает вклада представителей этих групп в показатели биомассы зоопланктона русловой части (рис. 2). В течение всего года северные

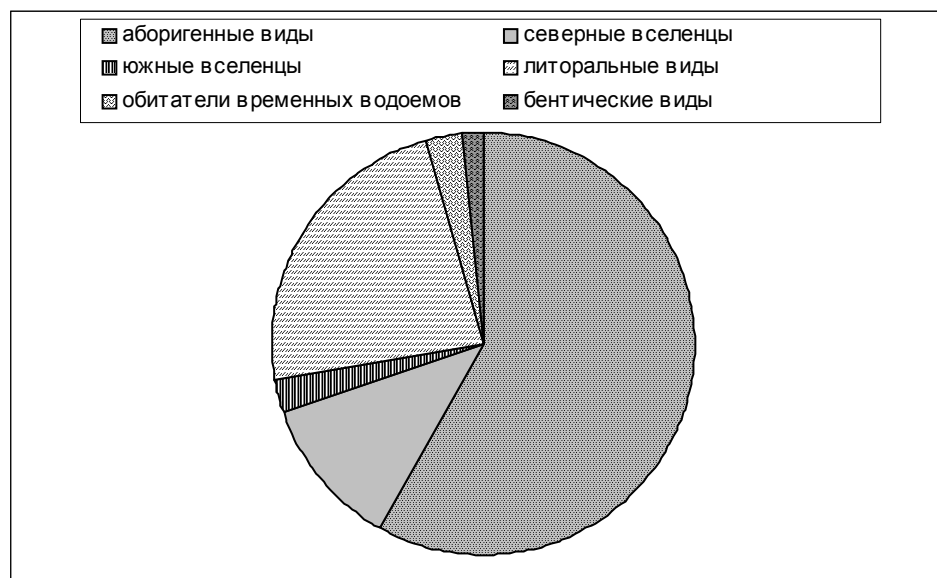


Рис. 1. Доля различных группировок в видовом разнообразии зоопланктона Саратовского водохранилища

виды играют значительную роль в планктоне, зимой они могут давать до 100% биомассы. Несмотря на то, что их максимальная биомасса наблюдается в весенне-летний период, их относительная доля летом невелика, так как массово размножаются южные вселенцы, сильно возрастает доля нативных видов за счет представителей родов *Daphnia*, *Mesocyclops*, *Bosmina*, *Leptodora*, *Euchlanis* и др. Каспийские вселенцы доминируют по био-

массе только в летний период, весной они представлены в основном немногочисленными неполовозрелыми стадиями, а осенью выпадают из состава планктона. Но в теплые годы они могут встречаться до середины сентября. Фитофильные виды присутствуют в планктоне постоянно, но доля их (и по численности, и по биомассе) обычно невелика. В прибрежье соотношение радикально меняется в сторону литоральных видов (до 100% биомассы), лишь в зимне-весенний период

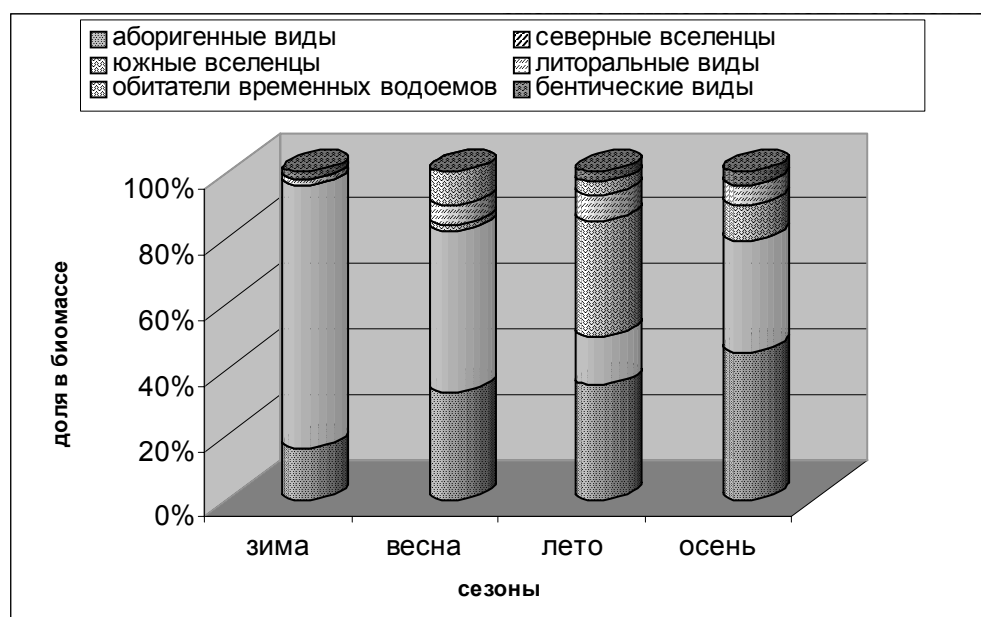


Рис. 2. Вклад представителей различных группировок зоопланктона в биомассу русловой части Саратовского водохранилища

Биоинвазийные виды зоопланктона

В данной работе мы рассмотрим 15 биоинвазийных видов, из которых Cladocera составляют 8, Calanidae – 5, Cyclopidae – 1, и Rotatoria – 1. Общее представление о сезонной динамике чужеродных видов можно по-

лучить из рис. 2, но мы остановимся на этом вопросе подробнее. На диаграммах приведены средние данные о количестве (рис. 3) и биомассе инвазийных видов (рис. 4) в разные сезоны года.

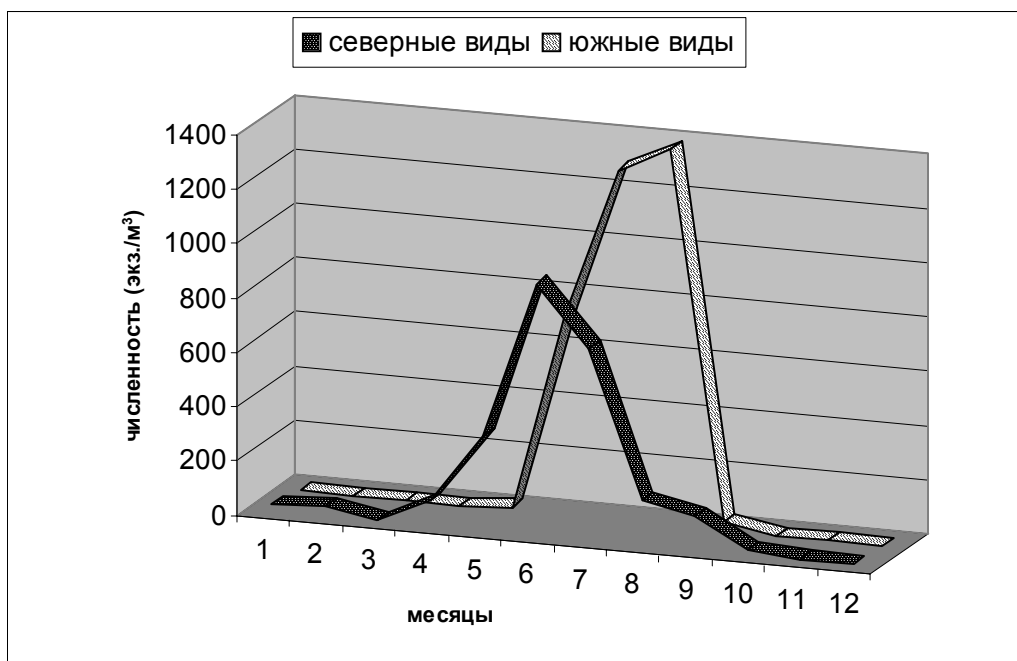


Рис. 3. Сезонная динамика численности северных и южных биоинвазийных видов за 2003-2006 гг.

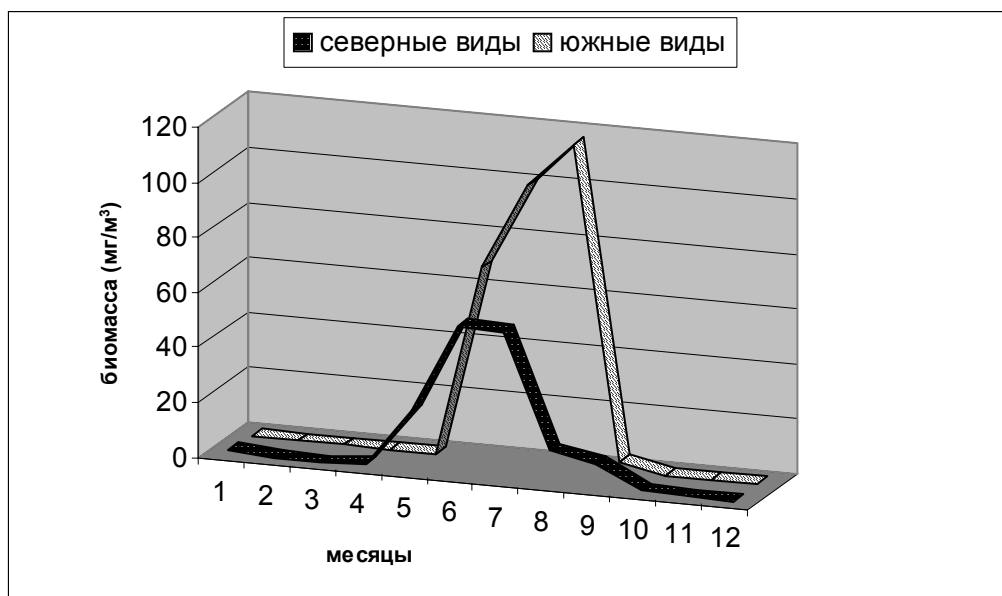


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы северных и южных биоинвазийных видов за 2003-2006 гг.

Можно констатировать, что рост численности и биомассы южных вселенцев начинается в июне. Эти показатели достигают максимума в августе, а в сентябре испытывают лавинообразное падение. В другие периоды они представлены покоящимися стадиями и в активном планктоне полностью отсутствуют. До конца 90-х годов XX в. такая картина наблюдалась в основном благодаря *HeterosCOPE caspia*, которая была первым понто-каспийским вселенцем, успешно натурализовавшимся в Саратовском водохранилище. Вклад этого рачка в биомассу зоопланктона очень велик и сейчас, но наблюдается увеличение доли другого южного вселенца *Cornigerius maeoticus*. Например, в августе 2004 он преобладал по численности, а иногда и по массе, становясь доминирующим видом. Еще более интересно появление *Cercopagis pengoi*, численность которого пока имеет тенденцию к неуклонному возрастанию (рис. 9).

Северные вселенцы имеют несколько иную динамику. Многие из них встречаются в течение всего года (*Eudiaptomus*, *Daphnia cristata*, *Bosmina crassicornis*), а максимум их численности и биомассы приходится на июнь. Рост их общей численности начинается более плавно: весной размножаются коловратки рода *Notholca*, затем, обычно, следует резкое увеличение численности *Cyclops*

kolensis, а в июне уже в массе встречается *Bosmina longispina*. Второй пик численности северных видов возникает из-за размножения *H. appendiculata*, эвдиаптомусов, эвритермных озерной, других северных босмин, а также варьирования сроков размножения *B. longirostris*. На рис. 3 и 4 он отражен на участке графика 7-10 (конец июля-октябрь), пик выражен не ясно, но в отдельные годы может превосходить первый пик численности (участок 5-7). Максимумы биомассы и численности видов северного и южного комплекса несколько расходятся во времени, но перекрываются, а максимум видового разнообразия почти совпадает и приходится на июль-август. В данном случае требования северных и южных вселенцев во многом сходны. Это подтверждает тезис о том, что причины повышения ксеноразнообразия лежат в первую очередь в лимнизации водоема, которая выражается и в образовании хорошо прогреваемого летом эпилимниона, подходящего южным (и большинству северных) видам и термостабильного прохладного гиполимниона, который не только соответствует требованиям холодноводных видов, но и создает возможности для той или иной формы экологического расхождения для эвритермных видов со сходными требованиями к среде. Кроме того, возрастает площадь водного зеркала, увеличивается трофность, что повышает

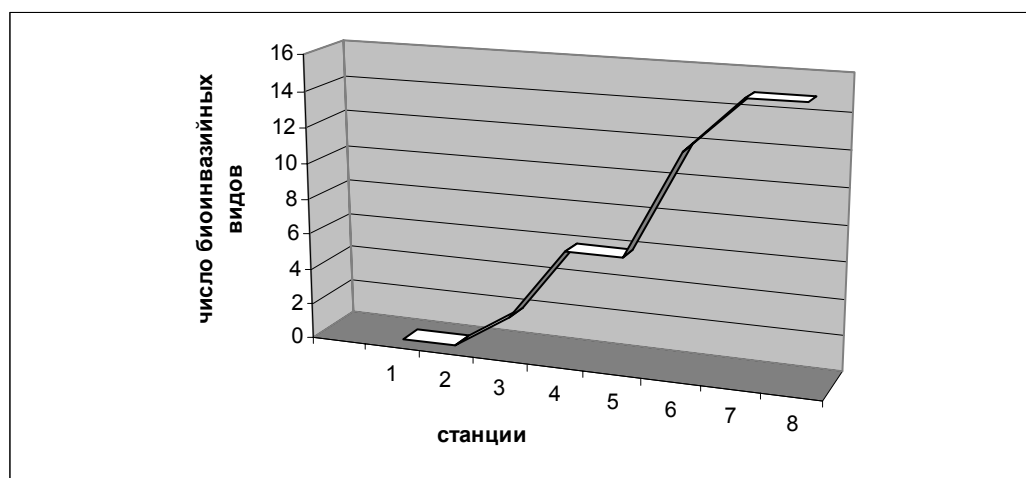


Рис. 5. Горизонтальное распределение биоинвазивных видов зоопланктона: 1 - застойные участки, старицы; 2 - заливные участки; 3 - литораль, заросли макрофитов; 4 – воложка; 5 - водохранилище 2,5-4 м; 6 - водохранилище 5-7 м; 7 - водохранилище 10-12 м; 8 - водохранилище 17-23 м

энергетические показатели водной системы. Для ряда Cladocera важно уменьшение количества тяжелой минеральной взвеси из-за ослабления течения.

Поскольку после зарегулирования коренные изменения претерпела именно русловая часть Волги и ее планктон, все чужеродные виды являются типичными пелагическими зоопланктерами (озерными или морскими). Об этом говорит и их горизонтальное распределение (рис. 5).

В литорали вселенцы практически отсутствуют, их численность и видовое разнообразие возрастает к русловой части. Вероятно, исторически сложившиеся и устоявшиеся прибрежные системы водохранилище по-

чти без изменений унаследовало от озер, затопленных его водами. А в русловой части с ухудшением условий для реофильных видов и общим изменением характеристик водоема образовалось множество свободных экологических ниш. Даже поток северных видов из вышележащих водохранилищ не привел к их заполнению, о чем говорит продолжающийся процесс заселения водохранилища новыми видами зоопланктона. Причем все вселенцы Саратовского водохранилища, являются типичными пелагическими озерными/морскими формами.

Рассмотрим наиболее важные чужеродные виды зоопланктона. На рис. 6 отражена динамика численности инвазийных каланид.

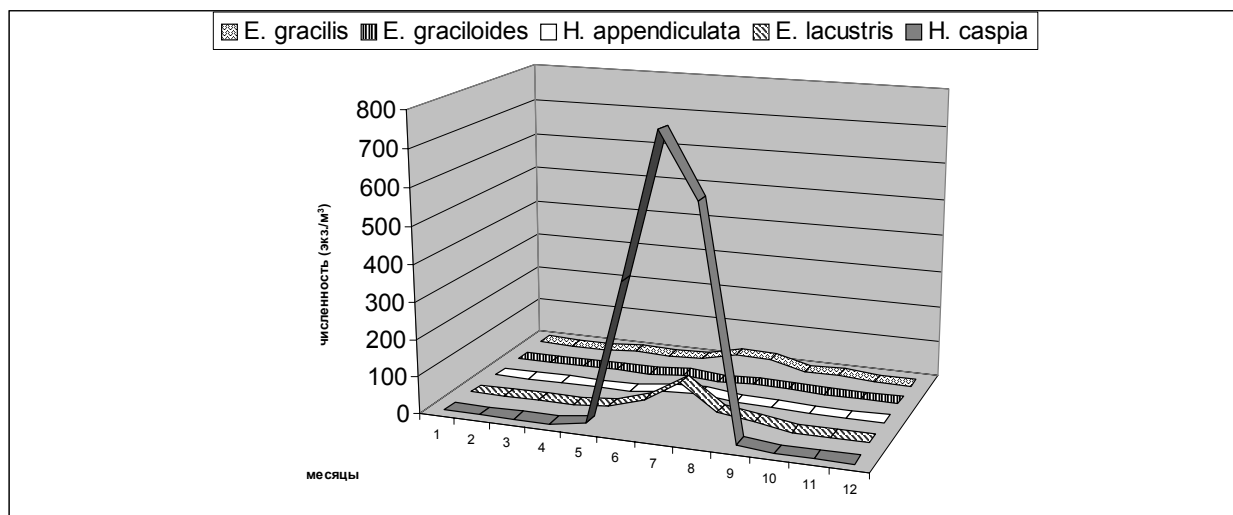


Рис. 6. Сравнительная сезонная динамика численности инвазийных Calanidae за 2003-2006 г.

Видно, что из 4 вселенцев, обладающих сходными требованиями к среде доминирующей является *H. caspia*, в отличие от более северных водохранилищ, где большей численности достигает *Eudiaptomus* [12]. Максимумы численности у этой группы совпадают, и возникает вопрос о сосуществовании видов со сходными требованиями к среде. В динамике их популяций есть ряд отличий – *H. appendiculata* обнаруживается почти исключительно в пробах, взятых на глубоководных участках, что может свидетельствовать о приуроченности к гипolimниону. Кроме того, она исчезает из планктона в среднем

несколько позднее, чем доминирующий вид *H. caspia*. *Euritemora lacustris* – более мелкий вид, возможно она отличается от крупных каланид по объектам питания. Эудиаптомусы нередко встречаются в течение всего года, скорее всего, это также позволяет им отчасти избегать прямой конкуренции. Отметим, что *E. graciloides* достаточно редок, возможен его переход в «скрытое состояние» – когда вид, хотя и присутствует в планктоне постоянно, так малочислен, что практически не регистрируется существующими методиками. Сходная картина наблюдается и у инвазийных босмин (рис. 7).

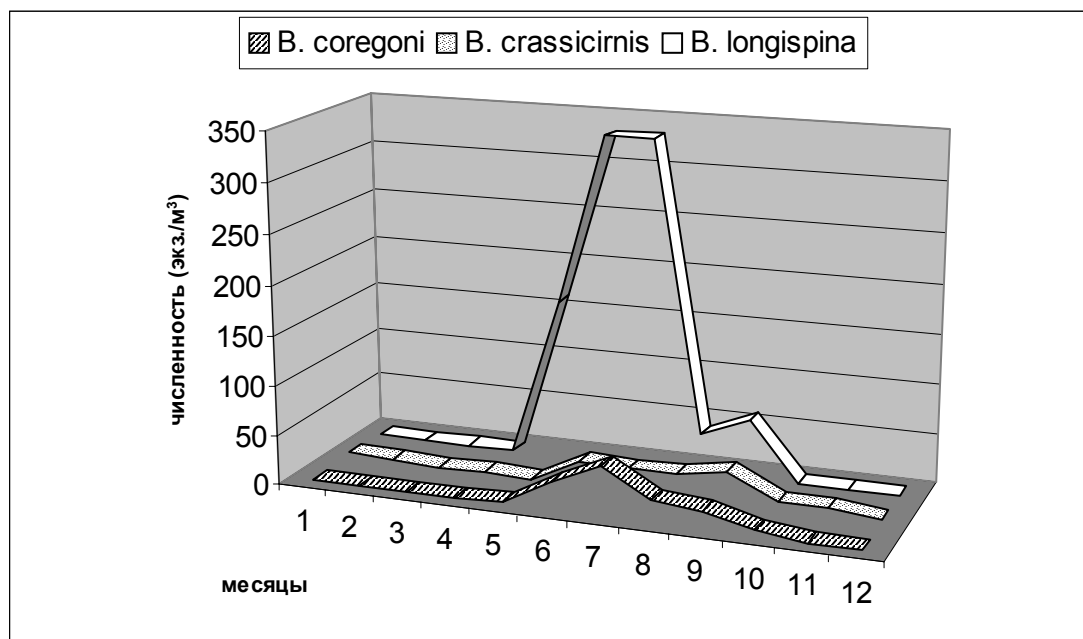


Рис. 7. Сравнительная сезонная динамика численности инвазивных *Bosmina* за 2003-2006 г.

Круглогодично, но нечасто встречается *B. crassicornis*, также относительно немногочисленна *B. coregoni*, а *B. longispina* в первой половине лета принадлежит к группе доминирующих видов. Следует заметить, что принцип конкурентного исключения часто не работает в водных системах (парадокс Хатчинсона), но, возможно, совместное существо-

вание экологических аналогов обусловлено пока не изученным экологическим расхождением или же это временное явление, характерное для экосистем, претерпевающих активное становление.

Еще один подобный пример, когда из группы родственных вселенцев один вид занимает доминирующее положение, предостав-

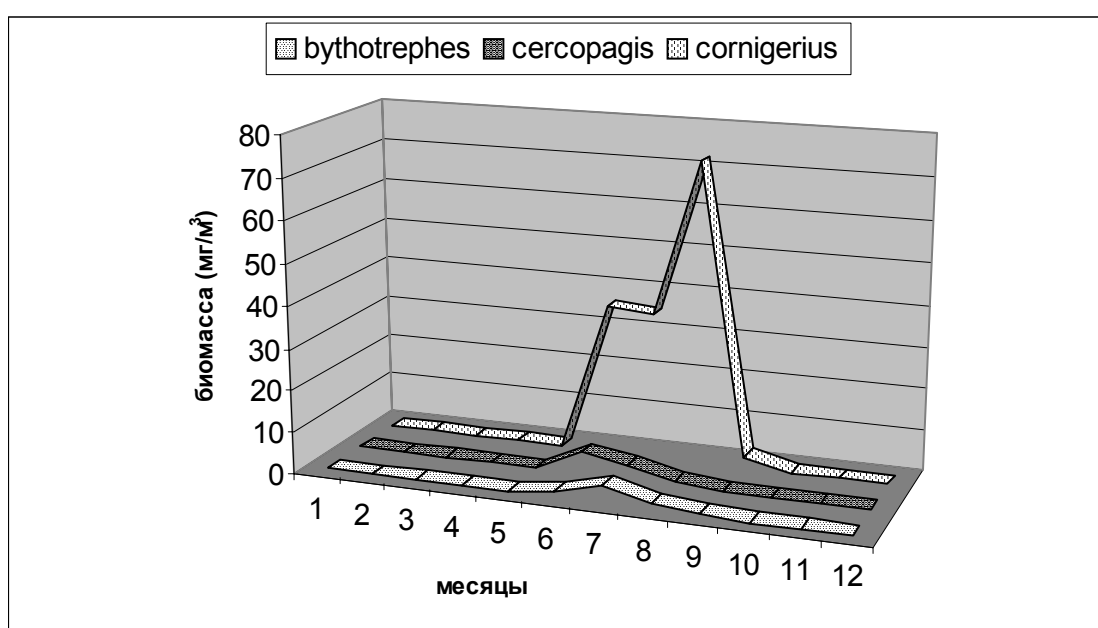


Рис. 8. Сравнительная сезонная динамика численности инвазивных хищных *Cladocera* за 2003-2006 г.

ляет нам изучение численности хищных Cladocera: *Bythotrephes longimanus* (данные приводятся совокупно по роду, здесь полагаем *B. cederstroemi* вариететом), *Cornigerius maeoticus* и недавно обнаруженный нами *Cercopagis pengoi* (рис. 8).

Несмотря на то, что *Bythotrephes* встречался на этом участке Волги еще до зарегулирования [7,12] и натурализовался в водохранилище первым (в отдельных пробах может достигать численности более 200 экз./м³), а также на наличие здесь нативной хищной *Leptodora*, *Cornigerius* быстро нарастил численность и в отдельные периоды даже является доминирующей формой планктона. Многочисленные исследования в области сосуществования нескольких хищных кладоцер показывают, что сами по себе они друг друга практически не вытесняют, зато их численность, успешность вселения и само наличие в водоеме тесно связано с состоянием популяции рыб-планктофагов, особенно крупных. Некоторые авторы склонны полагать, что дело в селективном выедании рыбами крупных планктонных хищников [11], а некоторые делают акцент на конкурентные отношения [4].

Летом 2004 г. в планктонных пробах нами

был обнаружен новый южный веленец - *Cercopagis pengoi*. Этот хищный ветвистоусый рачок является одним из самых широко распространенных и нежелательных биоинвазийных видов. Попав в Балтику, он дал резкую популяционную вспышку. Относительное увеличение количества гамогенетических самок свидетельствует о гибкой стратегии размножения: для активизации рекомбинационных процессов и ускоренной адаптации к новым условиям используется половое размножение, а для быстрого наращивания численности – партеногенетическое [5]. Вскоре этот вид был завезен и в Великие озера (США), где к тому времени уже обитал еще один инвазийный хищный рачок – *Bythotrephes* [2, 3]. При изучении роли этих рачков, снабженных длинной хвостовой иглой, в питании рыб выяснилось, что молодь рыб не использует их как объект питания, для более крупных особей энергозатраты на поглощение шипастого рачка превосходят его собственную энергетическую ценность, а крупные планктофаги едят этих зоопланктеров крайне неохотно, причем некоторые, после нескольких потреблений начинают их избегать [1]. Таким образом, они не только почти не служат пищевым объектом, но и состав-

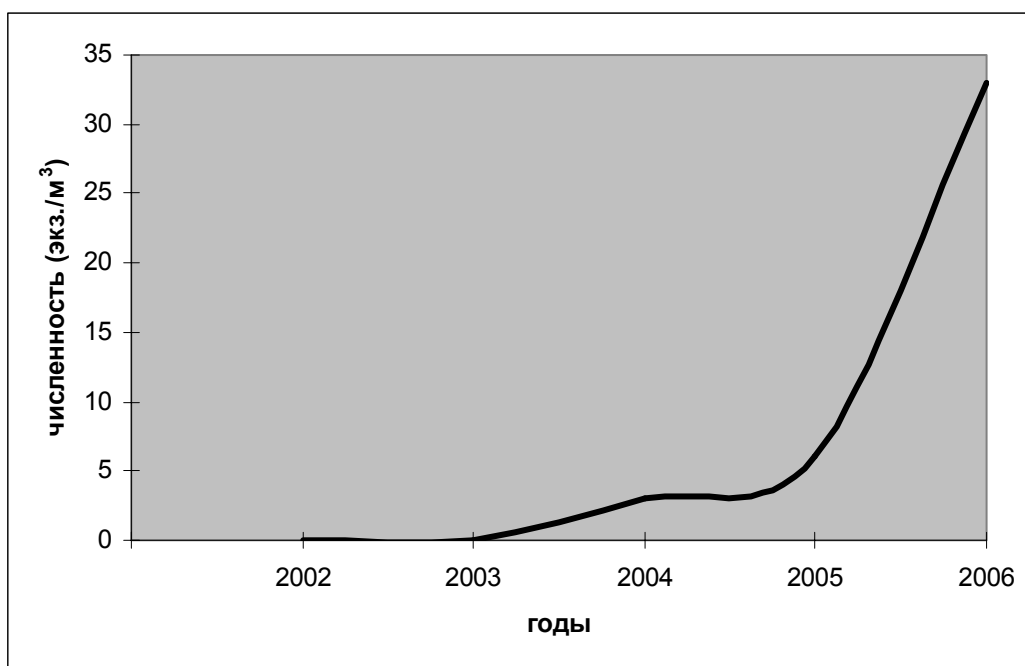


Рис. 9. Изменение средней численности *Cercopagis pengoi* в летний период за 2002-2006 гг.

ляют значительную конкуренцию планктоноядным рыбам [1,4]. Впрочем, с этими данными не согласуются многие исследования, возможно, они верны только для конкретного региона [11]. Сцепляясь длинными загнутыми каудальными иглами, рачки собираются в огромные комки и сильно загрязняют рыболовные снасти [3]. Сходная картина наблюдается и в Финском заливе [5]. Интересно, что этот рачок, считающийся облигатным хищником, может вести себя и как эврифаг [8]. В условиях Саратовского водохранилища *Cercopagis* не проявляет сдвига в сторону гамогенеза, все летние самки (кроме молодых с неразвитой выводковой камерой) были партеногенетическими, и лишь в конце августа регистрировались оплодотворенные самки с крупными покоящимися яйцами. То есть, наблюдается типичная картина развития моноциклической летней *Cladocera*. Несколько слов о численности нового вселенца.

Как часто бывает после успешного проникновения чужеродного вида в новую для него экосистему, он входит в фазу «взрыва численности» (рис. 9). Сегодня мы наблюдаем очень характерную картину активного размножения вселенца. Если в пробах за 2002 г он отсутствовал, а в 2004 г. *Cercopagis* был встречен только в двух летних пробах при средней численности 1-4 экз./м³ [9], то в 2005 г. он нерегулярно встречался всю вторую половину лета при средней численности 6-9 экз./м³ (до 34 экз./м³). По результатам обработки проб из Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища, отобранных в июле 2004 г., этот рачок так же был однократно найден (приблизительно 4 экз./м³). Уже в середине июня 2006 г. были отобраны пробы, в которых *Cercopagis* достигал численности до 90 экз./м³. Учитывая значение проблемы биологических инвазий и возможные последствия вселения этого зоопланктона в Саратовское водохранилище, следует уделить большое внимание изучению популяции этого планктонного хищника.

Такие виды северных озерных *Cladocera* как *Limnospira frontosa* и *Daphnia cristata*, видимо, не играют существенной роли в зоопланктоне. Первый вид был отмечен нами с

конца мая до начала сентября (теплая осень 2005 г.). Средняя биомасса за год, образуемая этим крупным фильтратором составляет 0,75 мг/м³, при среднегодовой численности 3 экз./м³. *Daphnia cristata* отмечается в течение всего года, в том числе и в подледный период. Достоверность расчетов, отражающих численность и биомассу этих видов не высока, однако по имеющимся данным можно предположить, что она дает небольшую вспышку численности в июле, а в теплом 2005 г., относительного обилия (20 экз./м³) достигла в октябре. Среднегодовая численность составляет 3-4 экз./м³, а биомасса 0,03 мг/м³. Попадает почти исключительно в пробах, затрагивающих глубокие слои воды, вероятно, приурочена к гипolimниону.

Заключение

В результате проведенных исследований можно отметить следующие особенности зоопланктона.

Планктофауна Саратовского водохранилища достаточно богата и представлена более чем 150 видами и формами, из которых регулярно встречаются 112. Наиболее богата фауна *Cladocera* и *Rotatoria*. В течение всего года, как правило, основную биомассу образует рачковый планктон. Наибольшего видового разнообразия, численности и биомассы зоопланктон достигает летом в прибрежных мелководьях с зарослями макрофитов. Большинство обнаруженных видов можно отнести к типичным озерным. Все вышесказанное позволяет охарактеризовать планктон Саратовского водохранилища как лимнофильный.

В фауне водохранилища обнаружено 15 чужеродных видов, 12 из них (*Rotatoria* – 1, *Cladocera* – 7, *Calanidae* – 4, *Cyclopidae* – 1) являются представителями северного лимнофильного комплекса, а 3 вида составляют понто-каспийский южный комплекс вселенцев (*Cladocera* – 2, *Calanidae* – 1). Роль этих видов в зоопланктоне водохранилища очень велика. В определенные периоды некоторые из них становятся доминирующими или субдоминирующими видами. Южные вселенцы встречаются исключительно в теплое время года (май-сентябрь), с максимумом в июле-

августе, и полностью выпадают в холодное время. Северные виды могут встречаться в течение всего года, хотя максимум их численности также приходится на теплое время года (июнь-июль), падение их биомассы и видового разнообразия осенью происходит не столь резко, и они могут встречаться в значительных количествах и в сентябре-октябре.

Недавно обнаруженный нами хищный понто-каспийский рачок *Cercopagis pengoi*

наращивает численность. Его популяция имеет типичную для летней моноциклической *Caladosega* структуру и не демонстрирует изменений характерных в некоторых других зонах-реципиентах. Наличие в пелагическом планктоне 4 хищных клadoцер без значительных явлений конкурентного вытеснения и вероятное вселение еще одного вида связано, по-видимому, с состоянием популяции крупных планктоноядных рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Barnhisel D.R., Harvey H.A. Size-specific fish avoidance of the spined crustacean *Bythotrephes*: field support for Laboratory Predictions, Marine Biological Laboratory // Can. J. of Fisheries and Aquatic Sci. 1995. V. 52, № 4.
2. Berg D.J. The Spiny Water Flea, *Bythotrephes cederstroemi*: Another Unwelcome Newcomer to the Great Lakes, Miami University // Fact Sheet. 1992. V. 49 / <http://www.sgnis.org/publicat/bergdj92.htm>
3. Cercopagis // <http://www.web2.uwindsor.ca/courses/biology/macisaac/pages/cercopagis.htm>
4. Lehman J.T. Causes and consequences of *Cladoceran* dynamics in Lake Michigan: implications of species invasion by *Bythotrephes*, University of Michigan // J. of Great Lakes Res. 1991. V. 17, № 4.
5. Regional biological invasions center. <http://www.zin.ru/>
6. Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Видывселенцы в европейских морях России: Сб. научн. тр. Апатиты. Изд-во КолНЦ РАН, 2000.
7. Волга и ее жизнь. Л.: Наука 1978.
8. Шадрин Н.В., Ковалева Т.М., Панов В.Е. // Экология моря. 2002. Вып. 62.
9. Попов А.И. Современное состояние зоопланктона в Саратовском водохранилище // Изв. Самар. НЦ РАН. 2005, Вып. 4.
10. Экосистемы морей и прибрежные экосистемы. <http://www.biodat.ru/>
11. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004.
12. Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000.

ZOOPLANKTON OF SARATOVSKOE RESERVOIR: GENERAL DATA AND INFLUENCE OF INVASIVE SPECIES

© 2006 A.I. Popov

Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti

Article contains results of six year research of zooplankton of Saratovskoe reservoir. General data on fauna and some main biological characteristics of zooplankton organisms is presented. Contemporary condition of most adventive (alien) species is described. There is also information on new non-native predatory cladoceran crustacean - *Cercopagis pengoi*.