

ЗООПЛАНКТОН,  
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(285.2):591+504.38

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ МАКРОЗООБЕНТОСА РЫБИНСКОГО  
ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ

© 2019 г. С. Н. Перова\*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

\*e-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 26.01.2017 г.

После доработки 24.07.2017 г.

Принята к публикации 29.05.2018 г.

Анализ результатов многолетних наблюдений выявил изменения видового состава и значительный рост количественного обилия макрозообентоса глубоководной зоны Рыбинского водохранилища в экстремально теплые годы начала XXI в. После аномально жаркого лета 2010 г. видовое богатство и разнообразие снизились до минимальных значений. Наблюдавшийся в последующие годы пик численности и биомассы личинок хирономид рода *Chironomus* и полисапробных видов олигохет, – по видимому, результат увеличения темпов эвтрофирования.

**Ключевые слова:** макрозообентос, доминирующие виды, видовое богатство, разнообразие, численность, биомасса, глубоководная зона, потепление, эвтрофирование, Рыбинское водохранилище

**DOI:** 10.1134/S0320965219040296

ВВЕДЕНИЕ

С начала XXI в. все актуальнее становится проблема потепления климата и его последствий для наземных и водных экосистем. Рыбинское водохранилище – крупнейшее и наиболее изученное в Волжском каскаде. По результатам многолетних наблюдений на его побережье с 1976 г. зарегистрирован устойчивый рост температуры воздуха – главного индикатора изменения климата (Литвино, Законнова, 2014). По данным Росгидромета, в 2009 г. все сезоны были “незначительно теплее нормы”, и ни один не относился к экстремальным, не только в среднем по России, но и по каждому из рассматриваемых регионов (Доклад ..., 2010). Поэтому 2009 г., с близкими к среднегодовым температурам воздуха и воды в районе Рыбинского водохранилища, можно считать “фоновым” при сравнении с последующими годами изучения. Следующий, 2010 г. сложился из экстремально холодной зимы, рекордно жаркого лета и экстремально теплой осени. По данным Ярославского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 2010 г. по многим показателям (продолжительность летней жары, атмосферной и почвенной засухи) характеризовался как аномальный за >100-летний ряд наблюдений (Климатические ..., 2006–2010). В последующие годы тенденция повышения средней температуры воздуха продолжалась: в ряд самых теплых лет за период наблюдений вошли 2011–2014 гг. (Доклад ...,

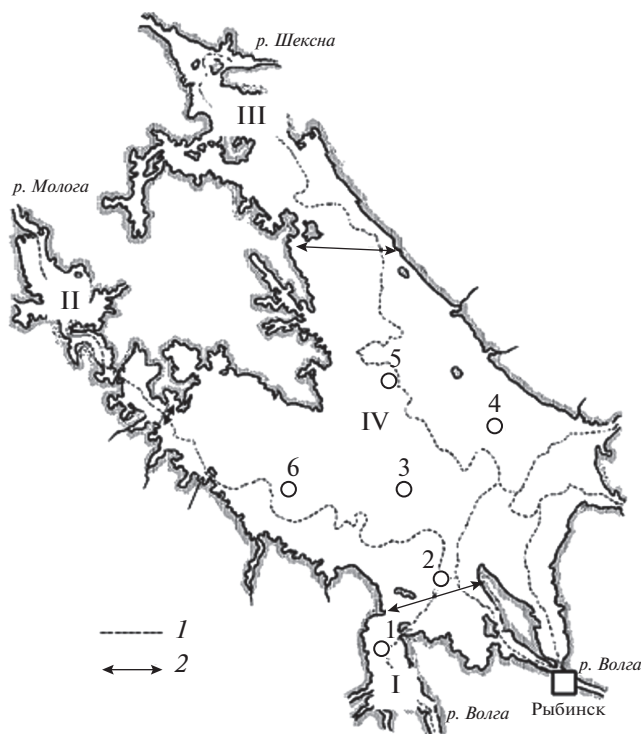
2011, 2012, 2013, 2014, 2015). По всем данным мировых климатических центров, 2015 г. оказался самым теплым в глобальном масштабе за все время наблюдений, а предыдущий максимум повышения средней температуры наблюдался годом ранее (Доклад ..., 2015, 2016).

Важная часть экосистемы водохранилища – донные макробеспозвоночные, участвующие в трансформации органического вещества в системе толща воды–донные отложения, что обуславливает их значительную роль в процессах самоочищения вод. По изменениям таксономического состава и обилия макрозообентоса можно судить о состоянии всей экосистемы.

Цель работы – охарактеризовать изменения структуры макрозообентоса глубоководной зоны Рыбинского водохранилища в условиях экстремально высоких температур.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили результаты мониторинга макрозообентоса на стандартных станциях, расположенных в глубоководной зоне Главного и Волжского плесов Рыбинского водохранилища (рис. 1). Макрозообентос собирали в сентябре–октябре 2009–2015 гг. с интервалом в ~2 нед. В эти годы измеряли температуру в поверхностном и придонном слое воды в течение вегетационного сезона с мая по октябрь, также с



**Рис. 1.** Схема расположения гидробиологических станций в Рыбинском водохранилище. Плесы водохранилища: I — Волжский, II — Моложский, III — Шекснинский, IV — Главный; станции: 1 — Коприно, 2 — Молога, 3 — Наволок, 4 — Измайлово, 5 — Средний Двор, 6 — Брейтово; 1 — руслу затопленных рек, 2 — границы плесов.

интервалом в ~2 нед. Пробы грунта отбирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup> и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м<sup>2</sup>, по 2 подъема на каждой станции. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975). Всего собрано 115 проб. Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали: численность (*N*), биомассу (*B*), частоту встречаемости (*P*), количество видов (*S*) и индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера, рассчитанный по численности (*H<sub>N</sub>*).

Большинство стандартных станций было расположено в русловых участках глубоководной зоны (рис. 1) и относилось к биотопу серых (глинистых) илов. Они находились на участках бывших русел рек Волга (ст. 1) и Молога (ст. 6), в устье р. Молога (ст. 2) с интенсивным илонакоплением, а также в северной части Главного плеса у затопленного с. Средний Двор (ст. 5) (рис. 1). Глубина на этих станциях достигала 12–16 м. На ст. 3, расположенной в центральной части Главного плеса (у бывшего с. Наволок) глубина была 5–8 м, мозаичный грунт состоял из торфянистого ила,

почвы, песка и ракушечника. На ст. 4 (бывшая пойма р. Шексны в восточной части Главного плеса, напротив с. Измайлово) глубина не превышала 5–8 м, донные отложения представлены гравием и песком, иногда встречались остатки размытых торфянистых почв.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По результатам наблюдений осенью 2009–2015 гг. в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища выявлено 90 видов донных макробеспозвоночных: лидировали моллюски (27 видов), хиромиды (24) и олигохеты (24). Наибольшее число видов (62) зарегистрировано на ст. 2. Удельное видовое богатство макрозообентоса было значительно выше на серых илах русловых участков (ст. 1, 2, 6), чем на участках с другими типами донных отложений (табл. 1).

Индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера колебался в широких пределах, наиболее высокие значения отмечены на биотопе серых илов. Осенью 2010 г. число видов макрозообентоса на всех станциях снизилось в ~2 раза по сравнению с 2009 г. (табл. 1). На большинстве станций значительно сократилось количество видов моллюсков, из состава сообществ исчезли ракообразные и пиявки (из группы “прочие”) (рис. 2). Не встречен каспийский вселенец — пиявка *Archaeobdella esmonti* Grimm, впервые обнаруженная в Рыбинском водохранилище в 2009 г. В течение вегетационного сезона 2009 г. она имела высокую частоту встречаемости, численность и биомассу (Petrova, 2012). Осенью 2010 г. *A. esmonti* не зарегистрирована, в 2011 г. отмечена в единственном экземпляре на ст. 4, в 2012–2015 гг. ее находили на тех же станциях, что и в 2009 г., но изредка и единично. Моллюски-дрейссениды, регулярно встречавшиеся на стандартных станциях водохранилища в течение вегетационного сезона 2009 г., после аномально жаркого лета 2010 г. стали отмечаться значительно реже, а их численность и биомасса, по сравнению с 2009 г., снизились в ~10–20 раз. В течение всего вегетационного периода 2012 г. и с весны до августа 2013 г. дрейссенид на стандартных станциях Рыбинского водохранилища не регистрировали. Начиная с августа 2013 г., их обнаруживали редко и в небольшом количестве, в 2014 и 2015 гг. они стали встречаться чаще, их обилие увеличилось. Однако максимальные значения численности и биомассы дрейссенид, зарегистрированные в июле 2014 г. на ст. Брейтово (300 экз./м<sup>2</sup> и 109.4 г/м<sup>2</sup> соответственно) были существенно ниже, чем в 2009 г. (Petrova, 2012).

После аномально жаркого лета 2010 г., погодные условия которого негативно повлияли на макрозообентос водохранилища и вызвали значительное снижение его видового богатства и изменения

**Таблица 1.** Видовое богатство и разнообразие макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища (станции 1–6)

Год	1	2	3	4	5	6
2009	$\frac{2.38-2.40}{9-11}$	$\frac{2.66-3.16}{15-17}$	$\frac{1.62-1.93}{4-8}$	$\frac{0.00-1.79}{1-4}$	$\frac{0.81-1.60}{2-4}$	$\frac{2.38-2.49}{12-19}$
	$\frac{0.91-1.01}{4-6}$	$\frac{2.43-2.49}{9-11}$	$\frac{0.00-0.79}{1-2}$	$\frac{0.00-0.54}{1-2}$	$\frac{0.00-1.00}{0-2}$	$\frac{1.84-2.72}{6-12}$
2010	$\frac{1.00-2.23}{5-10}$	$\frac{2.45-2.63}{6-12}$	$\frac{2.16-2.86}{5-9}$	$\frac{1.79-2.55}{7-8}$	$\frac{0.65-1.46}{2-3}$	$\frac{2.63-3.35}{15-16}$
	$\frac{2.11-2.96}{14-17}$	$\frac{2.40-2.60}{9-23}$	$\frac{2.54-2.70}{9}$	$\frac{1.50-1.58}{3}$	$\frac{2.28-2.37}{9-12}$	$\frac{2.14-2.22}{15-17}$
2011	$\frac{2.24-2.71}{24}$	$\frac{2.81-2.85}{21-23}$	$\frac{2.35-2.37}{7-18}$	$\frac{2.16-2.76}{5-10}$	$\frac{2.37-2.49}{6-8}$	$\frac{1.78-2.68}{18-19}$
	$\frac{2.18-2.44}{10}$	$\frac{2.03-2.38}{10-14}$	–	–	–	–
2012	$\frac{2.10-2.16}{12-16}$	$\frac{2.53-2.56}{17-20}$	$\frac{1.43-2.13}{5-12}$	$\frac{2.58-2.91}{8-9}$	$\frac{2.25-2.31}{8-9}$	$\frac{2.11-2.64}{14-21}$

Примечание. Над чертой – индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера  $H_N$ , бит/экз., под чертой – число видов в пробе. “–” – здесь и далее данные отсутствуют; названия станций см. рис. 1.

структуры, сообщества донного населения постепенно восстанавливались. В последующие годы наблюдался рост видового богатства, его максимум на большинстве станций отмечен осенью 2012 и 2013 гг. (табл. 1).

Количественное обилие макрозообентоса на участках, занятых серыми илами, во все периоды наблюдений было намного выше, чем на других грунтах (табл. 2). В 2011–2015 гг. на серых илах отмечен существенный рост численности и биомассы, значения которых увеличились в десятки раз по сравнению 2009 г. Максимальные средние величины биомассы зарегистрированы осенью 2015 г. на ст. 2 и 6 (табл. 2). По структуре численности и биомассы макрозообентоса исследованные участки существенно различались (рис. 3 и 4). На ст. 3 и 4 (с мозаичным типом донных отложений) по численности и биомассе лидировали олигохеты и хирономиды, при этом, в отдельные годы (2009, 2012, 2015) преобладала группа “прочие”, в которую входили пиявки и бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (рис. 3в, 4в, 4г, 4е). На участках, занятых серыми илами, по численности, в основном, преобладали олигохеты, их доля значительно увеличилась за период с 2009 по 2015 гг. (рис. 3). Основу биомассы, в большинстве случаев, составляли личинки хирономид, среди которых доминировали представители рода *Chironomus* (рис. 4а, 4б, 4д, 4е).

Следует отметить, что многолетняя тенденция к потеплению и вызванные этим изменения усло-

вий среды, повлияли на соотношение видов олигохет в составе макрозообентоса Рыбинского водохранилища. Так, до конца 1980-х гг. в Рыбинском водохранилище основой биомассы олигохет был  $\beta$ -мезосапроб *Tubifex newaensis* (Michaelsen), отличающийся крупными размерами особей (Архипова, 2016; Поддубная, 1988). В 1990-е гг. численность вида снизилась в 5–6 раз, а с 2010 г. он встречался редко и единично, что привело к снижению биомассы олигохет и, соответственно, общей биомассы макрозообентоса, основную долю которой уже представляли личинки хирономид. С конца 1980-х гг. начала увеличиваться численность других олигохет-тубифицид, среди которых доминировали полисапробные виды *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède и *Tubifex tubifex* (Müller). Наиболее значительный рост обилия этих олигохет и их доли в общей численности макрозообентоса наблюдался на участках, покрытых серыми илами, в 2012–2015 гг. (рис. 3а, 3б, 3д, 3е).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Температура воды – один из наиболее значимых экологических факторов, существенно влияющий на гидробиологический режим водоемов. В Рыбинском водохранилище с 1976 г. прослеживается рост температуры воды, тенденция к потеплению усилилась после 2000 г. (табл. 3). В 2001–2010 гг. средняя температура воды за май–октябрь

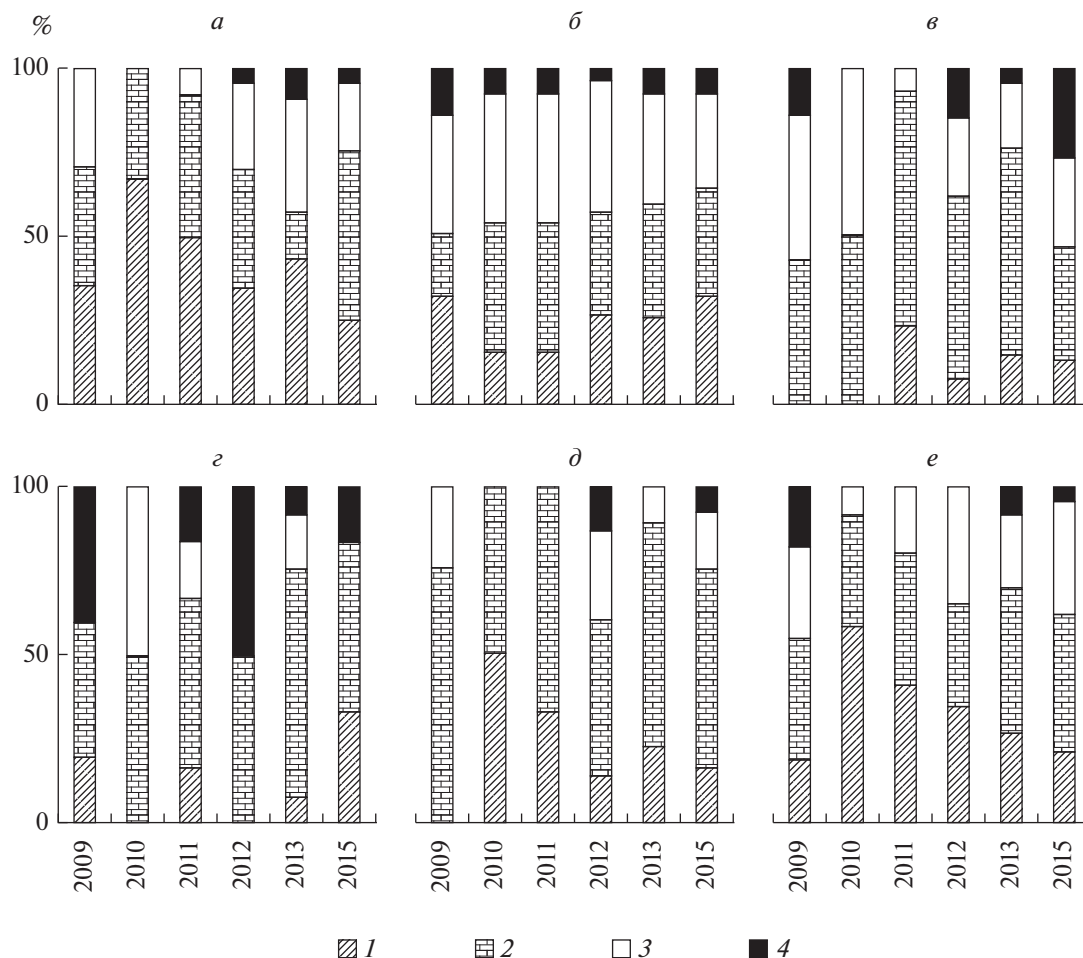


Рис. 2. Таксономическая структура макрозообентоса Рыбинского водохранилища: а – ст. 1, б – ст. 2, в – ст. 3, г – ст. 4, д – ст. 5, е – ст. 6. 1 – хирономиды, 2 – олигохеты, 3 – моллюски, 4 – прочие.

была 15°C, что на 0.9°C выше среднееголетних значений (Литвинов, Законнова, 2014). В дальнейшем эта тенденция сохранилась: по нашим данным в 2009–2015 гг. средняя температура воды за май–октябрь достигала 16°C (табл. 3, табл. 4).

Как сказано выше, 2010 г. отличался от других лет наблюдений аномальными погодными условиями (Климатические ..., 2006–2010). Летом 2010 г. зарегистрированы экстремально высокие значения поверхностной (27.9°C) и придонной (25.8°C) температуры воды (табл. 5), которые в Рыбинском водохранилище отмечались впервые за все годы наблюдений. Несмотря на это, средняя за май–октябрь температура придонного слоя воды в 2010 г. была ниже, чем в предыдущем 2009 г., и во все последующие годы наблюдений (табл. 4). Это объясняется тем, что сезонный ход температуры воды характеризовался существенной разницей ее значений в весенние, летние и осенние месяцы 2010 г. (табл. 5).

Аномально высокие температуры воздуха и воды влияют на многие гидробиологические характе-

ристики водохранилищ. Увеличение температуры воды удлиняет вегетационный период, увеличивает доступность питательных веществ, уменьшает количество хищников и приводит к неконтролируемому росту водорослей (Cazzolla Gatti, 2016; Mosello, Lami, 2011; Park et al., 2013). При “цветении” воды часто происходит резкое снижение концентрации растворенного кислорода, что негативно сказывается на жизнедеятельности гидробионтов, вплоть до их гибели (Adrian et al., 2009). Известно, что в неглубоких озерах и водохранилищах умеренного пояса потепление часто приводит к росту скорости процессов эвтрофирования (Копылов и др., 2012; Alimov, 2010; Cazzolla Gatti, 2016; Downing, 2014). Усиление темпов эвтрофикации вод, обусловленное не только антропогенным воздействием, но и глобальными факторами, в том числе, изменением климата в сторону потепления, приводит к росту количественных показателей донных биоценозов и повышению трофического статуса природных олиготрофных водоемов (Кашулин и др., 2012). На начальной ста-

**Таблица 2.** Численность и биомасса макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища (станции 1–6)

Год	1	2	3	4	5	6
2009	$0.67 \pm 0.27$	$1.96 \pm 0.30$	$0.26 \pm 0.04$	$0.20 \pm 0.08$	$0.70 \pm 0.46$	$2.47 \pm 1.27$
	$10.74 \pm 2.92$	$17.94 \pm 0.89$	$0.63 \pm 0.41$	$0.27 \pm 0.04$	$1.58 \pm 0.79$	$18.54 \pm 12.22$
2010	$2.27 \pm 0.17$	$0.82 \pm 0.34$	$0.13 \pm 0.03$	$0.10 \pm 0.06$	$0.02 \pm 0.02$	$1.89 \pm 0.87$
	$27.14 \pm 5.82$	$4.49 \pm 2.73$	$0.24 \pm 0.07$	$0.31 \pm 0.27$	$0.59 \pm 0.59$	$14.19 \pm 4.68$
2011	$2.52 \pm 0.60$	$2.79 \pm 1.17$	$0.27 \pm 0.11$	$0.48 \pm 0.12$	$0.18 \pm 0.60$	$7.97 \pm 3.05$
	$48.42 \pm 5.76$	$39.57 \pm 6.42$	$0.95 \pm 0.67$	$0.73 \pm 0.08$	$1.91 \pm 0.84$	$63.22 \pm 17.44$
2012	$6.17 \pm 2.55$	$38.25 \pm 0.31$	$0.49 \pm 0.05$	$0.07 \pm 0.01$	$2.77 \pm 1.35$	$39.37 \pm 8.77$
	$21.81 \pm 8.83$	$82.09 \pm 0.18$	$1.15 \pm 0.32$	$0.18 \pm 0.01$	$10.15 \pm 5.44$	$108.33 \pm 10.07$
2013	$24.78 \pm 7.12$	$39.62 \pm 5.80$	$1.39 \pm 1.03$	$0.43 \pm 0.27$	$1.15 \pm 0.71$	$32.75 \pm 9.85$
	$77.97 \pm 21.84$	$57.76 \pm 6.22$	$3.07 \pm 2.72$	$0.33 \pm 0.16$	$8.60 \pm 2.58$	$106.74 \pm 5.67$
2014	$1.88 \pm 0.62$	$11.87 \pm 0.03$	–	–	–	–
	$14.73 \pm 3.82$	$31.20 \pm 11.84$				
2015	$11.53 \pm 2.33$	$44.69 \pm 21.17$	$1.34 \pm 1.20$	$0.37 \pm 0.05$	$2.81 \pm 1.85$	$36.38 \pm 6.76$
	$28.40 \pm 2.76$	$150.73 \pm 54.45$	$1.90 \pm 1.48$	$0.63 \pm 0.02$	$18.88 \pm 15.58$	$132.29 \pm 40.03$

Примечание. Над чертой – численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>; под чертой – биомасса, г/м<sup>2</sup>.

дии процесса эвтрофикации может происходить увеличение видового богатства (Лазарева, Соколова, 2013; Heino et al., 2009; Van Looy et al., 2016). Установлено, что при дальнейшем загрязнении или эвтрофировании водоемов структура сообществ гидробионтов упрощается: снижается разнообразие, уменьшается количество видов хищных животных и фильтраторов, доминирование переходит к эврибионтным видам (Adrian et al., 2009; Cazzolla Gatti, 2016; Hershkovitz et al., 2015; Park et al., 2013). Кроме того, вследствие влияния потепления климата на экосистемы происходит вытеснение узкоспециализированных видов видами эврибионтами (Downing, 2014), а также вселение чужеродных видов (Kernan, 2015; Mosello, Lami, 2011).

Жарким летом 2010 г. в водохранилищах Волги отмечено катастрофическое ухудшение качества вод, вызванное аномальным развитием цианобактерий (Копылов и др., 2012). В Рыбинском водохранилище температура воды у поверхности в июле и августе 2010 г. достигала 27–28°C (табл. 5), что было выше нормы ( $\leq 19$ –22°C), одновременно с этим наблюдалось увеличение видового богатства и обилия зоопланктона (Лазарева, Соколова, 2013). При этом, значения температуры в придонном слое были на  $\sim 1$ –10°C ниже, чем у поверхности воды (табл. 5). Максимальная температура придонной воды (25.8°C) зарегистрирована в начале августа 2010 г. (табл. 5). По-видимому, негативное влияние на зообентос оказало не столько повышение температуры воды, как вызванные этим изменения других факторов среды, в первую очередь, снижение до критических значений ( $< 5$  мг/л) содержа-

ния растворенного O<sub>2</sub>. Кроме того, в анаэробных условиях в результате микробиологической деструкции органического вещества грунтов могут выделяться ядовитые для беспозвоночных и рыб соединения (Дзюбан, 2006).

По наблюдениям на водоемах-охладителях Украины, незначительный подогрев ведет к увеличению числа видов и биомассы макрозообентоса, тогда как сильный вызывает уменьшение числа видов и существенное снижение численности и биомассы, причем, сильное угнетение макрозообентоса наступает уже при летней придонной температуре  $> 25^\circ\text{C}$  (Пидгайко и др., 1970; Протасов и др., 1991; Протасов, Силаева, 2012; Протасов и др. 2017). Влияние аномально высокой температуры воды на макрозообентос Ры-

**Таблица 3.** Средняя за десятилетний период температура воды ( $T$ ) в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища (по: Литвинов, Законнова, 2014)

Период (май–октябрь)	$T$ , °C
1951–1960	13.6
1961–1970	13.8
1971–1980	13.3
1981–1990	13.8
1991–2000	14.1
2001–2010	15.0
2009–2015*	16.3

Примечание. Толща воды средняя по горизонтам 0–16 м.  
\* Данные авторов.

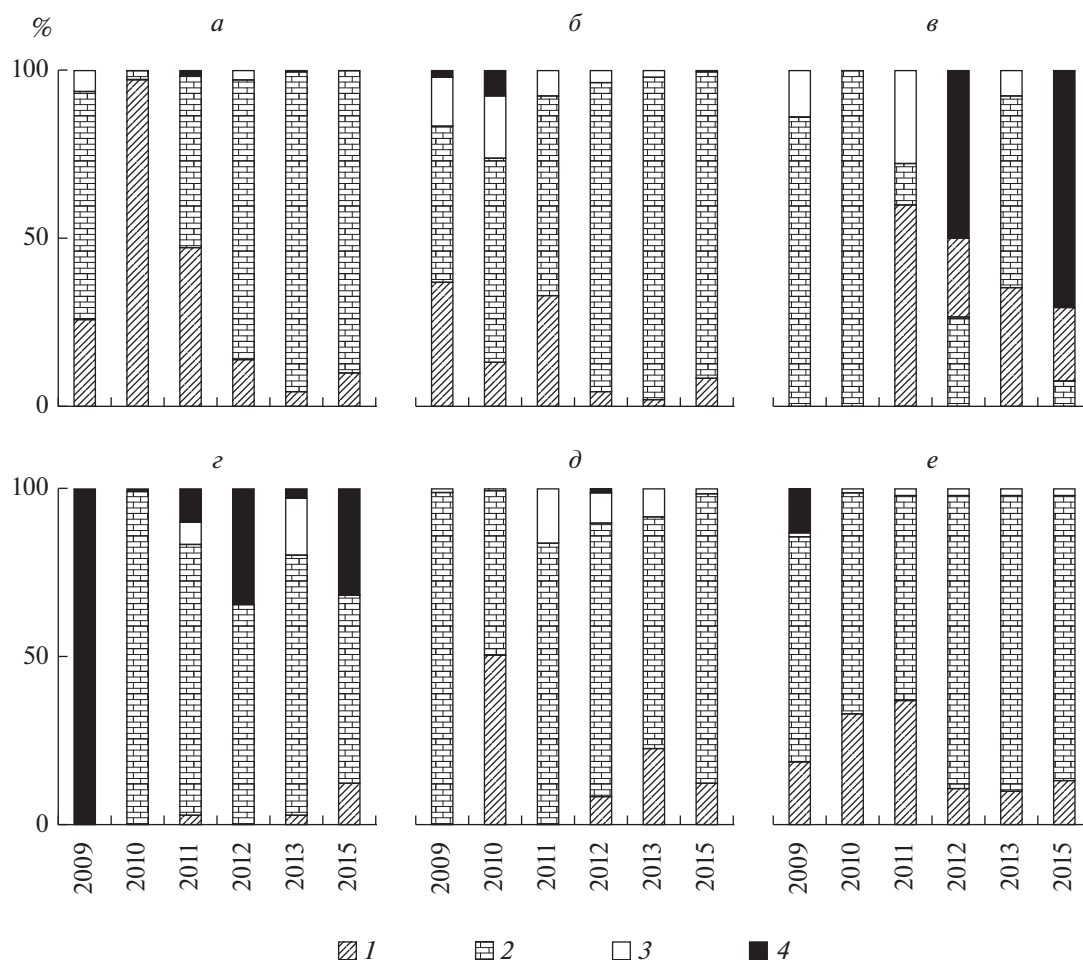


Рис. 3. Структура численности макрозообентоса Рыбинского водохранилища. Обозначения, как на рис. 2.

бинского водохранилища в полной мере проявилось уже осенью 2010 г., когда видовое богатство и разнообразие снизились до минимальных значений: из состава сообществ исчезли хищники (пиявки), значительно уменьшилось количество моллюсков-фильтраторов (пизидиид и дрейссе-

Таблица 4. Среднегодовая температура воды (°С) в поверхностном и придонном слоях глубоководной зоны Рыбинского водохранилища

Год (май–октябрь)	Поверхностный слой	Придонный слой
2009	16.9	15.2
2010	16.1	14.0
2011	18.2	17.2
2012	16.8	15.8
2013	17.5	15.3
2014	18.7	15.7
2015	15.2	15.3

нид). На серых илах доминировали полисапробы (личинки мотыля), достигавшие ~70–99% общей биомассы (рис. 4). Наблюдаемые изменения свидетельствует о неустойчивом состоянии бентосных зооценозов, испытывающих влияние неблагоприятных факторов. Аналогичные процессы происходят в водоемах-охладителях из-за длительного повышения летней температуры воды >30°С (Пидгайко и др., 1970; Протасов и др., 1991, 2017; Яныгина, 2011). По-видимому, жарким летом 2010 г. в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища условия для развития большинства групп макрозообентоса, за исключением личинок рода *Chironomus*, были неблагоприятны из-за высокой придонной температуры. А.С. Константиновым (1958) установлено, что скорость роста личинок хирономид в лабораторных условиях значительно увеличивается с повышением температуры, причем 25°С — оптимум для их развития. Дальнейшее повышение температуры ведет к угнетению роста и развития личинок хирономид. Олигохеты (кроме устойчивого к высокой температуре *Limnodrilus hoffmeisteri*) (Каратаев, 1990;

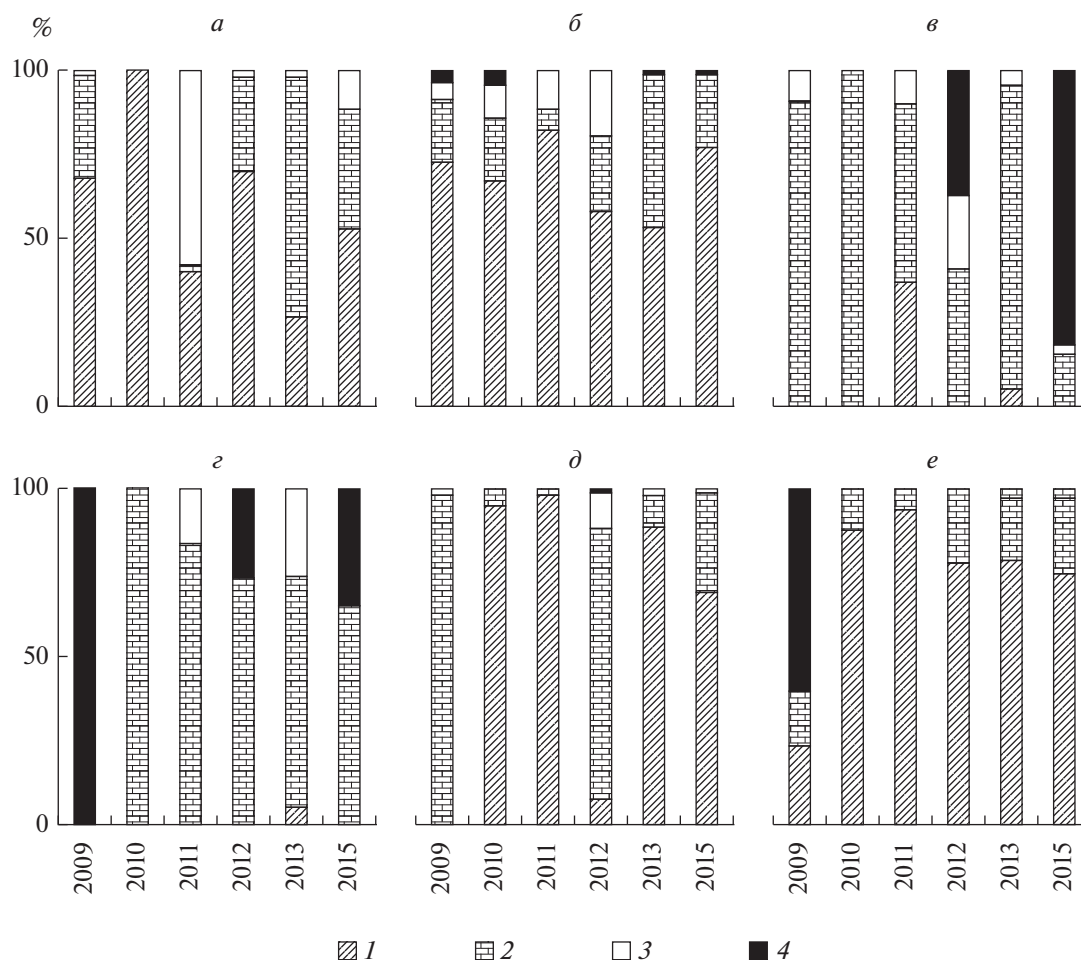


Рис. 4. Структура биомассы макрозообентоса Рыбинского водохранилища. Обозначения, как на рис. 2.

Каратаев, Каратаева, 1987)) и моллюски, в отличие от личинок хирономид, более чувствительны к длительному (>2 нед) воздействию высокой температуры придонной воды, поэтому они первыми

выпадают из состава донного населения (Пидгайко, 1971; Протасов и др., 1991). Кроме непосредственного воздействия на беспозвоночных, повышение температуры вследствие ано-

Таблица 5. Температура воды (°C) у поверхности и дна в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища в 2010 г. (станции 1–6)

Дата	1		2		3		4		5		6	
	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
04.V	9.0	8.2	7.9	4.7	3.4	3.4	2.7	2.7	3.2	3.2	5.4	5.3
15.VI	17.8	17.0	17.1	16.8	16.2	15.6	15.8	15.2	15.8	15.2	16.0	15.6
28.VI	20.8	16.5	20.5	16.6	19.2	18.9	19.2	18.9	21.2	16.4	21.6	16.2
14.VII	<b>26.7</b>	18.7	<b>26.9</b>	18.6	<b>26.9</b>	19.8	<b>27.1</b>	18.8	<b>27.9</b>	17.3	<b>27.9</b>	17.5
10.VIII	25.7	21.5	25.6	24.0	<b>26.0</b>	23.3	<b>26.5</b>	<b>25.8</b>	<b>26.4</b>	19.4	<b>26.0</b>	19.4
24.VIII	18.6	18.4	18.6	18.5	18.0	17.9	19.1	18.8	19.8	18.9	19.2	18.0
07.IX	14.2	13.8	12.7	12.4	13.0	12.9	13.1	13.1	13.5	13.3	14.5	12.7
05.X	9.9	9.5	9.5	8.8	9.7	9.6	10.3	9.7	10.3	9.6	10.0	9.2
19.X	6.5	6.5	4.8	4.9	5.4	5.4	5.5	5.5	5.8	5.8	—	—

Примечание. П – поверхность, Д – придонный слой. Названия станций см. рис. 1.

мально жаркой погоды, наблюдавшейся в июле и августе 2010 г., привело к снижению содержания растворенного кислорода в придонных слоях воды (Копылов, 2012), что так же негативно повлияло на донное население. Многолетние наблюдения на глубоководных участках Рыбинского водохранилища показали, что из-за повышенного прогрева ( $>20^{\circ}\text{C}$ ) глубоких слоев воды с 2007 г. стал чаще встречаться летний (июль–август) придонный дефицит растворенного  $\text{O}_2$ . В 2011–2015 гг. регулярно наблюдалось его низкое содержание у дна ( $<5$  мг/л) длительностью от двух недель до трех месяцев (Лазарева и др., 2018). Одним из последствий повышения температуры воды и обусловленного этим дефицита растворенного  $\text{O}_2$  было значительное снижение обилия чувствительных к недостатку содержания кислорода видов  $\beta$ -мезоцарбов. Так, в 2010–2011 гг. на стандартных станциях почти не встречались моллюски-дрейсениды, редко и единично отмечена олигохета *Tubifex newaensis*. Личинки *Chironomus plumosus* (L.) имеют преимущество перед другими видами донного населения, поскольку за счет высокой концентрации в их гемолимфе дыхательного пигмента гемоглобина могут обитать в среде, бедной кислородом, а также и в анаэробных условиях благодаря сложным приспособительным механизмам, в частности за счет повышения содержания в теле гликогена (Мотыль ..., 1983).

В северных водоемах эвтрофирование не всегда приводит к деградации водных экосистем, особенно при умеренном проявлении таких процессов (Яковлев, 2005). На всех этапах сукцессии (от олиготрофного до эвтрофного статуса) водная экосистема способна адаптироваться, изменяя свою структурно-функциональную организацию и перестраивая механизмы утилизации органического вещества (Яковлев, 2005). В Рыбинском водохранилище в последующие годы после аномально жаркого лета 2010 г. на всех станциях наблюдалось увеличение видового богатства зообентоса и индекса видового разнообразия Шеннона–Уивера, максимальные значения этих показателей зарегистрированы в 2012–2013 гг. (табл. 1). На большинстве исследованных участков увеличилось число видов олигохет (в основном полисапробов) и их доля в общей численности макрозообентоса (рис. 2, рис. 3). Это свидетельствует об избыточном содержании органического вещества в грунтах, а также интенсивных процессах самоочищения с активным участием олигохет. Сравнительный анализ характеристик макрозообентоса на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища осенью 2009 и 2013–2015 гг. показал, что на серых илах (ст. 1, 2, 5, 6) произошел существенный рост численности и биомассы (табл. 2). На ст. 3, 4, где отсутствует интенсивное илонакопление, показатели макрозообентоса изменились незначительно. Ст. 1, 2, 6 все-

гда отличались от остальных участков высоким обилием макрозообентоса (Поддубная, 1988; Щербина, 2000; Petrova, 2012). По данным за 1994 г., средняя за сезон биомасса макрозообентоса на ст. 1, 2, 6 была соответственно 24.98, 33.01, 18.91 г/м<sup>2</sup>; отмечалось, что значения биомассы возросли в 3–13 раз по сравнению с 1955 г. (Щербина, 2000). В осенний сезон 2011–2015 гг. на этих станциях произошел еще более существенный рост биомассы макрозообентоса, ее средние значения увеличились в  $\sim 3$ – $7$  раз по сравнению с отмеченными в 1994 г. (табл. 2). Наибольшие значения биомассы зарегистрированы в сентябре 2015 г. на ст. 2 (205 г/м<sup>2</sup>) и ст. 6 (173 г/м<sup>2</sup>), основу биомассы (73–76%) составляли личинки мотыля (в основном *Chironomus plumosus*). Известно (Мотыль ..., 1983), что повышение трофии внутренних водоемов способствует процветанию и расселению этого вида с широкой экологической валентностью. Следует отметить, что такое высокое обилие макрозообентоса на стандартных станциях выявлено впервые за весь период наблюдений, причем стремительный рост биомассы произошел за относительно короткий временной промежуток – с 2011 г. по 2015 г., после экстремально теплых лет. В Рыбинском водохранилище такие высокие значения биомассы макрозообентоса отмечали лишь однажды – весной 1993 г. на приплотинных участках, расположенных на бывшем русле р. Шексны (143–200 г/м<sup>2</sup>) (Щербина, 2000).

Значительный рост численности и биомассы макрозообентоса в 2011–2015 гг. свидетельствует об изменении трофического статуса Рыбинского водохранилища. В первые годы после образования водохранилища его воды характеризовались как “чистые” олиго-мезотрофного уровня продуктивности при отсутствии сильного антропогенного воздействия (Рыбинское ..., 1972). Рост средних температур воздуха и воды привел к повышению интенсивности процессов фотосинтеза, увеличению первичной продукции и накоплению органического вещества, способствующему бурному развитию микроорганизмов (Романенко, 1985) и повлиял на всю экосистему водохранилища.

В структуре макрозообентоса Рыбинского водохранилища преобладают трофические группировки детритофагов-глотателей (грунтоядных олигохет) и фитодетритофагов-фильтраторов + собирателей (личинки хирономид), которые питаются органическими частицами в верхнем слое донных отложений (Монаков, 1998). Соответственно, количественное обилие донного населения в значительной степени зависит от содержания органического вещества в грунтах, одним из показателей которого служит концентрация осадочных пигментов (суммы хлорофилла *a* с феопигментами) (Сигарева и др., 2013). Осадочные пигменты могут быть индикатором связи осадкообразования и



первичной продукции (Сигарева и др., 2013). С помощью корреляционного анализа и метода главных компонент выявлена достоверная положительная связь между биомассой макрозообентоса и концентрацией осадочных пигментов в донных отложениях (Тимофеева и др., 2018). Установлено, что в аномально жаркие годы, каким был 2010 г., на глубоководных участках, где обычно происходит седиментация основной части органического вещества и формируются илы, содержание осадочных пигментов увеличивается. Более высокое содержание пигментов в следующий за аномально жарким годом дает основание говорить об эффекте последействия на состояние донной подсистемы и экосистемы в целом (Тимофеева, Сигарева, 2012). Так, в 2011 г. по концентрации хлорофилла с дериватами в донных отложениях состояние донной подсистемы Рыбинского водохранилища оценивалось как высокоэвтрофное (Сигарева и др., 2012). Средние величины содержания пигментов в грунтах Рыбинского водохранилища, как и в водной толще, в большинстве случаев соответствуют мезо- и эвтрофным водоемам (Тимофеева, Сигарева, 2012). На станциях, расположенных на участках накопления илов, среднегодовые концентрации пигментов в 2011–2014 гг. были выше, чем в прежние годы (Сигарева и др., 2016). В исследуемый период высокие концентрации пигментов, как и высокая численность бактериобентоса (Корюлов et al., 2016), создали хорошие трофические условия для массового развития фитодетритофагов-фильтраторов + собирателей — личинок хирономид *Chironomus* и детритофагов-глотателей — олигохет. В результате доминирования этих групп на участках, занятых серыми илами, наблюдался интенсивный рост обилия макрозообентоса в 2011–2015 гг. В соответствии с классификацией “шкалы трофности” для озер и водохранилищ (Китаев, 2007) по биомассе зообентоса осенью 2015 г. ст. 4 относилась к  $\alpha$ -олиготрофному классу ( $<1.25 \text{ г/м}^2$ ), ст. 3 — к  $\beta$ -олиготрофному (1.25–2.5), ст. 5 — к  $\alpha$ -эвтрофному (10–20  $\text{г/м}^2$ ), ст. 1 — к  $\beta$ -эвтрофному (20–40  $\text{г/м}^2$ ), ст. 2 и 6, где биомасса достигала  $>40 \text{ г/м}^2$  — к  $\alpha$ -политрофному, тогда как в 2009 г. самые продуктивные станции, расположенные на серых илах, характеризовались как  $\alpha$ -эвтрофные (табл. 2). Таким образом, по показателям макрозообентоса отмечено увеличение темпов эвтрофирования Рыбинского водохранилища в экстремально теплые годы начала XXI в.

**Выводы.** Изменения структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища, отмеченные в начале XXI в., совпали с годами наиболее интенсивного потепления. Повышение температуры воды аномально жарким летом 2010 г. и вызванные этим неблагоприятные условия среды привели к значительному снижению видового богатства и разнообразия, угнетению почти всех представи-

телей макрозообентоса, кроме личинок хирономид рода *Chironomus*, составлявших 70–99% общей численности и биомассы. В последующие годы наблюдалось восстановление сообществ донного населения, отмечен существенный рост видового богатства на всех исследованных участках. При этом, в структуре макрозообентоса уменьшилась роль видов-индикаторов  $\beta$ -мезосапробных условий (моллюсков-дрейссенид). Значительно возросла численность олигохет, среди которых произошла смена доминирующих видов — в сообществах донного населения преобладали полисапробы *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*, тогда как  $\beta$ -мезосапроб *Tubifex newaensis*, доминировавший в конце XX в., стал редким видом. Интенсивный рост численности и биомассы мотыля и полисапробных видов олигохет, зарегистрированный в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища осенью 2011–2015 г., свидетельствует об увеличении содержания органического вещества в донных отложениях и изменении трофического статуса Рыбинского водохранилища.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н.Р. 2016. Структурная организация сообщества олигохет (Annelida: Oligochaeta) на продуктивных серых илах Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 74(77). Ярославль: Филигрань, С. 100–112.
- Дзюбан А.Н. 2006. Микробиологическая характеристика донных отложений Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия // Биология внутр. вод. № 1. С. 16–23.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2009 г. [Электронный ресурс]. М.: Росгидромет, 2010. [http://www.meteo.ru, file.pdf](http://www.meteo.ru/file.pdf) (обращение 4 апреля 2012 г.).
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2010 г. [Электронный ресурс]. М.: Росгидромет, 2011. [http://www.meteo.ru, file.pdf](http://www.meteo.ru/file.pdf) (обращение 4 апреля 2012 г.).
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. [Электронный ресурс]. М.: Росгидромет, 2012. [http://www.meteo.ru, file.pdf](http://www.meteo.ru/file.pdf) (обращение 04. 04.2012 г.).
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2012 год. М.: Росгидромет, 2013. 86 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2013 год. М.: Росгидромет, 2014. 109 с.

- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2014 год. М.: Росгидромет, 2015. 107 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. М.: Росгидромет, 2016. 68 с.
- Каратаев А.Ю. 1990. Воздействие подогрева на пресноводные экосистемы // Вестн. Белорус. ун-та. Минск, 132 с. Деп. в ВИНТИ 07.05.1990, № 2440–90.
- Каратаев А. Ю., Каратаева И. В. 1987. Влияние сброса теплых вод на макрозообентос литорали водоема-охладителя // Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. № 1. С. 46–49.
- Кашулин Н.А., Денисов Д.Б., Валькова С.А. и др. 2012. Современные тенденции изменений пресноводных экосистем Евро-Арктического региона // Тр. Кольск. науч. центра РАН. № 2. С. 7–54.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов // Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 395 с.
- Климатические рекорды прошедшего пятилетия на территории Ярославской области (Электронный ресурс) // Сайт ГУ «Ярославский ЦГМС». Режим доступа: <http://www.yacgms.ru> – 2006–2010. Дата обращения: 28.04.2012.
- Константинов А.С. 1958. Биология хирономид и их разведение // Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ. Т. 5. Саратов: Изд-во Коммунист, 363 с.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. 2012. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // Докл. РАН. Т. 442. № 1. С. 133–135.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2013. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи соврем. биологии. Т. 133. № 6. С. 564–574.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 81(84). С. 47–84.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2014. Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // Географ. вестн. Физическая география и геоморфология. № 2(29). С. 41–45.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 322 с.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. 312 с.
- Пидгайко М.Л. 1971. Зоомакробентос Кураховского водохранилища и влияние на него подогрева // Гидрохимия и гидробиология водоемов-охладителей тепловых электростанций СССР. Киев: Наук. думка, С. 207–216.
- Пидгайко М.Л., Гринь В.Г., Поливанная М.Ф. и др. 1970. Итоги изучения гидробиологического режима пресных водоемов-охладителей юга УССР // Гидробиол. журн. Т. 6. № 2. С. 36–44.
- Поддубная Т.Л. 1988. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, Вып. 55(58). С. 112–140.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И. и др. 1991. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. Киев: Наук. думка, 192 с.
- Протасов А.А., Силаева А.А. 2012. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 274 с.
- Протасов А.А., Силаева А.А., Новоселова Т.Н. и др. 2017. Техноэкосистема АЭС: 18 лет гидробиологических наблюдений // Журн. Сиб. фед. ун-та. Серия: Биология. Т. 10. № 4. Р. 459–484.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 295 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Сigareва Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. 2012. Трофическое состояние донной подсистемы в Волжских водохранилищах // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А. С. 261–264.
- Сigareва Л.Е., Законнов В.В., Тимофеева Н.А., Касьянова В.В. 2013. Осадочные пигменты и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 40. № 1. С. 62–69.
- Сigareва Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. 2016. Межгодовая динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 76(79). С. 119–130.
- Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.
- Тимофеева Н.А., Сigareва Л.Е. 2012. Влияние аномальной жары на содержание растительных пигментов в донных отложениях водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок, С. 304–306.
- Тимофеева Н.А., Перова С.Н., Сigareва Л.Е. 2018. Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Сиб. экол. журн. № 6. С. 766–775.
- Щербина Г.Х. 2000. Макрозообентос // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, С. 216–231.
- Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропо-

- погенная динамика). Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, Ч. 1. 161 с. Ч. 2. 145 с.
- Яныгина Л.В. 2011. Экология сообществ донных беспозвоночных в водоемах-охладителях Сибири // *Вод. ресурсы*. Т. 38. № 5. С. 618–630.
- Alimov A.F. 2010. Biological Diversity and the Community Structure of Organisms // *Inland Water Biol.* V. 3. № 3. P. 207–213.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082910030016>
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H. et al. 2009. Lakes as sentinels of climate change // *Limnol., Oceanogr.* V. 54. № 6 (part 2). P. 2283–2297.
- Cazzolla Gatti R. 2016. Freshwater biodiversity: a review of local and global threats // *Int. J. Environ. Stud.* V. 73. № 6. P. 887–904.
- De Knijf G., Flenker U., Vanappelghem C. et al. 2011. The status of two boreo-alpine species, *Somatochlora alpestris* and *S. arctica*, in Romania and their vulnerability to the impact of climate change (Odonata: Corduliidae) // *Int. J. Odonatol.* V. 14. № 2. P. 111–126.
- Downing J.A. 2014. Productivity of Freshwater Ecosystems and Climate Change // *Global Environmental Change. Series Handbook of Global Environmental Pollution*. V. 1. P. 221–229.
- Heino J., Virkkala R., Toivonen H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions // *Biol. Rev.* V. 84. P. 39–54.
- Hershkovitz Y., Dahm V., Lorenz A.W., Hering D. 2015. A multi-trait approach for the identification and protection of European freshwater species that are potentially vulnerable to the impacts of climate change // *Ecol. Indicators*. V. 50. P. 150–160.
- Kernan M. 2015. Climate change and the impact of invasive species on aquatic ecosystems // *Aquat. Ecosyst. Health & Manag.* V. 18. № 3. P. 321–333.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zaboitkina E.A., Rummyantseva E.V. 2016. Viruses in Bottom Sediments of a Mesotrophic Reservoir (Rybinsk Reservoir, Upper Volga) // *Inland Water Biol.* V. 9. № 3. P. 251–257.  
<https://doi.org/10.1134/S199508291603010X>
- Mosello R., Lami A. 2011. Climate Change and Related Effects on Water Quality: Examples from Lake Maggiore (Italy) // *Global bioethics*. V. 24. № 1–4. P. 95–98.
- Park H.K., Cho K.H., Won D.H. et al. 2013. Ecosystem responses to climate change in a large on-river reservoir, Lake Paldang, Korea // *Climat. Change*. V. 120. № 1. P. 477–489.
- Perova S.N. 2012. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // *Inland Water Biol.* V. 5. № 2. P. 199–207.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082912020125>
- Van Looy K., Floury M., Ferréol M. et al. 2016. Long-term changes in temperate stream invertebrate communities reveal a synchronous trophic amplification at the turn of the millennium // *Science of the Total Environ.* V. 565. P. 481–488.
- Yasarer L.M.W., Sturm B.S.M. 2016. Potential impacts of climate change on reservoir services and management approaches // *Lake and Reservoir Management*. V. 32. № 1. P. 13–26.

## Changes in the Structure of Macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir under Conditions of Increasing Temperature

S. N. Perova\*

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

*\*e-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru*

The analysis of the results of long-term observations has demonstrated the changes in the species structure and a significant increase in the quantitative abundance of macrozoobenthos in the deep-water part of the Rybinsk Reservoir in extremely warm years of the 21<sup>st</sup> century. After the anomalously hot summer of 2010 the species richness and diversity decreased to their minimum values. In the following years the peak of abundance and biomass of macrozoobenthos due to the mass development of chironomid larvae (the genus *Chironomus*) and polysaprobic species of oligochaetes was, apparently, the result of high rates of eutrophication.

**Keywords:** macrozoobenthos, dominating species, species diversity, abundance, biomass, deep-water part, warming, eutrophication