

УДК 574.583 (470,341+282,274,41)

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Г.В. Шурганова, В.В. Черепенников, Е.В. Артельный

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23*

Поступила в редакцию 19.07.03 г.

Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища. – Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. – На основе анализа многолетних данных по численности видов зоопланктона на акватории Чебоксарского водохранилища выявлены отдельные зоопланктоценозы, а также получена динамика их пространственного распределения. Впервые границы зоопланктоценозов определены на основании попарного сравнения видового состава и численности отдельных видов зоопланктона в пробах на 18 стационарных станциях, размещенных по всей акватории водохранилища. Это позволило выявить новый зоопланктоценоз, занимающий переходный участок водохранилища. Обнаружены устойчивые тенденции изменений пространственного распределения зоопланктоценозов на начальных этапах экзогенной сукцессии и в период относительной стабилизации планктонных сообществ.

Ключевые слова: зоопланктоценоз, пространственное распределение, экзогенная сукцессия, Чебоксарское водохранилище.

Dynamics of the spatial distribution of the zooplankton communities in the Cheboksary water reservoir. – Shurganova G.V., Cherepennikov V.V., Artel'nyi E.V. – On the basis of our analysis of long-term data on the population of zooplankton species in the Cheboksary water reservoir, separate zooplankton communities were revealed, and the dynamics of their spatial distribution was obtained. For the first time the boundaries of the zooplankton communities were determined in terms of pairwise comparison of the specific structure and density of separate species of the zooplankton in a number of samples taken by 18 stationary stations placed around all the water basin. This has allowed us to find a new zooplanktocenosis in the transitional part of the water basin. Steady trends in the spatial distribution changes of the zooplankton communities at the initial stages of exogenous succession and during relative stabilization of the planktonic communities were revealed.

Key words: zooplankton communities, spatial distribution, exogenous succession, Cheboksary water basin.

ВВЕДЕНИЕ

Значительная часть крупных водотоков Европы и Америки во второй половине XX в. подверглась коренной реконструкции в результате гидростроительства (Авакян и др., 1987). Создание крупнейшего в мире Волжского каскада водохранилищ завершилось образованием в 1981 г. Чебоксарского водохранилища. Характерными особенностями этого водохранилища являются высокий коэффициент водообмена, существенное загрязнение водных масс на отдельных участках водохранилища, а также происхождение его водных масс, что делает водохранилище уникальным искусственным водоемом.

Изменение гидрологического режима р. Волги при зарегулировании ее стока и создании водохранилища явилось причиной начавшейся экзогенной сукцессии населяющих ее биоценозов (сукцессия лимногенеза). Динамика видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища, начиная с момента его образования, освещена во многих работах (Шурганова 1984, 1989, 1996, 2002; Шурганова, Кузнецова, 1985, 1987; Кузнецова и др., 1991 и многие другие). В перечисленных работах рассматривалась также и динамика зоопланктоценозов на разных участках акватории водохранилища, различающихся гидрологическими, гидрофизическими и гидрохимическими параметрами. В настоящей работе в отличие от предыдущих, по-видимому, впервые на практике использовался подход, предложенный Рамоном Маргалефом (1992) для определения границ зоопланктоценозов: области сообществ выделялись на основе кластерного анализа пространственного распределения коэффициентов сходства видового состава и численности зоопланктона, а не по различиям в гидрологии и гидрохимии участков акватории водохранилища. Таким образом, цель настоящей работы состоит в выявлении отдельных зоопланктоценозов исследуемой акватории и установлении на этой основе динамики их пространственного распределения на участке водохранилища от г. Нижнего Новгорода до г. Чебоксары.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили пробы зоопланктона, отобранные на р. Волге в «доводохранилищный» период и в последующие годы существования Чебоксарского водохранилища (1981 – 2002 гг.). Пробы были получены в ходе регулярных мониторинговых исследований на 18 стационарных станциях, расположенных в лево- и правобережье р. Волги (рис. 1) и Чебоксарского водохранилища (рис. 2).

Отбор проб производился в середине летнего сезона (июль) каждого года. Для сбора материала использовалась количественная сеть Джели (диаметр входного отверстия 18 см, сеть-капроновое сито №64). Отбор осуществлялся путем тотальных ловов от дна до поверхности. Обработка материала проводилась общепринятым в практике гидробиологических исследований

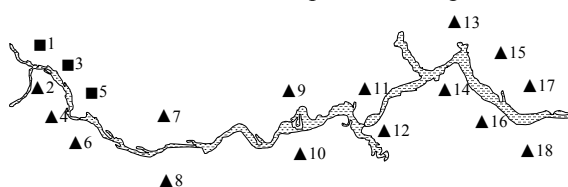


Рис. 1. Размещение станций отбора проб и пространственное распределение зоопланктоценозов на акватории р. Волги: 1, 2 – Нижний Новгород; 3, 4 – Артемовские луга; 5, 6 – Кстово; 7, 8 – Лысково; 9, 10 – Фокино; 11, 12 – Васильсурск; 13, 14 – Козьмодемьянск; 15, 16 – Ильинка; 17, 18 – Чебоксары (четные значения – правый берег, нечетные – левый). Зоопланктоценоз: ■ – лимнофильный, ▲ – реофильный

счетом весовым методом (Киселев, 1969; Методические рекомендации ..., 1982). Идентификацию видов проводили с использованием определителей зоопланктона (Кутикова, 1970; Мануйлова, 1964; Рылов, 1948; Смирнов, 1971; Определитель ..., 1994, 1995).

Для каждого года наблюдений рассчитывался парный видеоизмененный коэффициент

Чекановского – Сьеренсена (ЧС) для каждой станции отбора проб (Розенберг и др., 1999). Коэффициент вычислялся по формуле

$$K_s = \frac{\sum_{i=1}^N \min N_{(A+B)}}{\sum_{i=1}^N N_A + \sum_{i=1}^N N_B + \sum_{i=1}^N \min N_{(A+B)}},$$

где $\min N_{(A+B)}$ – сумма значений численностей видов по значениям минимальной представленности, присутствующих в пробах обеих станций A и B ; N_A и N_B – суммы численностей видов, представленных в пробах только одной из станций, A и B соответственно.

Обозначения станций совпадают с приведёнными на рис. 1.

Полученные результаты классифицировались методом Уорда (Факторный ..., 1989) отдельно по каждому году. Результаты кластеризации сравнивались с результатами, полученными методом факторного анализа данных по видовому составу и численности (выделение факторов производилось по методу главных компонент). Практически во всех случаях результаты, полученные этими двумя методами, совпадали.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Чебоксарское водохранилище – самое молодое в системе Волжского каскада. Заполнение водохранилища осуществлено в 1981 г. Общая длина водохранилища составляет 321 км, максимальная ширина – 16 км, средняя глубина – 4.2 м, площадь водного зеркала – 1080 км² (Литвинов, 2000). Водохранилище отличается высоким коэффициентом водообмена (19.8), непостоянством уровня режима и существенным загрязнением воды, наиболее сильно проявляющимся в его речной части. Формирование водных масс водохранилища происходит за счет разнородных водных потоков: левобережного, поступающего из Горьковского водохранилища, и правобережного, вносимого р. Окой (до 40% притока воды). Воды этих потоков имеют значительные различия гидрофизических и гидрохимических параметров: температуры, прозрачности, электропроводности и др. Правобережные воды отличаются более высоким содержанием биогенов, значительной минерализацией. Речной участок водохранилища (станции 1 – 6) отличается тем, что лево- и правобережные водные потоки идут, не смешиваясь. Достигая переходного участка (7 – 12), они перемешиваются. Различия гидрофизических и гидрохимических параметров левобережных и правобережных вод окончательно исчезают в озерной части (станции 13 – 18).

Результаты обработки многолетних данных предложенным методом представляют собой таблицы значений парных коэффициентов Чекановского – Сьеренсена. Ещё Р. Маргалеф (1992) указывал, что «... точечные разнообразия, т.е

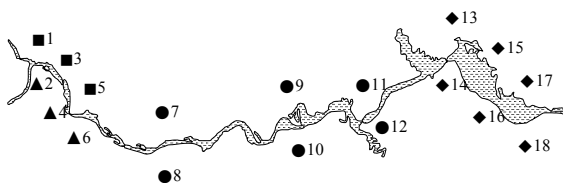


Рис. 2. Размещение станций отбора проб и пространственное распределение зоопланктоценозов на акватории Чебоксарского водохранилища (обозначения станций см. на рис. 1). Ценозы: ■ – левобережный речной, ▲ – правобережный речной, ● – переходный и ◆ – озерный

разнообразия проб, взятых в «точке», почти всегда бессмысленны. Абсолютно необходимо учитывать пространство». Однако установление границ ценозов и пространственно-непрерывных областей, занятых ценозами, на основе таблиц представляет собой громоздкую операцию. В работе предложен метод визуализации пространственного распределения парных индексов Чекановского – Сьеренсена, что, по нашему мнению, представляет собой удачную реализацию рекомендаций Р. Маргалефа.

На рис. 3 графически в виде диаграмм отображены таблицы значений парных индексов Чекановского – Сьеренсена. Элементы каждой строки и каждого столбца представляют значения парных индексов одной станции. Белый цвет соответствует значениям парных индексов Чекановского – Сьеренсена, близким к «0», черный – значениям, близким к единице, а серый – значениям, близким к промежуточным. Размещение элементов таблицы по строкам и столбцам соответствует номерам станций. Первая станция – левый берег у г. Н. Новгорода, последняя – правый берег у г. Чебоксары (нечетные значения соответствуют левобережным станциям, четные – правобережным). Справа от графического изображения таблиц приведены графы кластеров с указаниями номеров станций.

Для анализа рис. 3 напомним, что степень сходства видовой структуры зоопланктоценозов станций пропорциональна интенсивности цвета соответствующей ячейки. При этом, естественно, диагональные ячейки диаграммы (описывающие степень сходства станции с самой собой) обладают максимальной степенью черного. Например, диаграмма 1985 г. показывает, что сходен видовой состав ценозов на станциях отбора проб 1, 3, 5, 7 (левобережных). При этом на станциях 2, 4, 6, 8 (правобережных) также наблюдается сходный состав, хотя и отличный от левобережных. Пространственно связанные области акватории, обладающие значительным сходством видовой структуры зоопланктоценозов, считаются областями пространственного расположения отдельного зоопланктоценоза. На диаграмме 1985 г. выделяются четыре связанных области, помимо двух уже перечисленных, включающие станции 9, 11, 12, 14 (переходный участок) и станции 13, 15, 16, 17, 18 (озерный участок). Соответственно зоопланктоценозы этих участков были названы по наименованиям участков: левобережный речной (станции 1, 3, 5, 7), правобережный речной (станции 2, 4, 6, 8), переходный (станции 9, 11, 12, 14), озерный (станции 13, 15, 16, 17, 18).

Рассмотрим динамику пространственного распределения зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища. В «доводохранилищный период» на акватории р. Волги, занятой впоследствии Чебоксарским водохранилищем, выделялись лишь два зоопланктоценоза. Большую часть акватории р. Волги занимал зоопланктоценоз (на рис. 1 обозначен треугольниками), видовой состав которого включал виды, являющиеся представителями реофильной планктофауны, и был идентичен видовому составу зоопланктона устьевого участка р. Оки. В ценозе преобладали реофильные коловратки рода *Brachionus* с доминирующим по численности видом *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, представленным несколькими морфологически различимыми формами, а также *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Brachionus diversicornis* (Daday, 1883), *Brachionus quadridentatus* Hermann, 1783 и др. Веслоногие и ветвистоусые ракообразные имели невысокую численность и были представлены

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

небольшим числом видов. Наиболее массовыми представителями планктонных рачков были: *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785); *Daphnia cucullata* Sars, 1862, науплиальные и копеподитные стадии *Copepoda*.

Значительно меньшую часть акватории р. Волги занимал зоопланктоценоз, видовой состав которого включал лимнофильный комплекс видов, характерный для Горьковского водохранилища (на рис. 1 обозначен квадратами). Наиболее многочисленными видами были представители коловраток *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Keratella quadrata* (Müller, 1786). Веслоногие рачки занимали второе место по численности, ветвистоусые — третье. Наиболее массовыми видами ракообразных были *Daphnia longispina* O.F. Müller, 1785, *B. longirostris*, *Mesocyclops leuckarti* Claus, 1857, науплиальные и копеподитные стадии *Copepoda*.

В начальный период существования водохранилища (1981 – 1984 гг.) происходили изменения численности и видового состава зоопланктона по всей его акватории, обусловленные значительными изменениями гидрологического режима. Однако установить отчетливые тенденции изменений в этот период затруднительно. Так, в 1982 г. (см. рис.

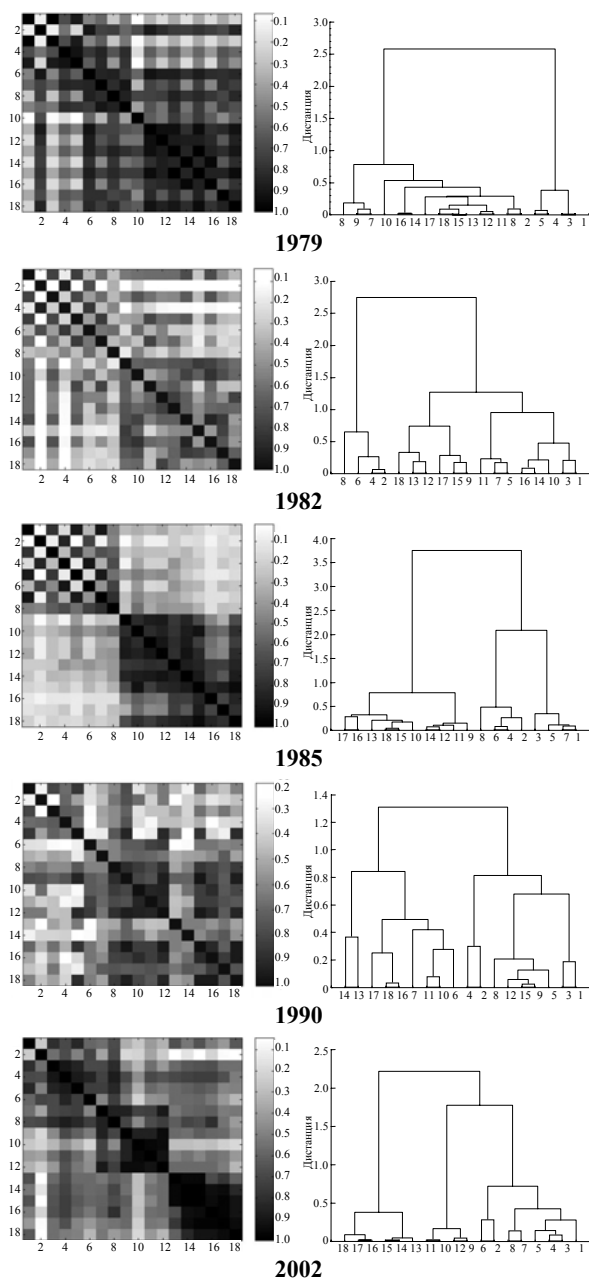


Рис. 3. Диаграммы парных коэффициентов Чекановского – Сьеренсена и графы кластеров с указанием номеров станций

3) наблюдалось четкое разделение зоопланктоценозов право- и левобережного речных участков (станции 2, 4, 6, 8, и 1, 3, 5, 7, 10, 11 соответственно), а также ценоза акватории, на которой впоследствии сформируются впервые обнаруженный переходный и озерный зоопланктоценозы, к этому моменту ещё не обособившиеся (станции 12, 13, 15, 17, 18). К 1985 г. отчетливо проявилась тенденция формирования на акватории водохранилища переходного и озерного зоопланктоценозов. К 1990 г. различия переходного и озерного зоопланктоценозов стали ещё более существенными, а различия лево- и правобережного речных зоопланктоценозов сохранялись. В 2002 г. различия лево- и правобережного речных зоопланктоценозов были менее отчетливы, а различия переходного и озерного – наибольшие за весь период наблюдений.

Таким образом, на акватории водохранилища сформировались четыре зоопланктоценоза с достаточно четким пространственным разделением. Зоопланктоценозы станций, расположенных на границах речных и переходного (станции 7, 8), а также переходного и озерного зоопланктоценозов (станции 13, 14), в разные периоды наблюдения попеременно входили в состав граничащих ценозов (см. рис. 3). По-видимому, эти станции расположены в переходных зонах соответствующих зоопланктоценозов. На рис. 2 эти станции отнесены к тем ценозам, в состав которых они входили наиболее часто.

Приведем далее краткую характеристику основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища. В 2002 г. левобережный речной зоопланктоценоз по-прежнему был лимнофильным. В его составе преобладал рачковый планктон. Доминирующее положение по численности занимали веслоногие ракообразные. Наиболее многочисленными из них были *Eudiaptomus gracilis* Sars, науплиальные и копеподитные стадии *Cyclopoida*. Коловратки, представленные преимущественно *E. dilatata* и *K. quadrata*, занимали второе место по численности, ветвистоусые – третье.

Правобережный речной зоопланктоценоз в 2002 г. по-прежнему характеризовался преобладанием реофильных коловраток рода *Brachionus* с доминирующим по численности видом *B. calyciflorus*. Близки к ним по численности были веслоногие ракообразные, представленные *M. leuckarti*, *E. gracilis*, науплиальными и копеподитными стадиями *Cyclopoida*. Ветвистоусые ракообразные имели небольшие численность и видовое богатство.

Зоопланктоценоз переходного участка имел как реофильные, так и лимнофильные черты. Наиболее многочисленными были коловратки, включающие представителей родов *Brachionus*, *Asplanchna* и *Keratella*. Ветвистоусые и веслоногие ракообразные имели несколько меньшие численности, примерно равные между собой. Доминирующими видами рачкового планктона являлись *D. longispina*, *Ch. sphaericus*, *M. leuckarti*, *Cyclops strenuus* Fischer, 1851, науплиальные и копеподитные стадии *Cyclopoida*.

Зоопланктоценоз озерного участка водохранилища являлся типично лимнофильным. Он отличался существенным преобладанием ракообразных, преимущественно ветвистоусых *D. longispina*, *D. cucullata*, *Ch. sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848). Представители веслоногих ракообразных были менее

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

многочисленны и представлены *M. leuckarti*, *Mesocyclops crassus* (Fischer, 1853), *C. strenuus*. Численность коловраток озерного зоопланктоценоза в отличие от речных и переходного была очень низкой.

Таким образом, можно заключить, что динамика изменения видовой структуры зоопланктоценозов определяет их пространственное распределение. Естественно, исследование динамики видовой структуры существовавших и вновь возникших зоопланктоценозов представляет собой отдельную очень важную задачу. Заслуживает внимания анализ динамики видовой структуры с использованием как традиционных методов описания ценозов (индексы видового разнообразия, индексы доминирования и т. д.), так и новых (с помощью представления ценоза в многомерном векторном пространстве, исследования динамики фрактальных спектров) (Iudin, Gelashvily, 2003).

Итак, выявлено, что образование Чебоксарского водохранилища сопровождалось значительными перестройками пространственного распределения его исходных зоопланктоценозов и возникновением новых. Анализ этих процессов с использованием определения границ зоопланктоценозов на основе кластерного анализа данных по коэффициентам сходства видового состава и численности позволил установить, что уже на второй год существования водохранилища (1982 г.) выделился участок, на акватории которого впоследствии (1985 г.) возникли новые переходный и озерный зоопланктоценозы. Отметим, что проводившиеся ранее разделения зоопланктоценозов по участкам с различными гидрологическими и гидрохимическими параметрами не обнаруживали существования зоопланктоценоза переходного участка. Первоначально небольшие различия видовой структуры переходного и озерного зоопланктоценозов (1985 г.) с течением времени нарастают (2002 г.). Это, в свою очередь, приводит к их более четкому пространственному разделению. В то же время исходные различия лево- и правобережного речных зоопланктоценозов становятся менее существенными.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 03-05-65064).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаронов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 324 с.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1969. Т. 1. 656 с.
- Кузнецова М.А., Шурганова Г.В., Черников А.А. Анализ процесса трансформации зоопланктоценозов при зарегулировании стока с помощью показателей видового разнообразия // Экология. 1991. № 4. С. 68 – 72.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1970. 744 с.
- Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2000. 84 с.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1964. 328 с.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Науч. ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные / Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 1994. Т.1. 396 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные / Под ред. С. Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 1995. Т. 2. 630 с.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология: Элементы теоретических конструкций современной экологии: Учеб. пособие. Самара: Самар. науч. центр РАН, 1999. 398 с.

Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 3, вып. 3. 318 с.

Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т.1, вып. 2. 540 с.

Факторный дискриминантный и кластерный анализ / Пер. с англ. А.М. Хотинского, С.Б. Королева; Под. ред. И.С. Енюкова. М.: Финансы и статистика, 1989. 216 с.

Шурганова Г.В. Зоопланктон реки Волги на участке Городец – Чебоксары до образования нового водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 181 – 183.

Шурганова Г.В. Структурная характеристика основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища при промежуточном режиме его заполнения // Наземные и водные экосистемы. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1989. С. 4 – 10.

Шурганова Г. В. Многолетняя динамика видовой структуры зоопланктоценозов водохранилища в условиях антропогенного пресса // Материалы VII съезда гидробиол. о-ва РАН. Казань: Полиграф, 1996. Т. 1. С. 223, 224.

Шурганова Г. В. Изменения видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в многолетнем аспекте // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. Ярославль: Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2002. С. 329, 330.

Шурганова Г.В., Кузнецова М.А. Зоопланктон Чебоксарского водохранилища в первые годы его существования // Формирование кормовой базы и ихтиофауны во вновь созданных водохранилищах Волжско-Камского каскада. Л.: НПО «Промрыбвод», 1985. Вып. 240. С. 23 – 26.

Шурганова Г. В., Кузнецова М. А. Динамика основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в первые годы его существования // Наземные и водные экосистемы. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1987. С. 4 – 7.

Iudin D.I., Gelashvily D.B. Multifractality in ecological monitoring // Nuclear instruments & methods in physics research. 2003. Sect. A, №502. P. 799 – 801.