

УДК 574.587:591+556.555.6:581.132.1

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА И РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2020 г. Л. Е. Сигарева*, @, С. Н. Перова*, Н. А. Тимофеева*

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

@E-mail: sigareva@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 24.07.2017 г.

После доработки 18.12.2017 г.

Принята к публикации 13.08.2018 г.

Обобщены данные (с 1947 по 2015 г.) о многолетней динамике макрозообентоса и концентраций растительных пигментов в иловых отложениях речного участка водохранилища. Выявлено существенное возрастание обилия макрозообентоса и содержания осадочных пигментов в последние годы наблюдений. В многолетнем аспекте установлены достоверные связи суммарной концентрации хлорофилла *a* и продуктов его деградации с численностью и биомассой макрозообентоса, биомассой хирономид, численностью олигохет и индексом сапробности. Отмечено увеличение трофии Рыбинского водохранилища в современных условиях.

DOI: 10.31857/S0002332920010130

Исследования первичной продукции водоемов (Винберг, 1960) позволили подойти к количественной оценке баланса органического вещества, а классические идеи о закономерных связях между звеньями трофической цепи стали базисным теоретическим посылом для развития фундаментальной и практической экологии гидробионтов и водных экосистем. Характеристики структурно-функциональной организации макрозообентоса, как и других сообществ организмов, используются в гидробиологическом мониторинге при решении разных задач, включая оценку трофического статуса экосистемы, качества воды и грунтов (Финогенова, Алимов, 1976; Баканов, 2000; Китаев, 2007). Основание для использования показателей макрозообентоса — вполне определенная доля его продукции в биотическом балансе (2–8% первичной продукции органического вещества) (Алимов, 2004). Тем не менее оценка трофии водоема по макрозообентосу косвенная, поскольку она базируется на характеристиках связи между развитием организмов (продуцентов и консументов) в разных подсистемах — пелагиали и бентали. Показатель, свидетельствующий о зависимости продукции макрозообентоса от первичной продукции, — растительные пигменты в донных отложениях, связанные с бентосными сообществами через пищевые цепи и поступающие на дно в составе органического вещества. Осадочные пигменты широко исполь-

зуются как показатели продуктивности морских и пресноводных экосистем (Reuss *et al.*, 2010; Romero-Viana, Keely, 2010; Сигарева, 2012; Coianiz *et al.*, 2015; Кармакаг *et al.*, 2015). Особый интерес представляют количественные связи пигментов в донных отложениях с макрозообентосом в чрезвычайно динамичных экосистемах водохранилищ в условиях глобального потепления.

Цель работы — выявить характер связей макрозообентоса с концентрацией растительных пигментов в донных отложениях в многолетнем аспекте на примере Рыбинского водохранилища, являющегося резервом пресной воды для центрального региона РФ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Рыбинское водохранилище (создано в 1941–1947 гг.) — крупный неглубокий водоем (площадь 4550 км², средняя глубина 5.6 м). При средней прозрачности ~1 м первичная продукция фитопланктона варьирует от 187 до 414 г О₂/(м² год) (Пырина и др., 2006). Экологический мониторинг состояния экосистемы водохранилища проводится с первых лет заполнения по настоящее время. Нами обобщены материалы регулярных и эпизодических наблюдений на русловой ст. Коприно, расположенной в речном Волжском плесе. Средняя глубина на станции 12 м, преобладающий тип грунта — серый глинистый ил, скорость

илонакопления 7.2 мм/год, содержание органического вещества в отложениях 9–16% (Sigareva *et al.*, 2013).

В настоящей работе обобщены данные количественного учета макрозообентоса с 1955 по 2015 г. Материалы 1955–1988 гг. – архивные данные лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН, полученные Т.Л. Поддубной, В.И. Митропольским, В.И. Бисеровым и другими, а данные с 1990 по 2015 г. – С.Н. Перовой. Сроки сбора проб были приурочены к периоду (август–октябрь), который считается наиболее оптимальным для оценки интенсивности развития макрозообентоса в конкретный год. Пробы грунта собирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250, Россия) с площадью захвата 1/40 м² и толщиной слоя до 25 см в два подъема. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике (Методика..., 1975).

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (N), биомассу (B), число видов (S), индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера, рассчитанный по численности (H_N) и биомассе (H_B), а также индекс сапробности (I_S) Пантле–Букка в модификации Сладечека (Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973) с учетом сапробности видов (Щербина, 2010). Общую численность и биомассу макрозообентоса (“мягкого бентоса”) оценивали без включения значений этих показателей у крупных моллюсков – униионид, дрейссенид и вивипарид. Эти моллюски часто имеют высокую индивидуальную массу и неравномерно распределяются по площади дна, что препятствует достоверной оценке их обилия с помощью дночерпателя (Мордухай-Болтовской, 1961).

Концентрации хлорофилла a и продуктов его разрушения – феопигментов – определяли спектрофотометрическим методом в общем ацетоновом экстракте (Lorenzen, 1967). Мы использовали средние для безледного периода концентрации хлорофилла a в сумме с феопигментами в расчете на сухой грунт (мкг/г). Принадлежность концентраций осадочных пигментов к трофической категории оценивали согласно опубликованным ранее данным (Möller, Scharf, 1986): <13 мкг/г – к олиготрофной, 13–60 – к мезотрофной, 60–120 – к эвтрофной, >120 – к гипертрофной.

Многолетнюю динамику пигментов анализировали по данным для двух периодов. Динамику с 1947 по 2009 г. анализировали по вертикальному распределению концентраций пигментов в керне (длиной 49 см), отобранном В.В. Законновым в 2009 г. Керн был разделен на слои одинаковой толщины, и возраст каждого слоя условно приравнивался к 1 году (Sigareva *et al.*, 2013). Динамику с 2009 по 2015 г. изучали по концентрациям

растительных пигментов в верхнем 2.5-сантиметровом слое, наиболее перемешиваемом макробеспозвоночными. При этом пробы донных отложений собирали 1–2 раза в месяц с мая по октябрь и в расчетах использовали средние концентрации пигментов для каждого года. Авторы считают, что объединение данных, полученных разными способами, в многолетний ряд возможно из-за сходства тенденций в изменениях концентраций осадочного и планктонного хлорофилла (Пырина и др., 2006; Сигарева и др., 2016).

В исследовании учитывали неравномерность вертикального распределения бентосных организмов для выявления наиболее тесной связи. Показатели макрозообентоса были скоррелированы с концентрациями пигментов, осредненными за год наблюдений и ряд предшествовавших лет (от 1 до 10). Согласно средней скорости осадконакопления (7.2 мм/год) ориентировочная толщина слоя донных отложений, относящаяся к 1–11 годам, составляет соответственно 7.2, 14.4, 21.6, 28.8, 36, 43.2, 50.4, 57.6, 64.8, 72, 79.2 мм. Максимальная продолжительность периодов соотвечствует длительности циклов (11 лет) динамики хлорофилла a фитопланктона в Рыбинском водохранилище, сопряженных с приходящей солнечной радиацией и солнечной активностью (числами Вольфа) (Пырина и др., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представления о многолетней динамике макрозообентоса в морских и пресноводных водоемах (Малиновская, Зинченко, 2012; Павловский, 2014; Безматерных, 2016) свидетельствуют о высокой степени варьирования численности и биомассы бентосного сообщества в зависимости от природных и антропогенных факторов. Первые многолетние наблюдения на Рыбинском водохранилище, выполненные на ст. Коприно в речном Волжском плесе, показали, что временная изменчивость численности и биомассы макрозообентоса чаще всего характеризовалась значительным варьированием без определенных трендов (Поддубная, 1988). При этом колебания общей численности и биомассы зооценоза были тесно связаны с особенностями жизненных циклов доминировавших здесь видов – *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) и *Tubifex newaensis* (Michaelsen, 1902). Основная закономерность многолетней динамики численности макрозообентоса – противоположно направленные изменения обилия популяций *T. newaensis* и *C. plumosus* (Поддубная, 1988).

Обобщение материалов о динамике численности и биомассы макрозообентоса на ст. Коприно выявило положительные тренды характеристик сообщества. Так, с 1955 по 2015 г. обилие донного населения увеличивалось, причем наиболее за-

метно в последние годы этого периода (рис. 1). В соответствии со шкалой трофности для озер и водохранилищ (Китаев, 2007) биомасса макрозообентоса на исследуемом участке водохранилища варьировала от мезотрофной до β -эвтрофной и гипер-трофной категорий.

Пики биомассы макрозообентоса были вызваны развитием доминирующих видов хирономид и олигохет (рис. 1). Биомассу хирономид в разные годы формировали крупные личинки мотыля *C. plumosus*, *C. muratensis* Ryser, Scholl, Wülker, 1983 и *C. agilis* Schobanov et Djomin, 1988 (Perova, 2012), а биомассу олигохет до конца 1980-х гг. — β -мезосапроб *T. newaensis*. Биомасса *T. newaensis* была максимальной в 1988 г., но уже в начале 1990-х гг. она стала резко уменьшаться и после 2009 г. снизилась до нулевых значений, что привело к снижению общей биомассы макрозообентоса. При этом лидирующую позицию в биомассе заняли личинки хирономид (табл. 1, рис. 1). Противоположно направленные изменения в динамике обилия указанных видов продолжались до конца 1990-х гг., в дальнейшем численность *T. newaensis* стала уменьшаться, и с 2010 г. этот вид не отмечался. При этом биомасса личинок рода *Chironomus* за исследованный период значительно увеличилась. Следует подчеркнуть, что наиболее высокие значения численности и биомассы мотыля наблюдались именно в те годы (1976, 1998, 2010–2013), когда в пробах отсутствовал *T. newaensis* (табл. 1). Кроме того, с конца 1980-х гг. начала увеличиваться численность полисапробных видов олигохет-тубифицид.

Особый интерес вызывают данные, полученные в год с аномально жарким летом (2010) и в последующий период. В 2011–2015 гг. наблюдался существенный рост не только общей численности и биомассы, но и видового богатства макрозообентоса (рис. 1, табл. 1). Соответственно возросли показатели видового разнообразия всего макрозообентоса наряду с увеличением доли хирономид.

Анализ сапробности бентосного сообщества свидетельствует о наличии тренда возрастания индекса сапробности Пантле–Букка с начала наблюдений (1955 г.) до настоящего времени (2015 г.) (табл. 1). Повышение индекса связано с увеличением в составе олигохет доли полисапробов (*Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862 и *Tubifex tubifex* (O.F. Müller, 1773)) вместо ранее отмечавшихся β -мезосапробных видов-доминантов (в основном *T. newaensis*). Следовательно, в Рыбинском водохранилище, как и в других водоемах, изменения индекса сапробности обусловлены динамикой видов, поразному относящихся к высокой и низкой концентрациям органического вещества. Нижеприведенные данные о динамике растительных пигментов в донных отложениях подтвер-

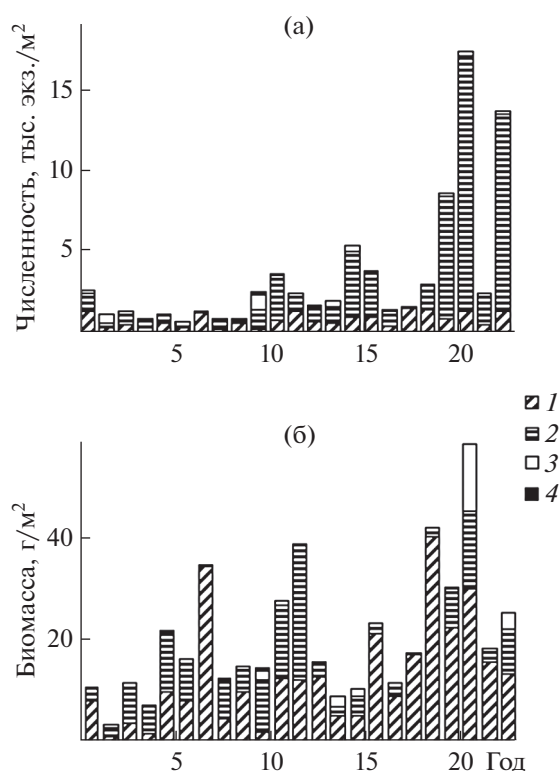


Рис. 1. Численность (а) и биомасса (б) макрозообентоса в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в разные годы. 1 — хирономиды, 2 — олигохеты, 3 — моллюски, 4 — прочие. Годы отбора проб с 1 по 23: 1955, 1956, 1957, 1963, 1970, 1973, 1976, 1980, 1982, 1984, 1986, 1988, 1990, 1992, 1994, 1998, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015 соответственно.

ждают соответствующую изменчивость содержания органического вещества растительного происхождения, которое может быть пищей для бентосных животных.

Многолетняя динамика хлорофилла *a* в сумме с феопигментами в Рыбинском водохранилище представляет собой чередование подъемов и спадов концентраций, относящихся к разным трофическим категориям, с трендом их значительного возрастания в последнее десятилетие (рис. 2). Характер динамики пигментов в целом согласуется с характером динамики численности и биомассы макрозообентоса. Интересно, что в год с аномально жарким летом (2010) показатели содержания растительных пигментов в донных отложениях, как и макрозообентоса, не были максимальными для многолетнего ряда наблюдений. Не были высокими в этот год и концентрации хлорофилла *a* в водной толще (Сигарева и др., 2016). В следующий за аномальным годом период (2011–2015 гг.) содержание осадочных пигментов увеличилось и достигло значений (>120 мкг/г), свойственных гипертрофным условиям, согласно опубликованным ранее данным (Möller, Scharf, 1986). Много-

Таблица 1. Структурные характеристики макрозообентоса и показатели обилия олигохеты *Tubifex newaensis* (1) и личинок рода *Chironomus* (2)

Год	<i>S</i>	<i>H_N</i>	<i>H_B</i>	<i>I_S</i>	<i>N</i> , тыс. экз./м ²		<i>B</i> , г/м ²	
					1	2	1	2
1955	12	2.50	2.51	2.12	1.08	0.66	2.52	6.28
1956	6	2.81	2.08	2.04	0.24	0.02	1.50	0.20
1957	7	2.65	1.65	2.64	0.28	0.22	7.10	3.04
1963	10	2.46	2.38	2.68	0.09	0.09	2.48	1.44
1970	9	2.49	1.59	2.57	0.11	0.51	10.37	9.56
1973	5	2.16	1.34	2.53	0.10	0.24	7.60	8.00
1976	8	0.87	0.85	2.87	0.00	1.21	0.00	34.79
1980	8	2.62	1.64	2.64	0.10	0.20	6.20	4.70
1982	6	1.71	1.18	2.72	0.05	0.55	4.50	9.90
1984	10	2.88	2.16	2.11	0.20	0.24	7.12	1.92
1986	7	2.08	1.96	2.62	0.24	0.76	7.24	12.24
1988	7	1.26	1.41	2.50	0.16	1.36	21.28	12.32
1990	10	2.79	1.29	2.46	0.04	0.52	0.85	12.48
1992	12	2.64	2.40	2.39	0.02	0.24	1.08	4.16
1994	19	3.47	2.98	2.32	0.25	0.15	1.24	6.70
1998	8	1.85	0.85	2.58	0.00	0.80	0.00	20.34
2009	11	2.74	2.44	2.51	0.02	0.20	3.44	9.14
2010	5	0.91	0.72	2.90	0.00	2.34	0.00	17.38
2011	10	2.23	1.11	3.14	0.00	1.42	0.00	40.42
2012	17	2.96	2.62	3.06	0.00	0.76	0.00	20.80
2013	24	2.71	3.12	3.24	0.00	0.62	0.00	18.75
2014	15	2.18	1.49	3.05	0.00	0.38	0.00	15.50
2015	16	2.16	2.34	3.26	0.00	1.20	0.00	12.20

Примечание. *S* – число видов; *H_N* – индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера, рассчитанный по численности; *H_B* – индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера, рассчитанный по биомассе; *I_S* – индекс сапробности Пантле–Букка; *N* – численность; *B* – биомасса.

летняя динамика пигментов для средних концентраций за ряд лет представлена более или менее сглаженными линиями (рис. 2) с двумя максимумами в 1970-е гг. и в 2015 г., что может быть итогом аномальных климатических условий – сильного повышения температуры воздуха и воды в летние периоды 1972 и 2010 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Существование связи между обилием макрозообентоса и содержанием растительных пигментов в донных отложениях теоретически закономерно, поскольку эти показатели отражают различные этапы продукционного процесса и утилизации первичной продукции в трофических цепях. Органическое вещество, содержащееся в грунте и придонном слое воды, служит пищей для групп организмов макрозообентоса, питающихся разными способами. Например, двустворчатые

моллюски питаются путем фильтрации придонной воды, личинки мотыля и других хирономид – как фильтрационным способом, так и собирая пищевые частицы с поверхности грунта, большинство видов олигохет заглатывают верхний слой ила (не глубже 2–5 см) (Извекова, 1975; Моныхов, 1998).

Трудности выявления связей между осадочными пигментами и макрозообентосом обусловлены неравномерностью пространственно-временного распределения их характеристик. Сообщества макрозообентоса состоят из видов с различной продолжительностью жизни, способных к миграциям. Например, личинки хирономид живут в водоеме от 3 нед до 2 лет. Обычно доминирующий в Волжском плесе *C. plumosus* может формировать одну или две генерации в год (Шилова, 1976). Олигохеты размножаются каждый год, но большая часть взрослых особей ежегодно отмирает (Поддубная, 1959). Личинки мотыля могут мигри-

ровать в течение сезона по мере расходования пищевых ресурсов: весной – на мелководья, где происходит вылет, а осенью – обратно в профундаль (Мотыль..., 1983). Организмы макрозообентоса распределяются в толще грунта неравномерно. Наибольшее обилие всех групп отмечено в верхнем слое 0–5 см, до 90% особей встречается в слое 0–20 см, отдельные особи проникают в грунт на глубину до 40 см (Черновский, 1938; Ford, 1962). Преимущественная приуроченность организмов к верхним слоям донных отложений, очевидно, обусловлена благоприятными трофическими условиями, что можно подтвердить наиболее высокими здесь концентрациями растительных пигментов по сравнению с нижележащими слоями (Sigareva *et al.*, 2013; Sigareva, Timofeeva, 2014).

Соотношение между характеристиками макрозообентоса и растительных пигментов, оцененное по значениям коэффициента корреляции, свидетельствует о средней силе связи. Такая связь пигментов установлена с биомассой и численностью всего макрозообентоса, биомассой хирономид, численностью олигохет, общим числом видов и индексом сапробности (табл. 2). Примечательно, что теснота связи увеличивается при коррелировании характеристик макрозообентоса со средними за ряд лет концентрациями пигментов. Осреднение позволяет сгладить вертикальные изменения концентраций пигментов в толще отложений и получить значения, которые более корректно отражают количество органического вещества для донных организмов.

Для ряда показателей (биомасса и численность моллюсков, биомасса олигохет, численность хирономид, индексы Шеннона по биомассе и численности организмов) достоверная связь с пигментами не была выявлена. Отсутствие связи с перечисленными показателями может быть обусловлено значительными пределами варьирования, конкурентными отношениями между группами организмов и рядом других факторов.

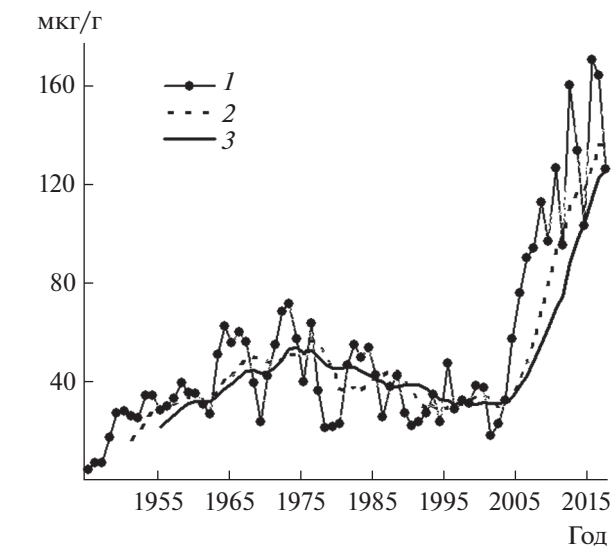


Рис. 2. Многолетняя динамика концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами в донных отложениях Волжского плеса Рыбинского водохранилища с 1947 по 2015 г. 1 – средние за безледный период года, 2 – средние за 7 лет, 3 – средние за 11 лет.

словлено значительными пределами варьирования, конкурентными отношениями между группами организмов и рядом других факторов.

Тесная связь, установленная между растительными пигментами и индексом сапробности, в целом может отражать общность индикаторной значимости этих показателей, прямо или косвенно связанных с содержанием органического вещества. Зависимость между ними представлена в виде уравнений прямолинейной регрессии с высокими коэффициентами детерминации (рис. 3а, б). Как и следовало ожидать, теснота связи возросла

Таблица 2. Коэффициенты корреляции характеристик макрозообентоса со средним содержанием растительных пигментов в донных отложениях в разные периоды (ст. Коприно, Рыбинское водохранилище, $r_{0,05} = 0,41, n = 23$)

Показатель	Хлорофилл+феопигменты, мкг/г, средние за ряд лет										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
B_1	–	0.42	0.48	0.45	0.49	0.50	0.52	0.53	0.53	0.52	0.52
B_2	0.45	0.48	0.52	0.51	0.54	0.55	0.56	0.56	0.55	0.53	0.52
N_1	0.46	0.57	0.59	0.57	0.60	0.59	0.61	0.61	0.63	0.63	0.64
N_2	–	–	–	–	–	–	0.41	0.41	–	–	–
N_3	0.47	0.58	0.59	0.57	0.60	0.59	0.61	0.61	0.63	0.64	0.65
S	0.46	0.48	0.51	0.49	0.50	0.50	0.51	0.51	0.53	0.54	0.54
I_S	0.75	0.79	0.78	0.77	0.79	0.81	0.82	0.83	0.84	0.84	0.84

Примечание. 1 – средние концентрации пигментов за безледные периоды в годы сбора проб макрозообентоса, 2–11 – концентрации, осредненные за предшествующие годы (от 1 до 10) вместе с годом наблюдений. B_1 – общая биомасса, B_2 – биомасса хирономид, N_1 – общая численность, N_2 – численность хирономид, N_3 – численность олигохет, S – число видов, I_S – индекс сапробности, “–” – недостоверная связь.

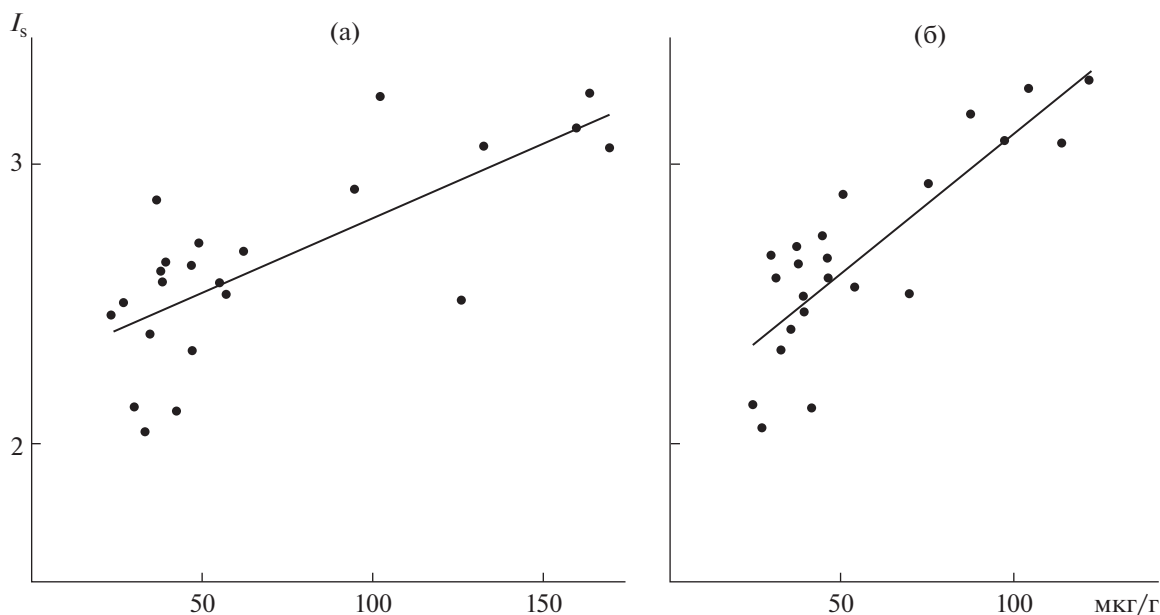


Рис. 3. Зависимость индекса сапробности (I_s) макрозообентоса от концентрации хлорофилла a в сумме с феопигментами в донных отложениях Рыбинского водохранилища. а – концентрации пигментов за безледные периоды лет наблюдений за макрозообентосом, б – осредненные концентрации за год наблюдений и 10 предшествующих лет. Уравнения связи при $P < 0.05$, $n = 23$: а – $y = 0.0054x + 2.27$, $R^2 = 0.56$; б – $y = 0.0098x + 2.11$, $R^2 = 0.71$.

при использовании осредненных за 11 лет концентраций растительных пигментов (рис. 3б).

Наличие зависимости между концентрацией пигментов и индексом сапробности, выраженной уравнением прямолинейной регрессии, было использовано нами для расчета индекса сапробности за годы существования водохранилища (рис. 4). Многолетняя динамика рассчитанных на основе содержания пигментов значений этого индекса

характеризуется трендом возрастания в последнее десятилетие. Этот факт согласуется с результатами исследований концентрации хлорофилла a в водной толще Рыбинского водохранилища, свидетельствующими о заметном увеличении концентраций пигмента до типично эвтрофных значений в последние годы (Сигарева и др., 2016), которые характеризуются наиболее выраженным потеплением климата.

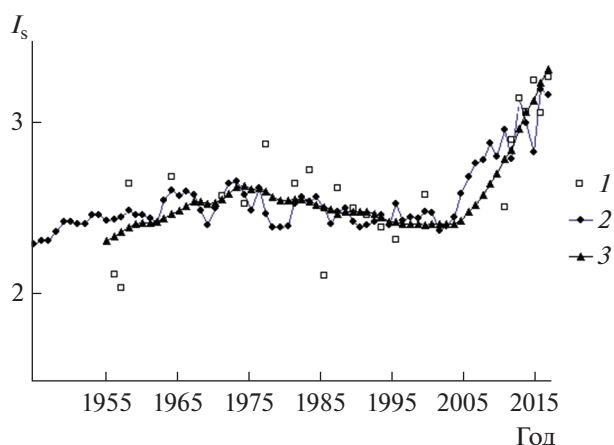


Рис. 4. Индексы сапробности (I_s), рассчитанные по показателям макрозообентоса и концентрациям хлорофилла a с феопигментами в донных отложениях. 1 – расчет по Пангле–Букку, 2 – по уравнениям связи индекса с концентрациями пигментов в конкретные годы, 3 – с концентрациями, осредненными за 11 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлена прямая зависимость характеристик макрозообентоса от концентрации осадочных пигментов как показателей трофических условий в динамичной экосистеме водохранилища. Установлены сходные положительные тренды в многолетней динамике концентрации хлорофилла a с феопигментами в донных отложениях и комплекса показателей макрозообентоса – биомассы, численности, а также индекса сапробности. Результаты работы раскрывают целесообразность использования сведений о развитии макрозообентоса вместе с данными по осадочным пигментам для выявления изменений трофического статуса водохранилищ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. Продукционная гидробиология и функционирование экосистем // Новые идеи в океано-

- логии. Физика. Химия. Биология. Т. 1. М.: Наука, 2004. С. 264–279.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–82.
- Безматерных Д.М. Пространственная и временная организация сообществ донных макробеспозвоночных озера Чаны (Западная Сибирь) // Экология. 2016. № 5. С. 368–374.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1975. 23 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Динамика макрозообентоса Северного Каспия в период подъема уровня моря // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. № 5. Т. 14. С. 179–185.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 322 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. ИБВ АН СССР. 1961. № 4 (7). С. 49–177.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. 312 с.
- Павловский С.А. Сравнительная характеристика и многолетняя динамика макрозообентоса основных биотопов озера Сямозера (Южная Карелия) // Тр. КНЦ РАН. 2014. Вып. 2. С. 140–146.
- Поддубная Т.Л. О динамике популяций тубифицид (Oligochaeta, Tubificidae) в Рыбинском водохранилище // Тр. ИБВ АН СССР. 1959. № 2 (5). С. 102–108.
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. Вып. 55 (58). С. 112–140.
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А., Рошупко В.Ф., Соколова Е.Н. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: КМК, 2006. С. 36–46.
- Сигарева Л.Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: КМК, 2012. 217 с.
- Сигарева Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. Межгодовая динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76 (79). С. 119–130.
- Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 95–106.
- Черновский А.А. Вертикальное распределение животных в толще ила некоторых озер окрестностей Ленинграда // Зоол. журн. 1938. Т. XVII. Вып. 6. С. 1030–1054.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 253 с.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 426–466.
- Coianiz L., Ariztegui D., Piovano E.L., Lami A., Guilizzoni P., Gerli S., Waldmann N. Environmental change in subtropical South America for the last two millennia as shown by lacustrine pigments // J. Paleolimnol. 2015. V. 53. Iss. 2. P. 233–250.
- Ford J.B. The vertical distribution of Larval Chironomidae (Dipt.) in the mud of a stream // Hydrobiologia. 1962. V. 19. № 3. P. 262–272.
- Karmakar M., Leavitt P.R., Cumming B.F. Enhanced algal abundance in northwest Ontario (Canada) lakes during the warmer early-to mid-Holocene period // Quat. Sci. Rev. 2015. V. 123. P. 168–179.
- Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. V. 12. № 2. P. 343–346.
- Möller W.A.A., Scharf B.W. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. 1986. V. 143. P. 327–329.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd 96. H. 18. S. 604.
- Perova S.N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Water Biol. 2012. V. 5. № 2. P. 199–207.
- Reuss N., Leavitt P.R., Hall R.I., Bigler C., Hammarlund D. Development and application of sedimentary pigments for assessing effects of climatic and environmental changes on subarctic lakes in northern Sweden // J. Paleolimnol. 2010. V. 43. № 1. P. 149–169.
- Romero-Viana L., Keely B.J. Primary production in Lake La Cruz (Spain) over the last four centuries: reconstruction based on sedimentary signal of photosynthetic pigments // J. Paleolimnol. 2010. V. 43. Iss. 4. P. 771–786.
- Sigareva L.E., Timofeeva N.A. The phytoplankton role in formation of bottom sediment Productivity in a large reservoir in the years with different temperature conditions // Phytoplankton: Biology, Classification and Environmental Impacts / Ed. Sebastia M. N.Y.: Nova Sci. Publ., Inc., 2014. P. 161–175.
- Sigareva L.E., Zakonnov V.V., Timofeeva N.A., Kas'yanova V.V. Sediment pigments and silting rate as indicators of the trophic condition of the Rybinsk Reservoir // Water Res. 2013. V. 40. № 1. P. 54–60.
- Sladěček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. V. 7. 218 p.

Long-Term Dynamics of Macrozoobentos and Plant Pigments in Bottom Sediments of the Rybinsk Reservoir

L. E. Sigareva^{1, #}, S. N. Perova¹, and N. A. Timofeeva¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok 109, Nekouz district, Yaroslavl region, 152742 Russia*

[#]*e-mail: sigareva@ibiw.yaroslavl.ru*

The long-term dynamics of macrozoobenthos and concentrations of plant pigments in silts of riverine reach of the reservoir for the period of 1947–2015 are analyzed. It is revealed that the abundance of macrozoobenthos and the content of sedimentary pigments have significantly increased in recent years. In the temporal aspect, the statistically significant relationships of the sum content of chlorophyll *a* and its degradation products with abundance and biomass of total macrozoobenthos, biomass of chironomids, abundance of oligochaetes and the saprobity index are established. It is found that the trophic level of Rybinsk reservoir has increased in current conditions.