

## ФАУНА И ЭФФЕКТЫ ГОМОГЕНИЗАЦИИ ВИДОВОГО СОСТАВА ЗООПЛАНКТОНА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ МАЛОГО ПРИТОКА РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В АНОМАЛЬНО ЖАРКИЙ ПЕРИОД

© 2014 С.Э. Болотов<sup>1</sup>, А.О. Айрапетян<sup>2</sup>, А.В. Крылов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок

<sup>2</sup> Институт гидроэкологии и ихтиологии НЦ зоологии и гидроэкологии НАН РА, г. Ереван

Поступила 16.06.2014

Приведены результаты изучения фауны зоопланктона водной системы малого притока, его устьевой области и водохранилища, а также дана оценка изменений видового состава зоопланктона устьевой области притока в условиях погодных-климатических аномалий.

Показано, что в устьевой области притока, по сравнению со смежными участками реки и водохранилища, происходит увеличение таксономического богатства, систематического разнообразия и таксономической сложности зоопланктона. Под влиянием погодных термических аномалий нарушается фоновая структура сходства видового состава зоопланктона гидроэкологических зон устьевой области, снижается их фаунистическое своеобразие и наблюдается биотическая гомогенизация фауны зоопланктона.

**Ключевые слова:** фауна, зоопланктон, река, водохранилище, устьевая область, температура воды, аномальные климатические условия, биотическая гомогенизация

### ВВЕДЕНИЕ

Устьевые области малых и средних притоков равнинных водохранилищ – протяженные (от 2 до > 50 км [7]) участки, которые по продольному профилю характеризуются неоднородностью водных масс [3,6].

Сведения о гидроэкологическом режиме устьевых областей притоков равнинных водохранилищ ограничены, а имеющиеся данные о развитии зоопланктона этих биотопов противоречивы.

Изучение физико-химических параметров водных масс устьевой области р. Ильдъ позволило провести ее районирование и, по аналогии с районированием устьев притоков морей и крупных озер [5], выделить 3 основные гидроэкологические зоны: ПА – переходная притока с преобладанием речных вод, ПВ – фронтальная, характеризующаяся значительными вертикальными градиентами с отчетливым расслоением более минерализованных речных и опресненных водохранилищных вод, и ПС – переходная приемника с преобладанием водных масс водохранилища.

В рамках изучения биологического режима устьевой области р. Ильдъ получены первые сведения о структуре и количественной динамике сообществ зоопланктона [2], описаны экологические корреляции с приоритетными факторами среды, в том числе в период термических аномалий жарких лет [1].

Однако специальных работ, обобщающих ретроспективные и современные данные о фауни-

стическом разнообразии зоопланктона устьевой области притока в сравнении с граничными экосистемами реки и водохранилища, особенно, в условиях долговременных погодных аномалий ранее не проводилось.

Цель работы – охарактеризовать таксономическое разнообразие фауны зоопланктона устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища и оценить ее изменения в условиях погодных-климатических аномалий жарких лет.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы зоопланктона проводили 1–2 раза в месяц с мая по октябрь 2009–2011 гг. в зоне свободного течения реки Ильдъ (ст. 1-2), ее устьевой области – переходной зоне притока (ст. 2А, районирована и обследована только в 2011 г.), фронтальной (ст. 3-4,4А) и переходной зоне приемника (ст. 5-7) и Волжском плесе Рыбинского водохранилища (ст. 8).

Зоопланктон собирали на медиали: на мелководных участках ведром, на глубоководных – планктоботометром объемом 5 л в столбе воды от поверхности до дна. Через газ с размером ячеек 64 мкм процеживали 20–60 л воды, пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике [4].

Анализ данных таксономического состава зоопланктона выполнен с применением запатентованной компьютерной программы «FW-Zooplankton», разработанной в Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН.

В качестве формальных показателей сложности таксономической структуры сообществ применяли индекс средней таксономической отличительности (AvTD Δ+), характеризующий таксономическое разнообразие зоопланктона, и индекс варибельности таксономической отличительно-

Болотов Сергей Эдуардович, младший научный сотрудник, alhimikhmu@yandex.ru; Айрапетян Арmine Овсеповна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, armmينو@yandex.ru; Крылов Александр Витальевич, доктор биологических наук, профессор, krylovamik@gmail.com

сти (VarTD 1+), отражающий меру сложности иерархического дерева таксоцена.

Классификация сообществ зоопланктона выполнена путем иерархического кластерного анализа методом Варда с реализацией элементов дисперсионного анализа. Надежность кластерных решений оценивали процедурой бутстрепа для 999 пермутаций: кластеры признавали значимыми при уровне бутстреп-поддержки  $\geq 70$ . Многомерную ординацию сообществ осуществляли методами неметрического шкалирования (nMDS).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обобщение оригинальных данных и неопубликованных архивных материалов позволило установить, что зоопланктон водной системы малого притока, – реки Ильдь, и Волжского плеса Рыбинского водохранилища сложен достаточно разнообразным составом и включает в себя 238 видов (в том числе внутривидовых форм – 258), из которых коловраток – 144 (60,5%), ветвистоусых – 65 (27,3%) и веслоногих ракообразных – 29 (12,2%) видов (табл. 1).

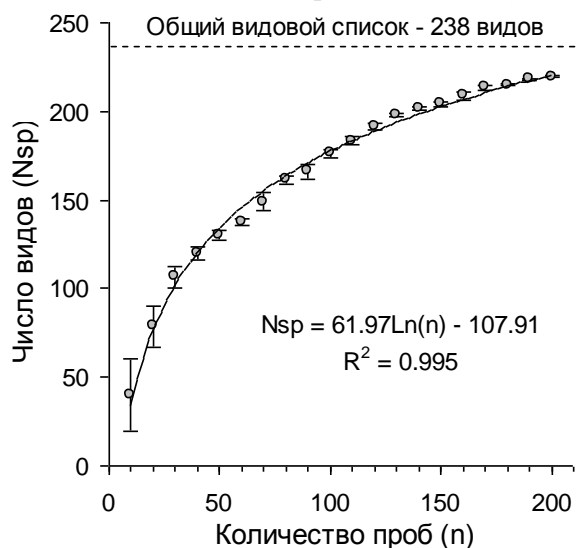
**Таблица 1.** Распределение числа видов в семействах локальных фаун зоопланктона водной системы р. Ильдь – малого притока равнинного водохранилища

Семейство	Станция										Всего видов
	1	2	2А	3	4	4А	5	6	7	8	
<b>ROTIFERA</b>											
Asplanchnidae	0	1	1	5	5	5	5	5	4	3	5
Bdelloidea	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Brachionidae	14	12	5	15	11	11	10	12	13	9	19
Collothecidae	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Conochilidae	2	2	1	4	3	2	3	4	4	3	5
Dicranophoridae	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Euchlanidae	5	6	3	5	3	2	1	4	4	3	8
Flosculariidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Gastropodidae	2	2	0	4	2	1	4	3	3	0	4
Hexarthriidae	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Lecanidae	11	9	5	8	3	3	4	4	4	4	14
Lepadellidae	3	3	1	4	1	0	0	0	0	1	5
Lindiidae	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Mytilinidae	5	4	1	4	2	1	0	2	3	1	5
Notommatidae	5	7	1	4	1	1	1	1	2	1	12
Philodinidae	3	3	0	6	3	2	3	3	2	1	7
Ploima gen. sp.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Proalidae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scaridiidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Synchaetidae	7	8	6	11	10	10	11	11	12	14	17
Testudinellidae	3	2	2	3	3	1	2	4	3	2	5
Trichocercidae	7	10	5	13	9	13	10	8	10	11	19
Trichotriidae	2	2	2	2	1	2	2	2	1	2	3
Trochosphaeridae	2	1	1	3	3	3	3	4	3	2	4
<b>CLADOCERA</b>											
Bosminidae	4	3	1	4	4	4	4	4	4	4	4
Cercopagididae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Chydoridae	14	16	11	12	10	7	10	13	8	8	26
Daphniidae	8	9	6	10	10	8	10	12	6	8	18
Eurycercidae	1	1	0	2	1	0	1	1	0	0	2
Pyocryptidae	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
Leptodoridae	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Macrothricidae	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	5
Moinidae	0	1	1	2	1	2	1	1	1	0	2
Polyphemidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Sididae	2	1	3	4	4	4	4	4	4	4	4
<b>COPEPODA</b>											
Cyclopidae	6	9	6	11	13	11	14	17	11	15	23
Diaptomidae	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2
Temoridae	0	0	1	3	1	2	3	3	2	3	4
<b>ВСЕГО ВИДОВ:</b>											238

Среди коловраток отмечены представители 24 семейств, из которых наибольшим богатством отличаются сем. Brachionidae – 31 вид и формы, сем. Trichocercidae – 21 вид и формы, сем. Synchaetidae – 17 видов, сем. Lecanidae – 15 видов

и форм и сем. Notommatidae – 13 видов и форм. Ветвистоусые ракообразные представлены 11 семействами. Таксономическое богатство Cladocera главным образом формируют представители сем. Chydoridae (26 видов) и сем. Daphniidae (18 ви-

дов); в меньшей степени – представители сем. Macrothricidae (5 видов), сем. Bosminidae (4 вида) и сем. Sididae (4 вида). Фауну веслоногих ракообразных составляют представители подсемейств Cycloporinae (17 видов) и Eucycloporinae (6 видов), сем. Temoridae (4 вид), сем. Diaptomidae (2 вида).



**Рис 1.** Кривая зависимости числа обнаруженных видов зоопланктона в фаунистическом списке от объема наблюдений (по материалам интегральных проб за 2009-2011 гг.)

Полнота выявленного видового богатства оценивается степенью насыщения кумулятивной

**Таблица 2.** Показатели таксономического богатства, систематического разнообразия и таксономической сложности фауны зоопланктона гидроэкологических зон водной системы реки Ильдь и Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Показатель	I		IIA	IIB			IIC			III
	1	2	2A	3	4	4A	5	6	7	8
Число видов	153		67	171			155			107
	117	123		149	112	103	114	131	111	
Число родов	69		41	72			65			52
	58	58		66	57	50	53	61	54	
Число семейств	32		24	32			30			27
	28	32		32	30	28	28	30	27	
Среднее число	4.78		2.79	5.34			5.17			3.96
	4.18	3.84		4.66	3.73	3.68	4.07	4.37	4.11	
	2.16		1.71	2.25			2.17			1.93
2.07	1.81	2.06		1.90	1.79	1.89	2.03	2.00		
видов в роде	2.22		1.63	2.38			2.38			2.06
	2.02	2.12		2.26	1.96	2.06	2.15	2.15	2.06	
AvTD Δ <sup>+</sup>	96.81		96.67	97.04			96.74			96.39
	96.93	96.85		97.36	97.00	96.55	96.83	96.94	96.96	
VarTD Λ <sup>+</sup>	175.06		175.48	159.36			173.07			193.61
	169.19	175.39		148.07	160.21	195.11	171.74	160.60	165.80	

Максимальное фаунистическое богатство, систематическое разнообразие и сложность фауны зоопланктона формируется в устьевой области притока, и, главным образом, ее фронтальной зоне, где происходит контакт разнотипных водных масс реки и водохранилища, и которую по совокупности признаков (повышенное видовое богатство, развитие краевого эффекта) мы определяем как экотон [3].

кривой изменения обнаруженного числа видов в зависимости от количества просмотренных проб. Полученная для изученной водной системы р. Ильдь оценка полноты выявленного видового богатства зоопланктона может быть аппроксимирована логарифмической функцией с асимптотическим насыщением при 210 видах (рис. 1). Учитывая, что общий список фауны зоопланктона водной системы притока и приемника включает 238 видов, а зона плато «кривой сборщика» устанавливается на 210 видах, можно говорить о том, что видовой состав зоопланктона выявлен достаточно полно и значительного расширения фаунистического списка в ходе последующих исследований ожидать не следует.

Минимальные значения таксономического богатства, систематического разнообразия и таксономической сложности фауны зоопланктона наблюдали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (табл. 2). Более высокими, по сравнению с водохранилищем, значениями параметров фауны зоопланктона характеризуется зона свободного течения притока, отличающаяся значительным разнообразием речных биотопов (наличие зарослей, различия в интенсивности водообмена, прогреваемости и др.) и видимым стоковым течением (0,3-0,7 м/с), обуславливающим обогащение фауны за счет дрефта планктона с территории водосбора.

Сравнительный анализ видового состава зоопланктона показывает, что из 238 обнаруженных видов общими для районированных гидроэкологических зон являются только 39. Это преимущественно эврибионтные, а также некоторые зарослевые и прибрежные виды с широким ареалом распространения. Основную их долю составляют коловратки (26 видов), в меньшей степени – ракообразные, из которых Cladocera – 10, Copepoda

– 3 вида. К видам, общим для всех гидроэкологических зон, относятся коловратки *Asplanchna priodonta*, *Bdelloida spp.* (non det.), *Brachionus angularis*, *B. diversicornis*, *B. quadridentatus*, *Cephalodella gibba*, *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis dilatata*, *E. incisa*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Lecane lunaris*, *Mytilina ventralis*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. longiremisa*, *P. luminosa*, *P. major*, *Pompholyx sulcata*, *Synchaeta tremula*, *Testudinella patina*, *Trichocerca (D.) similis*, *Trichocerca capucina*, *T. cylindrica*, *T. pusilla*, *Trichotria pocillum*, ветвистоусые рачки – *Alona rectangula*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Disparalona rostrata*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*, и веслоногие ракообразные – *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops crassus*, *T. oithonoides*.

В зоне свободного течения наиболее часто встречается *Euchlanis dilatata* (P=75%), реже (50–58%) — *Bdelloida sp.*, *Testudinella patina*, *Trichotria pocillum* и копепоиды *Cyclopoidea*. Высокой встречаемостью (P=75–100%) в переходной зоне притока характеризуются коловратки *Bdelloida ssp.*, *E. dilatata*, *Lecane lunaris*, *Testudinella patina*, *Trichotria pocillum*, а также ракообразные *Thermocyclops oithonoides* и *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Chydorus sphaericus*, являющиеся индикаторами мезоэвтрофных вод. В зоопланктоне фронтальной зоны наиболее часто (P=80–95%) встречаются *Trichocerca capucina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops oithonoides*; высока встречаемость (>70%) видов-индикаторов мезоэвтрофных вод: *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra euryptera*, *Pompholyx sulcata*, *Bosmina longirostris* и *Daphnia cucullata*. К наиболее часто встречающимся (P=75–100%) видам зоопланктона переходной зоны приемника относятся *Polyarthra major*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops oithonoides*, а также характерные для мезоэвтрофных вод *Brachionus angularis*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata* и *Thermocyclops crassus*. В зоопланктоне водохранилища высокой встречаемостью (P=70–90%) отличаются *Polyarthra major*, *Synchaeta pectinata*, *S. tremula*, *Bosmina coregoni* Baird, *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops oithonoides* и индикаторы мезоэвтрофных вод *Keratella quadrata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*. Таким образом, в устьевой области реки происходит увеличение встречаемости видов-индикаторов процесса эвтрофирования вод.

Исследование зоопланктона устьевой области притока в 2009 г. проходило в вегетационный период, который по метеорологическим условиям

практически не отличался от среднемноголетних значений, что позволило определить его как «фоновый». Вегетационный период 2010 г. по многим показателям, например, продолжительной летней жаре, атмосферной и почвенной засухе, характеризовался как «аномально жаркий», а 2011 — как «жаркий».

Зоопланктон водной системы притока в аномально жарких 2010 и 2011 гг. характеризовался своеобразным видовым составом, резко отличным от вегетационного периода 2009 г., соответствующего по метеорологическим условиям среднемноголетним значениям (рис. 2). При этом устьевая область притока устойчиво обособляется отдельным фаунистическим кластером.

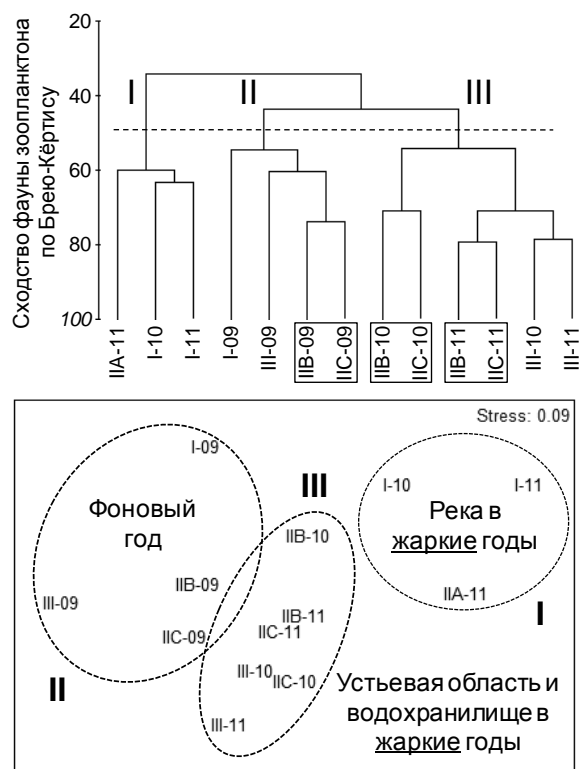


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава и nMDS-ординация сообществ зоопланктона гидроэкологических зон водной системы малого притока водохранилища

По видовому составу локальные сообщества зоопланктона фонового 2009 г. разделяются в соответствии с принадлежностью к районированным гидроэкологическим зонам (рис. 3). Так, выделяется статистически значимый (значение бутстреп-поддержки – 100) кластер станций зоны свободного течения притока, фронтальной зоны (80) и смешанный кластер (80), объединяющий сообщества переходной зоны приемника и сходное с ними сообщество зоопланктона водохранилища.

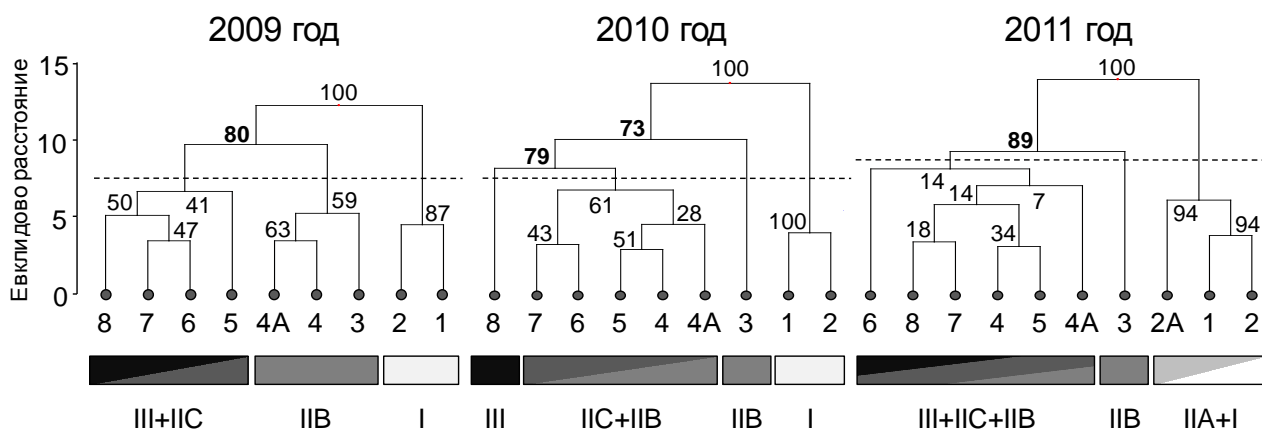


Рис. 3. Структура фаунистического сходства зоопланктона притока, его устьевой области и водохранилища в фоновом (2009) и жарких (2010, 2011) годах

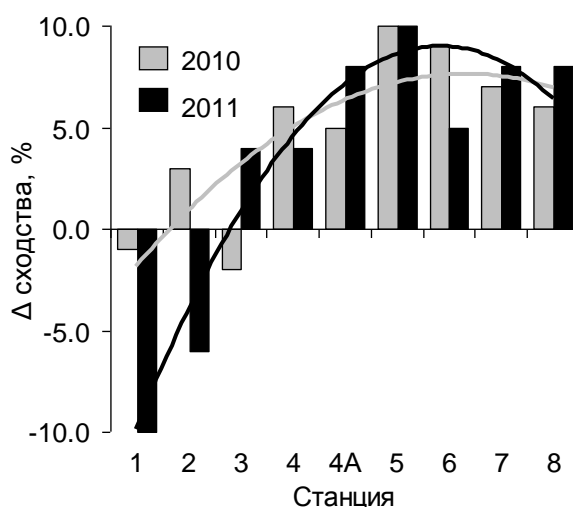


Рис. 4. Изменение средних значений сходства фауны (по Жаккару) зоопланктона реки в anomalно жаркие годы по сравнению с фоновым периодом

Под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы по сравнению с фоновым периодом происходят изменения кластерной структуры фаунистического сходства сообществ устьевой области притока. В частности, в anomalно жарком 2010 г. отдельными кластерами (значение бутстреп-поддержки кластеров – 79) обособляется сообщество зоопланктона водохранилища и смешанный кластер сообществ переходной зоны приемника и фронтальной зоны. Прогрессирующая погодная anomalия жаркого 2011 г. ведет к стиранию фаунистических различий зоопланктона водохранилища, фронтальной и переходной зоны приемника (бутстреп-поддержка кластера – 89). Значимость выделенных фаунистических кластеров для фонового и жаркого периода подтверждается также процедурой анализа группового сходства ANOSIM:  $R_{2009} = 0,712, p = 0,001$ ;  $R_{2010} = 0,982, p = 0,001$ ;  $R_{2011} = 0,854, p = 0,002$ . Таким образом, в условиях термической anomalии жарких лет нарушается фоновая структура сходства сообществ гидроэкологических зон, а их фаунистическое своеобразие стирается – проис-

ходит процесс биотической гомогенизации видового состава зоопланктона [8].

Снижение водности реки и сокращение дрефта планктонных беспозвоночных с водосбора определяет развитие в зоне свободного течения притока процесса, обратного процессу гомогенизации фауны зоопланктона, а именно – ее дифференциации (рис. 4). Так, изменение среднего уровня фаунистического сходства ( $\Delta J$ ) станций проточного участка реки в жаркие годы по сравнению с фоновым периодом составило в среднем +1,0% в 2010 г. и -8,0% – в 2011 г.

В устьевой области притока процесс биотической гомогенизации фауны зоопланктона наиболее выражен в переходной зоне приемника ( $\Delta J_{2010} = +8,7\%$ ,  $\Delta J_{2011} = +7,7\%$ ), сообщества которой взаимно обогащаются видами, равномерно рассеивающихся из сопредельных зон – фронтальной и водохранилища.

В целом для устьевой области процесс биотической гомогенизации фауны зоопланктона прогрессирует ( $\Delta J_{2010} = +5,8\%$ ,  $\Delta J_{2011} = +6,5\%$ ), а сходство между видовыми комплексами зоопланктона возрастает.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании изложенного можно заключить, что фауна зоопланктона водной системы притока, его устьевой области и водохранилища весьма богата и включает в себя более 250 видов и форм. Наибольшее таксономическое богатство, систематическое разнообразие фауны зоопланктона и его таксономическая сложность характерны для устьевой области притока и, особенно, ее фронтальной зоны.

Погодные термические anomalии приводят к нарушению фоновой структуры сходства видового состава зоопланктона гидроэкологических зон устьевой области, снижению их фаунистического своеобразия и активизации процесса биотической гомогенизации фауны зоопланктона.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Болотов С.Э., Крылов А.В., Еськов В.М., Козлова В.В., Мухортова О.В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 223-226.
2. Болотов С.Э., Крылов А.В., Цветков А.И., Соколова Е.А., Поддубный С.А. Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2012. № 2. С. 134-141.
3. Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И., Романенко А.В., Поддубный С.А., Отюкова Н.Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 65-75.
4. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
5. Михайлов В.Н. Гидрологические процессы в устьях рек. М.: ГЕОС, 1997. 176 с.
6. Рохмистров В.Л. Гидрологическая характеристика р. Солоницы в зоне подпора // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1973. № 23. С. 57-59.
7. Рыбинское водохранилище / Отв. ред. Б. С. Кузин. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.
8. Rahel F.J. Homogenization of freshwater faunas // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2002. Vol. 33. pp. 291-315.

#### FAUNA AND HOMOGENIZATION EFFECTS OF ZOOPLANKTON SPECIES COMPOSITION MOUTH AREA OF SMALL TRIBUTARY OF A FLATLAND RESERVOIR IN ABNORMALLY HOT PERIOD

© 2014 S.E. Bolotov<sup>1</sup>, A.O. Hayrapetyan<sup>2</sup>, A.V. Krylov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

<sup>2</sup> Scientific Center of Zoology and Hydroecology - Institute of Hydroecology and Ichthyology NAS RA, Yerevan

The research results of zooplankton fauna of the water system of small tributary, his mouth area and reservoirs, as well as an assessment of changes in the species composition of zooplankton in the mouth area inflow in the conditions of climatic anomalies.

It is shown that in the mouth area of the inflow, compared with adjacent portions of rivers and reservoirs, an increase in taxonomic richness, systematic diversity and taxonomic complexity of zooplankton. Under the influence of thermal anomalies weather disrupted background structure similarity of zooplankton species composition of hydroecological zones of mouth area, disrupted them faunal specificity and observed biotic homogenization of zooplankton fauna.

**Key words:** fauna, zooplankton, river, water reservoir, mouth, water temperature, abnormal climatic conditions, biotic homogenization