

УДК [574.583 (28):591]001.573

## **Динамика видовой структуры зоопланктоценозов двух волжских водохранилищ в процессе их формирования и развития**

**Г.В. Шурганова\*, В.В. Черепенников**

*Нижегородский государственный университет*

*им. Н.И. Лобачевского*

*Россия 603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23<sup>1</sup>*

Received 3.09.2010, received in revised form 10.09.2010, accepted 17.09.2010

*На основе единого представления видовой структуры зоопланктоценозов в многомерном пространстве численности видов дан анализ формирования и развития зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги. С использованием кластерного анализа в многомерном пространстве выделены основные зоопланктоценозы Чебоксарского и Горьковского водохранилищ. Для определения изменений видовой структуры зоопланктоценозов предложено использовать векторы её годовых перестроек. На их основе проведён анализ многолетней динамики видовой структуры зоопланктоценозов, оценены скорости и направления перестройки видовой структуры сообществ зоопланктона.*

*Ключевые слова: видовая структура зоопланктоценозов, многомерный анализ, динамика видовой структуры.*

### **Введение**

Многие крупные водотоки Европы и Америки во второй половине XX в. подверглись реконструкции гидростроительством. Крупнейшая река Европы Волга превращена в каскад восьми водохранилищ. Создание каскада водохранилищ – это колоссальный по масштабам природный экологический эксперимент, неизбежно вызывающий существенные изменения гидрологического режима исходных водотоков и водоёмов. Одновременно происходят кардинальные структурные перестройки гидробиоценозов этих водоёмов, представляющие собой экзогенную сукцессию.

Водоохранилища характеризуются высокой динамичностью развития. При этом представляется редкая возможность проследить за перестройкой речных экосистем в новые – водохранилищные – и выявить их многолетнюю динамику на протяжении жизни одного поколения исследователей.

Перестройки видовой структуры зоопланктона хорошо отражают различного рода воздействия как природных, так и антропогенных факторов. Решению проблемы выявления закономерностей этих перестроек посвящены работы многих исследователей, изучавших зоопланктон как в первые годы существования водохранилищ, так и

\* Corresponding author E-mail address: shurganova@bio.unn.ru

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

в последующие (Луферова, 1966; Дзюбан, 1977; Дзюбан, Мордохай-Болтовской, 1965; Гусынская, 1966; Вьюшкова, Белова, 1977; Ривьер, 1993, 2002; Лазарева, 2005; Тимохина, 2000 и др.). К сожалению, в начале 90-х гг. прошлого века число исследований резко сократилось, что отразилось и на количестве работ по зоопланктону Волжских водохранилищ.

Анализ результатов работ как отечественных, так и зарубежных исследователей показал, что до настоящего времени не решены проблемы выделения зоопланктоценозов и занимаемых ими акваторий водохранилищ, оценки динамики их пространственного размещения, определения и динамики границ биотических сообществ, скорости и направленности перестроек видовой структуры зоопланктона на разных этапах существования водохранилищ и формирования новых планктонных сообществ, не установлены причины, определяющие различия в характере пространственного размещения планктонных сообществ. Решение этих проблем, являющихся фундаментальными и традиционными в экологии на новом методическом уровне, представляется нам актуальным. Это и определило цель настоящей работы – на основе анализа многолетней динамики видовой структуры сообществ зоопланктона выявить закономерности их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского). Для этого на основе представлений о видовой структуре зоопланктона как многомерной динамической системе были выделены основные зоопланктоценозы исследуемых водохранилищ, дана количественная оценка различий видовой структуры, а также исследована многолетняя динамика видовой структуры зоопланктоценозов и их пространственного размещения.

## Материалы и методы

В настоящей работе для идентификации основных зоопланктонных сообществ, установления их пространственного размещения и многолетней динамики был использован метод многомерного анализа, предложенный нами ранее (Черепенников и др., 2003; Шурганова, Черепенников, 2004; Шурганова и др., 2005). Приведенные в данной статье результаты получены на основании летних (середина июля) съемок разных лет (в период летней межени) при относительной гидрологической стабилизации водных масс водохранилищ.

На основе единого представления видовой структуры зоопланктона в многомерном векторном пространстве численностей видов нами были разработаны и апробированы методические подходы: а) к выделению основных зоопланктоценозов и определению занимаемых ими акваторий водохранилищ; б) к выявлению скорости и направления перестроек видовой структуры планктонных сообществ, выделению «количественных» и «структурных» составляющих вектора межгодовых перестроек; в) к исследованию многолетней динамики видовой структуры зоопланктоценозов.

Основой этих представлений является интерпретация пробы в терминах многомерной геометрии. Проба может быть продемонстрирована точкой в многомерном пространстве (гиперпространстве). Координаты этой точки содержат *полные сведения, имеющиеся в базах данных (списках видов с указанием численностей отдельных видов)*. Размерность пространства равна числу видов в пробе. 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 определяется положением единичного вектора

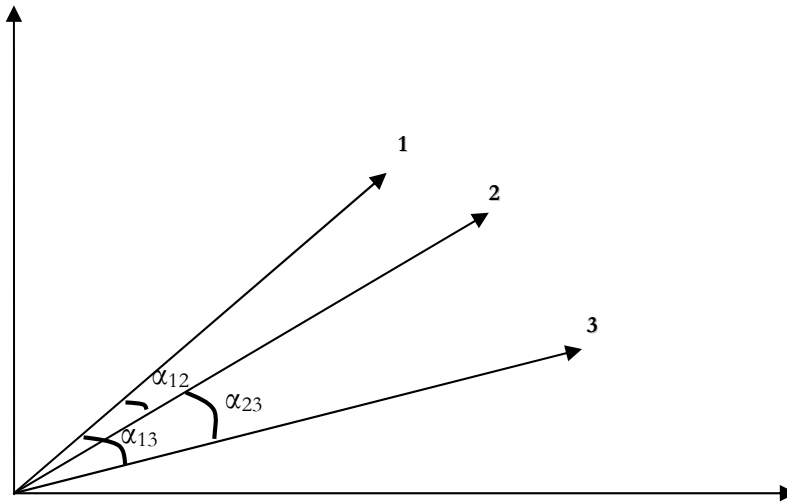


Рис. 1. Оценка близости видовой структуры проб зоопланктона

$A_{j1}$  в направлении вектора  $A_j$ . Компоненты единичного вектора  $A_{j1}$  -  $\alpha_{ij1}$ , равные долям  $i$ -го вида в общей численности, находились

известным образом:  $\alpha_{ij1} = \frac{\alpha_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^N \alpha_{ij}^2}}$ . К со-

жалению, в настоящее время не существует прямых алгоритмов построения схемы структурно-функциональных связей видов, составляющих ценоз. Еще В.Н. Беклемишев (1964) 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 отражают структурно-функциональные связи (Черепенников и др., 2003).

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

близости векторов характеризуется величиной скалярного произведения вектора  $A_{j1}$  на

вектор  $A_{k1}$ , равного  $\sum_{i=1}^N \alpha_{ij1} \alpha_{ik1}$  (Шурганова и

др., 2004). Близость направления векторов определяется близостью относительных численностей видов и измеряется косинусом угла  $\alpha$  между векторами (от 0 для зоопланктоценозов, не содержащих общих видов, до 1 для зоопланктоценозов с идентичной видовой структурой) (рис. 1).

Визуально представить многомерное пространство (170-мерное, по числу видов зоопланктона) невозможно, поэтому для наглядности мы свернули его к 3-мерному, в котором координатами являются численности основных таксономических групп зоопланктона – коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Далее проводилась кластеризация видовой структуры зоопланктоценозов по близости направления векторов с использованием формализма многомерного векторного анализа. Кластеризация проб по видовой структуре в пространстве основных таксономических групп приведена на рис. 2. В этих представлениях кластеру соответству-

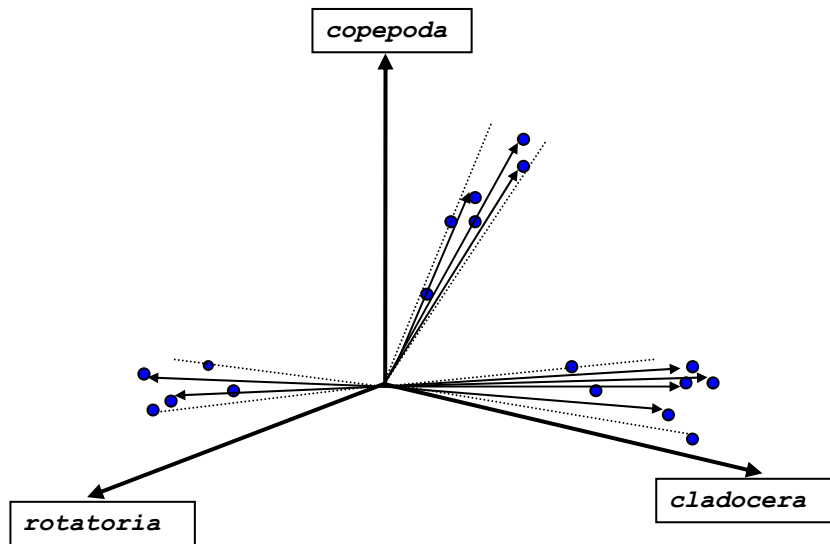


Рис. 2. Представление зоопланктоценозов в пространстве численности основных групп

ет векторная трубка. Границы кластера обозначены пунктирными линиями.

Таким образом, были выделены пробы, сходные по видовой структуре, и, соответственно, при их последовательном расположении на акватории водохранилища, где эти пробы были отобраны, были выделены отдельные участки водохранилища, зоопланктон которых отличается сходством видовой структуры.

Для описания динамики видовой структуры сообщества мы предложили определять вектор его годовой перестройки, соединяющий точки – изображения видовой структуры сообщества в предшествующий и последующий годы. Эти изменения имеют как количественные, так и структурные составляющие. Для определения этих составляющих вектор годовых перестроек АВ (рис. 3) представлен как сумма двух векторов. Первый вектор (АС) коллинеарен вектору А, то есть имеет то же самое соотношение численностей видов, а потому характеризует лишь количественные различия зоопланктоценозов. Второй вектор (ВС) направлен по нормали к вектору А и характеризует изменение соотношений в чис-

ленностях видов, то есть структурные отличия зоопланктоценозов. При этом мы считаем, что однонаправленное для всех видов увеличение или снижение численности организмов ценоза с сохранением соотношения численностей видов – количественные составляющие изменений – не приведут к изменению структуры сообщества. Эти изменения представляют собой смещение изображающего вектора в пределах кластера – векторной трубки. Изменение же видового состава и соотношения численностей отдельных видов влечет за собой структурные перестройки ценоза вплоть до возникновения нового с определённым сочетанием видов и характерными для него количественными показателями развития.

Описанная процедура была применена для выделения связанных областей пространственного размещения зоопланктоценозов Чебоксарского и Горьковского водохранилищ по данным многолетних наблюдений (1981-2007 гг.).

### Результаты и обсуждение

На начальном этапе существования Чебоксарского водохранилища происходили

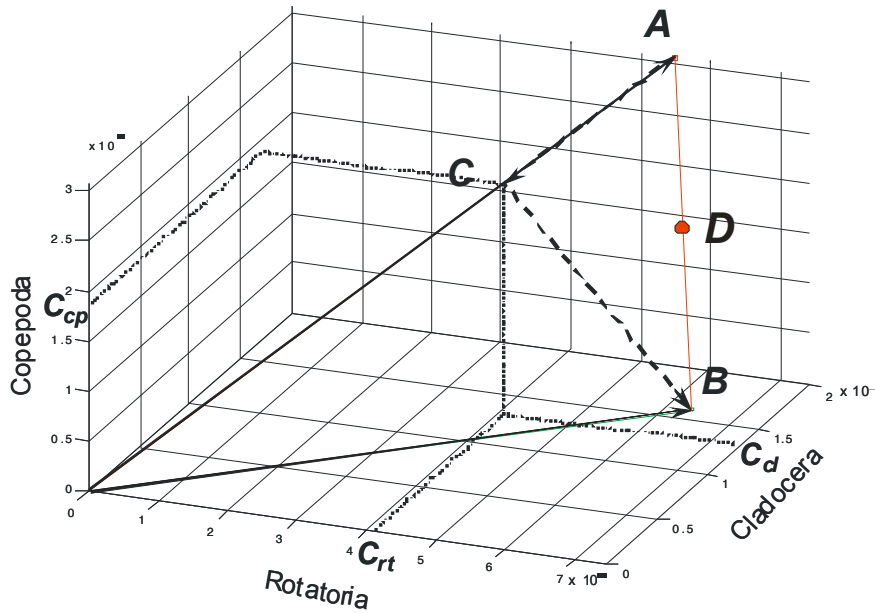


Рис. 3. Представление перестройки видовой структуры зоопланктоценоза в пространстве численностей основных групп зоопланктона

не только значительные перестройки пространственного размещения зоопланктоценозов, но 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 разделился на переходный и озёрный планктоценозы. При этом первоначально небольшая акватория озёрного зоопланктоценоза, примыкающая к Чебоксарской ГЭС, с течением времени увеличивалась за счёт сокращения акватории переходного. Это сопровождалось ростом различий видовой структуры переходного и озёрного 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 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 озёрный, размещенные на акватории водохранилища от Лысково до Васильсурска и от Васильсурска до Чебоксарской ГЭС (рис. 4).

В Горьковском водохранилище за последние 25 лет не произошло существенных изменений пространственного размещения зоопланктоценозов. Во все годы исследований на всей акватории Горьковского водохранилища присутствовали лишь лимнофильные зоопланктоценозы с характерной для них видовой структурой. Так, две пространственно непрерывные области Горьковского водохранилища характеризуются сходством видовой струк-

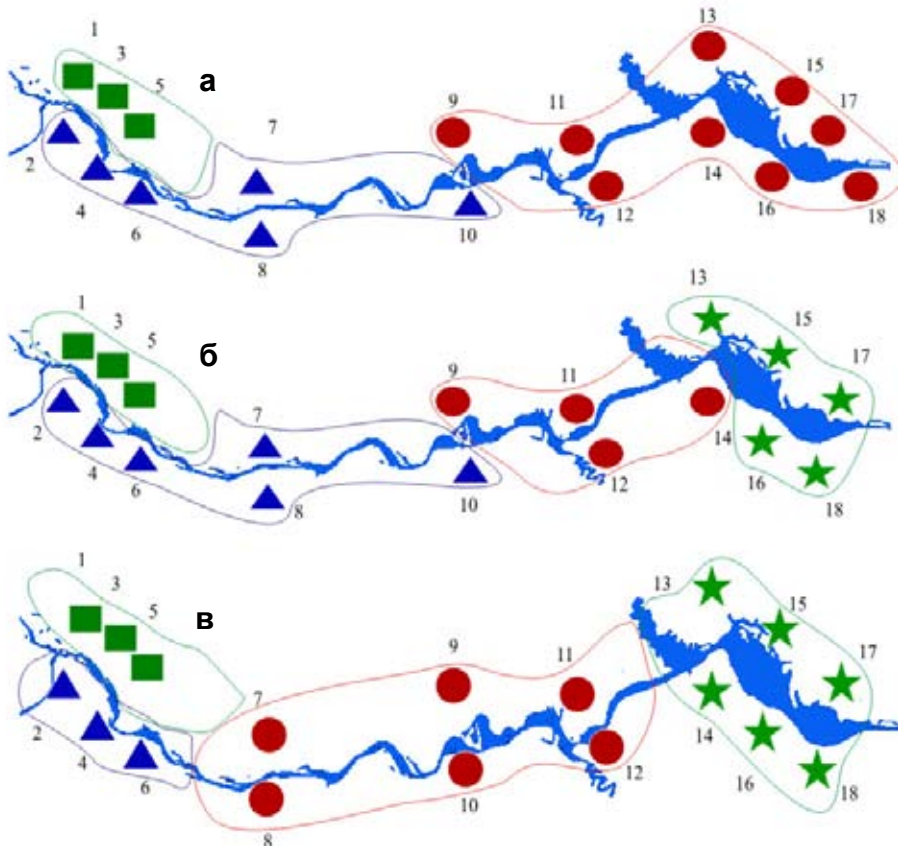


Рис. 4. Пространственное размещение зоопланктоценозов на акватории Чебоксарского водохранилища: а – 1982 г.; б – 1985 г.; в – 1991-2007 гг. Станции отбора проб: 1, 2 – Нижний Новгород; 3, 4 – Артемовские луга; 5, 6 – Кстово; 7, 8 – Лысково; 9, 10 – Фокино; 11, 12 – Васильсурск; 13, 14 – Козьмодемьянск; 15, 16 – Ильинка; 17, 18 – Чебоксары; ■ – левобережный речной; ▲ – правобережный речной; ● – переходный; ★ – озерный зоопланктоценозы

туры зоопланктона. Первая из них (рис. 5, I) занимает верхний речной участок водохранилища (от плотины Рыбинской ГЭС до г. Костромы), вторая (рис. 5, II) – озерный участок Горьковского водохранилища (рис. 5). Состав видов и групп организмов этих зоопланктоценозов – типичный комплекс обитателей толщи воды озерных частей водохранилищ. Поскольку зоопланктоценозы, обладающие сходной видовой структурой, тем не менее размещены некомпактно, их нельзя считать одним ценозом, это ценозы, принадлежащие к одному типу видовой структуры.

На участке речной части водохранилища пространственно достаточно компактно раз-

мещен лимнофильный зоопланктоценоз, разделяющий верхний речной и озерный ценозы. Наряду с этим на акватории водохранилища выделяются станции отбора проб, расположенные в правобережье ниже г. Ярославля и выше г. Кинешмы (рис. 5), характеризующиеся в каждый год исследования сходством видовой структуры.

Наиболее показательным объектом для анализа скорости межгодовых перестроек служит Чебоксарское водохранилище, поскольку в Горьковском на протяжении периода наших наблюдений не происходило направленного изменения «структурных» составляющих видовой структуры зоопланктоценозов. В основ-

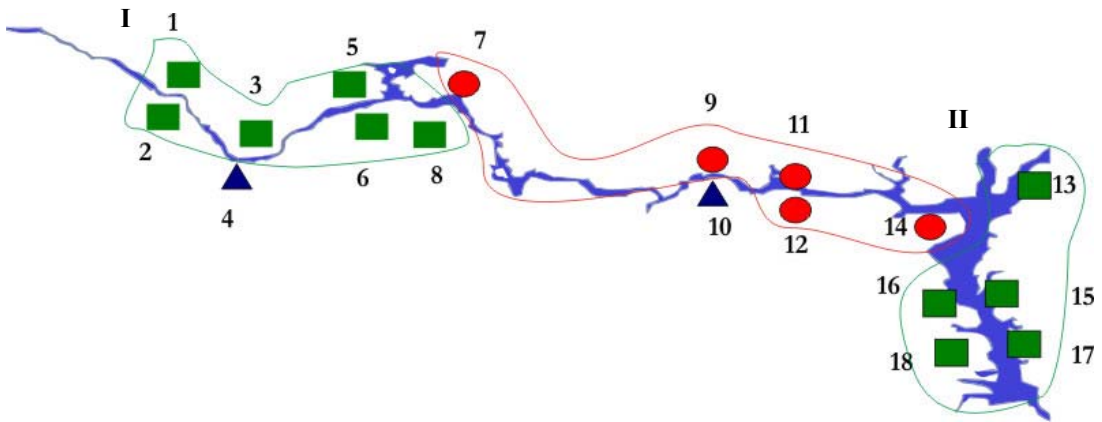


Рис. 5. Пространственное размещение зоопланктоценозов на акватории Горьковского водохранилища в 1982 г. Станции отбора проб: 1, 2 – выше Ярославля; 3, 4 – ниже Ярославля; 5, 6 – выше Костромы; 7, 8 – ниже Костромы; 9, 10 – выше Кинешмы; 11, 12 – ниже Кинешмы; 13, 14 – ниже Юрьевца; 15, 16 – ниже Пучежа; 17, 18 – ниже Чкаловска. ■ I – верхний речной, ■ II – озерный, ● – речной зоопланктоценозы, ▲ – станции отбора проб, характеризующиеся сходством видовой структуры

ных зоопланктоценозах Чебоксарского водохранилища имели место два вида динамики видовой структуры. Первый – это типичная динамика, 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 результирующие перестройки за этот период невелики. С течением времени скорости убывали и выявлялось направление накапливающихся изменений.

Второй вид динамики наблюдался в озерном зоопланктоценозе (рис. 6 а, б). Здесь сукцессия носила двухэтапный характер со сменой направления перестройки. В первые годы существования водохранилища (период значительных межгодовых перестроек) на фоне сокращения численности реофильных коловраток р. *Brachionus* (*B. calyciflorus*, *B. angularis* и др.) произошло существенное увеличение количества ювенильных стадий веслоногих ракообразных, коловраток р. *Synhaeta* и *Asplanchna*, а также ветвистоусых *Bosmina longirostris* и менее существенное – *Daphnia galeata*.

Скорость межгодовых перестроек озерного ценоза была ближе по направлению к скорости перестройки переходного ценоза. Значения скоростей перестройки в этот период времени имели значительную величину (рис. 6 а). Однако сама перестройка носила тогда колебательный характер. Скорость изменения в первый год перестройки имела значительную величину и совпадала по направлению с перестройками переходного зоопланктоценоза, то есть происходило значительное увеличение численности коловраток и веслоногих рачков при существенном снижении численности ветвистоусых ракообразных. В следующем году скорость вновь имела значительную величину, но перестройка происходила в противоположном направлении, то есть численность коловраток уменьшалась, а численность ветвистоусых и веслоногих ракообразных значительно увеличивалась. Вектор скорости был отрицательным. Впоследствии, с 1985 г., скорости в этом направлении были очень малы в сравнении с величинами скоростей в направлении второго этапа перестройки (рис. 6 б). С пятого года существования водохранилища характер перестроек

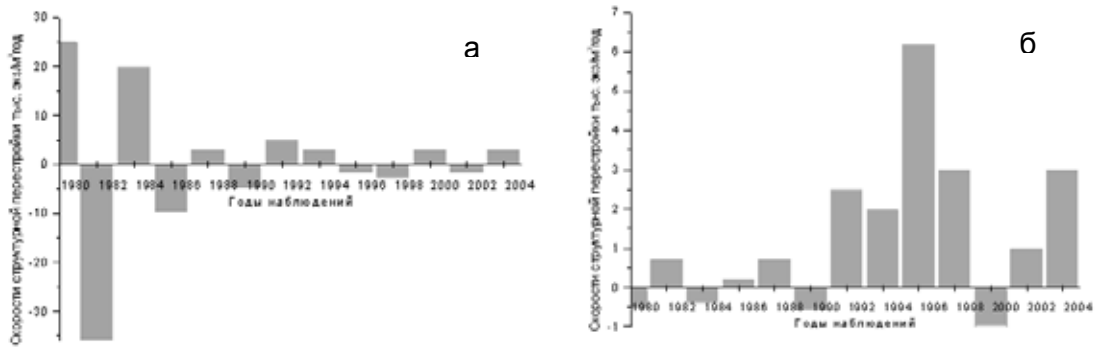


Рис. 6. Гистограмма скорости структурных перестроек озёрного ценоза: а – проекции на вектор структурных перестроек с 1979 по 1984 гг.; б – проекции на вектор структурных перестроек с 1985 по 2003 гг.

озерного ценоза существенно изменился. Отличительной особенностью в этот период было значительное возрастание численности ветвистоусых ракообразных *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata* и усиление лимнофильных черт. Смена направления перестройки в этом ценозе произошла в отсутствие существенных изменений внешних условий и без значительных колебаний скорости, в отличие от первых лет после зарегулирования стока, что позволяет предположить преимущественно автогенный характер этого процесса.

Наименее устойчивые процессы перестройки наблюдались в левобережном речном ценозе. Скорости межгодовых перестроек 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 левобережный речной ценоз. В связи с тем, что акватория водохранилища, которую занимает этот ценоз, является мелководной, осуществляются постоянные попуски воды из Горьковского водохранилища, необходимые для подъема уровня воды и прохождения судов.

Представление планктонного сообщества в многомерном пространстве численно-

стей видов и определение вектора межгодовых перестроек впервые позволило выявить направления, скорости перестроек, а также разделить их на «структурные» и «количественные» составляющие. Динамика видовой структуры в первые годы существования водохранилищ носила колебательный характер с большими амплитудами межгодовых перестроек и изменяющимся их направлением. Колебательный характер процесса перестроек в первые годы существования водохранилищ, показанный на примере Чебоксарского водохранилища, на наш взгляд, характерен и для других водохранилищ, построенных на равнинных реках. Подтверждением этому служит детальный анализ литературных источников. Становление лимнофильного комплекса зоопланктона водохранилищ продолжается впоследствии с меньшими значениями межгодовых перестроек, но устойчивым их направлением.

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 числен-



ности зоопланктона наблюдалось изменение соотношения численности доминантов и субдоминантов.

### **Заключение**

Для достижения цели работы и решения поставленных проблем использовались общепринятые методы сбора и обработки проб, а также традиционные в экологии показатели видовой структуры. Наряду с этим применены оригинальные подходы и методы анализа, в частности многомерный векторный анализ. Метод многомерного векторного анализа позволяет получить «геометрические образы», адекватные видовой структуре сообществ гидробионтов.

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 многомерном векторном пространстве выделены основные зоопланктоценозы Чебоксарского и Горьковского водохранилищ. 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.

Использованные представления способствуют более точному описанию и анализу процессов, происходящих в гидробиоценозах, чем широко используемые в гидробиологии и экологии методы. Так, использование индексов по большей части приводит к утрате информации о видовом составе ценоза. Например, два ценоза, кардинально различающиеся по видовому составу, но обладающие одинаковыми вероятностными распределениями видов по численности, могут иметь совершенно одинаковые значения индекса Шеннона. Предложенный метод позволяет идентифицировать ценозы и определять количественные и структурные составляющие отличий видовой структуры зоопланктоценозов.

### **Список литературы**

- Беклемишев В.Н. (1964) Об общих принципах организации жизни. Бюлл. МОИП 69(2): 22-38
- Вьюшкова В. П., Белова И. В. (1977) Коловратки, веслоногие и ветвистоусые. В: Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение) Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, с. 71 – 82.
- Гусынская С. Л. (1966) Формирование биоценологических комплексов зоопланктона в Кременчугском водохранилище. Гидробиол. журн. 2(4): 16 – 24.
- Дзюбан Н. А. (1977) Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги. Водные ресурсы 3: 28 – 35.
- Дзюбан Н. А., Мордухай-Болтовской Ф. Л. (1965) Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ. В: Вопросы гидробиологии: Тезисы докладов 1 съезда ВГБО. М.: Наука, с. 127 – 129.
- Лазарева В. И. (2005) Сукцессии экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941 – 2001 гг. В: Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», с. 162 – 177.

Луферова Л. А. (1966) Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища. Планктон и бентос внутренних водоемов. М.-Л.: Наука, с. 68 – 74.

Ривьер И. К. (1993) Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища. В: Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, с. 205 – 222.

Ривьер И. К. (2002) Зоопланктон верхневолжских водохранилищ: современное состояние, роль в формировании качества воды и кормовой базы рыб. В: Актуальные проблемы водохранилищ. Всеросс. конф. Борок, Россия. Тез. докл., с. 251 – 252.

Тимохина А. Ф. (2000) Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 193 с.

Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Артельный Е.В. (2003) Использование многомерного векторного анализа для оценки пространственного размещения зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища. В: Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3. Тезисы докл. Междунар. конференции (15-19 сентября 2003, Тольятти). Тольятти: ИЭВБ РАН, с. 303.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В. (2004) Оценка динамики соотношения численностей популяций гидробионтов Чебоксарского водохранилища с использованием метода многомерного векторного анализа. Методы популяционной биологии. В: Сборник материалов УП Всероссийского популяционного семинара (16-21 февраля 2004, Сыктывкар). Сыктывкар: Коми научн. центр Уро РАН, 2004. Ч.1., с. 246-247.

Шурганова Г.В. Черепенников В.В., Артельный Е.В. (2004) Динамика численности дискриминантных видов основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища. Поволжский экологический журнал 2: 200-209.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Крылов А.В., Артельный Е.В. (2005) Пространственное размещение и особенности зоопланктоценозов Горьковского водохранилища. В: Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», с. 384-396.

# **Dynamic of Specific Structure of the Zooplanktoncoenoses in the Middle Volga Water Reservoirs Area while Generation and Development**

**Galina V. Shurganova and Vladimir V. Cherepennikov**

*University of Nizhny Novgorod,  
23 Gagarin st., Nizhny Novgorod, 603950 Russia*

---

*The zooplankton communities' generation and development in the middle Volga water reservoirs area are analyzed. Using method of the multivariate analysis has allowed presenting species structure of the zooplanktocoenoses the integrated image – vector of multidimensional system. Use of a method of cluster analysis has allowed to reveal the main zooplankton communities of Cheboksarskoe and Gorkovskoe reservoirs. The vectors of annual changes are offered to use for zooplanktocoenoses species structure dynamic investigation. It has allowed to reveal the rates and directions of development the species structure of the zooplanktocoenoses.*

*Keywords: species structure of the zooplanktocoenoses, multivariate analysis, zooplanktocoenoses species structure dynamic.*

---