

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5+556.55(63)

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ЗООПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖЬЯ оз. ТАНА (ЭФИОПИЯ)
В КОНЦЕ СУХОГО СЕЗОНА

© 2020 г. А. В. Крылов^{а, *}, В. Зелалем^б, А. А. Прокин^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^бБахар-Дарский исследовательский центр рыбного хозяйства и аквакультуры, Бахар-Дар, Эфиопия

*e-mail: krylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.08.2018 г.

После доработки 08.11.2018 г.

Принята к публикации 27.11.2018 г.

Исследования зоопланктона побережья Бахар-Дарского залива оз. Тана (Эфиопия), проведенные в марте 2018 г., выявили богатство его качественного состава (61 вид – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera), а также высокие количественные характеристики. Максимальными численностью и биомассой отличался зоопланктон в зарослях гидатофитов (степень зарастания 10–50%), в зарослях гелофитов (степень зарастания 100%) количественные показатели сообществ и отдельных таксономических групп беспозвоночных были достоверно меньше. Предположено, что разница характеристик зоопланктона в заросших воздушно-водными и погруженными макрофитами участках в пределах отдельных станций определялась сверху со стороны хищников. При увеличении воздействия хищников возрастал индекс Шеннона и сокращались количественные показатели планктонных беспозвоночных.

Ключевые слова: зоопланктон, оз. Тана, Бахар-Дарский залив, прибрежные участки, воздушно-водные и погруженные макрофиты, степень зарастания

DOI: 10.31857/S0320965220020096

ВВЕДЕНИЕ

В большинстве стран имеются озера и реки, становящиеся их символом. Как правило, это крупные водоемы и водотоки, водные и биологические ресурсы которых играют важнейшую роль в экономике страны. Нередко они также отличаются высоким биологическим разнообразием. В некоторых из них найдены редкие или эндемичные виды. В Эфиопии к таким водным объектам принадлежит оз. Тана.

Оз. Тана – высокогорный водоем, расположенный в северо-западной части Эфиопского нагорья на высоте ~1800 м над у.м. По площади (~3150 км²) оз. Тана – крупнейшее озеро Эфиопии. Оно граничит с низкими равнинами на севере, востоке и юго-западе. Эти равнины часто затопляются в сезон дождей, образуя обширные водно-болотные угодья. На западе и северо-западе озеро граничит с некоторыми крутыми скалистыми участками. По ряду химических показателей оз. Тана относят к мезотрофным водоемам (Teshale et al., 2001), однако, по содержанию хлорофилла *a* и величине первичной продукции оно принадлежит к категории олиготрофных (Wondie et al., 2007). В настоящее время на большинстве

рек бассейна оз. Тана возведены водохранилища. Их строительство оказало сильное влияние на гидрологический режим территории и сделало невозможными нерестовые миграции большинства видов рыб, населяющих озеро.

Основополагающие сведения о зоопланктоне оз. Тана опубликованы в ряде работ (Akoma, 2010; Brunelli, Cannicci, 1940; Dejen et al., 2002, 2004; Imoobe, Akoma, 2008; Rzóska, 1976; Wudneh, 1998). В них представлен его видовой состав, описаны временное и пространственное распределения, связи с основными факторами среды, сезонные изменения, роль в питании африканских усачей *Barbus tanapelagius* Graaf, Dejen, Sibbing et Osse и *B. humilis* Boulenger. Эти два вида усачей служат кормовой базой для коммерчески значимых рыб оз. Тана. Тем не менее, сведения о зоопланктоне оз. Тана нельзя признать исчерпывающими, по степени изученности элементов экосистемы озеро значительно уступает водоемам стран Азии и Нового Света (Africa..., 2008; African..., 2016).

Для оз. Тана характерны значительные колебания уровня воды (до 1 м). Изменение уровня определяется чередованием сухого (декабрь–май) и влажного (июнь–ноябрь) сезонов. Перио-

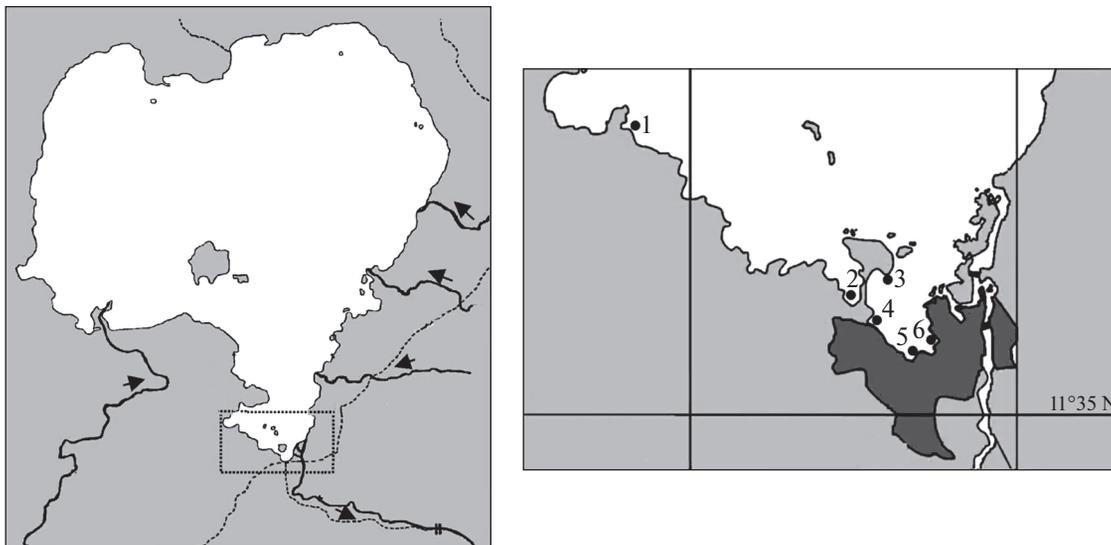


Рис. 1. Карта-схема оз. Тана. Стрелками указано – направление течения притоков. На выноске – Бахар-Дарский залив и местонахождения станций (1–6).

дические изменения уровня воды способствуют формированию зоны временного затопления, которая представляет собой специфичный водно-болотный комплекс с зарослями гелофитов. В литературе сведений об особенностях структуры сообществ гидробионтов этой зоны и сравнительного анализа с группировками беспозвоночных в постоянно существующих участках литорали обнаружить не удалось. Учитывая важнейшую роль зоны временного затопления в формировании гидрохимического и биологического режимов водоема, очевидно, что проведение таких исследований актуально.

Цель работы – исследовать видовой состав, количественные характеристики и структуру зоопланктона разнотипных прибрежных участков Бахар-Дарского залива в конце сухого сезона (постдождливый сезон).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал был собран в марте 2018 г. на шести станциях Бахар-Дарского залива (рис. 1). Выбранные станции отличались по биотопическим характеристикам и антропогенной нагрузке (Zelalem, Prokin, 2017). На каждой станции сбор проб проводили на двух участках: “а” – в разреженных зарослях погруженных растений (гидатофиты), “б” – в сплошных зарослях воздушно-водных растений (гелофиты), приуроченных к зоне временного затопления.

Станция 1 (“Infranz”) – устье одноименной реки, которая орошает сеть сельскохозяйственных земель. Растительность представлена развитым поясом растений: *Cyperus papyrus* L., *Cyperus* sp.,

Phragmites karka (Retz.) Trin. ex Steud., *Vossia cuspidata* (Roxb.) Griff. и *Azolla africana* Desv. В зоне смешения речных и озерных вод развиты заросли *Potamogeton thunbergii* Cham. et Schlecht., *Nymphaea lotus* L., *Ceratophyllum* sp. По берегам гнездятся *Plectropterus* g. *gambensis* (L.) и *Alopochen aegyptiaca* (L.). Степень зарастания уч. 1а глубиной 3 м – 50%, уч. 1б (глубина 3 м) – 100%.

Станция 2 (“Hospital”) – большой мелководный залив, заполняющийся при максимальном уровне воды. В береговой зоне здесь идет перегрузка с лодок на мулов папируса и дров, свозимых со всего озера, что определяет поступление дополнительного количества органического вещества. Растительность представлена *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Nymphaea lotus*, *Persicaria senegalensis* (Meisn.) Soják, *Ceratophyllum* sp., *Azolla africana*, а также *Nymphoides* prob. *indica occidentalis* A. Raynal, *Utricularia inflexa* Forssk., *Ipomoea aquatica* Forssk. В этом месте обитают *Actophilornis africana* (Gmelin), *Phalacrocorax africanus* (Gmelin), *Anhinga rufa* (Dandin), *Threskiornis aethiopicus* (Latham), *Varanus* prob. *niloticus* L. Степень зарастания уч. 2а (глубина 4 м) – 40%, уч. 2б (глубина 2.5 м) – 100%.

Станция 3 (“Gerima”) – сплавина, которая изолирована от берега в течение влажного сезона. Растительность представлена *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Nymphaea lotus*, *Azolla africana*. Это основное место обитания *Plectropterus* g. *gambensis*, *Alopochen aegyptiaca*, *Balearica regulorum* Bennett, *Helioneetus vocifer* (Daudin), *Actophilornis africana*, *Ardea alba* L. и других водных и околоводных птиц. Степень зарастания уч. 3а (глубина 4 м) – 10%, уч. 3б (глубина 2.5 м) – 100%.

Станция 4 (“Resort”) – небольшой залив, окруженный кварталами современных городских зданий, с отелями на берегу. Растительность представлена развитым поясом растений: *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Persicaria senegalensis*. За этим поясом следует пояс погруженного *Ceratophyllum* sp. Степень зарастания уч. 4a (глубина 4 м) – 30%, уч. 4b (глубина 2 м) – 100%.

Станция 5 (“St. George”) находится рядом с городской набережной у порта. Растительность представлена *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*. Здесь швартуются пассажирские и рыболовные суда, сбрасываются в озеро остатки рыбы после разделки улова для продажи, постоянно кормятся стаи *Pelecanus onocrotalus* L., а также несколько других видов птиц – *Phalacrocorax africanus*, *Ardeola* spp., *Egretta* spp., *Threskiornis aethiopicus* (Latham). Степень зарастания уч. 5a (глубина 3 м) – 20%, уч. 5b (глубина 2 м) – 100%.

Станция 6 (“Shum-Abo”) находится рядом с густонаселенным кварталом трущоб (“фавела”), лишенных какой-либо централизованной системы водоотведения. Растительность представлена развитым поясом *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Persicaria senegalensis*. Степень зарастания уч. 6a (глубина 4 м) – 40%, уч. 6b (глубина 2.5 м) – 100%.

На участках “а” пробы собирали сетью Джеди с ячейей 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности, на участках “b” – ведром, процеживая 50 л воды через сеть с ячейей 64 мкм. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975), биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов (Балушкина, Винберг, 1979). Статистический анализ включал оценку достоверности различий средних по Н-критерию Краскела–Уоллеса ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе зоопланктона обнаружено 78 видов беспозвоночных: 61 – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera. Каких-либо значительных различий видового состава зоопланктона в двух типах биотопов не выявлено. В зоне гидатофитов зарегистрировано 62 вида (49 – Rotifera, 4 – Copepoda, 9 – Cladocera), гелофитов – 63 (50 – Rotifera, 3 – Copepoda, 10 – Cladocera). Максимальным числом видов отличались роды *Lecane* (17), *Trichocerca* (9) и *Brachionus* (4). К числу часто встречаемых видов (>50% проб) среди Rotifera относились *Asplanchna brightwelli* Gosse, *Bdelloidea* sp., *Brachionus caudatus* Barrois et Daday, *B. falcatus* Zacharias, *Cephalodella mucronata* Myers, *Hexarthra oxuroides* (Zernov), *Keratella cochlearis cochlearis* Gosse, *K. tropica tropica* (Apstein), *Lecane acronycha* Hanning et Myers, *L. bulla* Gosse, *L. chankensis* Bogoslovsky,

Platytias quadricornis (Ehrenberg), *P. patulus* (O.F. Müller), *Pomphophyx complonata* Gosse, *Synchaeta* sp., *Tetramastix opoliensis* Zacharias, *Trichocerca cylindrica chattoni* Imhof, среди Copepoda – *Thermocyclops ethiopiensis* Defaye, *Thermodiaptomus galebilacustris* Defaye, среди Cladocera – *Bosmina longirostris* O.F. Müller, *Ceriodaphnia cornuta* Sars, *Diaphanosoma excisum* Sars и *Moina micrura* Kurz.

Удельное количество видов в зарослях погруженных растений варьировало от 16 до 43, воздушно-водных – от 22 до 42 (рис. 2а). Основу количества видов во всех пробах представляли Rotifera – 62.5–80%, доля видов Cladocera варьировала от 13.3 до 27.3%, Copepoda – от 4.7 до 12.5%. На ст. 1, 4 и 6 наибольшее количество видов в пробе отмечено в зарослях гелофитов, на станциях 2, 3 и 5 – гидатофитов. Среднее количество видов в зарослях гелофитов было больше, чем в зарослях гидатофитов, однако, различия были статистически не значимы (табл. 1).

Численность зоопланктона на участках 1a–6a варьировала от 226 до 1113 тыс. экз./м³, минимальные значения зарегистрированы на участках 2a и 4a, максимальное значение – на уч. 5a (рис. 2б). На участках “b” численность планктонных животных была в 3–12.5 раз меньше, чем на участках “a”, за счет сокращения плотности всех таксономических групп (табл. 1), лишь коловраток было на ст. 1 в 1.3 раза больше. Средняя численность сообществ и отдельных групп зоопланктона (за исключением Rotifera) достоверно превышала таковую в зарослях гидатофитов (табл. 1). Основу численности на большинстве станций формировали Copepoda, но на участках 3a и 6a – Cladocera, на участках 2b и 4b – Rotifera, на уч. 6b – Cladocera (рис. 2б). Среди доминирующих по численности организмов на всех участках отмечены ювенильные Cyclozoidea (кроме уч. 6b), а на участках 2a, 2b и 4b присутствовали Rotifera и отсутствовали Cladocera (табл. 2). Минимальное количество доминантов зарегистрировано на уч. 6b. Величины индекса Шеннона, рассчитанного по численности, варьировали в широких пределах, максимальные значения отмечены на участках 1a, 2b, 3b, минимальное – на уч. 5a (рис. 2в). На станциях 1, 4 и 6 значения индекса были выше в зарослях гидатофитов, на остальных – гелофитов.

Биомасса зоопланктона на участках “a” варьировала от 0.585 (ст. 2) до 7.595 г/м³ (ст. 5), на участках “b” – от 0.073 (ст. 2) до 0.560 г/м³ (ст. 1) (рис. 2г). Средние величины биомассы таксономических групп беспозвоночных и сообществ в целом в зарослях гидатофитов достоверно больше, чем в зарослях гелофитов (табл. 1). Основу биомассы на большинстве биотопов составляли Cladocera, за исключением участков 4a, 5a, 1b и 2b, где максимальная доля принадлежала Copepoda (рис. 2г). Достоверных различий доли таксономических

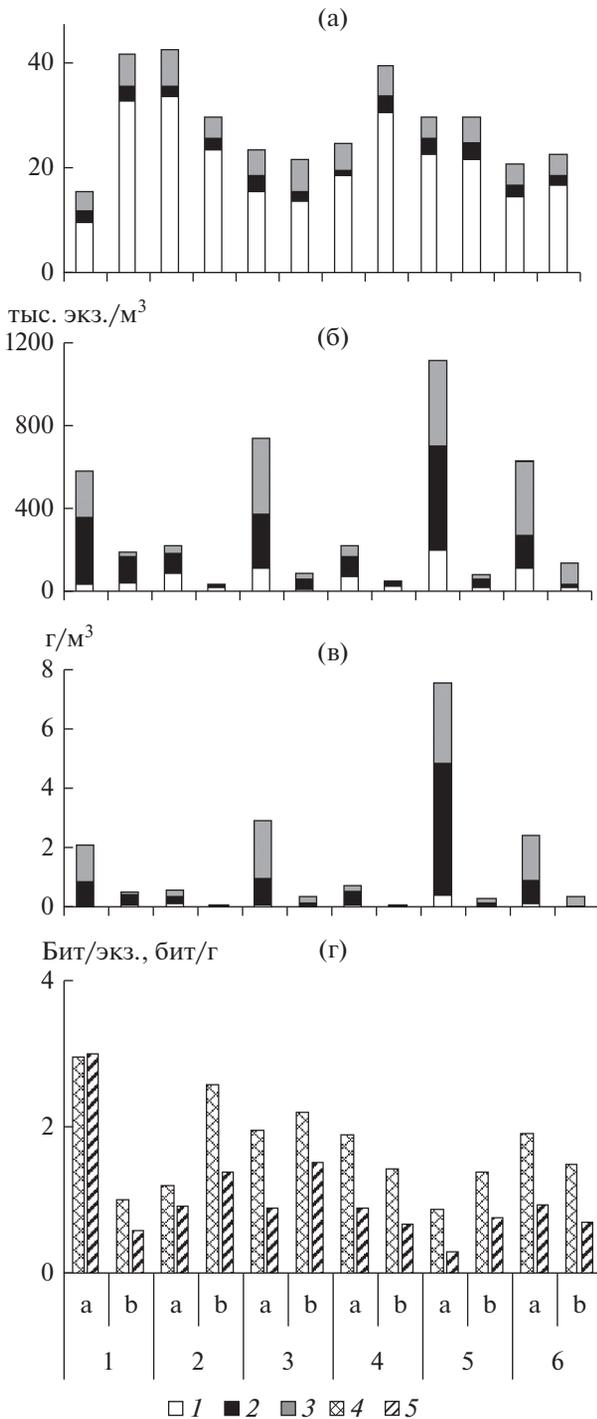


Рис. 2. Число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона, индекс Шеннона (г). 1 – Rotifera, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera, 4 – индекс Шеннона по численности (бит/экз.), 5 – индекс Шеннона по биомассе (бит/г). На оси абсцисс: а – прибрежные участки с зарослями погруженных макрофитов, б – участки с зарослями воздушно-водных растений; 1–6 – номера станций.

групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона между двумя группами участков не выявлено, однако, в зарослях гелофитов отмечена тенденция увеличения доли Rotifera и снижения Copepoda (табл. 2). Минимальное количество доминирующих по биомассе организмов зарегистрировано на участках 4а, 2б, 3б, 5а, лишь в зарослях гелофитов на ст. 5 среди доминантов отмечен один вид коловраток, а на ст. 3–6 отсутствовали Calanoida (табл. 2). Максимальное значение индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, зарегистрировано на уч. 1а, минимальное – на уч. 5а (рис. 2г). На станциях 2, 3 и 5 величины индекса были выше в зарослях воздушно-водных растений, на остальных станциях – погруженных растений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенного исследования оз. Тана выявлено 78 видов планктонных беспозвоночных (61 – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera), это больше, чем было обнаружено при изучении зоопланктона в начале влажного сезона – 44 (16 – Rotifera, 12 – Copepoda, 16 – Cladocera) (Imoobe, Akoma, 2008), а также в ходе более продолжительных исследований: 26 (7 – Rotifera, 3 – Copepoda, 7 – Cladocera) (Brunelli, Cannicci, 1940), 26 (12 – Rotifera, 3 – Copepoda, 11 – Cladocera) (Dejen et al., 2004), 17 (7 – Rotifera, 3 – Copepoda, 7 – Cladocera) (Wudneh, 1998). Литературные данные и результаты настоящих исследований свидетельствуют, что на протяжении всей истории изучения водоема основной состав наиболее распространенных и доминирующих видов не изменялся.

Анализ основных показателей среды оз. Тана позволил выделить четыре сезона, которые в разных источниках несколько варьируют. Так, по Вуднэ (Wudneh, 1998), декабрь–февраль – сухой сезон, характеризующийся минимальной температурой воды; март–май – отличающийся снижением уровня воды, небольшими дождями и относительно высокой температурой воды; июнь–август – сезон с сильными дождями, повышением уровня воды; сентябрь–ноябрь – конец сезона дождей и самый высокий уровень воды. Дейен с соавт. (Dejen et al., 2004) выделяли декабрь–апрель как длинный сухой сезон; май–июнь – сезон перед дождями; июль–сентябрь – сезон дождей; октябрь–ноябрь – сезон после дождей. Сезоны дождей способствуют водной эрозии почвы в пределах водосбора оз. Тана, ее величина в течение года колеблется от 31 до 50 т/га (Teshale et al., 2001). В результате в сезоны дождей увеличивается мутность воды, которая в основном и определяет изменения обилия и структуры зоопланктона (Akoma, 2010; Dejen et al., 2004; Imoobe, Akoma, 2008; Wudneh, 1998). Высокая иловая нагрузка

Таблица 1. Средние ($M \pm SD$) величины основных характеристик зоопланктона на участках с зарослями погруженных (а) и воздушно-водных (б) макрофитов

Характеристика видов	Участки		H-критерий	p
	а	б		
Число видов:				
Rotifera	19.5 ± 3.4	23.5 ± 3.1	0.64	0.4233
Copepoda	2.2 ± 0.3	2.5 ± 0.2	0.65	0.4227
Cladocera	4.8 ± 0.5	5.2 ± 0.4	0.45	0.5001
Всего	26.5 ± 3.8	31.2 ± 3.4	0.65	0.4201
Численность, тыс. экз./м ³ :				
Rotifera	106.9 ± 22.4	26.6 ± 4.8	7.41	0.0065
Copepoda	236.4 ± 63.7	40.8 ± 17.1	6.56	0.0104
Cladocera	241.7 ± 66.8	32.9 ± 14.2	6.56	0.0104
Всего	585.0 ± 136.6	100.3 ± 23.8	8.31	0.0039
Биомасса, г/м ³ :				
Rotifera	0.17 ± 0.06	0.037 ± 0.011	5.02	0.0250
Copepoda	1.25 ± 0.64	0.11 ± 0.05	7.41	0.0065
Cladocera	1.33 ± 0.41	0.15 ± 0.05	5.76	0.0163
Всего	2.75 ± 1.04	0.30 ± 0.07	8.31	0.0039
Доля в общей численности, %:				
Rotifera	22.3 ± 5.1	33.7 ± 8.6	1.25	0.2623
Copepoda	40.5 ± 4.2	37.1 ± 7.5	0.02	0.8728
Cladocera	37.2 ± 6.0	29.2 ± 9.8	1.25	0.2623
Доля в общей биомассе, %:				
Rotifera	10.1 ± 4.4	15.5 ± 3.8	0.64	0.4233
Copepoda	41.7 ± 5.8	36.8 ± 8.5	0.02	0.8728
Cladocera	48.2 ± 6.9	47.7 ± 10.7	0.10	0.7488
Индекс Шеннона:				
по биомассе, бит/г	1.80 ± 0.29	1.69 ± 0.24	0.02	0.8728
по численности, бит/экз.	1.16 ± 0.38	0.94 ± 0.16	0.41	0.5218

Примечание. Жирным выделены достоверные различия.

способствует снижению доступности пищи для зоопланктона из-за ограничения световых условий для первичных продуцентов, связывания растворенного органического вещества взвешенными в воде частицами и забивания фильтрационного аппарата беспозвоночных. Это нарушает ожидаемый стимулирующий эффект от поступления питательных веществ с водосбора при увеличении поверхностного стока (Wudneh, 1998).

Как правило, при описании результатов сезонных исследований зоопланктона оз. Тана авторы представляли средние значения численности и биомассы за отдельные периоды, при этом максимальные величины фиксировали в сухой сезон, в отдельных случаях указывали период с марта по май (Wudneh, 1998) или ноябрь–апрель (Dejen et al., 2004). Следовательно, во временной промежуток, отличающийся высокими количествен-

ными характеристиками зоопланктона, включались данные за март. Наши наблюдения также показали, что в марте 2018 г. численность и биомасса планктонных беспозвоночных достигали высоких величин, превышающих известные средние для сухого сезона. Так, численность ракообразных в сухой сезон 2000–2001 гг. в литоральной зоне была ~50 тыс. экз./м³, в сублиторали – ~95 тыс. экз./м³ (Dejen et al., 2004), а в марте 2018 г. – 74 и 478 тыс. экз./м³ соответственно. Средние за сухой сезон 2000 и 2001 гг. доли Copepoda и Cladocera в общей численности ракообразных в литоральной зоне были 72 и 28% соответственно, в сублиторали – 68.5 и 31.5%. В марте 2018 г. в общей численности зоопланктона в разных зонах водоема также преобладали Copepoda: в литоральной – 59.5%, в сублиторальной – 53.2%, но доля Cladocera возросла до 40.5 и 46.8%

Таблица 2. Доминирующие по численности (*N*) и биомассе (*B*) организмы зоопланктона в Бахар-Дарском заливе оз. Тана

Участок	<i>N</i>	<i>B</i>
1a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, <i>Bosmina longirostris</i>	Копеподиты Calanoida, <i>Thermodiaptomus galebi</i> , <i>Bosmina longirostris</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>
1b	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, <i>Bosmina longirostris</i>	Копеподиты Cyclopoida, <i>Thermodiaptomus galebi</i> , <i>Bosmina longirostris</i>
2a	<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896, науплиусы Cyclopoida	<i>Asplanchna brightwelli</i> , <i>Thermodiaptomus galebi</i> , <i>Ceriodaphnia cornuta</i>
2b	<i>Polyarthra remata</i> , науплиусы Cyclopoida	Копеподиты Calanoida, <i>Thermodiaptomus galebi</i>
3a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Thermodiaptomus galebi</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>
3b	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, <i>Ceriodaphnia cornuta</i>	Копеподиты Cyclopoida, <i>Ceriodaphnia cornuta</i>
4a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Thermodiaptomus galebi</i>
4b	<i>Lecane bulla</i> , копеподиты Cyclopoida	Копеподиты Cyclopoida, <i>Ceriodaphnia cornuta</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>
5a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Thermodiaptomus galebi</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>
5b	Копеподиты Cyclopoida, <i>Ceriodaphnia cornuta</i>	<i>Asplanchna brightwelli</i> , копепо-диты Cyclopoida, <i>Ceriodaphnia cornuta</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>
6a	Копеподиты Cyclopoida, <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Thermodiaptomus galebi</i> , <i>Bosmina longirostris</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>
6b	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Bosmina longirostris</i> , <i>Ceriodaphnia cornuta</i> , <i>Diaphanosoma excisum</i>

соответственно. Это косвенно свидетельствует о снижении мутности воды и формировании лучших условий для существования фильтраторов. Следовательно, есть основания полагать, что в марте создаются наиболее благоприятные условия среды для развития зоопланктона, которые выражаются в повышении температуры воды, снижении ее уровня и мутности из-за небольшого количества осадков, способствующих умеренному поступлению питательных веществ и взвеси с водосбора. По-видимому, формирование благоприятных условий для зоопланктона в оз. Тана может наблюдаться в определенные сезоны при оптимальном сочетании этого ряда факторов.

Распределение зоопланктона в основных зонах водоема так или иначе анализировалось в большинстве работ, освещающих результаты изучения оз. Тана. Наиболее часто сообщества, характеризующиеся максимальными количественными характеристиками, обнаруживали в литоральной зоне, а по направлению к глубоким участкам открытой акватории они сокращались (Акома, 2010; Wudneh, 1998). Однако Дейен с соавт. (Dejen et al., 2004) наибольшую плотность ракообразных регистрировали в сублиторали, а наименьшую – в литоральной зоне. Такое распределение позже объяснялось тем, что участки литоральной зоны были лишены зарослей макрофитов (Акома, 2010). Результаты наших исследований показали, что сообщества литорали также уступали сообществам сублиторали по уровню количественных ха-

рактеристик, хотя на обоих типах мелководий были представлены заросли макрофитов. Следовательно, количественные характеристики зоопланктона в прибрежной зоне определяются не только наличием или отсутствием макрофитов, но и их принадлежностью к разным экологическим группам, плотностью растений, близостью расположения к береговой линии и колебаниями уровня воды. Для полностью заросших гелофитами прибрежных участков характерны меньшие численность и биомасса, но большая доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона. Это может определяться низкой емкостью среды из-за высокой плотности зарослей, а также влиянием макрофитов на абиотические и биотические условия водоема. В густых зарослях происходит гипераккумуляция органического вещества, ухудшается кислородный режим, накапливается аммонийный азот, сероводород и болотный газ (Дьяченко, 2011). Эти факторы также могут приводить к сокращению количества основной пищи планктонных беспозвоночных – фитопланктона, в первую очередь, вследствие повышенной затененности. Показано, что в густых зарослях воздушно-водных растений лишь <1% фотосинтетически активной радиации достигает поверхности воды, что обуславливает невысокую численность водорослей (Комаркова и др., 1983; Халиуллина, Яковлев, 2015). Необходимо отметить, что зоопланктон уч. 1b имел ряд существенных отличий от остальных участков с зарослями гелофитов –

высокое удельное число видов, максимальные численность и биомассу. На наш взгляд, это определяется положением станции в устьевой области реки, благодаря чему при смешении речных и озерных вод наблюдается краевой эффект. Кроме того, здесь аккумуляция органического вещества водосбора плавно распределяется в зарослях вдоль течения реки, по сравнению с озерными береговыми буферными участками зарослей гелофитов, которые принимают на себя всю нагрузку поверхностного стока. В разреженных зарослях гидатофитов, находящихся в необсыхающих в сухой сезон участках с большими глубинами, условия среды были более благоприятными для зоопланктона.

Среди факторов, определяющих распределение зоопланктеров, ведущее значение имеет также контроль со стороны хищников. Роль рыб (*Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), *Barbus brevicephalus* и *B. trispilopleura*) в горизонтальном распределении зоопланктона оз. Тана рассматривалась при сравнении сообществ в глубоководных и прибрежных участках. Показано, что в центральных глубоководных участках, где плотность рыб выше (Dejen et al., 2004), зоопланктон характеризуется меньшими количественными характеристиками и преобладанием мелких форм беспозвоночных (Акома, 2010; Dejen et al., 2002; Imoobe, Акома, 2008). Однако и на участках побережья концентрация рыб может различаться. Это может быть связано с прессом рыбацких птиц и других рыбацких хищников, а также с интенсивностью рыболовства и абиотическими факторами, в частности, с кислородным режимом. Рыбы характеризуются двумя типами поведения относительно жертвы: они могут выбирать более заметных жертв, либо переключаться на более многочисленную жертву, даже если она имеет небольшие размеры (Gliwicz, 2002; Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). В результате изменяется степень доминирования видов и, как следствие, величины индекса Шеннона. Предположительно, одна из причин разного соотношения величин индексов Шеннона зоопланктона на участках, заросших разными экологическими группами водных растений в пределах одной станции, — плотность рыб и хищных нектонных беспозвоночных. На станциях 2, 3 и 5 они могли преобладать в зарослях воздушно-водных макрофитов, на станциях 1, 4 и 6 — погруженных, в результате чего в первой группе станций значения индексов были выше в зарослях гелофитов, а во второй — гидатофитов (рис. 2в). Об этом также свидетельствует разница количественных характеристик зоопланктона между двумя участками, характеризующая эффект выедания. Так, на станциях 2, 3 и 5 численность *Cladocera* в зоне гелофитов была ниже, чем в зоне гидатофитов в 16.4, 10.1 и 14.8 раз соответственно, на станциях 1, 4 и 6 — в 9.1, 7.3 и 6.1, общая численность — в 7.4,

7.8, 12.5 и в 3.0, 4.0, 4.5 раз соответственно (рис. 2б). Аналогичная разница наблюдалась по биомассе *Cladocera*, которая в зарослях гелофитов на станциях 2, 3 и 5 была меньше, чем в зарослях гидатофитов в 23.9, 9.2, 15.9 раз, в то время как на станциях 1, 4 и 6 — в 8.4, 4.1 и 4.8, а общая биомасса в 8.0, 8.1, 24.8 и 3.8, 6.9 и 6.6 раз соответственно (рис. 2г).

Выводы. В марте зоопланктон прибрежных участков оз. Тана характеризуется богатством качественного состава планктонных беспозвоночных (61 — Rotifera, 4 — Copepoda, 13 — Cladocera) и высокими количественными характеристиками. Максимальные численность и биомасса зоопланктона обнаружены в зарослях гидатофитов (степень зарастания 10–50%), в зарослях гелофитов (степень зарастания 100%) плотность и биомасса сообществ были достоверно меньше. Различия количественных характеристик зоопланктона в заросших гелофитами и гидатофитами участках в пределах отдельных станций могут определяться контролем со стороны рыб и беспозвоночных хищников, при увеличении которого возрастают индексы Шеннона и сокращаются количественные показатели планктонных беспозвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.К. Овчинниковой (Институт биологии внутренних вод РАН) за неоценимую помощь в обработке проб, а также А.А. Даркову и Ф.Н. Шкилю (Институт проблем и эволюции РАН) за организацию полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала выполнен в рамках работ Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции (JERBE), обработка и анализ — в рамках государственного задания № г/р АААА-А18-118012690106-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 169.
- Дьяченко Т.Н. 2011. Биологические и экологические особенности тростника южного (*Phragmites australis*) в аспекте оптимального использования его ресурсов // Гидробиол. журн. Т. 47. № 4. С. 23.
- Комаркова И.Я., Марван П., Рычкова М.А. 1983. Первичная продукция и роль водорослей в литоральной зоне водоемов различного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Ленинград: Наука. С. 81.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А. 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во Академии наук РТ.

- Africa: Atlas of Our Changing Environment. 2008. Nairobi: United Nations Environment Program (UNEP).
- African Economic Outlook. Sustainable Cities and Structural Transformation. 2016. Paris: OECD Publishing.
- Akoma O.C. 2010. Hydrobiological Survey of the Bahir Dar Gulf of lake Tana, Ethiopia // African Research Review. V. 4(2). P. 57.
- Brunelli G., Cannicci E.G. 1940. Le Caratteristiche Biologiche del Lag Tana. Missione di Studio al Lago Tana ricerche limnologiche // Bollettino di Chimica e Biologia, Reale Accademia d'Italia. V. 3. P. 71.
- Dejen E., Rutjes H.A., de Graaf M. et al. 2002. The “small barbs” *Barbus humilis* and *B. trispilopleura* of Lake Tana (Ethiopia): are they ecotypes of the same species? // Environ. Biol. Fishes. V. 65. P. 373.
- Dejen E., Vijverberg J., Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2004. Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake L. Tana, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 513. P. 39–49.
- Gliwicz Z.M. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // Freshwater Biol. V. 47. P. 2296.
- Imoobe T.O.T., Akoma O.C. 2008. Assessment of zooplankton community structure of the Bahir Dar gulf of Lake Tana, Ethiopia // Ethiopian J. Environmental Studies Management. V. 1. № 2. P. 26.
- Murdoch W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // Ecological Monographs. V. 39. P. 335.
- Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B. 1975. Switching in predatory fish // Ecology. V. 56. P. 1094.
- Rzóska J. 1976. Lake Tana, headwater of the Blue Nile // The Nile, Biology of Ancient River. The Hague; The Netherlands: Dr W. Junk Publishers. P. 223.
- Teshale B., Lee R., Zawdie G. 2001. Development initiatives and challenges for sustainable resource management and livelihood in the Lake Tana region of Northern Ethiopia // Proceedings of the Wetland Awareness Creation and Activity Identification Workshop in Amhara National Regional State. January 23rd 2001. Bahar Dar, Ethiopia. P. 33.
- Wondie A., Mengistu S., Vijverberg J., Dejen E. 2007. Seasonal variation in primary production of a high altitude tropical lake (Lake Tana, Ethiopia); effects of nutrient availability and water transparency // Aquat. Ecol. V. 4. P. 195.
- Wudneh T. 1998. Biology and Management of Fish Stocks in Bahar Dar Gulf, Lake Tana, Ethiopia. PhD Thesis. Wageningen: Wageningen Agricultural University.
- Zelalem W., Prokin A. 2017. Physico-chemical characteristics and macrozoobenthos abundance in the Gulf of Lake Tana // Ethiopian Journal of biological sciences. V. 16. № 2. P. 181.

Zooplankton of Different Shore Sites of Lake Tana (Ethiopia) in the End of Dry Season

A. V. Krylov^{1, *}, W. Zelalem², and A. A. Prokin¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*Bahir Dar Fisheries and Other Aquatic Life Research Center, Bahir Dar, Ephiopia*

*e-mail: krylov@ibiw.ru

Studies of zooplankton on shore sites of Bahir Dar Bay of Lake Tana (Ethiopia), carried out in March 2018, revealed its high qualitative characteristics and species richness (61 species Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera). Also, high quantitative characteristics were recorded. Maximum total numbers and biomass of zooplankton were found in the sites with hydatophytes (with degree of overgrowing 10–50%). These parameters were significantly lower in the sites with helophytes (with degree of overgrowing up to 100%). We concluded that the difference between zooplankton communities in the sites with helophytes and in the sites with submerged macrophytes within separate stations is determined by top-down effect of predators. In studied plankton invertebrates the Shannon indices increase and quantitative characteristics decrease with increase of predators pressure.

Keywords: zooplankton, Lake Tana, Bahir Dar Bay, littoral sites, helophytes, submerged macrophytes, degree of overgrowing