

УДК [574.583 (28):591]001.573

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

© 2006 Г.В. Шурганова, В.В. Черепенников

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

На основе единого представления видовой структуры зоопланктоценозов в многомерном векторном пространстве численности видов дан анализ формирования и развития зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги. Кластерным анализом, по определенной мере близости видовой структуры сообществ, выделены акватории, занимаемые основными зоопланктоценозами Чебоксарского и Горьковского водохранилищ. Введены векторы «дискриминантных» численностей, с помощью которых оценены различия видовой структуры и установлены границы сообществ. Для определения скоростей изменения видовой структуры предложено использовать векторы ее годовых перестроек. На их основе проведен анализ многолетней динамики видовой структуры зоопланктоценозов.

Решение одной из фундаментальных и традиционных проблем водной экологии – проблемы идентификации сообществ гидробионтов, оценки их пространственного размещения и установления границ остается актуальным и в наше время. Водные сообщества менее определены в пространстве, чем наземные, их труднее выделить, идентифицировать, указать отличительные признаки. Кроме того, под воздействием комплексов факторов сообщества меняют свои границы. В связи с этим точное и однозначное выделение зоопланктоценозов имеет важное значение, так как «замешивание» в массив данных проб, принадлежащих разным сообществам, может существенно исказить представления об их видовой структуре и динамике развития.

В настоящей работе для идентификации основных зоопланктонных сообществ, установления их пространственного размещения и многолетней динамики был использован метод многомерного векторного анализа, предложенный нами ранее [1, 2, 3]. Каждой i -ой популяции вида гидробионтов, определенных в пробе, сопоставлялась соответствующая i -ая ось N -мерной ортогональной системы координат. Число N -мерность системы координат равнялось числу видов в исследу-

емом биоценозе. Отображение j -ой пробы в многомерном пространстве представлялось в этом случае точкой A_j ($a_{1j}, a_{2j}, a_{3j} \dots a_{Nj}$), где a_{ij} – численность (биомасса) популяции i -го вида в j -й пробе как значение i -й координаты в N -мерной ортогональной системе координат. Положим для простоты, что j -я пробы соответствует составу j -го ценоза. В таком представлении, каждому j -му ценозу может быть сопоставлен вектор A_j , начинающийся в начале системы координат и заканчивающийся в точке A_j . Характер структурно-функциональных связей в зоопланктоценозе в таком представлении определялся положением единичного вектора A_{j1} в направлении вектора A_j . Компоненты единичного вектора A_{j1} – a_{ij1} , равные долям i -го вида в общей численности находились известным образом:

$$\alpha_{ij1} = \frac{\alpha_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^N \alpha_{ij}^2}} .$$

J -й и k -й зоопланктоценозы считались принадлежащими к одному типу, если были достаточно близки векторы A_{j1} и A_{k1} .

К сожалению, в настоящее время не существует прямых алгоритмов построения схемы структурно-функциональных связей ви-

дов, составляющих ценоз. Еще В.Н. Беклемишев [4] отмечал, что определенные сочетания организмов устойчивы, а промежуточные между ними – неустойчивы. Другими словами, устойчивые структурно-функциональные связи в сложившемся ценозе регулируют динамический баланс между численностями (биомассами) различных видов. Этот баланс определяет как видовой состав биотического сообщества, так и соотношение численностей отдельных видов. Поэтому доли численностей отдельных видов характеризуют структурно-функциональные связи [1]. Степень близости векторов (зоопланктоценозов) характеризовалась величиной скалярного произведения вектора A_{jl} на вектор A_{kl} , равного $\sum_{i=1}^N \alpha_{ijl} \alpha_{ikl}$.

Определенная таким образом мера близости изменялась от 0 для зоопланктоценозов, не содержащих общих видов, до 1 для зоопланктоценозов с идентичной видовой структурой. Далее проводилась кластеризация видовой структуры зоопланктоценозов на станциях отбора проб по этому параметру. Нужно отметить, что примененный метод представляет собой несколько модифицированный метод Браун-Бланке [5].

Описанная процедура была применена для выделения связных областей пространственного размещения зоопланктоценозов Чебок-

сарского и Горьковского водохранилищ по данным многолетних наблюдений (1981-2002 гг.). Для Чебоксарского водохранилища было установлено, что на начальном этапе его существования происходили значительные перестройки пространственного размещения зоопланктоценозов и возникновение новых. Анализ этих процессов позволил установить, что из исходных двух речных лево- и правобережного зоопланктоценозов на акватории последнего уже на второй год существования водохранилища (1982 г.) возник новый зоопланктоценоз. К 1985 г. этот зоопланктоценоз разделся на переходный и озерный планктоценозы. При этом первоначально небольшая акватория озерного зоопланктоценоза, примыкающая к Чебоксарской ГЭС, с течением времени увеличивалась за счет сокращения акватории переходного. Это сопровождалось ростом различий видовой структуры переходного и озерного планктоценозов. В то же время исходные различия лево- и правобережного речных зоопланктоценозов становились менее существенными, а акватории, занятые ими, сокращались. Перестройки видовой структуры зоопланктоценозов за более чем двадцатилетний период существования Чебоксарского водохранилища были направлены в сторону усиления лимнофильных черт. В результате, на современном этапе существования водохранилища



Рис. Пространственное размещение зоопланктоценозов Чебоксарского

водохранилища:

- - левобережный речной,
- ▲ - правобережный речной,
- - переходный,
- ★ - озерный

отчетливо выделяются четыре основных зоопланктоценоза с характерными для них особенностями видовой структуры: лево- и правобережные речные, занимающие, соответственно, лево- и правобережные участки водохранилища от устья р. Оки до Лысково, переходный и озерный, размещенные на акватории водохранилища от Лысково до Васильсурска и от Васильсурска до Чебоксарской ГЭС.

По видовой структуре левобережный речной зоопланктоценоз представляет собой трансформированный и существенно обедненный количественно зоопланктоценоз озерной части Горьковского водохранилища. Наиболее многочисленными видами ракообразных в нем являются *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, а также науплиальные и копеподитные стадии *Copepoda*. Наиболее масовыми представителями коловраток являются виды родов *Euchlanis*, *Keratella*, *Synchaeta*, *Lecane*, а также *Brachionus calyciflorus*.

Правобережный речной зоопланктоценоз, находящийся под формирующим влиянием вод р. Оки является реофильным. Наибольшее число видов зоопланктона принадлежит коловраткам, преимущественно представителям рода *Brachionus*. Коловратки являются наиболее многочисленной группой зоопланктона. Веслоногие и ветвистоусые ракообразные характеризуются меньшей численностью и видовым богатством по сравнению с коловратками. Среди веслоногих преобладают науплиальные и копеподитные стадии *Copepoda*, *Mesocyclops leuckarti*; среди ветвистоусых – *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cristata* и др.

Зоопланктоценоз переходного участка водохранилища включает как лимнофильные, так и реофильные черты. Наряду с лимнофильными коловратками *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, *Conochilus unicornis* здесь присутствуют представители реофильного планктона, преимущественно *B. calyciflorus*. Преобладающими видами раккового планктона здесь являются *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Ceriodaphnia quadrangula*,

Diaphanosoma brachyurum, а также науплиальные и копеподитные стадии *Copepoda*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* и др.

Зоопланктоценоз озера Чебоксарского водохранилища типично лимнофильный. Видовая структура озера отличается значительным преобладанием ракообразных, преимущественно *Cladocera*. Доминирующими видами в этом ценозе являются *Daphnia galeata* и *Chydorus sphaericus*. Существенно уступают им по численности следующие виды ветвистоусых: *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cristata*. Веслоногие представлены преимущественно их науплиальными и копеподитными стадиями *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops strenuus*, *Mesocyclops crassus* и др. Коловратки в озере представлены малочисленны.

Таким образом, на акватории Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования размещены четыре зоопланктоценоза, занимающие пространственно непрерывные области с характерной для них видовой структурой. Два из них – левобережный речной и озерный – являются лимнофильными, правобережный речной – реофильным, переходный сочетает лимнофильные и реофильные черты.

В Горьковском водохранилище, более старом чем Чебоксарское, за последние 20 лет не произошло существенных изменений пространственного распределения зоопланктоценозов. Но, в отличие от Чебоксарского водохранилища, характеризующегося консолидированным размещением его основных зоопланктоценозов, в Горьковском водохранилище они размещены некомпактно [3]. Во все годы исследований на акватории Горьковского водохранилища присутствовали лимнофильные зоопланктоценозы с характерной для них видовой структурой. Так, две пространственно непрерывные области Горьковского водохранилища характеризуются сходством видовой структуры зоопланктона. Первая из них занимает верхний речной участок водохранилища (от плотины Рыбинской ГЭС до г. Костромы), вторая – озерный участ-

ток Горьковского водохранилища. Состав видов и групп организмов этих зоопланктоценозов представляет собой типичный комплекс пелагобионтов водохранилищ. Наиболее многочисленными видами здесь являются *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Conochilus unicornis*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*. При этом по численности доминируют копеподитные и науплиальные стадии веслоногих. Поскольку зоопланктоценозы, обладающие сходной видовой структурой, тем не менее размещены некомпактно, их нельзя считать одним ценозом, но ценозами, принадлежащими к одному типу.

На участке нижней речной части водохранилища (выше и ниже г. Кинешмы, а также в правобережье у г. Юрьевца) размещен пространственно достаточно компактно зоопланктоценоз, лидирующее положение в общей численности которого занимает пелагическая коловратка *Conochilus unicornis*. Наименее компактно в пространстве размещены зоопланктоценозы третьего типа, находящиеся на правобережных станциях ниже г. Ярославля и выше г. Кинешма. Площадь акватории водохранилища, занятой этими ценозами, наименьшая в сравнении с ценозами первых двух типов. Видовая структура ценозов этого типа характеризуется присутствием двух доминантов: *Bosmina coregoni* и *B. longirostris*. Значительно уступают им следующие по численности коловратки *Conochilus unicornis*, ювенильные стадии веслоногих, *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata*.

Анализ результатов показал, что основным фактором, определяющим степень пространственной консолидации основных зоопланктоценозов водохранилищ Средней Волги, является гидрологический режим, и преимущественно уровень водообмена. Высокий водообмен Чебоксарского водохранилища приводит к тому, что пространственное размещение сообществ зоопланктона приобретает консолидированный, компактный характер. Та же причина приводит и к отличию экологических характеристик ценозов этих водохранилищ. Так, сообщество правобережной речной части Чебоксарского водохрани-

лища носит реофильный характер, а ценоз переходного речного участка сочетает как реофильные, так и лимнофильные черты.

Для оценки различий видовой структуры выделенных зоопланктоценозов нами предложено использовать векторы «дискриминантных» численностей. Вектор $A_j A_{j+1}$ соединяющий точки изображающие j -й и $j+1$ -й ценозы, характеризуют различия между ценозами. В работе [6] показано, что можно на этом векторе определить положение «границной точки», разделяющей ценозы в пространстве численностей видов. Другими словами, можно определить видовую структуру, ориентируясь на дискриминантные виды, где понятия «больше»-«меньше» однозначно определяют принадлежность пробы к тому или иному ценозу.

Вектор $A_j A_{j+1}$ можно разделить на количественные и структурные компоненты [7]. Для этого представим вектор $A_j A_{j+1}$ как сумму двух векторов. Первый вектор коллинеарен вектору A_j , т.е. имеет то же самое соотношение численностей видов, а потому характеризует лишь количественные различия зоопланктоценозов. Второй вектор направлен по нормали к вектору A_j и характеризует изменение соотношений в численностях видов, то есть структурные отличия зоопланктоценозов. При этом однонаправленное для всех видов увеличение или снижение численности организмов ценоза с сохранением соотношения численностей видов – количественные составляющие изменений, не приведут к изменению структуры сообщества и, по всей видимости, мало отразятся на его функционировании. Изменение же видового состава и соотношения численностей отдельных видов влечет за собой структурные перестройки ценоза вплоть до возникновения нового с определенным сочетанием видов и характерными для него количественными показателями развития. Естественно, этот факт находит отражение и в отличиях единых образов ценозов, таких, например, как мультифрактальные спектры, являющиеся единими геометрическими образами видовой структуры гидробиоценозов [8-12]. Так, ценозы, содержащие в различиях видовой структуры лишь

количественную составляющую, имеют совершенно идентичные мультифрактальные спектры, а присутствие различий структурных составляющих ведут к различиям мультифрактальных спектров.

Покомпонентные представления векторов количественных и структурных различий – это таблицы численностей видов, определяющих количественные и структурные различия ценозов. Наиболее значительные структурные отличия установлены для переходного и озерного ценозов Чебоксарского водохранилища. Показано, что в озерном ценозе наиболее существенный вклад в структурные различия по отношению к переходному зоопланктоценозу вносит возрастание доли ветвистоусых раков *Daphnia galeata* и *Chydorus sphaericus*, а также копеподитных стадий веслоногих. При этом в озерном ценозе по сравнению с переходным снижается доля численности как лимнофильных коловраток *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, так и реофильных – *Brachionus calyciflorus*. Структура озерного зоопланктоценоза характерна для озеровидных расширений и приплотинных пlesов волжских водохранилищ.

Таким образом, использование метода многомерного анализа позволяет более точно сравнивать видовую структуру зоопланктоценозов. При этом выделяются количественные и структурные различия. На этой основе возможна достаточно точная идентификация сообществ по их видовой структуре. При большой величине вектора дискриминантных численностей зоопланктоценозы могут быть отнесены к одному типу видовой структуры только в том случае, если структурная составляющая различий невелика. Этот подход позволяет более точно идентифицировать сообщества по их видовой структуре, чем широко используемые в гидробиологии и экологии методы.

Естественно, изменение пространственного размещения зоопланктоценозов водохранилищ Средней Волги сопровождалось значительными перестройками их видовой структуры. К сожалению, в настоящее время проблема описания динамики перестройки видовой структуры остается еще мало разра-

ботанной. Большинство публикаций содержат сведения о качественных изменениях сообществ. В то же время исследование динамики требует определения скорости перестройки, а это, в свою очередь, подразумевает необходимость «количественного» описания изменяющегося объекта. Для описания динамики перестройки видовой структуры сообщества нами предложено определять вектор его годовой перестройки, соединяющий точки – изображения видовой структуры сообщества в предшествующий и последующий годы. Все параметры этого вектора характеризуют абсолютную скорость изменений, произошедших за год. Эти изменения, так же как и вектор дискриминантных численностей, имеют как количественные, так и структурные составляющие.

В результате исследований установлено, что в основных зоопланктоценозах Чебоксарского водохранилища имели место два вида динамики видовой структуры. Первый – это типичная динамика процесса сукцессии, характерная для правобережного речного и переходного ценозов, при которой в первые годы существования водохранилища скорости перестройки имели большую величину, но процесс носил колебательный характер, в связи с чем суммарные результатирующие перестройки за этот период невелики. С течением времени скорости убывали и выявлялось направление накапливающихся изменений.

Второй вид динамики наблюдался в озерном зоопланктоценозе. Здесь сукцессия носила двухэтапный характер со сменой направления перестройки. В первые годы существования водохранилища на фоне интенсивного сокращения численности реофильных коловраток произошло значительное увеличение количества ювенильных стадий веслоногих, а также ветвистоусых ракообразных. С пятого года существования водохранилища характер перестроек озерного ценоза существенно изменился. Отличительной особенностью в этот период было существенное возрастание численности ветвистоусых ракообразных, а также менее заметное – копеподитных стадий веслоногих раков. Важно

отметить, что смена направления перестройки в этом ценозе произошла в отсутствии существенных изменений внешних условий и без значительных колебаний скорости, в отличие от первых лет после зарегулирования стока, что позволяет предположить естественность этого процесса. Результирующие изменения видовой структуры в этом ценозе оказались наибольшими. Наименее устойчивые процессы перестройки наблюдались в левобережном речном ценозе. Скорости сукцессии в этом ценозе имели большую величину на протяжении всего периода наблюдений, сравнимую со скоростями первых лет в других ценозах, что объясняется непрерывным и значительным антропогенным воздействием на этот ценоз.

В основных ценозах Горьковского водохранилища не происходило кардинальной перестройки видовой структуры зоопланктона, однако от года к году наряду с изменением численности доминирующих видов происходила смена субдоминантов. Так, в озерном зоопланктоценозе Горьковского водохранилища наряду с общим снижением численности зоопланктона наблюдалось изменение соотношения численности доминантов и субдоминантов [3].

Таким образом, единое представление видовой структуры зоопланктоценозов в многомерном векторном пространстве численности видов дало возможность проанализировать формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги. На основе кластерного анализа в много-

мерном векторном пространстве выделены основные зоопланктоценозы Чебоксарского и Горьковского водохранилищ. Установлено, что основным фактором, определяющим степень пространственной консолидации зоопланктоценозов водохранилищ Средней Волги, является гидрологический режим. Определение векторов «дискриминантных» численностей зоопланктоценозов привело к возможности найти границы их пространственного размещения. Выделение количественных и структурных составляющих векторов «дискриминантных» численностей позволило более точно оценить различия видовой структуры сообществ и провести их идентификацию. Для нахождения скоростей изменения видовой структуры во времени предложено использовать векторы годовых перестроек. На этой основе дан анализ многолетней динамики видовой структуры зоопланктоценозов. В Чебоксарском водохранилище выявлены два вида динамики перестройки видовой структуры планктонных сообществ. Показано, что в озерном зоопланктоценозе перестройка носила двухэтапный характер со сменой направления.

Использование представления видовой структуры в многомерном векторном пространстве численностей видов дает возможность более точного описания и анализа процессов, происходящих в гидробиоценозах, чем широко используемые в гидробиологии и экологии методы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Артельный Е.В. Использование многомерного векторного анализа для оценки пространственного размещения зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: Тезисы докл. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003.
2. Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Оценка динамики соотношения численностей популяций гидробионтов Чебоксарского водохранилища с использованием метода многомерного векторного анализа // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар: Коми НЦ Уро РАН, 2004. Ч. 1.
3. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Крылов А.В., Артельный Е.В. Пространственное размещение и особенности зоопланктоце-

- нозов Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005.
4. *Беклемишев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 2.
 5. *Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003.
 6. *Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В.* Динамика численности дискриминантных видов основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжск. экол. журн. 2004. № 2.
 7. *Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Гелашивили Д.Б., Артельный Е.В.* Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа // Изв. Самар. НЦ РАН. 2004. Т. 6, №2.
 8. *Гелашивили Д.Б., Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Розенберг Г.С.* Мультифрактальность видовой структуры гидробиоценозов Волжского бассейна // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 3: Тез. докл. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003.
 9. *Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В.* Степенной закон самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжск. экол. журн. 2004. № 3.
 10. *Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н.* Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Всерос. конф. Ярославль: ЯГТУ, 2002.
 11. *Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н.* Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005.
 12. *Шурганова Г.В., Черепенников В.В.* Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов водохранилищ Средней Волги (на примере Горьковского и Чебоксарского) // Вестн. Нижегород. ун-та. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9).

ZOOPLANKTONIC COMMUNITIES FORMING AND DEVELOPMENT IN MIDDLE VOLGA RESEVOIR

© 2006 G.V. Shurganova, V.V. Cherepennikov
Nizhni Novgorod State University, Nizhni Novgorod

It is given the impact analysis of the zooplanktonic communities, appertain to the middle Volga reservoir storage. The generic parameters of the zooplanktonic communities were represented at the many-dimensional vector manifold. It was distinguished by cluster analysis in the measure of association the spacing the Cheboksarskoe and Gorkovskoe reservoir storage's the main zooplanktonic communities. The estimation of differences the generic parameters of the zooplanktonic communities was investigated on basis of discriminant crew sizes vectors. The vectors of yearly structural adjustments accepted standard of the reconstruction's velocity. Long-term observations of dynamics the structural adjustments were analysed.