

## Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища

Н. А. ТИМОФЕЕВА, С. Н. ПЕРОВА, Л. Е. СИГАРЕВА

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН  
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н  
E-mail: timof@ibiv.yaroslavl.ru*

Статья поступила 30.01.2018

Принята к печати 26.04.2018

### АННОТАЦИЯ

На основании обобщения данных 2009–2015 гг. проанализирована пространственная, сезонная и межгодовая изменчивость содержания растительных пигментов в донных отложениях и биомассы макрозообентоса в Рыбинском водохранилище (Россия). Выявлены особенности распределения макрозообентоса в зависимости от характеристик биотопов – содержания осадочных пигментов, глубины станции, влажности и воздушно-сухой объемной массы донных отложений. С помощью корреляционного анализа и метода главных компонент показано, что существует достоверная положительная связь между биомассой макрозообентоса и концентрацией хлорофилла *a* в сумме с феопигментами в донных осадках.

**Ключевые слова:** хлорофилл, феопигменты, макрозообентос, донные отложения, водохранилище.

Изучение трофических связей необходимо для понимания механизмов формирования биологической продуктивности водоемов [Алимов, 2000]. Основной методологический подход – оценка зависимостей между показателями первичной и вторичной продукции. При исследовании взаимосвязей сообществ пелагической и донной подсистем необходимо учитывать особенности пространственного распределения организмов водной толщи и донных осадков. Среди используемых показателей особое место принадлежит растительным пигментам. Накопленные в донных отложениях пигменты отражают итог продукционно-деструкционных процессов, их концентрации коррелируют с продукционными показателями фитопланктона и содержа-

ем органического вещества в грунтах [Guilizzoni et al., 1983; Leavitt, Findlay, 1994; Sigareva, Timofeeva, 2011, 2014; Дегтярева, 2013; Сигарева и др., 2013; Szymczak-Żyła et al., 2017]. На морских экосистемах показана положительная связь содержания осадочных пигментов с интенсивностью седиментации фитодетрита и количественными характеристиками макрозообентоса [Heip et al., 1992; Burford et al., 1994; Cochrane et al., 2009], тогда как пресноводные водоемы в этом аспекте изучены мало.

Цель работы – оценить характер связи между содержанием осадочных пигментов и обилием макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища, а также изучить пространственную, сезонную и меж-

годовую изменчивость концентраций хлорофилла *a* с дериватами в донных отложениях и биомассы макрозообентоса и выявить среди характеристик биотопов определяющие факторы распределения донных макробеспозвоночных.

Рыбинское водохранилище – сложное котловинно-долинное водохранилище Верхней Волги (его площадь 4550 км<sup>2</sup>, объем – 25,4 км<sup>3</sup>, средняя глубина – 5,6 м, максимальная – 30,4 м, водообмен – 1,9 год<sup>-1</sup>, период эксплуатации – около 70 лет) [Экологические проблемы..., 2001]. Водоем характеризуется сложным рельефом дна и мозаичным распределением донных отложений. В грунтовом комплексе преобладают песчаные наносы (55,6 %), площади илов составляют 24,3, трансформированных грунтов – 20, отложений из макрофитов – 0,1 % [Законнов, Поддубный, 2002]. Содержание органического вещества в зонах илонакопления достигает 35 % [Сигарева и др., 2013]. Основной продуцент органического вещества в водохранилище – фитопланктон, в его составе по биомассе преобладают диатомовые водоросли и цианопрокариоты [Корнева и др., 2016]. Трофический статус водоема по показателям обилия и функционирования планктонных водорослей оценивается как мезотрофно-эвтрофный [Минеева, 2004; Корнева и др., 2016]. Доминирующие группы донного населения, как и в большинстве равнинных водохранилищ подобного типа, – личинки хирономид, олигохеты и моллюски [Перова, 2012].

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в 2009–2015 гг. в регулярных рейсах ИБВВ РАН на шести глубоководных станциях, расположенных в речном Волжском (ст. 1 – Коприно, ст. 2 – Молога) и озеровидном Главном (ст. 3, 4, 5, 6 – Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово соответственно) плесах Рыбинского водохранилища (рис. 1). Станции приурочены к бывшим руслам рек Волги (ст. 1, 2), Шексны (ст. 5) и Мологи (ст. 6), а также участкам затопленной Молого-Шекснинской низины (ст. 3, 4). В 2014 г. из-за низкого уровня воды в водохранилище наблюдения проводили только в Волжском плесе. Образцы донных

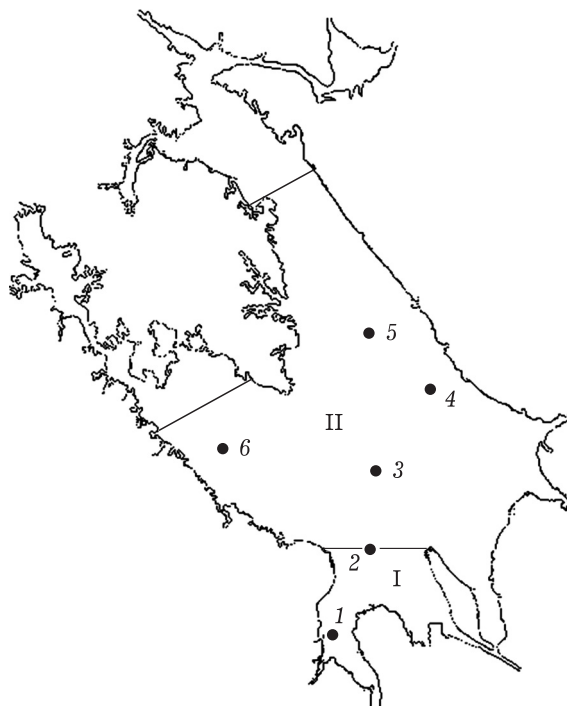


Рис. 1. Схема расположения станций в Волжском (I) и Главном (II) плесах Рыбинского водохранилища

отложений извлекали модифицированным дночерпателем Экмана – Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup> и высотой 25 см, по два подъема на каждой станции.

Пробы макрозообентоса отбирали в осенний период (сентябрь, октябрь), который считается наиболее показательным для оценки уровня биомассы макробеспозвоночных в конкретный год, поскольку именно в этот сезон донные организмы в основном представлены взрослыми особями и их биомасса достигает высоких значений. Полученные данные использовали для выявления динамики биомассы по станциям и годам. Сезонные изменения биомассы макрозообентоса анализировали на основании проб, собранных с частотой 1–2 раза в месяц с июня по октябрь в 2009 г. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике [Методика..., 1975]. Рассчитывали биомассу (*B*) и численность (*N*) только “мягкого” бентоса – без крупных моллюсков (дрейссенид, унионид, вивипарид).

Для характеристики биотопов по содержанию пигментов, влажности и объемной массе отбирали образцы донных отложений (слой 0–2,5 см) в безледные периоды всех лет

(1–2 раза в месяц с мая по октябрь). Исследуемый слой относится к метаболически активному горизонту, в котором происходит наиболее интенсивное питание макробеспозвоночных за счет свежего органического вещества, поступающего из водной толщи, а также бактериобентоса [Монаков, 1998; Дзюбан, 2010]. Содержание пигментов в слое 0–2,5 см достигает, как правило, наибольших для вертикали значений и тесно коррелирует с таковым в слое 0–25 см [Сигарева и др., 2013], что дает основание считать содержание пигментов в верхнем слое донных отложений репрезентативным для сравнения с биомассой макрозообентоса.

Концентрации хлорофилла *a* (Хл) и продуктов его деградации – феопигментов (Ф) определяли спектрофотометрическим методом в 90%-м ацетоновом экстракте и рассчитывали по формулам [Logezzen, 1967] на 1 г сухого грунта (мкг/г) и 1 м<sup>2</sup> сырого грунта толщиной 1 мм (мг/(м<sup>2</sup> · мм)). Концентрацию Хл + Ф в расчете на сухой грунт использовали для оценки трофии согласно [Möller, Scharf, 1986]: <13 мкг/г сухого грунта – олиготрофная, 13–60 – мезотрофная, 60–120 – эвтрофная, >120 – гипертрофная. Концентрация в мг/(м<sup>2</sup> · мм) характеризует среднее содержание пигментов в 1 мм отложений исследуемого верхнего (0–2,5 см) слоя площадью 1 м<sup>2</sup> и лучше подходит для сравнения с биомассой бентоса (г/м<sup>2</sup>). Для расчета концентрации пигментов в слое 1 мм использовали концентрацию, выраженную в мкг/г сухой массы, а также воздушно-сухую объемную массу грунта (г/см<sup>3</sup>).

Влажность донных отложений – содержание воды, выраженное в процентах от массы сырого грунта, – определяли после высушивания образцов при 60 °С. Воздушно-сухую объемную массу грунта рассчитывали по уравнению, полученному для поверхностных донных отложений верхневолжских водохранилищ [Сигарева, Тимофеева, 2003]:

$$M = (1 - W)\rho / (1 - W + W\rho),$$

где *M* – объемная масса грунта воздушно-сухая (г/см<sup>3</sup>), т. е. отношение массы сухого образца к его объему во влажном состоянии; *W* – влажность в долях единицы, т. е. отношение массы воды в грунте к массе сырого

грунта;  $\rho$  – удельная плотность грунта при нулевой влажности (2,72 г/см<sup>3</sup>), рассчитанная на основании связи между фактическими значениями *M* и *W*.

Статистическую обработку данных проводили с помощью пакетов программ MS Excel и Statistica 8.0. Изменчивость показателей оценивали по коэффициенту вариации *S<sub>v</sub>*. Для выявления количественной связи между изучаемыми характеристиками использовали коэффициенты парной корреляции Пирсона, множественной и частной корреляций (для уровня значимости  $p < 0,05$ ). Анализ всего массива данных по разным показателям проводили методом главных компонент. Средние величины в тексте и таблицах приведены со стандартной ошибкой. Достоверность различий средних значений оценивали по *t*-критерию Стьюдента ( $p < 0,05$ ) [Лакин, 1980].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Распределение пигментов и макрозообентоса в пространственном аспекте.** Пространственное распределение осадочных пигментов (Хл, Ф, Хл + Ф) неравномерно из-за различий условий седиментации органического вещества и формирования донных отложений. На сравнительно неглубоких участках с высокой гидродинамической активностью (ст. 3 и 4 с песчаными отложениями) отмечали минимальные концентрации пигментов (табл. 1, 2; рис. 2). На участках, приуроченных к бывшим руслам рек, во все годы концентрации пигментов оказались значительно выше, что подтверждалось статистически. Наиболее высокие концентрации наблюдались в глинистом иле на экотонной ст. 2, расположенной в зоне слияния вод речного Волжского и озеровидного Главного плесов, а также на ст. 5 с торфогенным илом. Сумма хлорофилла *a* и продуктов его разрушения в донных отложениях представлена преимущественно феопигментами (в среднем  $79 \pm 1\%$ ) (см. табл. 2). Содержание Хл + Ф возрастало с увеличением глубины водной толщи ( $r = 0,71$ ) и зависело от типа грунта. Средние для всего массива данных концентрации Хл + Ф (мкг/г сухого грунта), сгруппированные по типу грунта, возрастали в ряду отложений: песок ( $2,3 \pm 0,4$ ), илистый

Т а б л и ц а 1

## Средние глубины и водно-физические характеристики донных отложений на станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2015 гг.

| Номер станции | Глубина, м | Влажность, % | Объемная масса, г/см <sup>3</sup> | Тип грунта   |
|---------------|------------|--------------|-----------------------------------|--|
| 1             | 11,5 ± 0,1 | 76 ± 1       | 0,29 ± 0,01                       | Песчанистый и глинистый илы                                    |
| 2             | 12,7 ± 0,2 | 75 ± 1       | 0,31 ± 0,01                       | То же  |
| 3             | 7,4 ± 0,2  | 46 ± 3       | 0,90 ± 0,06                       | Песок, илистый песок, песчанистый ил, торфогенный ил с песком  |
| 4             | 6,0 ± 0,1  | 37 ± 3       | 1,14 ± 0,06                       | Песок, песок с торфяной крошкой, илистый песок, торфянистый ил |
| 5             | 12,6 ± 0,3 | 87 ± 1       | 0,15 ± 0,02                       | Торфогенный ил   |
| 6             | 12,1 ± 0,1 | 78 ± 1       | 0,27 ± 0,03                       | Песчанистый и глинистый илы                                    |

Т а б л и ц а 2

## Средняя биомасса макрозообентоса и содержание осадочных пигментов на станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2015 гг.

| Номер станции | B, г/м <sup>2</sup> | Хл + Ф   |                          | Ф, %   |
|---------------|---------------------|----------|--------------------------|--------|
|               |                     | мкг/г    | мг/(м <sup>2</sup> · мм) |        |
| 1             | 32,7 ± 6,8          | 130 ± 15 | 35 ± 4                   | 77 ± 3 |
| 2             | 54,8 ± 14,5         | 197 ± 25 | 55 ± 5                   | 66 ± 3 |
| 3             | 1,3 ± 0,5           | 20 ± 8   | 8 ± 2                    | 85 ± 1 |
| 4             | 0,4 ± 0,1           | 9 ± 3    | 4 ± 1                    | 86 ± 2 |
| 5             | 7,0 ± 3,0           | 257 ± 33 | 30 ± 3                   | 83 ± 1 |
| 6             | 73,9 ± 15,5         | 187 ± 28 | 41 ± 5                   | 73 ± 3 |

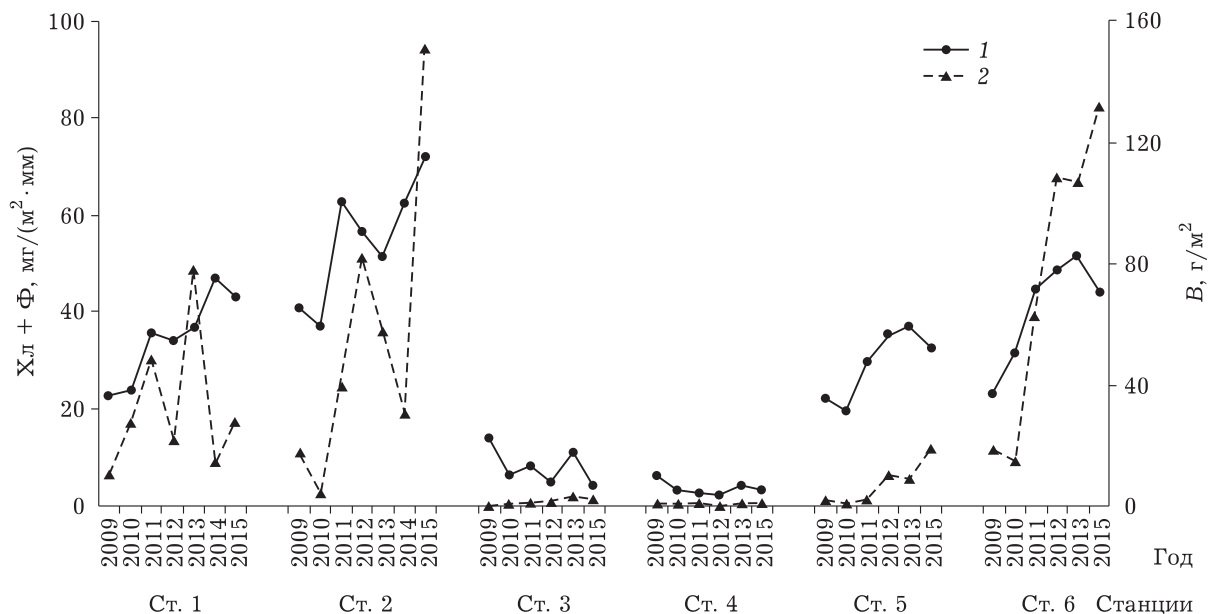


Рис. 2. Межгодовая динамика концентраций растительных пигментов (1) и общей биомассы макрозообентоса (2) на станциях Рыбинского водохранилища (2009–2015 гг.)

песок ( $6,2 \pm 0,8$ ), торфянистый ил ( $41,6 \pm 19,2$ ), песчанистый ил ( $149 \pm 7,9$ ), глинистый ил ( $183 \pm 9,7$ ), торфогенный ил ( $245 \pm 14,0$ ). Различия средних концентраций пигментов в грунтах разного типа достоверны, и только средние значения в илистом песке и торфянистом иле статистически не различаются.

В составе макрозообентоса Рыбинского водохранилища выявлено 94 вида и формы, из них моллюсков – 29, хирономид – 26, олигохет – 24, пиявок – 8, прочих – 7. Обилие макрозообентоса изменялось по станциям в широких пределах. Наиболее высокие величины его средней биомассы наблюдались на русловых участках с преобладанием глинистых илов (ст. 1, 2 и 6) (см. табл. 2). Биотопы этих илов в Рыбинском водохранилище характеризуются высокими значениями концентрации органического вещества и численности бактерий [Дзюбан, 2010], что отражает благоприятные трофические условия для бентосных организмов. На глинистых илах ядро биоценозов составляли личинки мотыля *Chironomus* f.l. *plumosus*, *Ch. agilis* Schobanov et Djomin, 1988 и олигохеты-тубифициды *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen, 1901), *Tubifex tubifex* (O. F. Mueller, 1773).

Низкое обилие донных организмов отмечалось в песке и илистом песке на ст. 3, 4, а также в торфогенном иле на ст. 5 (см. табл. 1, 2). При этом состав макрозообентоса в торфогенном иле оказался сходен с таковым в глинистых илах. На ст. 5 преобладали те же эврибионтные виды олигохет, что и на ст. 1, 2 и 6, иногда встречались личинки мотыля. На ст. 3 и 4, в отличие от русловых участков, донное население было часто представ-

лено биоценозами дрейссенид *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897), в которых доминировали олигохеты и бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899).

Пространственные различия по обилию бентоса и содержанию пигментов отражают неоднородность трофических условий на участках водохранилища (см. табл. 2). По биомассе макрозообентоса в соответствии со “шкалой трофности” [Китаев, 2007] ст. 4 относится к ультраолиготрофному классу ( $< 1,25 \text{ г/м}^2$ ), ст. 3 – олиготрофному ( $1,25\text{--}2,5 \text{ г/м}^2$ ), ст. 5 –  $\beta$ -мезотрофному ( $5\text{--}10 \text{ г/м}^2$ ), ст. 1 –  $\beta$ -евтрофному ( $20\text{--}40 \text{ г/м}^2$ ), ст. 2 и 6 – гипертрофному ( $> 40 \text{ г/м}^2$ ). В то же время концентрация Хл + Ф (см. табл. 2) на ст. 4 относится к олиготрофной категории, ст. 3 – мезотрофной, ст. 1, 2, 5, 6 – гипертрофной согласно [Möller, Scharf, 1986].

#### Сезонная изменчивость концентраций осадочных пигментов и макрозообентоса.

Сезонная динамика содержания растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища четко не выражена. Только на станциях с иловыми отложениями в отдельные годы прослеживалось некоторое увеличение концентраций в июне и октябре, связанное с оседанием фитодетрита после весеннего и осеннего пиков биомассы планктонных водорослей. На большинстве станций сезонная изменчивость концентраций пигментов слабая или умеренная ( $C_v < 50 \%$ ) (табл. 3). Исключительно сильная вариабельность ( $C_v > 100 \%$ ) наблюдалась на размываемых участках (ст. 4) с низкими концентрациями пигментов, которая в значительной мере обусловлена мозаичной структурой донных отложений.

Т а б л и ц а 3

Пределы изменений содержания осадочных пигментов и биомассы макрозообентоса в Рыбинском водохранилище с июня по октябрь 2009 г.

| Номер станции | Хл + Ф, мг/(м <sup>2</sup> · мм) |                    | Ф, %   |                    | В, г/м <sup>2</sup> |                    |
|---------------|----------------------------------|--------------------|--------|--------------------|---------------------|--------------------|
|               | предел                           | C <sub>v</sub> , % | предел | C <sub>v</sub> , % | предел              | C <sub>v</sub> , % |
| 1             | 14,7–27,7                        | 18                 | 80–96  | 6                  | 6,8–13,7            | 27                 |
| 2             | 30,6–47,3                        | 12                 | 65–87  | 10                 | 3,3–32,3            | 64                 |
| 3             | 5,3–23,3                         | 49                 | 75–94  | 7                  | 0–11,3              | 175                |
| 4             | 0,5–21,5                         | 135                | 67–100 | 14                 | 0–0,3               | 91                 |
| 5             | 11,5–37,1                        | 40                 | 76–87  | 5                  | 1,2–4,0             | 40                 |
| 6             | 12,8–46,2                        | 47                 | 65–93  | 12                 | 3,6–41,3            | 58                 |

Сезонная динамика биомассы макрозообентоса в Рыбинском водохранилище выражена сильнее, чем динамика растительных пигментов, и обусловлена особенностями жизненных циклов доминирующих видов и групп – хирономид и олигохет (см. табл. 3). Сезонные изменения биомассы макробеспозвоночных, изученные на примере 2009 г., на станциях с иловыми отложениями имели такой же характер, как и в предыдущих работах [Поддубная, 1988]. Первый пик биомассы макрозообентоса наблюдается в мае – июне перед вылетом личинок рода *Chironomus* и размножением олигохет, второй пик – в сентябре – октябре за счет взрослых особей новых генераций. В июле – августе после вылета хирономид и отмирания большинства старых особей олигохет прослеживается ее спад.

**Межгодовая динамика осадочных пигментов и макрозообентоса в 2009–2015 гг.** За 7-летний период исследования выявлены годы с различным уровнем показателей содержания пигментов и обилия макрозообентоса в зонах илонакопления (см. рис. 2). Минимальные концентрации осадочных пигментов отмечены в 2009–2010 гг., более высокие – в 2011–2015 гг. В последние годы (2011–2015 гг.) существенно возросло и обилие макрозообентоса. Максимальные значения биомассы в сентябре 2015 г. (на ст. 2 – 205 г/м<sup>2</sup>, ст. 6 – 172 г/м<sup>2</sup>) при доминировании (73–76 %) личинок рода *Chironomus* оказались существенно выше, чем в 2009 г. (на ст. 2 – 19 г/м<sup>2</sup>, ст. 6 – 31 г/м<sup>2</sup>). При этом средние значения данного показателя на русловых станциях 1, 2 и 6 увеличились в 2,5–8 раз за счет полисапробных видов олигохет и личинок мотыля (см. рис. 2).

**Корреляционный анализ.** Показано, что в сезонном аспекте (на примере 2009 г.) связь концентраций Хл + Ф (мг/(м<sup>2</sup> · мм)) достоверна только с биомассой моллюсков ( $r = 0,44$ ) и олигохет ( $r = 0,53$ ), с биомассой хирономид и всего макрозообентоса не выявлена. Причина отсутствия четкой сезонной связи – несовпадение динамики пигментов с цикличностью развития донных организмов, которое проявилось различной вариабельностью сравниваемых показателей. Так, для шести станций в безледный период 2009 г. коэффициент вариации содержания Хл + Ф ((м<sup>2</sup> · мм)) со-

ставлял 63 %, биомассы хирономид – 143, олигохет – 94, моллюсков – 164, всего макрозообентоса – 117 %.

Для выявления количественных зависимостей в многолетнем аспекте в данной работе анализировали связь обилия осеннего бентоса (2009–2015 гг.) со средними за безледный период концентрациями осадочных растительных пигментов и конкретными концентрациями в сентябре и октябре. Оказалось, что характер связи макробеспозвоночных с концентрациями пигментов одинаков для двух вариантов (табл. 4), что объясняется тесной зависимостью между концентрациями осадочных пигментов за оба сравниваемых периода ( $r \leq 0,90$ ;  $p < 0,05$ ). Теснота связи по данным для осени незначительно слабее, чем по осредненным для всего безледного периода (см. табл. 4). Этот факт дает основание считать осенние материалы достаточными для выявления зависимостей между обилием бентоса и содержанием осадочных пигментов.

Результаты показали, что биомасса макрозообентоса положительно связана с концентрациями Хл, Ф, Хл + Ф и отрицательно с процентным вкладом Ф (см. табл. 4). Наиболее тесная связь была отмечена между биомассой макрозообентоса и содержанием “чистого” Хл (мкг/г сухого грунта), который отражает наличие растительного органического вещества, имеющего более высокую питательную ценность. Связь между другими показателями варьировала от умеренной до тесной и зависела от характера биотопов и структуры макрозообентоса. Так, коэффициенты корреляции увеличивались при исключении данных по торфогенному илу (ст. 5), поскольку в биотопах с таким типом грунта нарушается пропорциональность между биомассой донных беспозвоночных и концентрацией пигментов. Связи концентрации пигментов с обилием хирономид являлись наиболее отчетливыми, а с биомассой моллюсков, представленных в составе “мягкого” бентоса брюхоногими и двустворчатыми из семейств Bithyniidae, Valvatidae, Euglesidae, Sphaeriidae, Pisidiidae, отсутствовали (см. табл. 4).

Для выявления определяющих факторов пространственного распределения дополнительно оценивали связи обилия донных макробеспозвоночных с абиотическими показате-

**Коэффициенты корреляции осенней биомассы макрозообентоса с концентрациями осадочных пигментов и абиотическими характеристиками биотопов (2009–2015 гг.)**

| Показатель                               | Биомасса, г/м <sup>2</sup> |              |              |              |              |              |
|--|----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|  | хируномиды                 |              | олигохеты    |              | весь бентос  |              |
|  | I                          | II           | I            | II           | I            | II           |
| Хл, мкг/г сухого грунта                  | <u>0,75</u>                | <u>0,83</u>  | <u>0,58</u>  | <u>0,63</u>  | <u>0,74</u>  | <u>0,82</u>  |
|  | 0,66                       | 0,68         | 0,50         | 0,51         | 0,66         | 0,69         |
| Ф, мкг/г сухого грунта                   | <u>0,40</u>                | <u>0,79</u>  | –            | <u>0,57</u>  | <u>0,39</u>  | <u>0,78</u>  |
|  | <u>0,46</u>                | <u>0,70</u>  | <u>0,35</u>  | <u>0,51</u>  | <u>0,46</u>  | <u>0,70</u>  |
| Хл + Ф, мкг/г сухого грунта              | <u>0,54</u>                | <u>0,83</u>  | <u>0,41</u>  | <u>0,61</u>  | <u>0,53</u>  | <u>0,81</u>  |
|  | <u>0,57</u>                | <u>0,71</u>  | <u>0,43</u>  | <u>0,52</u>  | <u>0,57</u>  | <u>0,71</u>  |
| Хл + Ф, мг/(м <sup>2</sup> · мм)         | <u>0,70</u>                | <u>0,72</u>  | <u>0,60</u>  | <u>0,61</u>  | <u>0,72</u>  | <u>0,74</u>  |
|  | <u>0,65</u>                | <u>0,66</u>  | <u>0,55</u>  | <u>0,55</u>  | <u>0,68</u>  | <u>0,69</u>  |
| Ф, %                                     | <u>–0,72</u>               | <u>–0,70</u> | <u>–0,62</u> | <u>–0,60</u> | <u>–0,74</u> | <u>–0,73</u> |
|  | <u>–0,49</u>               | <u>–0,47</u> | <u>–0,39</u> | <u>–0,38</u> | <u>–0,51</u> | <u>–0,49</u> |
| Влажность грунта, %                      | <u>0,41</u>                | <u>0,61</u>  | –            | <u>0,45</u>  | <u>0,41</u>  | <u>0,60</u>  |
|  | <u>0,38</u>                | <u>0,53</u>  |              | <u>0,38</u>  | <u>0,38</u>  | <u>0,52</u>  |
| Объемная масса грунта, г/см <sup>3</sup> | <u>–0,43</u>               | <u>–0,59</u> | <u>–0,34</u> | <u>–0,45</u> | <u>–0,43</u> | <u>–0,59</u> |
|  | <u>–0,38</u>               | <u>–0,50</u> | –            | <u>–0,37</u> | <u>–0,38</u> | <u>–0,50</u> |
| Глубина, м                               | <u>0,42</u>                | <u>0,57</u>  | <u>0,37</u>  | <u>0,47</u>  | <u>0,43</u>  | <u>0,58</u>  |
|  | <u>0,43</u>                | <u>0,57</u>  | <u>0,37</u>  | <u>0,47</u>  | <u>0,45</u>  | <u>0,60</u>  |

Примечание. Над чертой – для средних за безледные периоды концентраций осадочных пигментов и характеристик биотопов, под чертой – для осенних данных. I – ст. 1–6 ( $r_{0,05} = 0,33$ ;  $n = 38$ ), II – ст. 1–4 и 6 ( $r_{0,05} = 0,35$ ;  $n = 32$ ), прочерк – отсутствие статистически значимой связи.

лями. Установлено, что биомасса макрозообентоса связана положительно с глубиной водной толщи и влажностью донных осадков и отрицательно с воздушно-сухой объемной массой отложений. Коэффициенты корреляции, характеризующие рассматриваемые связи, невысокие и сходные по модулю (см. табл. 4).

Тесноту совместного влияния характеристик биотопов – глубины, влажности, воздушно-сухой объемной массы грунтов и содержания Хл + Ф (мг/(м<sup>2</sup> · мм)) на биомассу макрозообентоса определяли с помощью множественной корреляции. Установлено, что коэффициенты множественной корреляции осенней биомассы со среднесезонными и осенними значениями характеристик биотопов довольно высокие и составляют 0,76 и 0,69 соответственно. При этом достоверные частные коэффициенты корреляции получены только с содержанием Хл + Ф – соответственно 0,67 и 0,58. Таким образом, при устранении воздействия абиотических факторов связь биомассы бентоса с содержанием Хл + Ф – показателем количества органи-

ческого вещества растительного происхождения остается значимой.

Методом главных компонент проанализирован весь массив данных для шести станций в 2009–2015 гг. по 14 характеристикам (численность и биомасса хируномид, олигохет, моллюсков и всего макрозообентоса, концентрации Хл, Хл + Ф (мг/(м<sup>2</sup> · мм)), относительное содержание Ф, глубина на станциях, влажность и объемная масса грунтов) (рис. 3). Установлено, что первый фактор по оси абсцисс объясняет 64,3 % совокупной дисперсии исходных переменных и в основном отражает характеристики содержания пигментов (Хл + Ф, вклад Ф) и обилия макрозообентоса (общая численность и биомасса). Второй фактор по оси ординат, на который приходится 16,4 % вариации, связан с абиотическими показателями биотопов – глубиной, влажностью и объемной массой донных отложений. Вся совокупность данных разделилась на три группы, которые в большей степени отличаются друг от друга концентрациями осадочных пигментов и биомас-

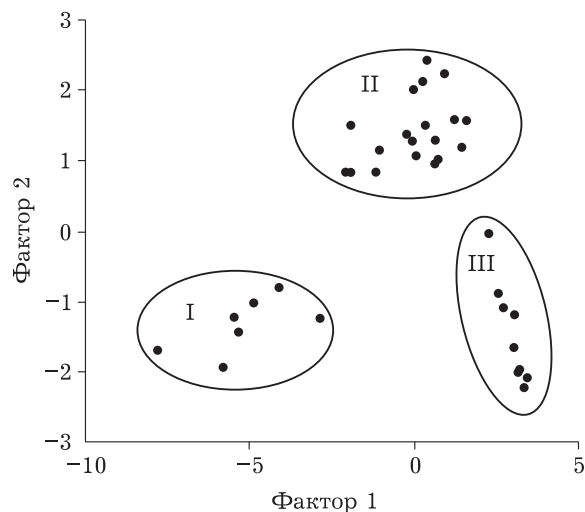


Рис. 3. Взаимное расположение данных для шести станций, полученных в 2009–2015 гг., на плоскости двух главных компонент, обобщающих обилие макрозообентоса, содержание осадочных пигментов и абиотические характеристики биотопов. I группа ( $n = 7$ ) – ст. 1 в 2013 г., ст. 2 и 6 в 2012, 2013, 2015 гг.; II группа ( $n = 19$ ) – ст. 1, 2, 6 в остальные годы и ст. 5 в 2009–2015 гг.; III группа ( $n = 12$ ) – ст. 3, 4 в 2009–2015 гг.

сой макробеспозвоночных (см. рис. 3). Первая группа характеризуется содержанием Хл + Ф  $51,6 \pm 4,5$  мг/(м<sup>2</sup> · мм) и общей биомассой макрозообентоса  $102 \pm 13$  г/м<sup>2</sup>, вторая –  $36,1 \pm 2,9$  мг/(м<sup>2</sup> · мм) и  $20,1 \pm 3,9$  г/м<sup>2</sup>, третья –  $5,9 \pm 1,1$  мг/(м<sup>2</sup> · мм) и  $0,9 \pm 0,3$  г/м<sup>2</sup>, т. е. отмечается синхронное убывание показателей. Первая группа объединяет данные по русловым ст. 1, 2, 6 с глинистыми илами в наиболее продуктивные годы, вторая – ст. 1, 2, 6 в менее продуктивные годы и ст. 5, третья – ст. 3 и 4.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное распределение макрозообентоса имеет своеобразие в водоемах разного типа и в значительной мере зависит от поступления органического вещества из водной толщи, гидродинамической активности, кислородного и температурного режимов [Экологические проблемы..., 2001; Литвинов и др., 2004; Яныгина, 2009; Cochrane et al., 2009; Безматерных, 2018; и др.]. На водохранилищах Средней Волги установлены связи биомассы макрозообентоса со скоростью течения, глубиной водной толщи и характери-

стиками грунтов – влажностью, плотностью, относительным содержанием песчаной фракции и органического вещества [Литвинов и др., 2004; Баканов и др., 2006].

В настоящей работе выявлены связи макрозообентоса не только с абиотическими характеристиками донных отложений, но и с концентрацией растительных пигментов – показателей органического вещества, новообразованного при фотосинтезе в водной толще и трансформированного при оседании. Среди исследованных станций выделяется участок с торфогенным илом, характеризующийся необычным сочетанием показателей – высокой концентрацией пигментов и низкой биомассой макрозообентоса. Включение данных по ст. 5 в анализируемый ряд искажает закономерную связь, ослабляя ее. Причинами низкой биомассы донных макробеспозвоночных в торфогенном иле могли стать неблагоприятные абиотические условия – низкое содержание кислорода, кислая среда и значительный вклад трудноминерализуемого органического вещества, что характерно для торфосодержащих грунтов.

В предыдущих работах на Рыбинском водохранилище установлены связи концентраций осадочных пигментов с содержанием органического вещества в донных отложениях [Sigareva, Timofeeva, 2011] и концентрацией хлорофилла *a* в планктоне [Сигарева и др., 2016]. Эти зависимости, а также выявленные в настоящей работе тесные корреляционные связи между осадочными пигментами и обилием макрозообентоса характеризуют трофические взаимоотношения между фитопланктоном, основным первичным продуцентом, и зообентосом, одним из потребителей первичной продукции, через седиментированное органическое вещество, содержащее растительные пигменты.

Преобладание продуктов деградации хлорофилла *a* в донных отложениях глубоководной зоны водохранилища обусловлено деструкционными процессами, включающими питание макрозообентоса детритом, о чем свидетельствует преобладание детритофагов. Так, в Рыбинском водохранилище основу общей биомассы составляют фитодетритофаги-фильтраторы + собиратели (в основном личинки хирономид), а общей численности – детритофаги-глотатели (олигохеты). Отражением ро-



ли этих трофических группировок в составе макрозообентоса является достаточно сильная связь содержания осадочных пигментов с биомассой как хирономид, так и олигохет.

Особый интерес вызывает отрицательная корреляция вклада феопигментов в сумму Хл + Ф с биомассой макрозообентоса. При этом увеличение процентного содержания феопроизводных хлорофилла *a* в сумме Хл + Ф обычно сочетается с уменьшением общей концентрации пигментов и, следовательно, с уменьшением количества пищи для макробеспозвоночных. Такая же ситуация, как правило, отмечается в планктоне: концентрация пигментов уменьшается, а процентное содержание феопигментов увеличивается [Минеева, 2004], что может быть связано с более интенсивным потреблением пищи при небольшом ее количестве.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании анализа многолетних данных по осадочным пигментам и обилию макрозообентоса выявлена значимость хлорофилла *a* и феопигментов в донных отложениях как показателей трофических условий. Установлены достоверные положительные связи биомассы макрозообентоса с содержанием хлорофилла *a* и его дериватов в донных отложениях. Наиболее четко выражены связи пигментных характеристик с биомассой хирономид и олигохет. Данный показатель донных макробеспозвоночных коррелирует с концентрациями осадочных пигментов сильнее, чем с глубиной водной толщи и водно-физическими характеристиками грунтов. Выявленные зависимости между содержанием растительных пигментов в донных отложениях и обилием макрозообентоса являются следствием утилизации первичной продукции органического вещества на этапах формирования вторичной продукции.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690096-1, АААА-А18-118012690106-7, АААА-А18-118012690105-0).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. И. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Баканов А. И., Законнов В. В., Литвинов А. С. Бентос Чебоксарского водохранилища: влияние загрязнения и мониторинг грунтов // Биол. внутр. вод. 2006. № 4. С. 77–85.
- Безматерных Д. М. Влияние антропогенного загрязнения на структуру макрозообентоса реки Барнаулки (бассейн Верхней Оби) // Водн. ресурсы. 2018. Т. 45, № 1. С. 52–61 [Bezmaternykh D. M. Effect of anthropogenic pollution on macrozoobenthos structure in Barnaulka River (Upper Ob basin) // Water Res. 2018. Vol. 45, N 1. P. 89–97].
- Дегтярева Л. В. Пространственное распределение органического вещества в донных отложениях Северного Каспия в зависимости от абиотических и биотических факторов среды // Естеств. науки. 2013. № 2 (43). С. 49–55.
- Дзюбан А. Н. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус, 2010. 192 с.
- Законнов В. В., Поддубный С. А. Изменение структуры донных отложений в Рыбинском водохранилище // Водн. ресурсы. 2002. Т. 29, № 2. С. 200–209 [Zakonnov V. V., Poddubnyi S. A. Structural variations of bottom sediments in the Rybinsk Reservoir // Water Res. 2002. Vol. 29, N 2. P. 181–190].
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 395 с.
- 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. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76 (79). С. 35–45.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
- Литвинов А. С., Баканов А. И., Законнов В. В., Кочеткова М. Ю. О связи показателей донных сообществ с некоторыми характеристиками среды их обитания // Водн. ресурсы. 2004. Т. 31, № 5. С. 611–618 [Litvinov A. S., Bakanov A. I., Zakonnov V. V., Kochetkova M. Yu. On relationships between characteristics of benthic communities and some characteristics of their habitat // Water Res. 2004. Vol. 31, N 5. P. 565–572].
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 239 с.
- Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 322 с.
- Перова С. Н. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биол. внутр. вод. 2012. № 2. С. 45–54 [Perova S. N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Water Biol. 2012. Vol. 5, N 2. P. 199–207].
- Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–140.
- Сигарева Л. Е., Законнов В. В., Тимофеева Н. А., Касьянова В. В. Осадочные пигменты и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Водн. ресурсы. 2013. Т. 40, № 1. С. 62–69 [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. Vol. 40, N 1. P. 54–60].
- 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.
- Сигарева Л. Е., Тимофеева Н. А. Растительные пигменты в илах Ивановского водохранилища как показатели деструкционных процессов // *Водн. ресурсы.* 2003. Т. 30, № 3. С. 346–356 [Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Plant pigments in the Ivankovo Reservoir silts as indicators of destruction processes // *Water Res.* 2003. Vol. 30, N 3. P. 315–324].
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Яныгина Л. В. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса Новосибирского водохранилища // *Биол. внутр. вод.* 2011. № 2. С. 65–70 [Yanygina L. V. The current state and long-term changes of zoobenthos in the Novosibirsk reservoir // *Inland Water Biol.* 2011. Vol. 4, N 2. P. 218–222].
- Burford M. A., Long B. G., Rothlisberg P. C. Sedimentary pigments and organic carbon in relation to microalgal and benthic faunal abundance in the Gulf of Carpentaria // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. Vol. 103. P. 111–117.
- Cochrane S. K. J., Denisenko S. G., Renaud P. E., Embrow C. S., Ambrose Jr. W. G., Ellingsen I. H., Skardhamar J. Benthic macrofauna and productivity regimes in the Barents Sea: Ecological implications in a changing Arctic // *J. Sea Res.* 2009. Vol. 61, N 4. P. 222–233.
- Guillizzoni P., Bonomi G., Galanti G., Ruggiu D. Relationship between sedimentary pigments and primary production: Evidence from core analyses of twelve Italian lakes // *Hydrobiologia.* 1983. Vol. 103, N 1. P. 103–106.
- Heip C., Basford D., Craeymeersch J. A., Dewarumez J. M., Dörjes J., de Wilde P., Duineveld G., Eleftheriou A., Herman P. M. J., Niermann U., Kingston P., Künitzer A., Rachor E., Rumohr H., Soetaert K., Soltwedel T. Trends in biomass, density and diversity of North Sea macrofauna // *ICES Journ. Mar. Sci.* 1992. Vol. 49, N 1. P. 13–22.
- 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. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51, N 10. P. 2286–2299.
- Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: Spectrophotometric equations // *Limnol. Oceanogr.* 1967. Vol. 12, N 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. Vol. 143. P. 327–329.
- Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Sedimentary chlorophyll and pheopigments for monitoring of reservoir characterized by exclusively high dynamism of abiotic conditions. Chapter V. // *Chlorophyll: Structure, production and medicinal uses* / eds. H. Le, E. Salcedo. New York: Nova Science Publisher Inc., 2011. P. 151–176.
- 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. Chapter VI. // *Phytoplankton: Biology, classification and environmental impacts* / ed. M. T. Sebastiá. New York: Nova Science Publishers Inc., 2014. P. 151–165.
- Szymczak-Zyła M., Krajewska M., Winogradow A., Zaborowska A., Breedveld G. D., Kowalewska G. Tracking trends in eutrophication based on pigments in recent coastal sediments // *Oceanologia.* 2017. Vol. 59, N 1. P. 1–17.

## Distribution of Sedimentary Pigments and Macrozoobenthos in the Deep Water Part of the Rybinsk Reservoir

N. A. TIMOFEEVA, S. N. PEROVA, L. E. SIGAREVA

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
152742, Borok, Yaroslavl region, Nekouz district  
E-mail: timof@ibiw.yaroslavl.ru*

On the base of observational data of 2009–2015 the spatial, seasonal and interannual variability of sedimentary pigment content and biomass of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir (Russia) are analyzed. The peculiarities of the macrozoobenthos distribution in dependence of characteristics of biotopes, including the content of sedimentary pigments, water depth, water content in bottom sediments and their air-dry volumetric mass are revealed. Using correlations and the principal component analysis, the statistically significant positive relationship between the biomass of macrozoobenthos and the content of the sum of sedimentary chlorophyll *a* with pheopigments is established.

**Key words:** chlorophyll, pheopigments, macrozoobenthos, bottom sediments, reservoir.