

ВАРИАбельность трофии донных биотопов Горьковского водохранилища по осадочным пигментам

© 2021 г. Н. А. Тимофеева^а *, Л. Е. Сигарева^а, В. В. Законнов^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., 152742 Россия

*e-mail: timof@ibiw.ru

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.

После доработки 30.01.2020 г.

Принята к публикации 09.06.2020 г.

Представлены новые данные по содержанию растительных пигментов и органического вещества в донных отложениях русловых, пойменных и приустьевых биотопов Горьковского водохранилища (Верхняя Волга, Россия). Выявлены закономерности распределения осадочного хлорофилла *a* и продуктов его деградации – феопигментов в зависимости от скорости течения, глубины и характера грунта. Оценены трофические условия в донных отложениях по суммарному содержанию хлорофилла *a* и феопигментов с учетом районирования водохранилища по абиотическим факторам. Средняя концентрация осадочных пигментов, рассчитанная с учетом площадей донных отложений разного типа, в 2009–2010 гг. (25.3 ± 1.5 мкг/г сухого грунта) меньше, чем в годы предыдущих наблюдений – 1996–1998 и 2001 гг. (59.1 и 31.9 ± 3.7 мкг/г соответственно). Трофическое состояние бентали водохранилища сохраняется мезотрофным.

Ключевые слова: хлорофилл, феопигменты, донные отложения, трофическое состояние, Горьковское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0321059621010272

ВВЕДЕНИЕ

Контроль качества водных ресурсов приобретает особое значение в условиях резких климатических колебаний, наблюдаемых в последние десятилетия. Отслеживание изменений продуктивности водных экосистем позволяет своевременно выявлять трансформацию характеристик водной среды. В изучении динамики процессов в водоеме и на водосборе важная роль принадлежит донным отложениям (ДО) [21, 24], а среди показателей бентали – растительным пигментам [25, 27, 32, 37]. Осадочный хлорофилл *a* (Хл *a*) и его дериваты – индикаторы трофического состояния, поскольку их концентрации положительно коррелируют с показателями продуктивности фитопланктона [26, 29], мейо- и макрозообентоса [23, 30, 15], концентрациями в ДО органического вещества (ОВ), общего азота и фосфора [16, 20, 28]. Осадочные пигменты широко используются в работах на озерах и значительно реже в динамичных экосистемах водохранилищ в связи с пространственными градиентами морфологических, гидрологических, гидрохимических и биологических характеристик [15, 19, 39, 40]. В то же время эти уникальные индикаторы весьма информативны

для экологического мониторинга водохранилищ – резервуаров пресной воды.

Цель работы – изучение пространственной вариативности трофии бентали Горьковского водохранилища на основе анализа содержания растительных пигментов в ДО разнотипных биотопов – русловых, пойменных и приустьевых.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Горьковское водохранилище (создано в 1955–1957 гг.) – четвертое в Волжском каскаде, сильно вытянутый водоем сложного долинного типа (длина – 430 км, объем – 8.7 км³, площадь – 1591 км², средняя глубина – 5.5 , максимальная – 21 м, коэффициент водообмена – 6.1 год⁻¹) играет значительную роль в водоснабжении Ярославской, Костромской и Ивановской областей [18]. По особенностям морфометрии и гидродинамики в водохранилище выделяют участки выклинивания подпора, переходный, предплотинный и Костромское расширение – обособленный мелководный залив [1]. Основной продуцент ОВ в водоеме – фитопланктон, в формировании биомассы которого главная роль принадлежит диатомовым и синезеленым водорослям [5, 8]. Трофи-

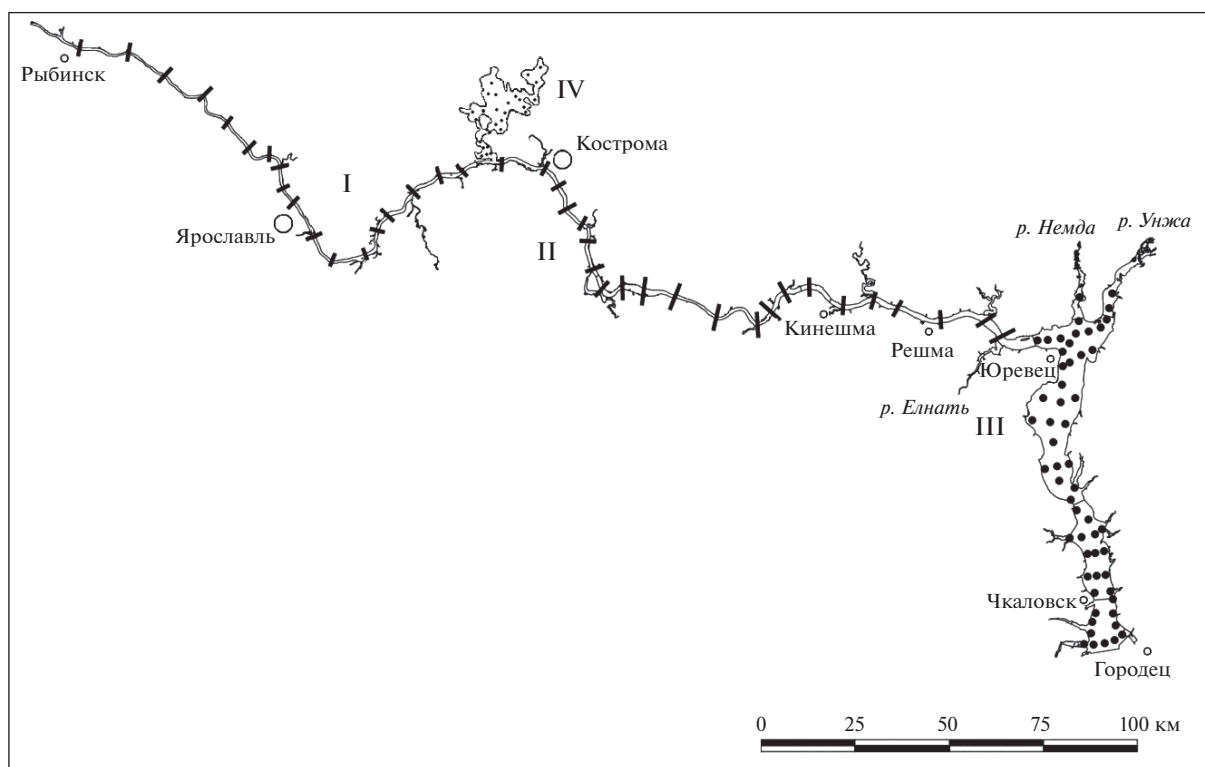


Рис. 1. Картограмма грунтовой съемки Горьковского водохранилища в 2009–2010 гг.: трансекты в зоне выклинивания подпора (I) и переходном участке (II), сетка станций в предплотинном районе (III) и Костромском расширении (IV).

ческое состояние экосистемы по биомассе фитопланктона оценивается как мезотрофное, по содержанию Хл *a* в планктоне – от мезотрофного до эвтрофного [6, 8, 34]. Степень зарастания акватории водохранилища высшей водной растительностью незначительна (1.4%), наиболее заросший макрофитами участок – Костромское расширение (21.5%) [17, 10]. В грунтовом комплексе по площади доминируют крупнозернистые наносы (50%), менее распространены тонкодисперсные отложения (32%) и трансформированные грунты (18%). Средняя толщина ДО ~13 см, среднегодовое осадконакопление – 2.3 мм [4].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы ДО отбирали от Рыбинска до Костромы на 52 станциях в июне 2009 г., в Костромском расширении – на 28 станциях в июле 2009 г., от Костромы до Городца – на 113 станциях в августе 2010 г. (рис. 1). Основная часть станций относилась к бывшему руслу и поймам (глубины 0.9–21 м). Кроме того, были проанализированы приустьевые зоны 15 малых, а также пяти более крупных рек (Которосль, Кострома, Мера, Немда и Унжа), впадающих в водохранилище. В девяти притоках дополнительно отбирали пробы выше по течению. ДО извлекали модифицированным дночерпателем Экмана–Берджа (ДАК-250, Рос-

сия), для анализа брали пробы из верхнего 5-сантиметрового слоя.

Растительные пигменты определяли спектрофотометрическим методом в 90%-м ацетоновом экстракте. Концентрацию Хл *a* и продуктов его деградации – феопигментов (Ф) – рассчитывали по уравнениям Лоренцена [31] на 1 г ОВ (мг/г ОВ), на 1 г сухого грунта (мкг/г) и на 1 м² сырого грунта толщиной 1 мм (мг/м² мм). Концентрация пигментов в расчете на ОВ характеризует его качество – происхождение (аллохтонное, автохтонное) и степень деструкции [38]. Концентрацию Хл + Ф (мг/м² мм – среднее содержание в 1 мм верхнего 5-сантиметрового слоя отложений площадью 1 м²) использовали для сравнения с литературными данными по содержанию Хл *a* в столбе воды (мг/м²) и первичной продукции фитопланктона. В качестве показателей соотношения каротиноидов и Хл *a* в ДО использовали отношение оптических плотностей экстракта в максимумах поглощения этих пигментов (480 и 665 нм) без поправки (E_{480}/E_{665}) и с поправкой ($E_{480}/1.7E_{665}$) на дериваты Хл *a*. Значения индексов, превышающие величины для фитопланктона (0.8–1.0), отражают более интенсивное разрушение Хл *a*, а низкие – каротиноидов.

Гранулометрический анализ ДО выполняли методом мокрого рассеивания через сита с диа-

метром отверстий от 2 до 0.05 мм на электромагнитной просеивающей установке “Analysette-3” (фирма “Alfred Fritsch & CO”, Германия). Содержание ОВ определяли по изменению массы грунта при прокаливании при 600°C, естественную влажность и воздушно-сухую объемную массу отложений — традиционными методами [2]. Для характеристики гидродинамической активности использовали формализованный показатель средней придонной скорости течения (V , м/с), интегрирующий стоковые и ветровые течения, который рассчитывали на основе среднего диаметра частиц ДО по уравнению связи, полученному для Горьковского водохранилища [4].

Для оценки трофии использовали концентрацию $Xл + \Phi$ в расчете на сухой грунт согласно [35]: олиготрофная категория <13 мкг/г сухого грунта, мезотрофная — 13–60, эвтрофная — 60–120, гипертрофная >120. Трофическое состояние всей бентали водохранилища оценивали по средневзвешенной концентрации $Xл + \Phi$ в слое 0–5 см, рассчитанной с учетом соотношения площадей отложений разного типа [4].

Результаты обработаны с помощью пакетов программ MS Excel и Statistica 6.0. Изменчивость показателей оценивали по коэффициенту вариации C_v . Для оценки количественной связи между изучаемыми характеристиками использовали коэффициенты парной корреляции Пирсона ($P < 0.05$). Анализ массива данных по разным показателям проводили методом главных компонент. В таблицах приведены средние арифметические значения величин со стандартной ошибкой. Достоверность различий средних значений оценивали по t -критерию Стьюдента ($P < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Абиотические условия на участках водохранилища

Участок выклинивания подпора от Рыбинской плотины до Костромского расширения — наиболее узкая русловая часть Горьковского водохранилища со сравнительно небольшими глубинами и высокой скоростью течения (табл. 1). Основную часть ложа здесь занимают пески и илистые пески. Переходный участок, выделяемый ниже по течению до устья р. Елнати, характеризуется расширением акватории за счет затопления пологого левого берега и приустьевых областей притоков, увеличением глубины, замедлением стоковых течений и возрастанием ареалов илов при доминировании песчаных наносов. Предплотинный, или озерный, участок отличается наибольшей шириной и глубиной, пониженной гидродинамической активностью и преобладанием илов (песчанистый, глинистый и бурый илы) в глубоководной зоне. Костромское расширение мелководно и слабо заболочено, на

станциях наблюдений преобладали глинистые илы. На русле градиент гидродинамической активности по продольной оси водоема выражен сильнее, чем у берегов (табл. 1). В верхнем и среднем участках скорость течения на русле заметно больше, чем на поймах, а в предплотинном районе эти различия нивелируются. В приустьевых участках притоков пониженная гидродинамическая активность отмечалась повсеместно (табл. 1).

Водно-физические и гранулометрические характеристики ДО отражали увеличение заиления от верховьев к плотине. Так, от участка выклинивания подпора к переходному и далее к предплотинному уменьшались средние значения воздушно-сухой объемной массы (соответственно 0.99 ± 0.07 , 0.83 ± 0.05 , 0.68 ± 0.06 г/см³), увеличивались содержание суммарной фракции пелита и алеврита (<0.1 мм) (37 ± 5 , 62 ± 5 , $74 \pm 3\%$) и влажность (40 ± 2 , 48 ± 2 , $58 \pm 2\%$) отложений.

Содержание ОВ в образцах ДО, отобранных на основной территории ложа, менялось в пределах 0.5–32.3% и только в Костромском расширении в торфянистом иле достигало 65.1%. Наиболее часто встречались величины <30%, что обусловлено преобладанием минеральных вторичных отложений в грунтовом комплексе. Среднее содержание ОВ достоверно увеличивалось от верхнего участка к нижнему, причем такая тенденция отмечалась как на русловых, так и на пойменных станциях, а в Костромском расширении оно было сходным с таковым в нижнем районе (табл. 1).

Состояние пигментного фонда ДО

В донных биотопах на большинстве станций пигменты находились в разрушенном состоянии. Относительное содержание Φ в верхнем слое отложений варьировало от 11 до 100% и чаще превышало 70% $Xл + \Phi$ ($C_v = 16\%$). Рассматриваемый показатель не зависел от типа ДО и несколько увеличивался с возрастанием глубины ($r = 0.36$). В литорали относительное содержание Φ изредка составляло <50%, среднее значение показателя ($70 \pm 5\%$) было достоверно меньше, чем в глубоководной зоне ($87 \pm 1\%$).

Пигментные индексы E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$ свидетельствовали о разной степени трансформации $Xл a$ и каротиноидов в ДО. Индекс E_{480}/E_{665} изменялся от 0.8 до 6.5 ($C_v = 30\%$), $E_{480}/1.7E_{665к}$ — от 0.5 до 4.2 ($C_v = 28\%$) при соответствующих средних 3.2 ± 0.1 и 2.1 ± 0.0 . Минимальные величины были характерны для торфянистого ила, максимальные — для серого глинистого ила. Средние значения для почвы и песчаных наносов меньше, чем для илов (табл. 2). В отложениях литорали показатели E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$ (соответственно 2.6 ± 0.2 и 1.8 ± 0.1) слабо отличались от таковых в глубоководной зоне (3.3 ± 0.1 и $2.1 \pm$

Таблица 1. Некоторые абиотические характеристики участков и ДО Горьковского водохранилища (1 – у правого берега, 2 – бывшее русло, 3 – у левого берега, 4 – приустьевые участки)

Участок	Зона	Глубина, м	V , м/с	Фракция <0.1 мм*, %	ОВ*, %
Выклинивания подпора	1	4.8 ± 1.2	0.28 ± 0.05	28.4 ± 7.9	3.2 ± 1.1
	2	9.1 ± 0.1	0.60 ± 0.19	25.8 ± 16.0	3.1 ± 1.6
	3	5.5 ± 1.3	0.21 ± 0.03	34.8 ± 8.3	5.0 ± 1.5
	4	3.1 ± 0.7	0.14 ± 0.01	55.6 ± 8.9	5.8 ± 0.9
Переходный	1	6.0 ± 1.2	0.20 ± 0.04	50.5 ± 8.6	6.0 ± 0.8
	2	12.0 ± 0.8	0.33 ± 0.13	44.9 ± 12.9	8.1 ± 1.4
	3	6.8 ± 0.8	0.11 ± 0.01	78.6 ± 5.2	8.5 ± 1.2
	4	6.9 ± 0.7	0.14 ± 0.02	61.6 ± 11.7	7.7 ± 1.7
Предплотинный	1	9.1 ± 0.7	0.11 ± 0.01	77.0 ± 5.0	11.2 ± 1.3
	2	15.7 ± 0.9	0.09 ± 0.02	80.9 ± 5.5	13.5 ± 1.1
	3	7.3 ± 0.8	0.13 ± 0.02	66.8 ± 6.7	11.1 ± 2.2
	4	7.7 ± 1.1	0.13 ± 0.03	69.7 ± 10.7	8.6 ± 1.3
Костромское расширение	–	4.4 ± 0.5	0.18 ± 0.04	71.4 ± 5.0	11.4 ± 2.2

* В верхнем (5 см) слое ДО.

Таблица 2. Содержание ОВ и растительных пигментов в верхнем (5 см) слое ДО разного типа Горьковского водохранилища

Тип грунта	ОВ, %	Хл + Ф, мкг/г сухого грунта	Хл + Ф, мг/г ОВ	E_{480}/E_{665}	$E_{480}/1.7E_{665к}$
Размытая почва	8.8 ± 0.7	6.3 ± 3.1	0.07 ± 0.03	2.5 ± 0.3	1.6 ± 0.2
Песок	1.4 ± 0.3	9.2 ± 3.3	0.59 ± 0.21	2.1 ± 0.2	1.5 ± 0.1
Илистый песок	2.7 ± 0.3	13.4 ± 2.1	0.59 ± 0.10	2.7 ± 0.2	1.8 ± 0.1
Песчанистый ил	6.0 ± 0.6	24.9 ± 3.9	0.43 ± 0.05	3.7 ± 0.2	2.3 ± 0.1
Серый глинистый ил	11.9 ± 0.5	53.9 ± 3.1	0.48 ± 0.03	3.5 ± 0.1	2.2 ± 0.0

± 0.0) из-за большой толщины исследуемого слоя отложений (5 см), в котором растительный материал находится в разрушенном виде. Индекс $E_{480}/1.7E_{665к}$ в верхнем и среднем участках был достоверно больше, чем в предплотинном районе, где более благоприятны условия для сохранения пигментов (пониженное содержание кислорода у дна) (рис. 2).

Горизонтальное распределение осадочных пигментов

Удельное содержание Хл + Ф в ОВ варьировало от 0.01 до 2.61 мг/г ОВ ($C_v = 82\%$). Низкие величины (0.01–0.03 мг/г ОВ) получены для размытых почв, высокие (1.73–2.61 мг/г ОВ) – для песков и илистых песков литорали при низкой доле продуктов распада Хл а. Наиболее часто (66%) встречались значения (<0.5 мг/г ОВ), которые на два порядка меньше содержания Хл в ОВ водорослей. Концентрации Хл + Ф в диапазонах 0.5–1, 1–2 и >2 мг/г ОВ составляли соответственно 27, 6

и 1% выборки. Отмечено достоверное убывание содержания Хл + Ф в ОВ грунтов от участка выклинивания подпора (0.84 ± 0.09) к переходному (0.48 ± 0.04) и предплотинному (0.37 ± 0.02) за счет пойменных и приустьевых территорий (рис. 2). Невысокие концентрации Хл + Ф (0.22 ± 0.02 мг/г ОВ) были отмечены в Костромском расширении.

Валовое содержание Хл + Ф в расчете на сухую массу отложений изменялось в широких пределах (0.4–188 мкг/г сухого грунта, $C_v = 85\%$). Низкие значения были характерны для русловых песков, максимальное – для глинистого ила в районе плотины (на глубине 21 м). Среднее для русла, поймы и приустьевых областей притоков содержание Хл + Ф достоверно не различалось на участках выклинивания подпора (38.5 ± 6.2), переходном (35.2 ± 3.5) и предплотинном (46.1 ± 4.7 мкг/г сухого грунта), но на русле существенно увеличивалось от верховий к плотине (рис. 2). На поперечных разрезах в зоне выклинивания

подпора концентрации Хл + Ф (мкг/г сухого грунта) на русле меньше, чем на поймах, в переходном участке различия не выявлены, в предплотинном районе максимальное содержание пигментов приурочено к затопленному руслу р. Волги (рис. 2). В приустьевых участках притоков концентрации осадочных пигментов были сходны с таковыми на поймах (рис. 2). Высокое содержание Хл + Ф (78–105 мкг/г сухого грунта) отмечалось в устьях рек Норы, Шиголости, Кубани, Шачи, Сунжи и Меры. Выявлено, что концентрации осадочных пигментов и ОВ в приустьевых зонах, как правило, больше, чем на участках рек выше по течению (рис. 3).

Концентрация Хл + Ф в расчете на единицу площади дна варьировала от 0.8 до 76.9 мг/м² мм ($C_v = 64\%$). Низкие концентрации отмечены в русловых песках в верховьях водохранилища; высокие – в глинистых илах, содержащих остатки высшей водной растительности; в приустьевых зонах притоков (р. Нора и Шиголость). Наиболее часто (64%) встречались величины в диапазоне 10–30, среднее значение составило 21.0 ± 1.0 мг/м² мм.

Пространственная динамика осадочных пигментов в значительной степени была обусловлена неоднородностью распределения разных типов ДО. Концентрация Хл + Ф в расчете на сухой грунт наиболее сильно менялась в зависимости от типа отложений, увеличиваясь от почв и песков к илам. (табл. 2). Концентрация Хл + Ф наиболее тесно связана с водно-физическими свойствами грунтов – влажностью и объемной массой, а также с содержанием ОВ (рис. 4). Менее выражены зависимости концентрации пигментов от показателей гранулометрического состава (рис. 4). Характер связей концентрации ОВ, как и пигментов, неодинаков с разными показателями грунта: влажностью ($r = 0.80$), воздушно-сухой объемной массой ($r = -0.69$), содержанием суммарной фракции пелита и алеврита ($r = 0.51$), средним диаметром частиц ($r = -0.32$). Как правило, теснота всех связей усиливалась при анализе только русловых станций из-за наиболее сильного градиента абиотических условий.

В настоящей работе впервые для Горьковского водохранилища установлена умеренная отрицательная связь концентрации осадочных пигментов с показателем скорости течения как для всего массива данных (рис. 4), так и отдельных зон дна – русла ($r = -0.57$), левобережной ($r = -0.55$) и правобережной пойм ($r = -0.34$), приустьевых районов ($r = -0.53$). Связь концентрации осадочных пигментов с глубиной положительная для русловых станций по продольному профилю ($r = 0.67$). В то же время по поперечным разрезам (для русла, пойм и приустьевых территорий) связь Хл + Ф с глубиной неодинакова: в зоне выклинивания подпора – отрицательная ($r = -0.33$), в переход-

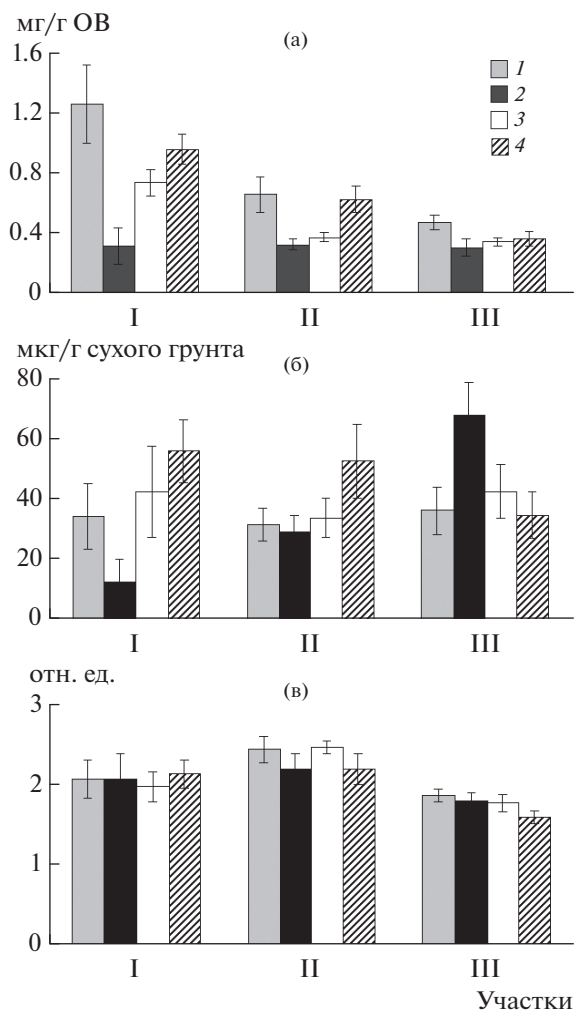


Рис. 2. Средние концентрации Хл + Ф (а), мг/г ОВ, Хл + Ф (б), мкг/г сухого грунта, значения индекса $E_{480}/1.7E_{665к}$ (в) в верхнем (5 см) слое ДО в зонах исследования Горьковского водохранилища: 1 – у правого берега, 2 – бывшее русло, 3 – у левого берега, 4 – приустьевые зоны. Участки: I – выклинивания подпора, II – переходный, III – предплотинный.

ном участке не выявляется, а в предплотинном – положительная ($r = 0.67$). Смена направления связи обусловлена изменениями соотношения скоростей течения на русле и поймах (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основа формирования продуктивности водоема и, соответственно, оценки его трофического статуса – первичная продукция, но часто используют показатели развития организмов других трофических уровней. Оценка трофического состояния водохранилищ представляет особые трудности из-за пространственной неоднородности распределения гидробионтов в пелагиали и бентали. Особенности морфометрии, гидродинами-

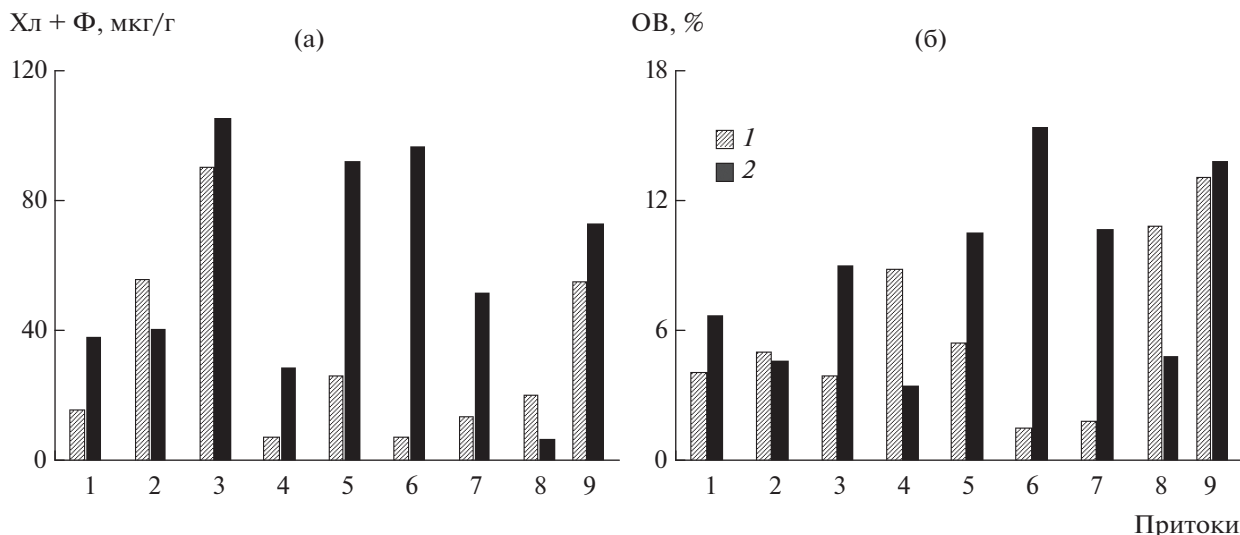


Рис. 3. Концентрации Хл + Ф (а), мкг/г сухого грунта, и ОВ (б) в верхнем (5 см) слое ДО на речных (1) и приустьевых (2) участках притоков Горьковского водохранилища: 1 – Ить, 2 – Которосль, 3 – Шиголость, 4 – Кострома, 5 – Шача, 6 – Мера, 7 – Елнать, 8 – Немда, 9 – Ячменка.

ки, свойства водных масс влияют на распределение планктонных водорослей и продуктивность участков водохранилищ [6, 9, 22]. В бентали обилие донных организмов зависит от типа грунта, скорости течения, кислородного и термического режима [7, 33, 36]. При использовании осадочных пигментов как показателей трофии следует учитывать характеристики биотопов. Первые работы, посвященные изучению содержания пигментов в ДО Горьковского водохранилища, проводились в 1996–1998 и 2001 гг. на 33–42 русловых и пойменных станциях [13, 14]. Было показано, что горизонтальное распределение Хл *a* и его дериватов в поверхностных отложениях характеризуется увеличением концентраций от верховьев к плотине и от русла к пойме. Трофический статус водоема по содержанию осадочных пигментов оценивался как мезотрофный.

В настоящей работе на Горьковском водохранилище, впервые выполненной по расширенной сетке станций, включающей зоны русла, поймы, приустьевые участки притоков и Костромское расширение, учтено разнообразие условий седиментации взвеси и осадкообразования в водохранилище. Показано, что изменчивость содержания осадочных пигментов как показателей трофии связана с пространственной структурой грунтового комплекса, отражающей характер протекающих на участках водоема физических, химических и биологических процессов. Основной вклад в формирование трофии бентали вносят песчаный и серый глинистый илы, в которых концентрации растительных пигментов и ОВ более высокие, чем в отложениях другого типа (табл. 2).

Для выявления неоднородности трофических условий в бентали проанализировали методом главных компонент массив данных по восьми показателям (глубина, придонное течение, показатели ДО: валовая концентрация Хл + Ф, содержание ОВ, средний диаметр, содержание частиц <0.1 мм, воздушно-сухая объемная масса, влажность). Первый фактор по оси абсцисс объяснял 62.4% общей дисперсии исходных переменных и отражал характеристики ДО. Второй фактор по оси ординат учитывал 17.1% вариации и в основном был связан с глубиной и скоростью течения. Расположение точек на графике позволило структурировать станции по трем группам, различающимся по содержанию Хл + Ф и ОВ в ДО (рис. 5). Средняя концентрация Хл + Ф в группе I составила 3.4 ± 1.2 , II – 34.0 ± 2.2 , III – 111 ± 17.3 мкг/г сухого грунта; содержание ОВ – 1.0 ± 0.1 , 8.5 ± 0.4 , $28.7 \pm 7.0\%$ соответственно. В группу I ($n = 12$) входят станции с высокой скоростью течения (0.65 ± 0.07 м/с) и песчаными отложениями. Группа III ($n = 7$) объединяет глубоководные (11–22 м) станции нижнего района предплотинного участка со слабым течением (0.07 ± 0.01 м/с), занятые глинистыми илами, а также участок в Костромском расширении с торфянистым илом. Большинство станций попадает в группу II, в пределах которой постепенно снижается скорость течения и увеличивается содержание ОВ и Хл + Ф. Эти данные показывают, что наиболее резко различаются по трофическим условиям русловые отложения в зонах выклинивания подпора и вблизи плотины.

Разграничение всего массива данных концентраций Хл + Ф в ДО по категориям тро-

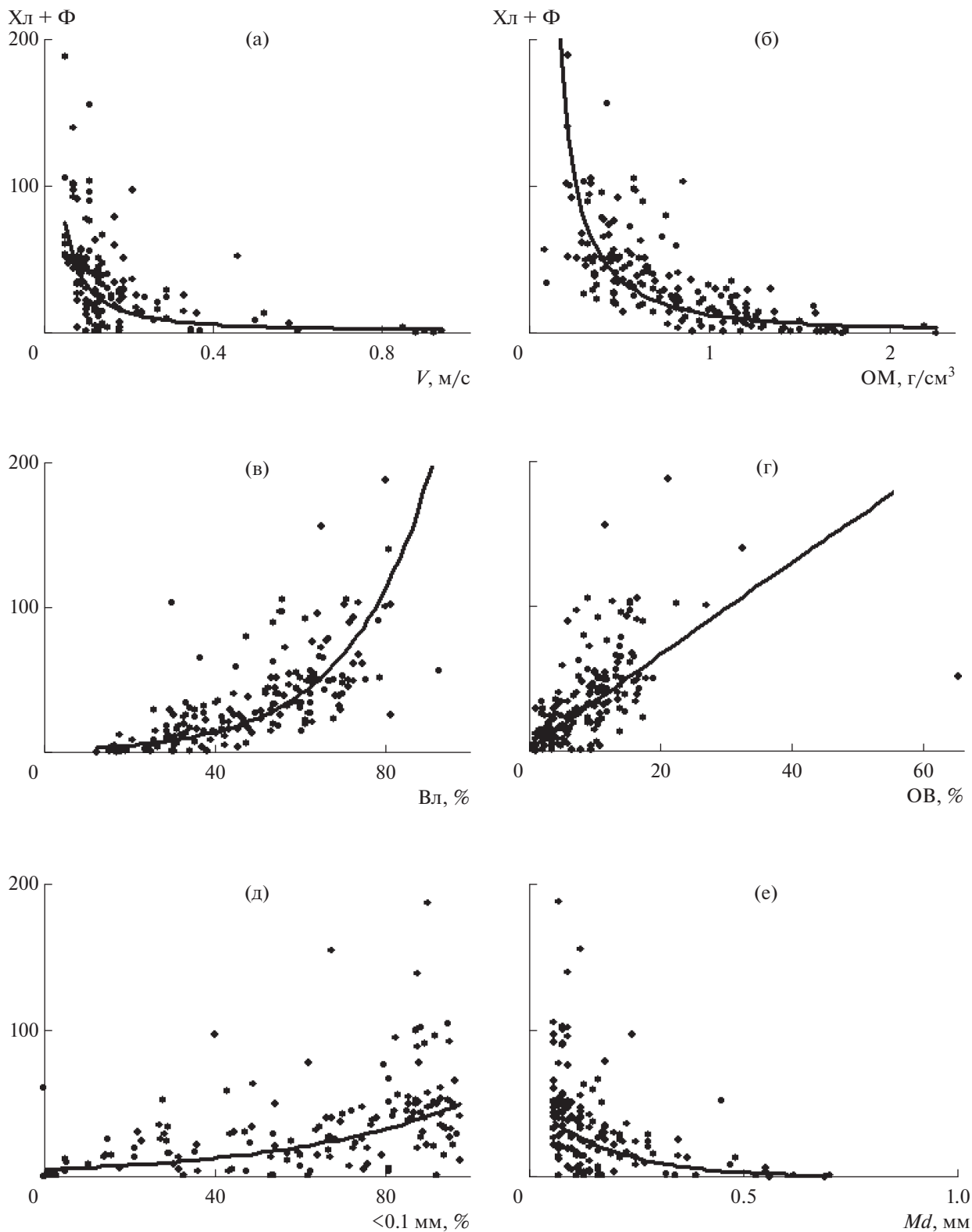


Рис. 4. Связи содержания Хл + Ф, мкг/г сухого грунта, со скоростью течения (а) и характеристиками ДО: воздушно-сухой объемной массой (ОМ) (б), влажностью (в), концентрацией ОВ (г), % сухой массы грунта, содержанием суммарной алевритовой и пелитовой фракции (д) и средним диаметром Md частиц (е). Уравнения регрессии: $y = 1.9x^{-1.23}$, $r^2 = 0.37$ (а); $y = 12.73x^{-1.53}$, $r^2 = 0.53$ (б); $y = 1.74\exp(0.05x)$, $r^2 = 0.58$ (в); $y = 3.75x^{0.96}$, $r^2 = 0.49$ (г); $y = 4.86\exp(0.02x)$, $r^2 = 0.32$ (д); $y = 52.65\exp(-5.59x)$, $r^2 = 0.34$ (е).

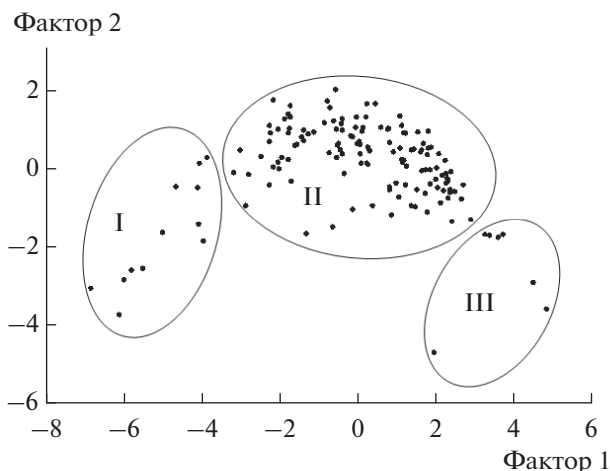


Рис. 5. Взаимное расположение станций Горьковского водохранилища на плоскости двух главных компонент, обобщающих содержание осадочных пигментов и ОВ, гранулометрические и водно-физические показатели ДО, скорость течения и глубину. I, II, III – группы станций.

фии показало следующие величины: олиготрофной категории – 22, мезотрофной – 61, эвтрофной – 16, гипертрофной – 2%. Средние концентрации Хл + Ф в ДО разного типа (табл. 2) варьируют от олиготрофных (трансформированная почва, песок) до мезотрофных (илистый песок, песчанистый и глинистый илы). В пространственном аспекте наиболее значительно меняются трофические условия в отложениях русловой ложбины: в зоне выклинивания подпора – олиготрофные, на переходном участке – мезотрофные, в предплотинном районе – эвтрофные (рис. 2). Приустьевые зоны притоков, правобережная и левобережная поймы по среднему содержанию осадочных пигментов во всех участках водоема относятся к мезотрофным территориям (рис. 2).

Средневзвешенная концентрации Хл + Ф с учетом соотношения площадей отложений разного типа (25.3 ± 1.5 мкг/г сухого грунта) характеризует состояние бентали Горьковского водохранилища в 2009–2010 гг. как мезотрофное, что соответствует категории трофии в прежние годы. В то же время средняя концентрация в 2009–2010 гг. меньше, чем в 1996–1998 и 2001 гг. (59.1 и 31.9 мкг/г сухого грунта соответственно) [13, 14]. Уменьшение обусловлено снижением средней концентрации Хл + Ф в песчанистом иле от 65.4 до 24.9, в глинистом иле от 168 до 53.9 мкг/г сухого грунта.

Средняя для водоема концентрация Хл + Ф в расчете на 1 м^2 дна (с учетом соотношения грунтов разного типа) составила 18.1 ± 1.3 мг/м² мм. Эта величина соответствует 24% концентрации Хл + Ф в столбе воды (мг/м²), рассчитанной по [9]. Кон-

центрация Хл + Ф (41.6 мг/м^2) в среднегодовом слое (2.3 мм) ДО в пересчете на условную биомассу водорослей составляет 0.49% годовой первичной продукции фитопланктона, что сходно с соответствующими величинами для других волжских водохранилищ (0.49–0.75%) [12]. Такие показатели содержания растительных пигментов в ДО свидетельствуют о высокой степени утилизации первичной продукции в экосистеме Горьковского водохранилища.

Данные по осадочным пигментам согласуются с показателями первичной и вторичной продукции. Например, по биомассе фитопланктона Горьковское водохранилище считается мезотрофным [6], по Хл *a* фитопланктона трофический статус варьирует от мезотрофного до эвтрофного [8, 34]. Высокие концентрации Хл + Ф в русловых отложениях предплотинного района, как правило, сочетаются с увеличением биомассы планктонных водорослей [5]. Распределение осадочных пигментов сходно с таковым макрозообентоса. Так, биомасса макрозообентоса на русле увеличивается от 4.7 г/м^2 в речном районе до 15.8 г/м^2 в озеровидном. В то же время на озерном участке биомасса на пойме (4.3 г/м^2) меньше, чем на русле [11]. Во временном аспекте уменьшение концентрации осадочных пигментов согласуется с уменьшением ихтиомассы в Горьковском водохранилище в 2010 г. [3].

ВЫВОДЫ

Впервые изучена вариабельность трофии бентали Горьковского водохранилища по осадочным пигментам на основе расширенной сетки станций, охватывающей русловые, пойменные и приустьевые биотопы. Наибольшие изменения концентрации осадочных пигментов (от олиготрофных до эвтрофных значений) отмечены на русле по продольному профилю водохранилища. Соотношение концентраций Хл + Ф в ДО русла и поймы зависит от гидроэкологических характеристик участков водоема. В приустьевых зонах притоков концентрации осадочных пигментов сходны с таковыми на поймах. Трофическое состояние водоема в целом оценивается как мезотрофное при более низкой средней концентрации Хл + Ф в ДО по сравнению с предыдущим периодом. Основные факторы пространственных изменений трофии бентали водохранилища, выявленные методом главных компонент, – свойства ДО и гидродинамика. Изменения содержания растительных пигментов в ДО согласуются с показателями первичной и вторичной продукции водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Буторин Н.В.* Гидробиологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 322 с.
2. *Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П.* Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 159 с.
3. *Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И., Базаров М.И., Бражник С.Ю.* Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2018. № 82 (85). С. 82–106.
4. *Законнов В.В., Костров А.В., Законнова А.В.* Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 4. Роль берегозащиты в формировании донных отложений Горьковского водохранилища // Вод. хоз-во России: проблемы, технологии, управление. 2017. № 4. С. 60–74.
5. *Корнева Л.Г.* Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печ. дом, 2015. 284 с.
6. *Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С.* Разнообразие и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2016. № 76 (79). С. 35–45.
7. *Литвинов А.С., Баканов А.И., Законнов В.В., Кочеткова М.Ю.* О связи показателей донных сообществ с некоторыми характеристиками среды их обитания // Вод. ресурсы. 2004. Т. 31. № 5. С. 611–618.
8. *Минева Н.М.* Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
9. *Минева Н.М., Литвинов А.С., Степанова И.Э., Кочеткова М.Ю.* Содержание хлорофилла и факторы его пространственного распределения в водохранилищах Средней Волги // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 68–77.
10. *Папченков В.Г., Лисицина Л.И., Довбня И.В., Артеменко В.И.* Водная растительность Костромского расширения Горьковского водохранилища // Ботан. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 35–45.
11. *Перова С.Н.* Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. 2010. № 2. С. 44–50.
12. *Сигарева Л.Е.* Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2012. 217 с.
13. *Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* Изучение связи содержания растительных пигментов в донных отложениях с показателями трофического состояния Горьковского водохранилища // Вод. ресурсы. 2001. № 6. С. 742–757.
14. *Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В.* Сравнительный анализ содержания растительных пигментов в донных отложениях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ // Поволжский экол. журн. 2010. № 3. С. 313–322.
15. *Тимофеева Н.А., Перова С.Н., Сигарева Л.Е.* Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Сибирский экол. журн. 2018. № 6. С. 766–775.
16. *Тимофеева Н.А., Сигарева Л.Е.* Взаимосвязи концентраций растительных пигментов с азотом и фосфором в донных отложениях водохранилищ // Вод. ресурсы. 2004. Т. 31. № 3. С. 332–336.
17. *Экзерцев В.А., Лисицына Л.И.* Изучение растительных ресурсов водохранилищ волжского каскада // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 89–99.
18. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
19. *Adams M.S., Prentki R.T.* Sedimentary pigments as an index of the trophic status of Lake Mead // Hydrobiologia. 1986. V. 143. P. 71–77.
20. *Brenner M., Binford M.W.* Relationships between concentrations of sedimentary variables and trophic state in Florida lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. V. 45. P. 294–300.
21. *Burge D.R.L., Edlund M.B., Frisch D.* Paleolimnology and resurrection ecology: The future of reconstructing the past // Evolutionary Applications. 2018. V. 11. № 1. P. 42–59.
22. *Caputo L., Naselli-Flores L., Ordonez J., Armengol J.* Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain) // Freshwater Biol. 2008. V. 53. № 12. P. 2543–2556.
23. *Cochrane S.K.J., Denisenko S.G., Renaud P.E., Embrow C.S., Ambrose Jr. W.G., Ellingsen I.H., Skarðhamar J.* Benthic macrofauna and productivity regimes in the Barents Sea: ecological implications in a changing Arctic // J. Sea Res. 2009. V. 61. № 4. P. 222–233.
24. *Elchyshyn L., Goyette J.-O., Saulnier-Talbot É., Maranger R., Nozais C., Solomon C.T., Gregory-Eaves I.* Quantifying the effects of hydrological changes on long-term water quality trends in temperate reservoirs: insights from a multi-scale, paleolimnological study // J. Paleolimnol. 2018. V. 60. № 3. P. 361–379.
25. *Florian C.R., Miller G.H., Fogel M.L., Wolfe A.P., Vinebrooke R.D., Geisrðóttir Á.* 2015. Algal pigments in Arctic lake sediments record biogeochemical changes due to Holocene climate variability and anthropogenic global change // J. Paleolimnol. 2015. V. 54. № 1. P. 53–69.
26. *Guilizzoni P., Bonomi G., Galanti G., Ruggiu D.* Relationship between sedimentary pigments and primary production: evidence from core analyses of twelve Italian lakes // Hydrobiologia. 1983. V. 103. № 1. P. 103–106.
27. *Jiménez L., Romero-Viana L., Conde-Porcuna J.M., Pérez-Martínez C.* Sedimentary photosynthetic pigments as indicators of climate and watershed perturbations in an alpine lake in southern Spain // Limnetica. 2015. V. 34. № 2. P. 439–454.
28. *Koomklang J., Yamaguchi H., Ichimi K., Tada K.* A role for a superficial sediment layer in upward nutrient fluxes across the overlying water–sediment interface // J. Oceanogr. 2018. V. 74. № 1. P. 13–21.
29. *Leavitt P.R., Findlay D.L.* Comparison of fossil pigments with 20 years of phytoplankton data from eutrophic Lake 227, Experimental Lakes Area, Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 10. P. 2286–2299.

30. Liu X., Zhang Z., Wu Y., Huang Y., Zhang Y. Distribution of sediment chloroplast pigments in the southern Yellow Sea, China // *J. Ocean Univ. China* 2005. V. 4. № 2. P. 163–172.
31. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations // *Limnol. Oceanogr.* 1967. V. 12. № 2. P. 343–346.
32. Makri S., Lami A., Lods-Crozet B., Loizeau J.-L. Reconstruction of trophic state shifts over the past 90 years in a eutrophicated lake in western Switzerland, inferred from the sedimentary record of photosynthetic pigments // *J. Paleolimnol.* 2019. V. 61. № 2. P. 129–145.
33. Mimier D., Żbikowski J. Effect of substrate change on macrozoobenthos structure // *Ecological Questions*. 2017. V. 27. P. 109–118.
34. Mineeva N.M. Composition and content of photosynthetic pigments in plankton of the Volga River reservoirs (2015–2016) // *Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН*. 2018. № 81 (84). С. 85–96.
35. 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.
36. Real M., Rieradevall M., Prat N. Chironomus species (Diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: Factor affecting distribution patterns // *Freshwater Biol.* 2000. V. 43. № 1. P. 1–18.
37. Reavie E.D., Edlund M.B., Andresen N.A., Engstrom D.R., Leavitt P.R., Schottler S., Cai M. Paleolimnology of the Lake of the Woods southern basin: Continued water quality degradation despite lower nutrient influx // *Lake and Reservoir Management*. 2017. V. 33. № 4. P. 369–385.
38. Swain E.B. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // *Freshwater Biol.* 1985. V. 15. № 1. P. 53–75.
39. Tse T.J., Doig L.E., Leavitt P.R., Quiñones-Rivera Z.J., Codling G., Lucas B.T., Liber K., Giesy J.P., Wheeler H., Jones P.D. Long-term spatial trends in sedimentary algal pigments in a narrow river-valley reservoir, Lake Diefenbaker, Canada // *J. Great Lakes Res.* 2015. V. 41. Suppl. 2. P. 56–66.
40. Waters M.N., Golladay S.W., Patrick C.H., Smoak J.M., Shivers S.D. The potential effects of river regulation and watershed land use on sediment characteristics and lake primary producers in a large reservoir // *Hydrobiologia*. 2015. V. 749. № 1. P. 15–30.