

УДК 574.583(28):581+574.5(285.2)(47)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ В ГОДЫ С РАЗЛИЧНЫМИ ТЕРМИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

В. И. Лазарева, Н. М. Минеева, С. М. Жданова

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

Поступила в редакцию 22.02.11 г.

Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями. – Лазарева В. И., Минеева Н. М., Жданова С. М. – Изучено пространственное распределение хлорофилла фитопланктона, структуры и обилия зоопланктона в трех крупных водохранилищах Волги – Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском летом 2008 и 2010 гг. Проанализированы факторы, влияющие на содержание пигмента и количество зоопланктона. Показано, что в аномально жарком 2010 г. концентрация хлорофилла и зоопланктона превышала типичные для исследованных водохранилищ. Зарегистрированы изменения структуры зоопланктона, снижение плодородности кладоцер, встречаемости бентосных видов и низкая численность велигеров дрейссены.

Ключевые слова: хлорофилл, зоопланктон, температура воды, водохранилища Волги.

Spatial plankton distribution in the Upper and Middle Volga reservoirs in some years with different thermal conditions. – Lazareva V. I., Mineeva N. M., and Zhdanova S. M. – The spatial distribution of phytoplankton chlorophyll, the structure and abundance of zooplankton in three large Volga river reservoirs (the Rybinsk, Gorky, and Cheboksary reservoirs) in the summer of 2008 and 2010 was studied. Factors influencing the pigment content and zooplankton abundance were analyzed. In the anomalously hot 2010, the concentration of chlorophyll and zooplankton exceeded the typical values of the reservoirs. Changes in the zooplankton structure, a decrease in the cladoceran fecundity, the occurrence frequency of benthic species, and a low density of *Dreissena veligers* were observed.

Key words: chlorophyll, zooplankton, water temperature, Volga river reservoirs.

ВВЕДЕНИЕ

В крупных водохранилищах водоросли планктона продуцируют основной запас органического вещества. Степень развития водорослей и трофический статус водоёма оценивают по содержанию главного фотосинтетического пигмента хлорофилла *a*, который считается универсальной эколого-функциональной характеристикой альгоценозов. Ведущим потребителем первичной продукции в толще воды служит зоопланктон. Его состав и структура во многом определяются количеством и доступностью водорослей – трофического ресурса для мирных зоопланктеров.

В водохранилищах формируются различные водные массы (Буторин, 1969). Их свойства влияют на развитие и пространственное распределение фитопланктона, а наличие течений и их скорость формируют характерные особенности структуры зоопланктона. В свою очередь, планктон оказывает воздействие на подводный световой и газовый режим. Исследование взаимосвязи биотических и абиоти-

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

ческих параметров экосистемы важно для понимания факторов биологической продуктивности и изменения трофического статуса водоёмов.

Температура относится к важнейшим регулирующим факторам развития гидробионтов, от нее зависят скорость протекания жизненных процессов, а также характер воздействия других факторов среды. Это также основной структурирующий фактор, определяющий сезонную смену видов и их пространственное распределение. В последние 30 – 35 лет в северном полушарии отмечают повышение температуры воздуха и, как следствие, температуры воды, в том числе в водохранилищах Волги на 0.6 – 1.6°C (Литвинов, Рощупко, 2005). К 2007 г. почти на 1 месяц увеличилась продолжительность безледного периода. Следствия такого изменения климата для водных сообществ не изучены.

Цель работы – на примере трех волжских водохранилищ проанализировать взаимосвязь между характеристиками планктона и факторами среды, выявить специфические изменения в сообществе зоопланктона, связанные с высокой температурой воды. Кроме того, собранные по расширенной сетке станций данные характеризуют особенности пространственного распределения фито- и зоопланктона и продолжают многолетний мониторинг экосистем водохранилищ.

Все три водохранилища расположены внутри волжского каскада. По классификации (Авакян и др., 1987) они относятся к очень крупным (площадь 1270 – 4550 км²) и неглубоким (средняя глубина 4.2 – 5.6 м). Коэффициент водообмена в Рыбинском водохранилище составляет 1.9 год⁻¹, в Горьковском – 6.1 год⁻¹, в Чебоксарском – 19.8 год⁻¹. Рыбинское водохранилище считают слабо эвтрофным, Горьковское и Чебоксарское – эвтрофными, среди волжских водохранилищ наибольшую антропогенную нагрузку испытывает Чебоксарское (Минеева, 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в комплексных экспедициях Института биологии внутренних вод РАН 30 июля – 16 августа 2008 г. и 14 – 27 июля 2010 г. на 46 станциях в пелагиали Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ (табл. 1, 2). В Рыбинском водохранилище обследовали четыре плёса Главный, Волжский, Моложский и Шекснинский. В Горьковском станции располагались преимущественно на русле Волги, в Чебоксарском – попарно у левого (волжская водная масса) и правого (окская водная масса) берегов. Координаты станций определяли с помощью GPS Garmin.

Абиотические характеристики (температуру воды, прозрачность, цветность и скорость течения) определяли общепринятыми методами (Алекин и др., 1973; Богословский и др., 1984). Количество фитопланктона оценивали по содержанию хлорофилла, которое определяли стандартным спектрофотометрическим методом (Jeffrey, Humphrey, 1975; SCOR-UNESCO, 1966) в пробе воды, отобранной 1-метровым пластмассовым батометром типа Элгморка totallyно изо всей водной толщи от поверхности до дна.

Тотальные от дна до поверхности воды пробы зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) собирали с борта экспедиционного судна малой сетью Джеди (диаметр входа 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм). На участках с сильным

течением фильтровали через сеть 100 л воды. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и анализировали в лаборатории по стандартной методике в модификации одного из авторов (Лазарева, 2010). Индивидуальную плодовитость и количество мертвых особей ракообразных учитывали методом просмотра дополнительных сборов живого зоопланктона. Гидробионтов обездвигивали с применением наркоза 10%-ным этанолом, пробы просматривали в судовой лаборатории в течение 20 – 30 мин после отбора.

Таблица 1

Обилие зоопланктона и содержание хлорофилла на станциях Рыбинского водохранилища в июле – августе 2008 – 2010 гг.

Станция	Координаты		Хлорофилл, мкг/л		B_{300} , г/м ³		N_{300} , тыс. экз./м ³	
	с.ш.	в.д.	2008	2010	2008	2010	2008	2010
1. Коприно	58° 04'	38° 18'	37.3	7.4	0.88	1.38	52.3	55.2
2. Волково	58° 09'	38° 47'	16.3	9.3	0.34	1.08	30.2	59.1
3. Каменики	58° 10'	38° 38'	2.7	30.2	0.16	0.27	24.5	56.5
4. Молога	58° 13'	38° 27'	25.0	7.0	0.52	1.78	65.9	74.5
5. Брейтово	58° 19'	37° 57'	10.0	7.8	0.45	1.07	62.9	83.8
6. Наволок	58° 22'	38° 23'	9.7	8.0	0.23	1.46	52.1	127.0
7. Всехсвятское	58° 22'	38° 38'	6.2	17.4	0.28	0.86	23.4	88.6
8. Устье р. Ухра	58° 22'	38° 52'	3.8	–	0.13	–	8.3	–
9. Первомайка	58° 24'	37° 44'	8.6	6.0	0.52	1.11	134.9	60.7
10. Устье р. Себла	58° 27'	37° 37'	5.9	11.0	0.31	1.68	154.3	51.1
11. Измайлово	58° 27'	38° 30'	9.7	11.0	0.23	1.51	21.0	142.1
12. Средний Двор	58° 31'	38° 19'	8.9	6.9	0.40	0.61	58.7	112.8
13. Противье	58° 31'	37° 32'	–	15.4	–	1.28	–	34.0
14. Гаютино	58° 43'	38° 16'	23.8	13.1	0.48	0.67	34.3	109.1
15. Мякса	58° 51'	38° 06'	6.8	25.2	0.11	0.67	169.8	124.2
16. Любец	59° 01'	37° 51'	8.9	18.4	0.67	4.60	49.6	88.7
17. Кабачино	59° 05'	38° 01'	4.1	28.9	2.29	9.62	47.4	197.3
18. Устье р. Кошта	59° 06'	37° 46'	1.7	34.7	–	6.41	–	122.4
19. Торово	59° 07'	37° 42'	17.3	19.7	0.13	10.07	11.4	124.2

Примечание. B_{300} и N_{300} – биомасса и численность зоопланктона, прочерк – отсутствие данных.

Математическую обработку данных проводили с использованием пакета статистических программ STATISTICA Microsoft. Значимость факторов среды для характеристик планктона определяли по критерию Фишера (F) и частному коэффициенту детерминации (R^2). Кластерный анализ выполняли с использованием эвклидова расстояния в качестве меры различия между сообществами. Различия между кластерами зоопланктона рассматривали в пространстве первых двух дискриминантных функций (канонических корней), объясняющих ~90% дисперсии численности видов. Вклады отдельных видов в дифференциацию кластеров оценивали по критерию F и частному коэффициенту Уилкса (L).

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

Таблица 2

Обилие зоопланктона и содержание хлорофилла на станциях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в июле – августе 2008 – 2010 гг.

Станция	Координаты		Хлорофилл, мкг/л		B_{300} , г/м ³		N_{300} , тыс. экз./м ³	
	с.ш.	в.д.	2008	2010	2008	2010	2008	2010
Горьковское водохранилище								
20. Ниже г. Рыбинска	58° 02'	38° 57'	11.3	11.3	0.12	2.22	10.5	118.5
21. Выше г. Ярославля	57° 42'	39° 49'	10.0	9.5	0.07	0.51	5.7	24.1
22. Ниже г. Ярославля	57° 33'	40° 07'	19.0	7.5	0.05	0.65	2.9	15.0
23. Против пос. Красный Профинтерн	57° 45'	40° 28'	15.5	17.0	0.45	0.87	12.3	30.6
24. Устье р. Сизема	57° 47'	40° 42'	3.5	13.5	–	0.25	–	14.3
25. Костромское расширение	57° 48'	40° 41'	4.4	84.3	0.21	1.20	17.9	81.1
26. Ниже г. Кострома	57° 41'	40° 59'	11.3	15.7	0.57	0.13	15.2	13.0
27. Ниже г. Плес	57° 27'	41° 34'	11.0	16.5	0.15	1.40	20.4	56.4
28. Ниже г. Кинешма	57° 26'	42° 14'	6.8	10.0	0.46	2.10	10.4	105.4
29. Устье р. Унжа	57° 22'	43° 13'	7.3	14.3	0.45	3.94	11.9	132.2
30. Против г. Юрьевец	57° 21'	43° 12'	8.2	32.0	–	1.81	–	86.8
31. Против г. Пучеж	56° 59'	43° 12'	11.8	28.1	0.42	1.92	33.1	61.5
32. Ниже г. Чкаловска	57° 41'	43° 20'	<u>10.8</u> 9.8	7.4	1.10	4.08	29.9	182.7
Чебоксарское водохранилище								
33. Ниже г. Городца	56° 36'	43° 29'	11.2	14.1	0.11	4.23	10.6	159.6
34. Выше устья р. Ока	56° 21'	43° 56'	9.5	47.3	0.18	0.97	8.7	65.4
35. Устье р. Ока			7.6	101.4	0.004	0.04	0.9	17.5
36. Ниже г. Н-Новгорода	56° 17'	44° 09'	<u>10.0</u> 9.6	<u>67.3</u> 27.2	0.05	<u>0.67</u> 0.22	3.4	<u>43.4</u> 31.9
37. Ниже г. Кстово	56° 10'	44° 14'	<u>7.2</u> 7.9	<u>65.9</u> 66.5	0.14	<u>0.44</u> 1.27	7.5	<u>27.5</u> 62.7
38. Ниже с. Безводное	56° 09'	44° 23'	<u>7.2</u> 6.1	<u>69.7</u> 48.9	0.07	<u>0.52</u> 1.60	8.4	<u>32.0</u> 67.0
39. Протока р. Керженец	56° 04'	45° 00'	–	44.9	–	0.73	–	43.4
40. Ниже с. Лысково	56° 05'	45° 05'	<u>10.3</u> 10.1	<u>32.7</u> 38.6	<u>0.005</u> 0.12	<u>0.52</u> 1.89	<u>2.5</u> 12.1	<u>53.2</u> 164.0
41. Устье р. Сура	56° 07'	45° 59'	21.5	44.7	0.54	3.20	66.2	334.8
42. Ниже пос. Васильсурск	56° 08'	46° 00'	8.7 5.7	20.1 36.7	0.18 0.23	4.24 2.87	16.3 12.1	236.3 140.7
43. Устье р. Ветлуга	56° 19'	46° 22'	12.2	33.2	0.98	10.64	25.6	181.2
44. Ниже г. Козьмодемьянск	56° 21'	46° 35'	<u>12.1</u> 16.7	6.8	0.27 0.09	2.89	8.2 4.9	131.5
45. Ниже пос. Ильинка	56° 11'	46° 50'	11.5	16.9	0.21	1.90	9.8	81.8
46. Ниже г. Чебоксары	56° 08'	47° 24'	10.4	7.5	0.30	0.85	12.2	46.4

Примечание. На отдельных станциях: числитель – русло Волги у правого берега, знаменатель – то же у левого берега. Условные обозначения см. табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические характеристики. Гидрофизические характеристики водохранилищ существенно различались в периоды исследования (табл. 3). Летом 2010 г. в Рыбинском и Горьковском водохранилищах цветность воды была достоверно выше, а в Чебоксарском – ниже, чем в 2008 г. Наиболее окрашенные воды отмече-

ны в Рыбинском водохранилище, особенно в северных плесах (> 100 град. Рт-Со шкалы). Прозрачность повсеместно была ниже, чем в предыдущие годы вследствие высокого количества сестона в толще воды. Минимальные ее значения наблюдали в устьевых участках притоков. Самая низкая скорость течения отмечена в Рыбинском водохранилище. В Горьковском она была в среднем в 1.7 раза ниже, а в Чебоксарском – вдвое ниже по сравнению с таковой в 2008 г. Максимальную скорость течения (> 0.5 м/с) регистрировали на речных участках Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, что наблюдалось и ранее (Минеева и др., 2008).

Таблица 3

Гидрофизические характеристики водохранилищ в июле – августе 2008 и 2010 гг.

Показатель	Водохранилище					
	Рыбинское		Горьковское		Чебоксарское	
	2008	2010	2008	2010	2008	2010
$T_{\text{воды}}$ на поверхности, °С	<u>19.5±0.1</u> 18.7–20.3	<u>27.2±0.2</u> 25.0–29.3	<u>19.1±0.2</u> 17.8–20.3	<u>27.6±0.6</u> 25.5–33.0	<u>18.8±0.3</u> 17.4–21.3	<u>27.5±0.2</u> 25.0–29.0
$T_{\text{воды}}$ у дна, °С	18.0–20.0	17.3–26.5	17.8–20.0	23.0–27.0	17.4–19.3	25.0–28.0
Глубина, м	<u>12.2±0.7</u> 7–17	<u>11.1±1.0</u> 3–22	<u>9.5±1.0</u> 3–15	<u>8.9±1.3</u> 2.5–16	<u>7.7±0.9</u> 3–16	<u>7.4±0.9</u> 3–17
Прозрачность, см	<u>143±6</u> 100–180	<u>126±7</u> 80–190	<u>126±7</u> 90–175	<u>97±6</u> 60–120	<u>130±8</u> 65–200	<u>97±8</u> 40–190
Цветность, град. Рт-Со	<u>57±5</u> 45–130	<u>74±5</u> 40–120	<u>53±1</u> 50–60	<u>57±1</u> 50–65	<u>53±1</u> 45–60	<u>41±1</u> 30–55
Скорость течения, м/с	<0.1	<0.1	0.29±0.10	0.17±0.09	0.42±0.08	0.20±0.04
Число станций	17	21	15	13	20	21

Примечание. Числитель – среднее с ошибкой, знаменатель – минимум – максимум.

Температура воды водохранилищ в пределах одной экспедиционной съемки различалась незначительно (см. табл. 3), коэффициент вариации (CV) составлял 4 – 7%. Однако степень прогрева водной толщи в разные годы была не одинакова. Летом 2010 г. средняя температура поверхности воды на 8 – 8.5°С, а максимальная – на 8 – 13°С превышала таковую в 2008 г. Отмечена обратная корреляция температуры поверхности воды со скоростью течения ($r = -0.28$, $p = 0.004$). На проточных участках вода прогревалась слабее, но здесь ее температура фактически была одинаковой от поверхности до дна, тогда как на непроточных участках в Рыбинском водохранилище регистрировали заметную термическую стратификацию. Придонный слой воды нагревался выше 25°С в Рыбинском водохранилище и выше 27°С – в Горьковском и Чебоксарском (см. табл. 3). Это вызвало интенсивное выделение газов из донных отложений и дефицит растворенного кислорода в слое воды глубже 5 м.

В целом в июле 2010 г. водоёмы характеризовались аномально высоким прогревом воды, а также пониженной проточностью и прозрачностью, особенно Чебоксарское водохранилище. В июле – августе 2008 г. условия среды были близки к типичным для периода летней межени, сравнимые показатели наблюдали в августе 2001 г. (Минеева и др., 2008). Для сравнения: в 1980 – 1990-х гг. среднего-

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

летняя температура поверхности воды в Рыбинском водохранилище составляла $20.2 \pm 1.6^\circ\text{C}$ в июле и $19.0 \pm 1.2^\circ\text{C}$ в августе, максимальный прогрев не превышал $23 - 24^\circ\text{C}$ (данные Гидрометеослужбы). В Горьковском водохранилище нормы летней температуры воды близки к таковой в Рыбинском, в других водохранилищах Средней Волги – на $\sim 1^\circ\text{C}$ выше (Литвинов, Рошупко, 1993).

Хлорофилл. В оба года концентрация хлорофилла в Рыбинском (13.8 ± 1.5 мкг/л) и Горьковском водохранилищах (14.9 ± 2.9 мкг/л) была близка к таковой в предыдущие годы (Минеева, 2006; Минеева и др., 2008). Повышенные значения отмечены в 2010 г. в Волжском и Шекснинском плёсах Рыбинского водохранилища (табл. 4), а также локально на мелководьях Горьковского (см. табл. 2). В июле 2010 г. содержание пигмента было высоким (> 30 мкг/л) по всей акватории Чебоксарского водохранилища, что в 3 – 4.5 раза превышало показатели 2008 г. (см. табл. 4). Летнее содержание хлорофилла в этом водоёме в предыдущие годы составляло 14.6 – 18.8 мкг/л (Минеева, 2007; Минеева и др., 2008).

Таблица 4

Характеристики планктона различных участков Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ летом 2008 и 2010 гг.

Участок	Показатель									
	Хл <i>a</i> , мкг/л	B_{300} , г/м ³	N_{300} , тыс. экз./м ³	N_{rot} , %	N_{cls} , %	N_{cop} , %	N_{cr}/N_{rot}	$N_{vel}/(N_{vel}+N_{\phi})$, %	S_{Br} , %	Е/О
Рыбинское водохранилище										
Главный плёс	10.4±1.8 11.2±1.9	0.4±0.1 1.1±0.1	60±15 98±9	45±7 39±5	5±1 9±2	50±7 52±4	0.7 1.4	52±6 5±2	0 0	0.7 0.8
Волжский плёс	21.7±10.1 18.8±11.4	0.5±0.3 1.0±0.4	38±14 80±24	25±3 8±2	17±9 28±13	58±12 64±14	3.2 9.1	69±4 6±3	50 67	1.0 1.1
Моложский плёс	5.9 13.2±2.2	0.3 1.4±0.1	154 97±35	81 5±1	1 17±5	19 77±5	0.2 18.4	46 20±13	0 25	0.7 1.1
Шекснинский плёс	7.2±2.5 25.4±3.9	1.0±0.6 7.7±1.3	36±12 133±23	19±8 3±1	17±6 33±4	65±9 63±4	6.0 25.8	32±21 9±3	33 60	1.0 1.0
Горьковское водохранилище										
Речной	10.8±1.5 20.6±8.0	0.2±0.1 1.0±0.3	13±3 51±14	12±5 4±1	16±3 17±2	71±5 79±2	11.0 24.0	55±9 15±3	0 22	0.9 1.3
Озерный	8.7±2.0 20.5±5.8	0.6±0.2 2.9±0.6	28±10 116±27	43±12 4±1	14±4 22±5	43±10 74±5	0.8 27.8	41±9 5±4	0 100	0.5 1.0
Чебоксарское водохранилище										
Речной, окская водная масса	12.0±3.2 56.1±10.2	0.15±0.10 1.37±0.62	17.8±12.4 106.4±47.7	24±11 21±10	13±3 13±3	63±8 65±8	9.5 10.9	5±3 4±2	100 100	2.0 1.9
Речной, волжская водная масса	8.6±0.8 40.5±5.5	0.11±0.02 1.72±0.46	8.2±1.1 91.8±19.0	28±6 9±2	11±3 15±2	60±4 75±3	2.9 9.2	17±4 3±1	67 100	1.8 2.6
Озерный	12.6±1.1 34.5±19.0	0.3±0.1 5.4±1.9	12±3 121±24	1±0.3 4±1	38±1 28±3	61±1 68±3	125.0 23.2	1±0.5 32±9	50 75	1.7 1.3

Примечание. В числителе – 2008 г., в знаменателе – 2010 г.; N_{rot} , N_{cls} , N_{cop} – доля коловраток, кладоцер и копепоид в N_{300} ; N_{cr}/N_{rot} – отношение численности ракообразных к таковой коловраток; $N_{vel}/(N_{vel}+N_{\phi})$ – доля велигеров дрейссен в общей численности фильтраторов; S_{Br} , % – встречаемость видов рода *Brachionus*; Е/О – индекс трофности: отношение количества видов-индикаторов эвтрофных вод к таковому олиготрофных.

Наблюдали заметные различия концентрации пигмента по станциям (см. табл. 1, 2). Наиболее высокие значения CV хлорофилла отмечали в 2008 г. в Рыбинском водохранилище (77%), а в 2010 г. – в Горьковском (100%) и Чебоксарском (63%). Пошаговый регрессионный анализ свидетельствовал о том, что межгодовые изменения содержания хлорофилла были положительно связаны с температурой воды ($r = 0.49$, $F = 23.0$, $R^2 = 19\%$). По акватории водохранилищ содержание хлорофилла снижалось на глубоководных участках ($r = -0.32$, $F = 18.2$, $R^2 = 27\%$) и слабо возрастало с увеличением температуры ($F = 7.8$, $R^2 = 10\%$).

В целом концентрация хлорофилла во всех водоёмах соответствовала их эвтрофному статусу. Распределение пигмента по станциям отражало пространственные вариации развития водорослей и указывало на высокую обеспеченность пищей мирного зоопланктона.

Зоопланктон. Общее количество зоопланктона летом 2008 г. было близко к типичному для исследованных водохранилищ. В июле 2010 г. численность (N_{300}) и биомасса (B_{300}) сообщества превышали обычные значения в 1.5 – 4.5 раза в Рыбинском и Горьковском водохранилищах и в 8 – 14 раз – в Чебоксарском, что связано с преобладанием ракообразных. Их численность на большинстве участков водохранилищ (индекс N_{cr}/N_{rot}) была более чем на порядок выше таковой коловраток (см. табл. 4). В озёрной части Чебоксарского водохранилища B_{300} достигала 3 – 12 г/м³ (см. табл. 2). Это много выше ее пиковых (0.1 – 0.3 г/м³) июньских значений (Шурганова, Ахметов, 2001). В Рыбинском водохранилище B_{300} почти не отличалась от отмеченной летом 2003 и 2005 гг. (1.6 – 3.9 г/м³), указанные годы тоже были теплыми (Лазарева, 2010).

В оба года в зоопланктоне всех трех водохранилищ преобладали копеподы (> 50% N_{300} и 33 – 39% B_{300}). Второй по численности группой были кладоцеры, составлявшие до 38% N_{300} и >50% B_{300} . Их вклад в формирование B_{300} достигал максимума (> 80%) в планктоне Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища, а также в озёрных участках Горьковского и Чебоксарского водохранилищ. Наибольшее количество коловраток наблюдали в Рыбинском водохранилище (27±5 тыс. экз./м³). В 2008 г. коловратки формировали в среднем 7±2% B_{300} , максимально в Рыбинском водохранилище – до 40%, а в Чебоксарском – до 35% B_{300} . В 2010 г. вклад коловраток в B_{300} был заметен лишь в Главном плёсе Рыбинского водохранилища (10±2%, максимум до 20% B_{300}) и в устье р. Оки (37% B_{300}), на других участках их доля составила < 1% B_{300} .

Положительная статистическая связь содержания хлорофилла с численностью кладоцер ($r = 0.37$, $p < 0.05$) и B_{300} ($r = 0.39$, $p < 0.05$) зарегистрирована только в Рыбинском водохранилище. В Горьковском и Чебоксарском не выявлено зависимости между характеристиками зоо- и фитопланктона, что указывает на отсутствие лимитирования зоопланктона количеством водорослей. Кроме того, в 2010 г. в Чебоксарском водохранилище отмечено достоверное отрицательное влияние высокой концентрации хлорофилла на численность *Daphnia galeata* Sars, 1864 ($F = 11.5$, $R^2 = 20\%$), обусловленное, вероятно, нарушением нормальной работы фильтрационного аппарата дафний. В скоплениях водорослей (Хл $a > 40$ мкг/л) количество *D. galeata* составляло 4±1 тыс. экз./м³, на других участках водоёма – 11±3 тыс. экз./м³.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

Структурные группировки зоопланктона в водохранилищах Волги не всегда четко локализируются в пространстве (Шурганова и др., 2003, 2005; Лазарева, 2010). В период исследования отмечены различия между сообществами озёрных и речных участков, а в Чебоксарском водохранилище – право- и левобережных биотопов (см. табл. 4, рис. 1). Однако в целом структура летнего зоопланктона трех водохранилищ была сходной (рис. 2, а). Отчетливо обособлялись лишь группировки отдельных участков Рыбинского водохранилища (рис. 2, б).

Высокое сходство структуры сообщества было вызвано преобладанием немногих ракообразных. На большинстве станций доминировал лимнический комплекс, представленный обычными для Волги видами *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *T. crassus* (Fischer, 1853), *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) и *D. galeata* (см. рис. 1, а). Локально высокую численность образовывали *Limnoscia frontosa* Sars, 1862, *Daphnia cucullata* Sars, 1862, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848), а в Чебоксарском водохранилище – *D. orghidani* Ne-grea, 1982. Развитию лимнофилов способствовала сравнительно низкая скорость течения в речных участках водохранилищ (см. табл. 3). На станциях с сильным течением было заметно ниже количество видов, обнаруживаемых в пробе ($r = -0.37, p < 0.001$), и численность зоопланктона ($r = -0.31, p < 0.01$).

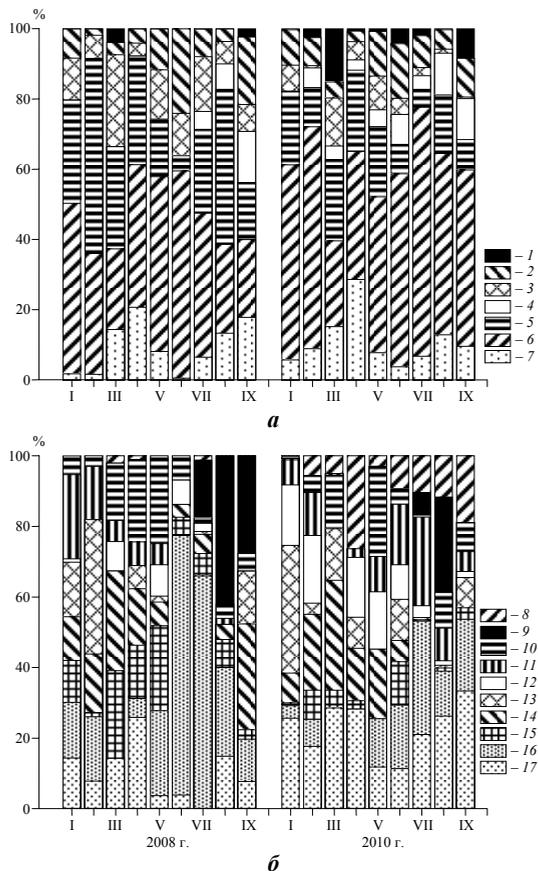


Рис. 1. Относительная численность доминантных видов ракообразных (а) и коловраток (б) различных участков водохранилищ в 2008 и 2010 гг. Участки водохранилищ: I – Главный, II – Моложский, III – Шекснинский и IV – Волжский плесы Рыбинского, V – речной и VI – озерный участки Горьковского, VII – левобережная часть и VIII – правобережная часть речного участка Чебоксарского, IX – озерный участок Чебоксарского. Виды: ракообразные: 1 – *Limnoscia frontosa*, 2 – *Daphnia galeata*, 3 – *Eudiaptomus gracilis*, 4 – *Thermocyclops crassus*, 5 – *T. oithonoides*, 6 – *Mesocyclops leuckarti*, 7 – прочие рачки; коловратки: 8 – *Brachionus angularis*, 9 – *B. calyciflorus*, 10 – *Keratella quadrata*, 11 – *K. cochlearis*, 12 – *Conochilus unicornis*, 13 – *C. hippocrepis*, 14 – *Polyarthra major*, 15 – *Synchaeta pectinata*, 16 – *Euchlanis lucksiana*, 17 – прочие коловратки

Различия между кластерами зоопланктона связаны преимущественно с вариациями состава и численности коловраток. Основными дискриминантными видами, разделяющими кластеры 1, 2, 3 и 5 (см. рис. 2), были *Polyarthra luminosa* Kutikova, 1962 ($F = 27.3$, $L = 0.39$), *Keratella cochlearis* Gosse, 1851 ($F = 13.9$, $L = 0.55$), *Trichocerca similis* Wierzeski, 1893 ($F = 13.9$, $L = 0.55$). Особенно сильно выделялось сообщество коловраток Чебоксарского водохранилища ниже устья р. Оки (см.

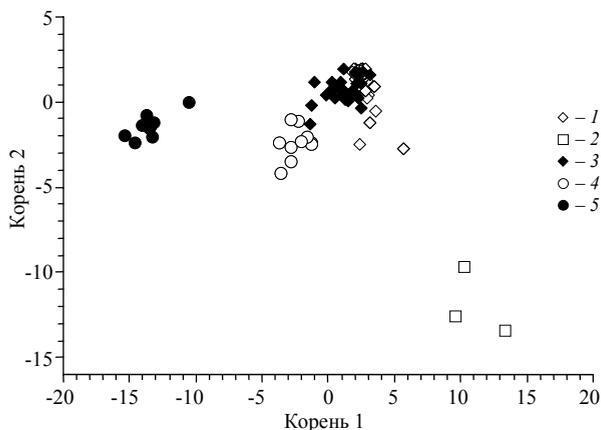


Рис. 2. Дискриминантный анализ различий между группировками зоопланктона в 2008 и 2010 гг. (результаты представлены в координатах первых двух канонических переменных (корней), формирующих 89% дисперсии численности доминантных видов): 1 – Горьковское и Чебоксарское 2008 г., 2 – центр Рыбинского 2008 г., 3 – Горьковское и Чебоксарское 2010 г., 4 – приустьевые участки рек Рени, Унжи, Керженца, Ветлуги и центр Рыбинского в 2010 г., 5 – Шекснинский плёс и восточная часть Главного плёса Рыбинского 2010 г.

наиболее четко прослеживались смены доминантных видов в широтном направлении: *Polyarthra major* Bruckhardt, 1900 доминировала в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, *Euchlanis lucksiana* (Hauer, 1930) и *Keratella quadrata* Müller, 1786 – в Горьковском и Чебоксарском, а *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 вообще была малочисленна. В 2008 г. все они были сравнительно многочисленны (5 – 74% N_{tot}) на большинстве участков исследованных водоёмов.

В целом в 2010 г. в Рыбинском водохранилище состав и соотношение численности доминантов было сходным с таковым позднелетнего зоопланктона в три предшествовавших года (Лазарева, 2010). Для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ обнаружены значительные отличия с полученными ранее данными. Так, в оба года среди доминантов зоопланктона в этих водоёмах отсутствовали *Chydorus sphaericus* Müller, 1785, *Bosmina longirostris* Müller, 1785, *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834). Ранее эти виды относили к многочисленным (Шурганова и др., 2003, 2005).

рис. 1, б). Здесь высокой численности достигали представители рода *Brachionus* (*B. calyciflorus* Pallas, 1766, *B. angularis* Gosse, 1851). Сообщество с доминированием этих коловраток на данном участке отмечали и в предыдущие годы (Шурганова и др., 2003). С 2000 г. зарегистрировано уменьшение различий между лево- и правобережным зоопланктоном, а также рост значения копепод (Шурганова, Ахметов, 2001). Наши данные подтверждают эту тенденцию.

Соотношение численности массовых видов коловраток сильно варьировало на разных участках водохранилищ и год от года (см. рис. 1, б). В жарком 2010 г.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

Жарким летом 2010 г. наблюдали изменение соотношения обилия крупных таксономических групп зоопланктона. Так, соотношение биомассы циклопов и калянид (индекс B_{cyc}/B_{cal}) увеличилось повсеместно в 3 – 9 раз, доля кладоцер в планктоне Рыбинского и Горьковского водохранилищ – в 1.4 – 2 раза (см. табл. 4). Увеличилась также встречаемость коловраток рода *Brachionus* – термофилов и индикаторов эвтрофирования, на большинстве участков возросли значения индекса трофности Е/О (см. табл. 4). Рост B_{300} , индекса B_{cyc}/B_{cal} и доли в сообществе кладоцер происходят при эвтрофировании водоёмов (Тимохина, 2000; Лазарева, 2010). Таким образом, изменения характеристик зоопланктона летом 2010 г. указывали на усиление процесса эвтрофирования водохранилищ. Признаки эвтрофирования по зоопланктону были более четко выражены в северных водохранилищах – Горьковском и, особенно, Рыбинском.

Летний прогрев воды водохранилищ до 24 – 25°C оказывает на зоопланктон преимущественно стимулирующее влияние через усиление процессов обмена и темпа воспроизводства популяций, а также посредством увеличения концентрации пищевых объектов (бактерий и водорослей). Возможны отрицательные эффекты, связанные с формированием дефицита кислорода на участках без течения в штилевую погоду. Однако в 2010 г. температура воды водохранилищ в течение как минимум двух недель достигала значений ($> 27^\circ\text{C}$), при которых вероятно прямое угнетение жизнедеятельности обычных для Волги ракообразных северного происхождения и вытеснение их более теплоустойчивыми видами, выходцами из южных регионов. Подобный прогрев воды обычен для водоёмов-охладителей тепловых и атомных электростанций. Его воздействие на гидробионтов хорошо изучено (Елагина, 1974; Экологические проблемы..., 2001 и др.). В том числе замечено, что дополнительное поступление тепла в течение года стимулирует процессы эвтрофирования водоёмов умеренной зоны (Мордухай-Болтовской, 1974).

Летом 2010 г. во всех трех водохранилищах возросла численность теплолюбивых видов рода *Diaphanosoma* (рис. 3, а), для них температура воды (в среднем $\sim 27^\circ\text{C}$) находилась в пределах экологического оптимума. Для *D. brachyurum* указывают предельную температуру воды 29°C (Коровчинский, 2004), этот вид становится массовым на участках, прилегающим к выпуску подогретых вод ГРЭС (Елагина, 1974). Кроме того, многократно (в 3 – 9 раз) увеличилось количество copepod родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops* (рис. 3, б), в том числе выросла численность индикатора эвтрофирования *T. crassus*. Циклопы этих двух родов южного происхождения в природных водоёмах *M. leuckarti* обитают при температуре до $31 - 37.7^\circ\text{C}$, *T. crassus* и *T. oithonoides* – до $33 - 34^\circ\text{C}$ (Монченко, 1974; Елагина, 1974). В Рыбинском и Чебоксарском водохранилищах *T. crassus* ранее среди массовых видов не отмечен (Шурганова и др., 2001, 2003; Лазарева, 2010), в Горьковском он многочислен в зоне сброса подогретых вод Костромской ГРЭС (Елагина, 1974).

Термический режим водоёмов для кладоцер *D. galeata* и *L. frontosa* был критическим, однако их численность оставалась высокой (см. рис. 3, а). Для северной *L. frontosa* предельная температура, при которой вид обнаруживают в водоёмах, составляет 24°C (Коровчинский, 2004). *Daphnia longispina* (Müller, 1785, sin. *D. ga-*

leata) обычно исчезает из планктона водоёмов при температуре воды выше 25°C (Елагина, 1974; Вербицкий, Вербицкая, 2000; Экологические проблемы..., 2001).

Показателями физиологического состояния гидробионтов служит их способность потреблять пищу, расти и размножаться. Наш анализ живого планктона по-

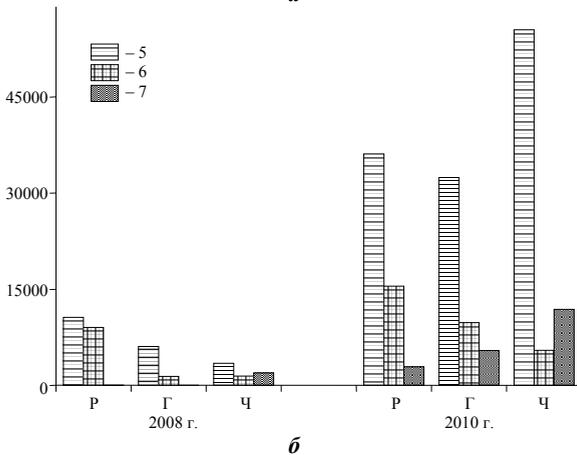
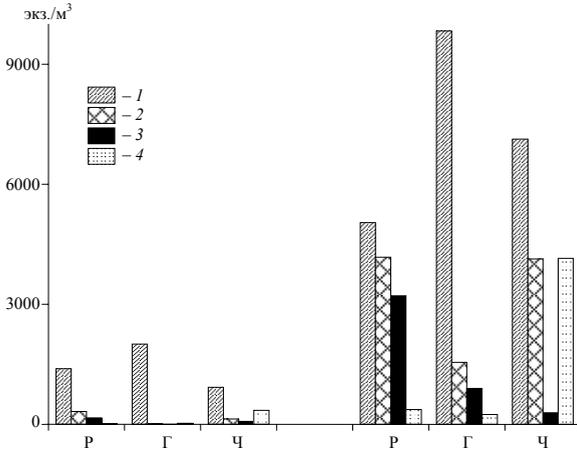


Рис. 3. Средняя численность массовых видов кладоцер (а) и копепод (б) в Рыбинском (Р), Горьковском (Г) и Чебоксарском (Ч) водохранилищах в 2008 и 2010 гг.: 1 – *Daphnia galeata*, 2 – *Limnospira frontosa*, 3 – *Diaphanosoma brachyurum*, 4 – *D. orghidani*, 5 – *Mesocyclops leuckarti*, 6 – *Thermocyclops oithonoides*, 7 – *T. crassus*

казал, что, несмотря на высокую температуру воды, большинство кладоцер активно питались, об этом свидетельствовали высокая наполненность кишечника и интенсивная флюоресценция хлорофилла в них. Обычно скорость фильтрации кладоцер резко снижается при температуре воды > 25°C (Крючкова, 1989).

Количество мёртвых особей на большинстве станций составляло < 1% и лишь в речном участке Чебоксарского водохранилища достигало 3-4% численности популяций. Для сравнения: в зоне влияния подогретых вод ГРЭС доля мёртвых дафний достигала 25% (Экологические проблемы..., 2001). Однако элиминация кладоцер в сбросных водах тепловых электростанций вызвана преимущественно высокой скоростью течения, турбулентностью и содержанием минеральной взвеси в воде, которые травмируют животных физически.

В Горьковском и Рыбинском водохранилищах зарегистрировано пониженное число яиц в кладке *D. galeata*, тогда как в Чебоксарском оно было выше обычного во всех размерных группах рачков (рис. 4). В июле-августе в водохранилищах Волги дафнии вынашивают в среднем около 4 яиц (Лазарева, 2010; Тимохина, 2000). Во всех трех водоёмах была высокой (30 – 33%) доля взрослых самок без яиц в выводковой камере. Обычно она составляет 14 – 22% (Лазарева,

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

2010). Этот показатель возрастает при неблагоприятных условиях, например, при голодании животных, за счет увеличения продолжительности созревания яиц в яичниках и, как следствие, периода между кладками. Чем выше доля взрослых особей без яиц, тем ниже плодовитость популяции и ее численность в будущем. Вероятно, снижение численности доминантных кладоцер как реакция на тепловой шок последует позднее, возможно, даже в следующем году.

Бентосные формы ракообразных и моллюски рода *Dreissena* более других пострадали от перегрева в сочетании с дефицитом растворенного кислорода. Придонные кладоцеры (сем. Chydoridae, Pucroptidae и Macrotrichidae) всегда обнаруживаются в сборах планктона. В 2010 г. они встречались в 2 – 5 раз реже по сравнению с 2008 г. Представители сем. Sidae (*Sida crystallina* Müller, 1776 и *Latona setifera* Müller, 1776) в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах вообще не были найдены, тогда как в 2008 г. сида встречалась в 11 – 50% проб, редкую латону единично регистрировали вблизи пос. Васильсурск. Оба вида сравнительно теплоустойчивы: латона выдерживает 25°C, сида – 28°C (Коровчинский, 2004). Их исчезновение, по-видимому, в большей мере вызвано дефицитом кислорода у дна.

Высокая температура воды отрицательно влияла на количество личинок (велигеров) дрейссены, максимум численности которых приходится на июль-август. В 2010 г. в Рыбинском и Горьковском водохранилищах численность велигеров снизилась в 3 – 10 раз и составила всего 5 ± 1 тыс. экз./м³. Их доля среди пелагических фильтраторов на большинстве участков не превышала 10% (см. табл. 4). В Рыбинском водохранилище на поверхности воды наблюдали мёртвых взрослых

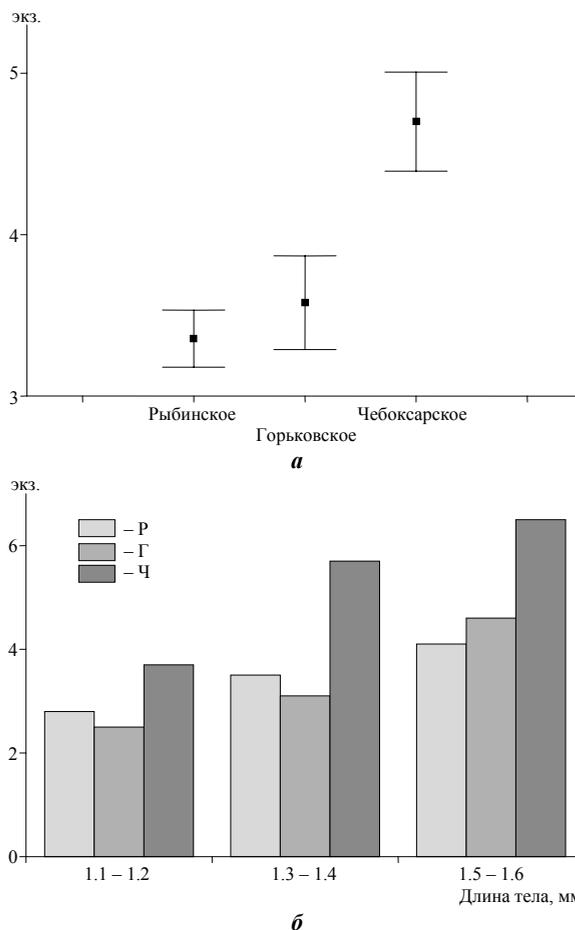


Рис. 4. Среднее количество яиц в кладке *Daphnia galeata* из разных водохранилищ (а) и в различных размерных группах рачков (б). Условные обозначения см. рис. 3

моллюсков. В зоне влияния вод ГРЭС гибель велигеров обычно отмечают при $> 27^{\circ}\text{C}$ (Экологические проблемы..., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оба года наблюдений в зоопланктоне всех исследованных водохранилищ по численности и биомассе доминировали ракообразные. Состав доминантов был сходным. Зарегистрировано снижение видового богатства зоопланктона и его численности на проточных участках с высокой скоростью течения воды.

Содержание хлорофилла было типичным для исследованных водохранилищ в 2008 г., но существенно превышало таковое в аномально жарком 2010 г. Отмечено двойное влияние хлорофилла и, следовательно, количественного развития фитопланктона на численность фильтраторов. В Рыбинском водохранилище рост содержания хлорофилла стимулировал численность кладоцер, в Чебоксарском – наблюдалось снижение численности дафний при высокой (> 40 мкг/л) концентрации пигмента.

Аномально высокая ($> 27^{\circ}\text{C}$) температура воды в 2010 г. способствовала увеличению количества зоопланктона. Изменения структуры сообщества указывали на усиление темпа эвтрофирования экосистем водоёмов. Численность и встречаемость массовых видов изменялись близко к наблюдаемому в условиях высокого прогрева воды в водоёмах-охладителях тепловых и атомных электростанций. Зарегистрировано снижение индивидуальной и популяционной плодовитости кладоцер, хотя их смертность была невысокой ($< 4\%$).

Сочетание прогрева придонных слоев воды с дефицитом кислорода служило основной причиной уменьшения встречаемости бентосных видов ракообразных и низкой численности велигеров дрейссены.

Авторы признательны дирекции и сотрудникам А. С. Литвинову, Ю. В. Герасимову и Г. М. Чуйко Института биологии внутренних вод РАН за организацию комплексных работ и помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А. Б., Салтанкин В. П., Шаранов В. А. Водохранилища. М. : Мысль, 1987. 325 с.
- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л. : Гидрометеиздат, 1973. 270 с.
- Богословский Б. Б., Самохин А. А., Иванов К. Е., Соколов Д. П. Общая гидрология. Л. : Гидрометеиздат, 1984. 422 с.
- Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 319 с.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (Müller, 1785) (Crustacea, Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 62 – 67.
- Елагина Т. С. Влияние сброса подогретых вод Костромской ГРЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биоло-

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

гию водоемов : материалы второго симп. / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1974. С. 49 – 50.

Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.

Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М. : Наука, 1989. 124 с.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / ред. А. И. Копылов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 183 с.

Литвинов А. С., Роуцунко В. Ф. Термическая характеристика водохранилищ волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб. : Гидрометеоздат, 1993. С. 3 – 24.

Литвинов А. С., Роуцунко В. Ф. Региональные изменения климата и колебания элементов экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области / Верх.-Волж. отд-ния Российской экологической академии. Ярославль, 2005. С. 55 – 60.

Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М. : Наука, 2004. 158 с.

Минеева Н. М. Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 31 – 40.

Минеева Н. М. Итоги исследования продукции планктона волжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 42 – 49.

Минеева Н. М., Литвинов А. С., Степанова И. Э., Кочеткова М. Ю. Содержание хлорофилла и факторы пространственного распределения в водохранилищах Средней Волги // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 68 – 77.

Монченко В. И. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы. Киев : Наук. думка, 1974. 450 с.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Формы воздействия тепловых и атомных электростанций на жизнь водоемов // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов : материалы второго симп. / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1974. С. 107 – 109.

Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2000. 193 с.

Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Артельный Е. В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2003. №3. С. 297 – 304.

Шурганова Г. В., Ахметов Л. И. Изменение некоторых характеристик видовой структуры зоопланктоценозов речного участка Чебоксарского водохранилища в ходе экзогенной сукцессии // Вестн. Нижегород. ун-та. 2001. № 1(2). С. 103 – 108.

Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Крылов А. В., Артельный Е. В. Пространственное размещение и особенности основных зоопланктоценозов Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод : беспозвоночные. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. С. 384 – 396.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.

Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Bd. 167. S. 191 – 194.

SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic Methodology. Paris : UNESCO, 1966. P. 9 – 18.