



УДК 574.583

ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ЗАРОСЛЕЙ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ МАЛОЙ РЕКИ (НА ПРИМЕРЕ Р. СЕРЕЖА НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)

ГАВРИЛКО

Дмитрий Евгеньевич

*ФГАОУ ВО "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского",
dima_gavrilko@mail.ru*

ЗОЛОТАРЕВА

Татьяна Владимировна

*ФГАОУ ВО "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского",
tanyakuklina.nn@yandex.ru*

ШУРГАНОВА

Галина Васильевна

д. б. н., ФГАОУ ВО "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского", galina.nngu@mail.ru

Ключевые слова:

сообщества зоопланктона
видовая структура
макрофиты
анализ избыточности
малая река
Нижегородская область

Аннотация: Малые реки обладают большим биотопическим разнообразием за счет развития разнотипных зарослей высшей водной растительности в прибрежье. Зоопланктоценозы малых рек изучены слабее, чем озер. В связи с этим актуальным является изучение видовой структуры сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов малых рек. В работе дана характеристика видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона медиальной зоны и зарослей высшей водной растительности малой реки Сережа Нижегородской области. На основе иерархической кластеризации в медиальной зоне реки выделены два сообщества зоопланктона – речного участка и переходного участка. Показаны отличия видовой структуры сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов и медиальной зоны реки. Установлено, что в зарослях высшей водной растительности формируется высокое видовое богатство и количественное развитие сообществ зоопланктона. В разнотипных по морфологическому строению зарослях макрофитов установлены различия в количественном развитии и соотношении таксономических групп зоопланктона по численности и биомассе. Показано, что наибольшее влияние на зарослевый зоопланктон оказывает архитектура макрофита и густота зарослей. В густых зарослях погруженных растений отмечены максимальные значения численности и биомассы зоопланктона. По результатам анализа избыточности показано влияние абиотических и биотических факторов среды на видовую структуру сообществ зоопланктона медиали и рипали реки. В медиальной зоне реки значительное влияние на видовую структуру сообществ зоопланктона оказывали скорость течения и pH воды, в прибрежье – проективное покрытие растений.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 21 марта 2019 года

Подписана к печати: 01 октября 2019 года

Введение

Высшая водная растительность оказывает существенное влияние на видовую структуру и обилие зоопланктона (Семенченко, Разлуцкий, 2009; Семенченко и др., 2013; Курбатова и др., 2018). Зоопланктоценозы зарослей макрофитов характеризуются высоким видовым богатством и количественным развитием (Крылов, 2005; Лобуничева, 2008). Видовая структура сообществ зоопланктона в прибрежной зоне водоемов определяется, главным образом, интенсивностью развития макрофитов (Kuczyńska-Kippen, 2006), а также их морфологическим строением (Семенченко, Разлуцкий, 2009; Jeong et al., 2014). Погруженные водные растения с большей биомассой образуют высокую гетерогенность местообитаний, что вызывает увеличение разнообразия и плотности зоопланктона (Spoljar et al., 2012; Choi et al., 2014). В то же время некоторые макрофиты (кубышка желтая, пузырчатка) оказывают угнетающее действие на зоопланктон (Зимбалевская и др., 1987; Курбатова и др., 2012; Зайцева и др., 2014). Кроме того, формирующиеся в разнотипных по морфологическому строению зарослях макрофитов специфические физико-химические условия и трофические взаимоотношения обуславливают различия видовой структуры сообществ зоопланктона (Курбатова и др., 2018).

К настоящему времени зоопланктон зарослей высших водных растений равнинных рек изучен крайне слабо. В литературе имеются сведения, что зоопланктон зарослей прибрежно-водных макрофитов рек количественно более развит по сравнению с незаросшей медиалью (Крылов, 2005). Кроме того, наибольшее количественное развитие зоопланктона зарослей макрофитов в пределах зоны подпора речных вод отмечено для устьевой области малой реки-притока равнинного водохранилища (Столбунова, 2011). В зонах слияния вод незарегулированных рек структура зоопланктона зависит от скорости течения и степени зарастания высшей водной растительностью (Болотов и др., 2012). В целом высшая водная растительность оказывает существенное влияние на пространственное размещение сообществ зоопланктона на различающихся по морфометрическим характеристикам участках равнинных рек (Гаврилко и др., 2018).

Особого внимания заслуживает исследование зоопланктоценозов участков слияния рек и озер, где формируются переходные зоны, в которых снижается скорость течения реки, что благоприятно влияет на

развитие высшей водной растительности в рипали. Участки слияния разнотипных водных объектов определяют структурно-функциональную организацию сообществ гидробионтов объектов-реципиентов (Болотов и др., 2012). В отечественной литературе практически отсутствуют сведения о видовой структуре сообществ зоопланктона разнотипных макрофитов в зоне контакта речных и озерных вод. Одной из таких зон является участок впадения р. Сережа в озеро Великое, побережье которого занято разнотипными растительными ассоциациями.

Река Сережа – правый приток второго порядка р. Ока. Длина реки составляет 196 км, площадь бассейна – 2730 км². Река характеризуется извилистым, слаборазветвленным песчаным с каменистыми перекатами руслом. Пойма реки покрыта лесом, кустарниками, местами заболочена. В среднем течении формирует систему карстовых озер (Великое, Глубокое, Паровое и др.) (Природа..., 1974).

Сведения о зоопланктоне р. Сережа представлены в ряде работ (Шурганова и др., 2012; Ильин и др., 2015, 2016; Ильин, 2016). Однако изучение зоопланктона зарослей высшей водной растительности реки было проведено впервые.

Цель настоящей работы – характеристика видовой структуры и пространственного распределения сообществ зоопланктона медиали и зарослей высшей водной растительности на акватории р. Сережа в месте впадения в озеро Великое.

Материалы

Исследования зоопланктона были проведены в среднем течении р. Сережа (Арзамасский р-он, Нижегородская область) в месте впадения в озеро Великое (N 55.658543, E 43.596692) в середине июля 2016 г. Отбор проб проводился на участке длиной 1.3 км до впадения в озеро, а также в оз. Великое, на участке, после впадения р. Сережа (рис. 1).

Были выбраны заросли макрофитов разного морфологического строения: кубышка желтая *Nuphar lutea* (L.) Sm., хвощ приречный *Equisetum fluviatile* L., Sm., элодея канадская *Elodea canadensis* Michx., телорез обыкновенный *Stratiotes aloides* L., стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L., рдест блестящий *Potamogeton lucens* L. Все эти биотопы расположены в рипали реки, медиальная часть которой характеризовалась значительной скоростью течения (0.3–0.35 м/с). В побережье реки в зоне подпора озера располагался биотоп рдеста плавающего *Potamogeton natans* (L.).

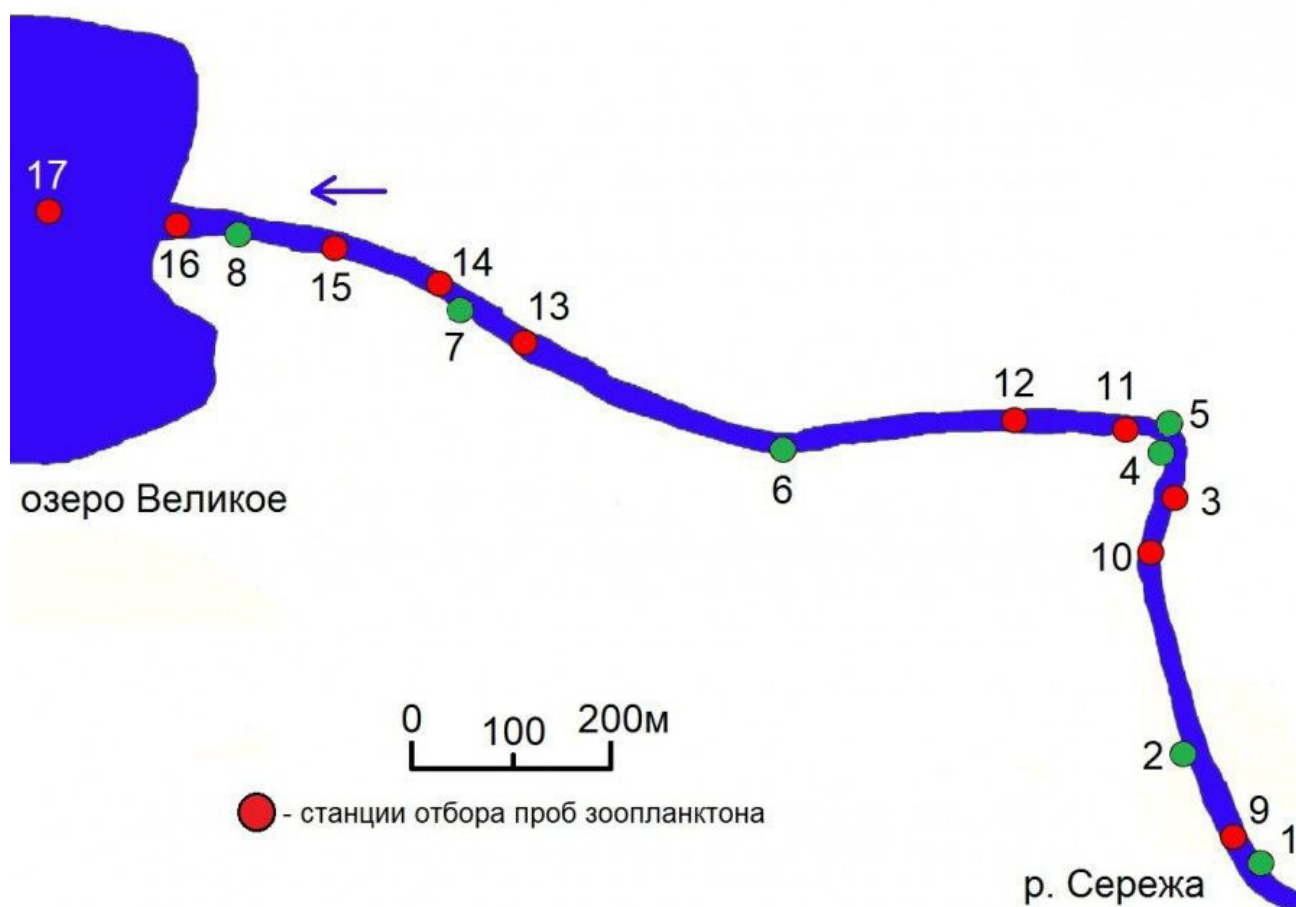


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона р. Сережа в зоне впадения в озеро Великое. Зеленым цветом отмечены станции в зарослях макрофитов, красным – в открытой воде. 1 – биотоп кубышки желтой; 2 – биотоп хвоща приречного; 3 – открытое побережье; 4 – биотоп элодеи канадской; 5 – биотоп телореза обыкновенного; 6 – биотоп стрелолиста обыкновенного; 7 – биотоп рдеста блестящего; 8 – биотоп рдеста плавающего; 9–12 – медиаль речного участка; 13–16 – медиаль зоны подпора, 17 – озеро Великое

Fig. 1. Scheme of location of zooplankton sampling stations on the river Serezha in the zone of its influx into lake Velikoye. The stations in the macrophyte thickets are marked in green, in open water - in red. 1 – biotop of *Nuphar lutea*; 2 – biotop of *Equisetum fluviatile*; 3 – open coastal area; 4 – biotop of *Elodea canadensis*; 5 – biotop of *Stratiotes aloides*; 6 – biotop of *Sagittaria sagittifolia*; 7 – biotop of *Potamogeton lucens*; 8 – biotop of *Potamogeton natans*; 9–12 – medial of the river area; 13–16 – medial of the backwater zone, 17 – lake Velikoye

Методы

Пробы зоопланктона в зарослях высших водных растений отбирали мерным ведром, путем процеживания 50 литров воды через планктонную сеть (нейлоновое сито с ячейей 70 мкм) и фиксировали 4 % раствором формалина. В медиальной зоне реки и в озере пробы отбирали сетью Джели, путем процеживания столба воды от дна до поверхности. В каждом зарослевом биотопе было взято по 3 пробы зоопланктона. Обработка материала осуществлялась общепринятыми методами (Методические рекомендации..., 1982). Идентификация видов зоопланктона

осуществлялась с использованием определителей (Кутикова, 1970; Определитель..., 2010).

Параллельно с отбором проб проводили измерения глубины, прозрачности, температуры, pH, электропроводности воды, концентрации растворенного кислорода, скорости течения, процента проективного покрытия растениями биотопа.

Оценку сходства видового состава зоопланктона проводили на основе коэффициента Сёренсена (Шитиков и др., 2003). Доминирующие виды зоопланктона выявляли согласно индексу доминирования Палия

– Ковнацки (Шитиков и др., 2003). Пробы зоопланктона классифицировали с помощью кластерного анализа на основе сходства видовой структуры, в качестве меры сходства использовали косинус угла между векторами проб в многомерном пространстве численностей видов (Шурганова и др., 2003; Шурганова, 2007). Кластерный анализ проводили на основе расчетов расстояния между группами проб (кластерами) методом средней связи. Для выбора оптимального числа кластеров при кластеризации проб зоопланктона проводили анализ силуэтов и анализ коэффициентов корреляции Мантеля (Legendre & Legendre, 2012; Якимов и др., 2016). Ординацию данных проводили с применением анализа избыточности (RDA) (Legendre & Legendre, 2012; Шитиков, Розенберг, 2013). Все расчеты проводились в среде R (R Core Team, 2015).

Исследуемый участок реки характеризовался нейтральной и слабощелочной реакцией среды (pH 7.23–8.28). Электропроводность изменялась в пределах 165.7–219.0 мкСм/см. Во всех биотопах наблюдались высокие концентрации растворенного кислорода (9.54–12.58 мг/л), за исключением зарослей телореза и хвоща (7.51–7.85 мг/л). Для всех растительных ассоциаций было ха-

рактерно доминирование одного вида растения, который занимал более 60 % проективного покрытия в биотопе.

Результаты

В зоопланктоне исследованного участка р. Сережа было идентифицировано 120 видов, из них 65 принадлежало коловраткам (Rotifera), 39 – ветвистоусым ракообразным (Cladocera), 16 – веслоногим ракообразным (Copepoda). Среди идентифицированных видов была найдена коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) – вид-вселенец североамериканского происхождения. Коловратка была отмечена только на медиальных станциях, а также открытого побережья и не встречалась в зарослевых биотопах.

На основе коэффициента сходства видового состава Сёренсена была построена кластерная дендрограмма (рис. 2). Станции отбора проб зоопланктона сгруппировались в два четко обособленных кластера. В первый кластер вошли станции из прибрежных биотопов (1–8), при этом наиболее далеко от зарослевых проб разместилась станция № 3, расположенная в открытом побережье. Второй кластер сформировали станции медиальной зоны реки (9–16) и озера (17).

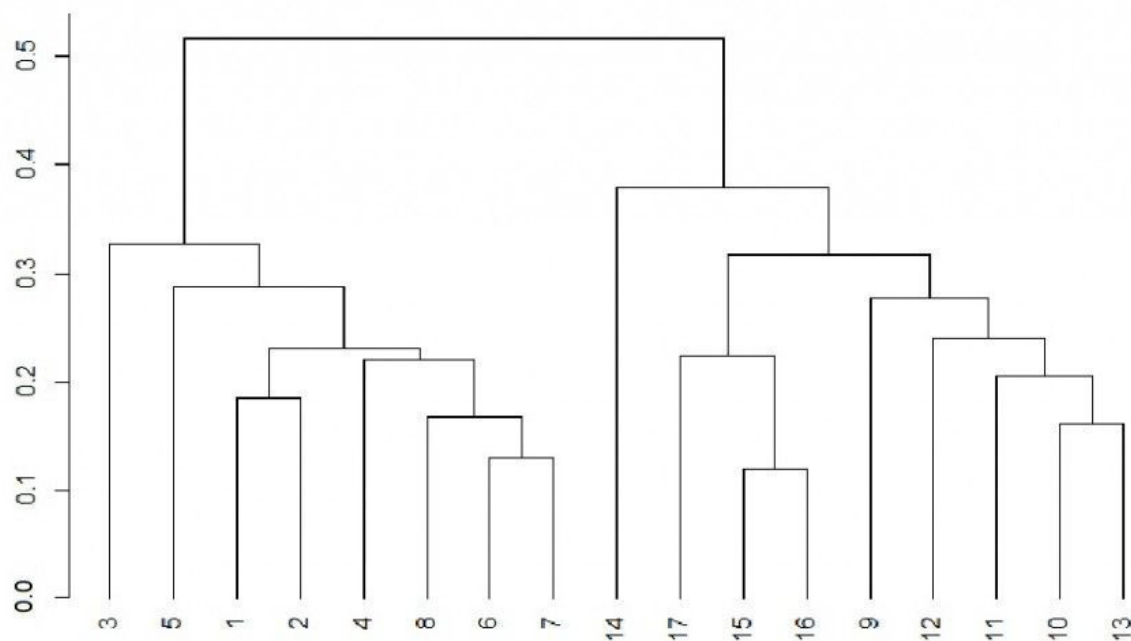


Рис. 2. Дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона на основе коэффициента Сёренсена. По оси отложено расстояние объединения. Описание станций отбора проб как на рис. 1

Fig. 2. Dendrogram of hierarchical clustering of zooplankton samples based on the Sørensen coefficient. Axis represents the joining distance. Description of sampling stations as in Fig. 1

Результаты анализа дендрограммы (см. рис. 2) свидетельствуют о различиях видового состава зоопланктона медиальной и прибрежной зон реки. Наибольшее количество видов зоопланктона среди всех прибрежных биотопов было характерно для зарослей телореза (80 видов) (табл. 1), а наименьшее – для биотопа открытого побережья (45 ви-

дов). При этом в медиальной зоне реки количество видов составило 42, что было сравнительно ниже, чем в зарослевых биотопах. Значительная разветвленность и большая плотность телореза способствовали формированию высокого видового богатства зоопланктона.

Таблица 1. Показатели видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона

Станция	Биотоп	Доминанты	D	S	N, тыс. экз./м ³	N, % Rot:Cl:Co	B, г/м ³	B, % Rot:Cl:Co
1	Кубышка желтая	<i>Conochiloides coenobasis</i>	33.3	61	755.7±183.9	84:5:11	1.31±0.23	54:9:37
		<i>Keratella cochlearis</i>	16.6					
			15.8					
2	Хвощ приречный	<i>Hexarthra mira</i>		65	579.7±299.7	23:34:43	7.31±5.31	2:44:54
		Copepodit						
		Cyclopoida						
		<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	17.7					
			13.6					
3	Открытое побережье	<i>Thermocyclops oithonoides</i>	13.4	45	133.9±38.9	63:10:27	0.23±0.02	38:20:42
			10.3					
		<i>Conochiloides coenobasis</i>						
		Nauplii						
		Copepoda	20.6					
4	Элодея канадская	<i>Conochiloides coenobasis</i>	17.2	61	872.4±89.8	1:64:35	22.82±5.96	1:79:20
			13.5					
		<i>Hexarthra mira</i>						
		<i>Ceriodaphnia pulchella</i>						
			26.3					
		<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	17.1					
			11.1					
		<i>Thermocyclops crassus</i>	10.1					
		<i>Diaphanosoma brachyurum</i>						

Таблица 1. Продолжение

Стан- ция	Биотоп	Доминанты	D	S	N, тыс. экз./м ³	N, % Rot:Cl:Cop	B, г/м ³	B, % Rot:Cl:Cop
5	Телорез обыкновен- ный	<i>Conochilus unicornis</i>						
		Copepodit	29.5	80	343.2± 21.3	36:20:44	2.31±0.22	3:62:35
		Cyclopoida	25.1					
		Nauplii	16.3					
		Copepoda						
6	Стрелолист обыкновен- ный	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>						
		<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	26.2	65	682.2± 327.8	5:58:37	13.55± 2.03	1:78:21
		Copepodit	15.1					
		Cyclopoida	12.6					
		Nauplii						
		Copepoda						
7	Рдест блестящий	Copepodit	22.4	62	111.7± 25.3	34:22:44	1.49±0.67	4:84:12
		Cyclopoida	20.3					
			12.8					
		<i>Conochiloides coenobasis</i>						
8	Рдест плавающий	Nauplii						
		Copepoda	23.7	73	534.2± 92.3	53:13:34	2.02±0.31	29:40:31
		<i>Polyarthra euryptera</i>	13.5					
		Nauplii						
		Copepoda						
9–12	Медиаль, свободное течение реки	<i>Conochiloides coenobasis</i>	19.4	42	179.1± 114.4	56:7:37	0.74±0.41	43:12:45
		Copepodit	17.0					
		Cyclopoida	16.2					
			10.3					
		<i>Keratella cochlearis</i>						

Таблица 1. Продолжение

Станция	Биотоп	Доминанты	D	S	N, тыс. экз./м ³	N, % Rot:Cl:Cop	B, г/м ³	B, % Rot:Cl:Cop
13–16	Медиаль, зона подпора	Nauplii						
		Copepoda						
		<i>Bosmina longirostris</i>	41.8					
			14.2	41	728.2±	32:15:53	2.18±0.83	31:18:51
		<i>Brachionus angularis</i>	11.8		157.8			
17	Озеро, после впадения реки		11.5					
		Copepodit						
		Cyclopoida						
		<i>Asplanchna priodonta</i>	20.8	29	278.8	58:12:30	3.55	36:25:39
		Copepodit	14.9					
		Cyclopoida						

Примечание. D – индекс доминирования, S – общее число видов, N – общая численность, B – общая биомасса, Rot:Cl:Cop – соотношение коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

По результатам анализа видовой структуры сообществ зоопланктона была построена дендрограмма иерархической кластеризации (рис. 3). На основе анализа ширины силуэта и коэффициента корреляции Мантеля было принято разбиение дендрограммы на пять кластеров. Станции № 9–12, расположенные в медиальной зоне реки с выраженной скоростью течения, характеризовались высоким сходством видовой структуры, что позволило им сгруппироваться в один кластер. В этом сообществе зоопланктона доминировали науплиальные и копепоидитные стадии (CI–CV) веслоногих ракообразных, коловратки *Conochiloides coenobasis* Skorikov, 1914 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) (табл. 1). Средняя численность зоопланктона составила 179.1 ± 114.4 тыс. экз./м³, а биомасса – 0.74 ± 0.41 г/м³.

Станции № 13–16, расположенные в зоне подпора озера, обладали сходной видовой структурой зоопланктона (см. рис. 3), что свидетельствует о формировании переходного зоопланктоценоза на этом участке. Здесь доминантами выступали младшие возрастные стадии веслоногих ракообразных, а также ветвистоусый рачок *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785) и коловратка *Brachionus angularis* Gosse, 1851 (см. табл. 1). Численность и биомасса зоопланктона переходного ценоза были выше, чем на речном участке

(728.2 ± 157.8 тыс. экз./м³ и 2.18 ± 0.83 г/м³). Обособленно на дендрограмме расположилась станция № 17 озера Великое (см. рис. 3). Видовая структура зоопланктона этого участка существенно отличалась от речных сообществ. На этой станции доминировали коловратка *Asplanchna priodonta* и копепоидитные стадии (CI–CV) веслоногих рачков. Численность зоопланктона составила 278.8 тыс. экз./м³, биомасса – 3.55 г/м³.

Видовая структура сообществ зоопланктона прибрежных биотопов (станции № 1–8) значительно различалась между собой. Наиболее обособленно на дендрограмме расположены биотопы погруженных макрофитов с большим проективным покрытием (элодея, телорез) и биотопы воздушно-водных растений (хвощ и стрелолист) (см. рис. 3). Зоопланктоценозы зарослей растений с плавающими листьями более тяготеют к зонам медиали. Так, заросли кубышки желтой (ст. 1) были расположены в прибрежье свободного течения реки. В этом зоопланктоценозе доминировали коловратки, характерные для зон открытой воды, – *Conochiloides coenobasis*, *Keratella cochlearis* и *Hexarthra mira* (Hudson, 1871). Однако общая численность и биомасса зоопланктона были значительно выше, чем в медиальной зоне (см. табл. 1). Заросли рдеста плавающего (ст. 8) были расположены в прибрежье зоны кон-

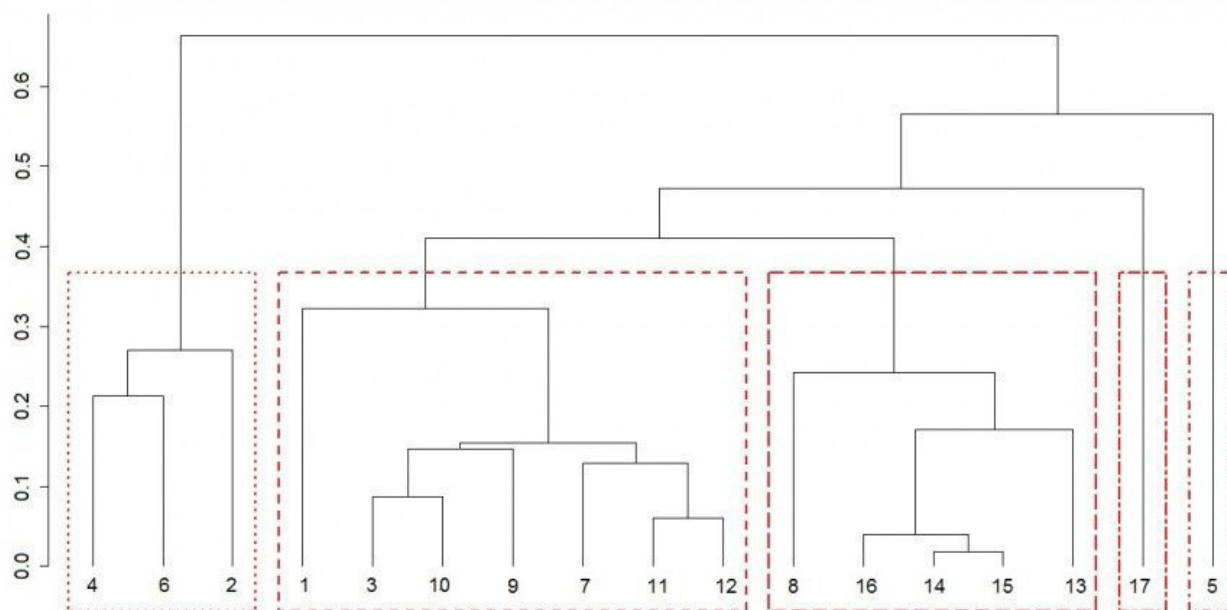


Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона на основе видовой структуры. По оси отложено расстояние объединения. Одинаковым типом линии выделены соответствующие кластеры. Описание станций отбора проб как на рис. 1

Fig. 3. Dendrogram of hierarchical clustering of zooplankton samples based on species structure. Axis shows the joining distance. The corresponding clusters are selected with the same line type. Description of sampling stations as in Fig. 1

такта речных и озерных вод. Здесь преобладали науплиальные стадии веслоногих рачков и коловратка *Polyarthra euryptera* (Wierzejski, 1891), предпочитающая озерные и прудовые условия. Биотоп зарослей рдеста блестящего (ст. 7) попал в один кластер с пробами из медиальной зоны реки (см. рис. 3). Низкое проективное покрытие растений наряду со значительной скоростью течения способствовало формированию сходной видовой структуры зоопланктоценозов этих зарослей и зоны медиали. В данный кластер также вошел биотоп открытого побережья (ст. 3).

Зоопланктоценоз биотопа телореза (ст. 5) значительно отличался от других зарослевых сообществ присутствием в числе доминантов колониальной коловратки *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892. При этом численность и биомасса зоопланктона здесь были сравнительно невысокими (см. табл. 1).

В сообществе зоопланктона зарослей элодеи (ст. 4) доминировали ветвистоусые ракообразные *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862, *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), а также веслоногий рачок *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853). Для этого сообщества были отмечены максимальные значения численности (872.4 ± 89.8 тыс. экз./м³) и био-

массы (22.82 ± 0.96 г/м³) зоопланктона среди всех биотопов реки. Для зоопланктоценоза зарослей стрелолиста (ст. 6) также было характерно преобладание ветвистоусых рачков *Diaphanosoma brachyurum* и *Ceriodaphnia pulchella*. Это позволило ему попасть в один кластер с зоопланктоценозом зарослей элодеи (см. рис. 3). Здесь были отмечены также высокие значения численности и биомассы зоопланктона (682.2 ± 327.8 тыс. экз./м³ и 13.55 ± 2.03 г/м³ соответственно).

Состав доминантов зоопланктоценоза зарослей хвоща (ст. 2) отличался от зарослей элодеи и стрелолиста присутствием рачка *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) и коловратки *Conochiloides coenobasis*. Однако доминирование *Ceriodaphnia pulchella* и копеподитных стадий (C1–C5) веслоногих рачков обусловило сходство видовой структуры зоопланктона этих зарослей макрофитов и формирование единого кластера (см. рис. 3). Количественное развитие зоопланктона зарослей хвоща было ниже, чем в зарослях элодеи и стрелолиста (см. табл. 1).

Соотношение численностей таксономических групп зоопланктона исследованных зарослей макрофитов существенно различалось. Для растений с плавающими листьями (кубышка желтая, рдест плавающий) было характерно преобладание коловраток в об-

щей численности зоопланктона (см. табл. 1). В зарослях элодеи и стрелолиста доминировали ветвистоусые ракообразные. Для остальных биотопов было свойственно преобладание веслоногих ракообразных.

В отличие от численности зоопланктона, большую часть биомассы большинства зарослевых сообществ составляли ветвистоусые ракообразные. Исключение – биотоп кубышки, где наблюдалось преобладание коловраток, а также биотоп хвоща, где на первый план выходили веслоногие ракообразные (см. табл. 1).

Для оценки зависимости видовой структуры сообществ зоопланктона от факторов

окружающей среды была построена модель на основе анализа избыточности (RDA) с учетом следующих абиотических и биотических показателей.

Статистический анализ вспомогательных моделей, которые были построены для каждого отдельного фактора, показал, что значимым влиянием $p < 0.05$ обладали все факторы, кроме концентрации растворенного кислорода (табл. 2). Полная модель RDA объясняла 40.94 % ($p < 0.001$) от общей дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона. Статистически значимыми в модели были первые две оси (табл. 3).

Таблица 2. Статистический анализ значимости объяснения изменчивости видовой структуры для каждого отдельного фактора

Фактор	Скорректированная доля объясняемой дисперсии, %	Значение критерия Фишера, F	p
Проективное покрытие растений	21.0	5.26	0.001
Температура	14.1	3.63	0.002
Скорость течения	13.1	3.41	0.007
Электропроводность	13.5	3.49	0.012
pH	12.2	3.22	0.007
Прозрачность	10.7	2.93	0.014
Глубина	6.7	2.15	0.046
Концентрация растворенного кислорода	1.3	1.21	0.276

Таблица 3. Статистический анализ данных модели на основе анализа избыточности

Модель, ось	Скорректированная доля объясняемой дисперсии, %	Значение критерия Фишера, F	p
Полная модель	40.94	2.58	0.001
Ось I	19.18	8.47	0.002
Ось II	10.75	4.75	0.003
Ось III	3.94	1.74	0.138
Ось IV	3.12	1.38	0.224

Расположение станций на ординационной диаграмме, построенной по результатам анализа избыточности, согласуется с результатами кластерного анализа и свидетельствует о различающейся видовой структуре сообществ зоопланктона зарослей макрофитов (рис. 4). Станции, соответствующие медиальным и зарослевым сообществам, располагаются вдоль первой (горизонтальной) оси ординации, значимо объясняющей 19.18 % общей дисперсии численности зоопланктона (см. табл. 3). Положение станций на диаграмме вдоль второй (вертикальной) оси, объясняющей 10.75 % дисперсии (см. табл. 3), связано с влиянием абиотических

факторов. Станции медиали речного участка реки (9–12) расположены вдоль коррелирующих между собой векторов скорости течения и прозрачности (см. рис. 4). Напротив, станции, находящиеся в медиали переходного участка реки (13–16), а также ниже впадения реки (17), разместились вдоль вектора pH. В сторону увеличения pH расположилась и станция № 8 зарослей рдеста плавающего, находящаяся в прибрежье переходного участка реки. Большинство других зарослевых станций разместились вдоль вектора проективного покрытия растений (см. рис. 4).

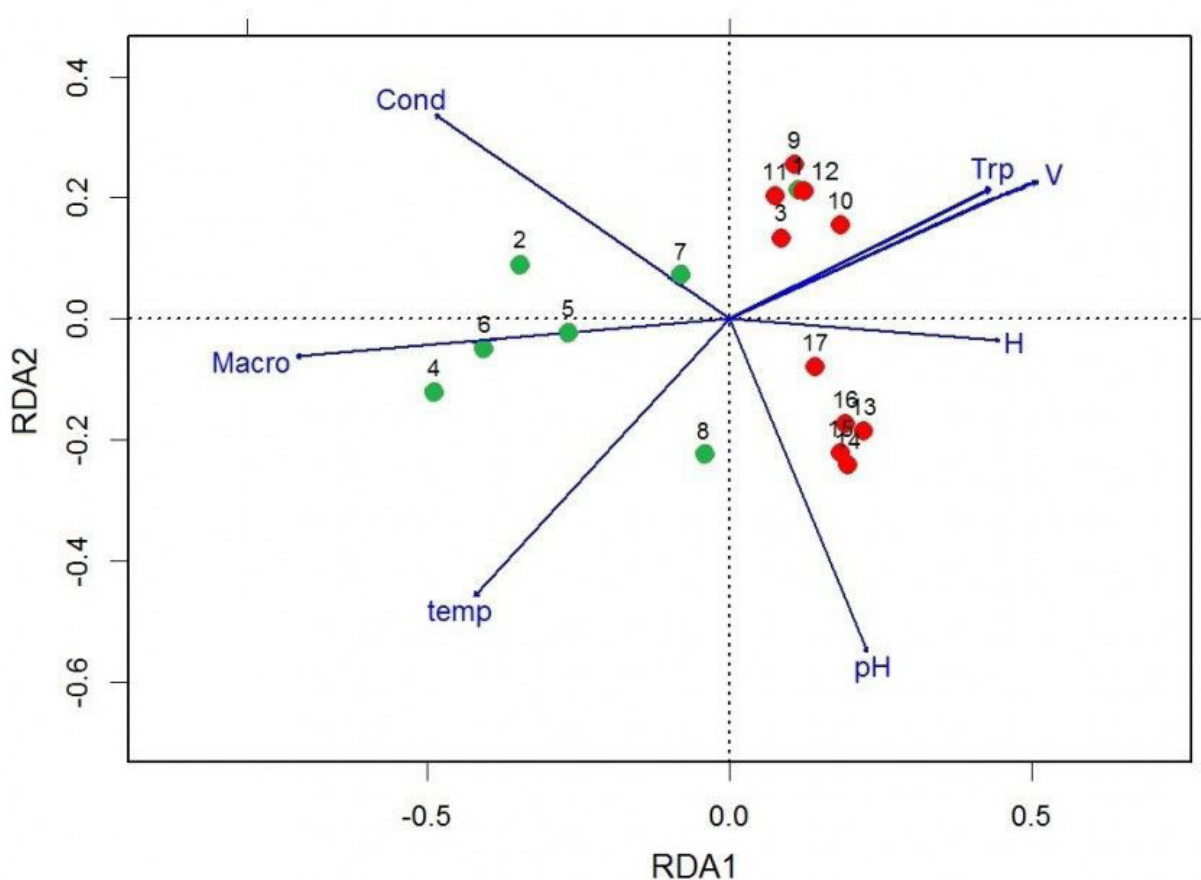


Рис. 4. Ординационная диаграмма, построенная по результатам анализа избыточности (RDA) для проб зоопланктона, отобранных на акватории р. Сережа: 1–17 – номера станций, H – глубина, temp – температура, Cond – электропроводность, Trp – прозрачность, pH – водородный показатель, V – скорость течения, Macro – проективное покрытие растений. Описание станций как на рис. 1

Fig. 4. Ordination dendrogram plotted on the basis of redundancy analysis for zooplankton sampling, selected in the waters of the river Serezha. 1–17 – number of station, H – depth, temp – temperature, Cond – conductivity, Trp – transparency, pH – acidity, V – flow rate, Macro – plant cover. Description of stations as in Fig.1.

Обсуждение

Анализ полученных результатов позволяет выделить в медиали р. Сережа участки, занятые различающимися по видовой структуре и показателям количественного развития сообществами зоопланктона. Зоопланктоценоз речного участка с выраженной скоростью течения характеризовался невысоким количественным развитием зоопланктона и численным преобладанием коловраток. Для сообщества зоопланктона переходного участка реки с замедленным течением было характерно возрастание количественного развития зоопланктона по сравнению с речным участком. Здесь по численности и биомассе зоопланктона преобладали веслоногие ракообразные. Выделение переходного зоопланктоценоза р. Сережа в месте впадения в озеро Великое хорошо согласуется с результатами предыдущих исследований (Ильин и др., 2015; Ильин, 2016).

Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей высшей водной растительности существенно различалась между разными биотопами и зоной медиали. Для зарослевых сообществ было характерно наибольшее видовое богатство зоопланктона в реке. В наиболее плотно сомкнутых зарослях макрофитов (элодеи канадской и стрелолиста обыкновенного) с высоким проективным покрытием (85–90 %) наблюдалось наибольшее количественное развитие зоопланктона. Большой объем погруженной части макрофита формирует высокую гетерогенность водной среды, которая является ключевым фактором массового развития зоопланктона в зарослях. Ряд авторов также отмечают, что наибольшего развития в погруженных макрофитах достигают именно ветвистоусые ракообразные (Stefanidis, Parastergiadou, 2010; Bolduc et al., 2016; Курбатова и др., 2017), которые обеспечивают высокие значения биомассы зоопланктона.

Заросли растений с плавающими листьями (кубышка желтая, рдест плавающий) создают низкую гетерогенность водной среды, что приводит к близости расположения этих станций на дендрограмме (см. рис. 3) со станциями медиали реки. Для этих зоопланктоценозов было характерно преобладание коловраток в общей численности зоопланктона. В работе О. В. Мухортовой с соавторами (Mukhortova et al., 2015) также отмечается сходство зоопланктона зарослей кубышки желтой с зоной открытой воды.

В густых зарослях элодеи и стрелолиста

по численности зоопланктона доминировали ветвистоусые ракообразные. Основу биомассы большинства зарослевых сообществ зоопланктона формировали ветвистоусые ракообразные.

Основным фактором, определяющим изменчивость видовой структуры сообществ зоопланктона, являлось проективное покрытие растений. Близость расположения зарослевых станций к вектору проективного покрытия на дендрограмме (см. рис. 3) определялась густотой зарослей. Среди абиотических факторов особого внимания заслуживают скорость течения и pH воды. Для речного участка р. Сережа характерны значительные скорости течения (0.3 м/с) и нейтральная реакция среды (7.49–7.55). С продвижением к озеру в переходном участке реки скорость течения падала до 0.1 м/с, а pH воды возрастала до 8.15. Это закономерно отражалось на видовой структуре сообществ зоопланктона и расположении станций на ординационной дендрограмме (см. рис. 4).

Таким образом, заросли высшей водной растительности являются ведущим фактором, обуславливающим видовую структуру сообществ зоопланктона. Они образуют зоны рефугиумов в реке, формирующих благоприятные условия для массового развития зоопланктона и позволяющих обогащать планктонную фауну реки. Если в медиали реки формирование планктона определяется преимущественно скоростью течения, то в рипах главную роль играет высшая водная растительность (архитектоника макрофита и густота зарослей).

Заключение

На исследованной акватории зоны слияния реки Сережи и озера Великого выделены сообщества зоопланктона с различающейся видовой структурой, расположенные в медиали реки, – сообщество речного участка и сообщество переходного участка.

Установлено, что видовая структура сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов существенно отличалась между зарослевыми биотопами и зоной медиали.

Выявлено, что наибольшее видовое богатство зоопланктона в реке сосредоточено в прибрежных зарослях высшей водной растительности. Наибольшее количественное развитие сообществ зоопланктона характерно для наиболее густых зарослей макрофитов (элодеи канадской и стрелолиста обыкновенного).

Анализ влияния факторов среды на видовую структуру зоопланктоценозов показал, что наибольшую часть общей дисперсии объяснял такой параметр, как проективное покрытие растений.

Библиография

- Болотов С. Э., Цветков А. И., Крылов А. В. Зоопланктон зон слияния незарегулированных рек // Биология внутренних вод. 2012. № 2. С. 29–36.
- Гаврилко Д. Е., Кудрин И. А., Ручкин Д. С., Шурганова Г. В. Влияние высших водных растений на структуру сообществ зоопланктона малой реки (на примере реки Вьюница г. Нижнего Новгорода) // Материалы III международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии». Калининград: АтлантНИРО, 2018. С. 47–50.
- Зайцева В. Л., Филиппов Д. А., Лобуничева Е. В., Михайлова А. А. Влияние *Urticularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоемов // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 276–281.
- Зимбалева Л. Н., Плигин Ю. В., Хороших Л. А., Долинский В. Л., Сидоренко В. М., Левина О. В., Георгиевская Л. М., Ревенко И. Г., Гошовская Г. А., Козина С. Я., Емельянов Л. В., Левитская Н. А. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1987. 204 с.
- Ильин М. Ю., Шурганова Г. В., Куклина Т. В., Кудрин И. А. Пространственное размещение сообществ зоопланктона в зоне контакта речных и озерных вод (на примере реки Сережи и озера Вельского Нижегородского Поволжья) // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 6. URL: www.science-education.ru/130-23340.
- Ильин М. Ю. Состав и структура сообществ зоопланктона водных объектов особо охраняемых природных территорий (на примере Нижегородской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2016. 27 с.
- Ильин М. Ю., Кудрин И. А., Золотарева (Куклина) Т. В., Шурганова Г. В. Биоиндикация водных объектов особо охраняемых природных территорий Нижегородской области на основе анализа видовой структуры зоопланктона // Вода: химия и экология. 2016. № 3. С. 25–33.
- Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Курбатова С. А., Лаптева Н. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. Фоновые характеристики среды и динамика планктонных сообществ в экосистемах с гидрофитами // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 42–52.
- Курбатова С. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. Влияние плотности зарослей гидрофитов на зоопланктон // Биология внутренних вод. 2017. № 1. С. 84–92.
- Курбатова С. А., Мыльников З. М., Ершов И. Ю., Быкова С. Н., Виноградова О. Г. Влияние водных растений разных экологических групп на распределение и обилие зоопланктона // Сибирский экологический журнал. № 1. 2018. С. 56–66.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 742 с.
- Лобуничева Е. В. Зарослевый зоопланктон некоторых малых озер Вологодской области // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 188–192.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Природа Горьковской области / Под. ред. Н. В. Кузнецова. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. 416 с.
- Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещение зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2009. № 2. С. 191–225.
- Семенченко В. П., Разлуцкий В. И., Бусева Ж. П., Палаш А. Л. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. Минск: Беларус. навука, 2013. 181 с.
- Столбунова В. Н. Зоопланктон зарослей макрофитов в устьевой области малой реки // Биология внутренних вод. 2011. № 2. С. 35–42.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
- Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Артельный Е. В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2003. № 3. С. 297–304.
- Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ средней Волги: Горьковского и Чебоксарского) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2007. 48 с.
- Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Тарбеев М. Л., Маслова Г. О. Видовая структура зоопланктона реки Сережа Нижегородской области // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2012. № 3 (1). С. 111–117.
- Якимов В. Н., Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Кудрин И. А., Ильин М. Ю. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) // Биология внутренних вод. 2016. № 2. С. 94–103.
- Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul B. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system // Hydrobiologia. 2016. № 778. P. 151–165.
- Choi J. Y., Jeong K. S., La G. H., Joo G. J. Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 414 (11).
- Jeong K. S., Choi J. Y., Jeong Kw. S. Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea) // J. Ecol. Environ. 2014. Vol. 37 (4). P. 185–194.
- Kuczynska-Kippen N. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland // International Journal of Oceanography and Hydrobiology. 2006. Vol 35. № 2. P. 179–191.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.
- Mukhortova O., Bykova S., Tarasova N., Unkovskaya E., Bolotov S. Plankton Community in the Pelagic and Littoral Zones of the Overgrown Lake Beloe (Volzhsko-Kamskiy Biosphere Natural State Reserve, Republic of Tatarstan, Russian Federation) // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2015 (8). P. 66–84.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. 2015. URL: <http://www.R-project.org>.
- Spoljar M., Drazina T., Sargac J., Kralj Borojevic K., Zutinic P. Submerged macrophytes as a habitat for zooplankton development in two reservoirs of a flow-through system (Papuk Nature Park, Croatia) // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2012. Vol. 48. P. 161–175.
- Stefanidis K., Parastergiadou E. Influence of hydrophyte abundance on the spatial distribution of zooplankton in selected lakes in Greece // Hydrobiology. 2010. № 656. P. 55–65.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 18-04-00673 А).

SPECIES STRUCTURE OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN THE THICKETS OF HIGHER AQUATIC PLANTS IN A SMALL RIVER (ON THE EXAMPLE OF THE RIVER SEREZHA OF THE NIZHNY NOVGOROD REGION)

GAVRILKO
Dmitry Evgenyevich

Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
dima_gavrillo@mail.ru

ZLOTAREVA
Tatyana Vladimirovna

Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
tanyakuklina.nn@yandex.ru

SHURGANOVA
Galina Vasilevna

D.Sc., Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
galina.nngu@mail.ru

Key words:
zooplankton
communities
species structure
macrophytes
redundancy analysis
small river
Nizhny Novgorod
region

Summary: Small rivers have great biotopic diversity due to the development of different types of thickets of higher aquatic plants in the coastal area. Zooplanktonocenoses of small rivers are less studied than those of lakes. In connection with this, the study of the species structure of zooplankton communities in the macrophytes thickets of small rivers is relevant. This paper describes the species structure and quantitative development of zooplankton communities in the medial zone and in thickets of higher aquatic plants of the small river Serezha, Nizhny Novgorod region. On the basis of hierarchical clustering in the medial zone of the river, two zooplankton communities were distinguished: the river section and the transitional one. The differences in the species structure of the zooplankton communities belonging to different types of macrophyte thickets and the medial zone of the river are shown. It was established that a high species richness and quantitative development of zooplankton communities was formed in the thickets of higher aquatic vegetation. In macrophyte thickets of various morphological structure differences in the quantitative development and the ratio of taxonomic groups of zooplankton in terms of abundance and biomass were established. It was shown that macrophyte architectonics and density of thickets had the greatest impact on the overgrown zooplankton. In dense thickets of immersed plants, maximum values of the zooplankton abundance and biomass are noted. According to the redundancy analysis, the effect of abiotic and biotic environmental factors on the species structure of zooplankton communities in the medial and ripal of the river is shown. In the medial zone of the river, the rate of flow and the pH of water had a significant effect on zooplankton. The river flow rate and water pH have the greatest impact on the species structure of zooplankton communities in the medial zone of the river, but the projective plant cover - in the coastal area.

Received on: 21 March 2019

Published on: 01 October 2019

References

- Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul V. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system, *Hydrobiologia*. 2016. No. 778. R. 151–165.
- Bolotov S. E. Cvetkov A. I. Krylov A. V. Zooplankton in the zones of unregulated rivers confluence, *Biologiya vnutrennih vod*. 2012. No. 2. P. 29–36.
- Choi J. Y., Jeong K. S., La G. H., Joo G. J. Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland, *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2014. Vol. 414 (11).
- Gavrillo D. E. Kudrin I. A. Ruchkin D. S. Shurganova G. V. Influence of higher aquatic plants on the structure

- of zooplankton communities of a small river (on the example of the Vyunitsa River, Nizhny Novgorod), *Materialy III mezhdunarodnoy konferencii «Aktual'nye problemy planktonologii»*. Kaliningrad: AtlantNIRO, 2018. P. 47–50.
- Guidelines for the collection and processing of materials at hydrobiological research in freshwater bodies, *Zooplankton i ego produkciya*. L.: Gop. NII ozer. i rech. ryb. hoz-va, 1982. 33 p.
- Il'in M. Yu. Kudrin I. A. Shurganova G. V. Bioindication of water bodies in specially protected natural areas of Nizhny Novgorod region based on the analysis of the species structure of zooplankton, *Voda: himiya i ekologiya*. 2016. No. 3. P. 25–33.
- Il'in M. Yu. Shurganova G. V. Kuklina T. V. Kudrin I. A. Spatial distribution of zooplankton communities in the zone of contact between river and lake waters (on the example of the Serezha River and lake Velikoye in Nizhny Novgorod Volga region), *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2015. No. 6. URL: www.science-education.ru/130-23340.
- Il'in M. Yu. Composition and structure of zooplankton communities of water bodies in specially protected natural territories (on the example of Nizhny Novgorod region): avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. N. Novgorod, 2016. 27 p.
- Jeong K. S., Choi J. Y., Jeong Kw. S. Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea), *J. Ecol. Environ.* 2014. Vol. 37 (4). P. 185–194.
- Krylov A. V. *Zooplankton of lowland small rivers*. M.: Nauka, 2005. 263 p.
- Kuczynska-Kippen N. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland, *International Journal of Oceanography and Hydrobiology*. 2006. Vol 35. No. 2. P. 179–191.
- Kurbatova S. A. Ershov I. Yu. Borisovskaya E. V. Influence of density of hydrophyte thickets on zooplankton, *Biologiya vnutrennih vod*. 2017. No. 1. P. 84–92.
- Kurbatova S. A. Lapteva N. A. Ershov I. Yu. Borisovskaya E. V. Background characteristics of the environment and the dynamics of plankton communities in ecosystems with hydrophytes, *Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal*. 2012. No. 1. P. 42–52.
- Kurbatova S. A. Myl'nikova Z. M. Ershov I. Yu. Bykova S. N. Vinogradova O. G. Influence of aquatic plants of different ecological groups on the distribution and abundance of zooplankton, *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. No. 1. 2018. P. 56–66.
- Kutikova L. A. *Rotifers of the USSR fauna*. L.: Nauka, 1970. 742 p.
- Legendre P., Legendre L. *Numerical ecology*. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.
- Lobunicheva E. V. Thicket zooplankton of some small lakes in Vologda region, *Vodnye ekosistemy: troficheskie urovni i problemy podderzhaniya bioraznoobraziya: Materialy Vserop. konf. s mezhdunar. uchastiem «Vodnye i nazemnye ekosistemy: problemy i perspektivy issledovaniy»* (Vologda, Rossiya, 24–28 noyabrya 2008 g.). Vologda, 2008. P. 188–192.
- Mukhortova O., Bykova S., Tarasova N., Unkovskaya E., Bolotov S. Plankton Community in the Pelagic and Littoral Zones of the Overgrown Lake Beloe (Volzhsko-Kamskiy Biosphere Natural State Reserve, Republic of Tatarstan, Russian Federation), *Journal of Siberian Federal University. Biology* 1. 2015 (8). P. 66–84.
- Nature of Gorky Region, Pod. red. N. V. Kuznecova. Gor'kiy: Volgo-Vyatskoe kn. izd-vo, 1974. 416 p.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing, R Core Team. 2015. URL: <http://www.R-project.org>.
- Semenchenko V. P. Razluckyi V. I. Buseva Zh. P. Palash A. L. *Zooplankton of the littoral zone of lakes of different types*. Minsk: Belarup. navuka, 2013. 181 p.
- Semenchenko V. P. Razluckyi V. I. Factors determining the daily distribution and movement of zooplankton in the littoral zone of freshwater lakes, *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universitetata. Ser. Biologiya*. 2009. No. 2. P. 191–225.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. *Quantitative hydroecology: methods of system identification*. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. *Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R*. Tol'yatti: Kassandra, 2013. 314 p.
- Shurganova G. V. Cherepennikov V. V. Artel'nyy E. V. Dynamics of the spatial distribution of the main zooplankton cenoses of the Cheboksary Reservoir, *Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal*. 2003. No. 3. P. 297–304.
- Shurganova G. V. Cherepennikov V. V. Tarbeev M. L. Maslova G. O. Species structure of the zooplankton of the river Serezha, Nizhny Novgorod region, *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo*. 2012. No. 3 (1). P. 111–117.
- Shurganova G. V. The dynamics of the species structure of zooplankton cenoses in the process of their formation and development (on the example of reservoirs of the middle Volga: Gorky and Cheboksary): Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. N. Novgorod, 2007. 48 p.
- Spoljar M., Drazina T., Sargac J., Kralj Borojevic K., Zutinic P. Submerged macrophytes as a habitat for

- zooplankton development in two reservoirs of a flow-through system (Papuk Nature Park, Croatia), *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 2012. Vol. 48. P. 161–175.
- Stefanidis K., Parastergiadou E. Influence of hydrophyte abundance on the spatial distribution of zooplankton in selected lakes in Greece, *Hydrobiology*. 2010. No. 656. P. 55–65.
- Stolbunova V. N. Zooplankton thickets of macrophytes in the mouth area of a small river, *Biologiya vnutrennih vod*. 2011. No. 2. P. 35–42.
- The determinant of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton, Pod red. V. R. Alekseeva, P. Ya. Calolihina. M.: *Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK*, 2010. 495 p.
- Yakimov V. N. Shurganova G. V. Cherepennikov V. V. Kudrin I. A. Il'in M. Yu. Methods of comparative assessment of the results of cluster analysis of hydrobiocenoses structure (on the example of zooplankton communities of the Linda River, Nizhny Novgorod region), *Biologiya vnutrennih vod*. 2016. No. 2. P. 94–103.
- Zayceva V. L. Filippov D. A. Lobunicheva E. V. Mihaylova A. A. Influence of *Urticularia intermedia* on the structure of communities of aquatic invertebrates in wetland reservoirs, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2014. T. 16. No. 5. P. 276–281.
- Zimbalevskaya L. N. Pligin Yu. V. Horoshih L. A. Dolinskiy V. L. Sidorenko V. M. Levina O. V. Georgievskaya L. M. Revenko I. G. Goshovskaya G. A. Kozina S. Ya. Emel'yanov L. V. Levitskaya N. A. Structure and succession of the littoral biocenoses of the Dnieper reservoirs. Kiev: *Nauk. dumka*, 1987. 204 p.