Трансформация экосистем
Ecosystem Transformation
www.ecosysttrans.com

Зоопланктон прибрежных участков разнотипных водохранилищ аридной зоны: влияние уровенного режима и метеорологических условий

А.В. Крылов[1]*, Б. Мэндсайхан[2], Ч. Аюушсурен[3], А.И. Цветков[1]

[1]*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Российская Федерация, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109*

[2]*Институт географии и геоэкологии АНМ, 210620, Монголия, Улан-Батор, ул. Баруун Сэлбэ, д. 15*

[3]*Институт общей и экспериментальной биологии АНМ, 210351, Монголия, Улан-Батор, пр-т Мира, д. 546*

**krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию: 19.03.2018
Принята к печати: 06.04.2018
Опубликована онлайн: 08.05.2018

DOI: 10.23859/estr-180319
УДК [574.583:591]:574.472(517.3)
URL: http://www.ecosysttrans.com/publikatsii/detail_page.php?ID=65

ISSN 2619-094X Print
ISSN 2619-0931 Online

Проанализированы межгодовые различия зоопланктона прибрежной зоны двух разнотипных водохранилищ в зависимости от расположения по продольному профилю водоемов, количества атмосферных осадков, температуры воздуха, уровня и электропроводности воды, а также морфометрии участков. Зоопланктон прибрежья крупного Тайширского водохранилища заметно различался по продольному профилю водоема. В верхнем участке состояние зоопланктона определялось суммированием эффектов от изменений минерализации воды, поступления органических и биогенных веществ с водами реки и с окружающего ландшафта, а также диффузии биогенов из донных отложений; в среднем участке – от внешнего поступления веществ и диффузии биогенов из донных отложений; в нижнем участке увеличение количества осадков и уровня воды приводило к разбавлению и без того бедных зоопланктоном вод. В Дургунском водохранилище, отличающемся малыми протяженностью и шириной, различия зоопланктона в прибрежье верхнего и нижнего участков были выражены слабо: в низовье отмечена тенденция к увеличению числа видов, доли ветвистоусых ракообразных в общей биомассе, а также значений индексов Шеннона, рассчитанных по численности и биомассе. В целом, в Дургунском водохранилище количественные характеристики и структура зоопланктона зависели от связи с питающим его эвтрофным оз. Хар-Ус, которая определялась количеством атмосферных осадков. Их увеличение приводило к повышению численности и биомассы коловраток. При увеличении уровня воды водохранилища, который связан с сокращением сбросов ГЭС на фоне снижения количества осадков, в условиях практически полного отсутствия литоральной зоны и затапливаемых участков суши, в составе зоопланктона возрастали численность и биомасса Copepoda.

Ключевые слова: зоопланктон, водохранилища, прибрежье, аридная зона, температура, электропроводность, уровень воды, количество осадков, температура воздуха.

Крылов, А.В. и др, 2018. Зоопланктон прибрежной зоны разнотипных водохранилищ аридной зоны: влияние уровенного режима и метеорологических условий. *Трансформация экосистем* **1** (1), 66–85.

Введение

Зарегулирование речного стока – одно из самых древних и распространенных в мире преобразований человеком водных экосистем. Как справедливо отмечал Ю.С. Даценко (2007), активное строительство водохранилищ происходило в 1950–1970 гг., затем темпы их создания в индустриально развитых государствах закономерно замедлились, но в развивающихся, характеризующихся засушливым климатом, – возросли. Не является исключением Монголия, на территории которой в первое десятилетие текущего века создано два водохранилища – Тайширское и Дургунское (Углубленный обзор..., 2011). Для создания первого в верховьях крупнейшего водотока Западной Монголии – р. Дзабхан – построена плотина высотой 50 м, длиной 190 м (N 46°41'39", E 96°39'57"). Заполнение ложа началось в 2007 г., эксплуатация ГЭС – с ноября 2008 г. Длина водоема ~35 км, максимальная ширина ~6 км (Дулмаа, 2013). Дургунское водохранилище создано в Котловине Больших Озер в 2008 г. путем перекрытия протоки Чоно-Харайх, соединяющей озера Хар-Ус, Далай и Хар, при помощи плотины высотой 20 м, длиной 252 м (N 48°19'33", E 92°48'25") (Углубленный обзор..., 2011). Длина водоема ~4 км, максимальная ширина ~400 м. Тайширское водохранилище соответствует речному типу долинных водохранилищ, Дургунское – сочетает в себе черты котловинного и каньонного: оно создано на протоке, вытекающей из озера, но его подпор не распространяется до истока; к тому же в нем практически отсутствует литоральная мелководная зона, т.к. берега заключены в узкое ущелье между скалами.

Особенность режима водохранилищ связана со значительным антропогенным воздействием на их экосистемы, т.к. создаются они в густонаселенных и интенсивно развивающихся регионах (Даценко, 2007). Тайширское и Дургунское водохранилища – исключение, они расположены на территориях, которые не отличаются ни высокой плотностью населения, ни сколько-нибудь выдающимся влиянием точечной антропогенной нагрузки. Это делает их удобными объектами для исследований роли ряда природных факторов среды, определяющих состояние гидробиоценозов и экологическое состояние водоемов этого типа. Однако, независимо от степени антропогенной нагрузки на водосборе, один из основных признаков, который определяет биологический режим водохранилищ и кардинально отличает их от природных водоемов, – значительный и искусственно регулируемый суточный, внутригодовой и межгодовой размах колебаний уровня воды. При больших колебаниях уровня в водохранилищах формируется периодически затопляемая и осушаемая зона, водный режим которой способен изменять биогенную нагрузку на водоем (Кузин и Штегман, 1972; Edelshtein et al., 2005). При этом уровенный режим и биогенная нагрузка зависят не только от режима эксплуатации ГЭС и антропогенного воздействия, но также от речного и склонового стока. Исследования Тайширского и Дургунского водохранилищ, которые отличаются интенсивностью сезонных и межгодовых изменений уровенного режима, а также выраженностью периодически затопляемой и осушаемой литоральной зоны, позволяют вычленить роль того или иного фактора в формировании биологического режима прибрежной зоны квазиприродных водных экосистем аридных территорий. Кроме того, водохранилища представляют собой сложно организованные мозаичные системы; в их пределах выделяются несколько гидрологических зон, которые различаются глубинами, ветроволновым и скоростным режимом: мелководная (речная), промежуточная или озерно-речная и глубоководная или озерная (Беркович, 2012). В связи с этим особый интерес представляет анализ реакции сообществ разных участков разнотипных водохранилищ на влияние одних и тех же факторов.

В качестве индикатора изменений биологического режима водохранилищ давно и успешно используется зоопланктон (Дзюбан, 1966; Лазарева, 2010; Луферова, 1963, 1966; Мордухай-Болтовской и Ривьер, 1988; Riv'er, 1998), чьи структурные и функциональные показатели отражают процессы эвтрофирования (Андроникова, 1996; Лазарева, 2010), интенсификация которых зависит также от метеорологических и гидрологических условий (Даценко, 2007; Даценко и др., 2017; Лазарева, 2010).

Цель настоящей работы – описание летнего зоопланктона прибрежной зоны разнотипных водохранилищ аридной зоны при изменениях уровня воды, количества атмосферных осадков и температуры воздуха.

Материалы и методы

Исследования Тайширского водохранилища проводили в августе 2010–2017 гг. в прибрежье верхнего, среднего и нижнего (приплотинного) участков, Дургунского – в 2013–2015 и 2017 гг. в прибрежье верхнего и нижнего (приплотинного) (Рис. 1). На каждой станции с участков глубиной от 0.2 до 0.8 м ведром собирали 2–3 интегральные пробы, процеживая 50–100 л воды через газ с размером ячеи 64 мкм. Пробы фиксировали 4% формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Мордухай-Болтовской, 1975). Параллельно с отбором проб измеряли глубину, температуру и электропроводность воды с помощью портативного зонда

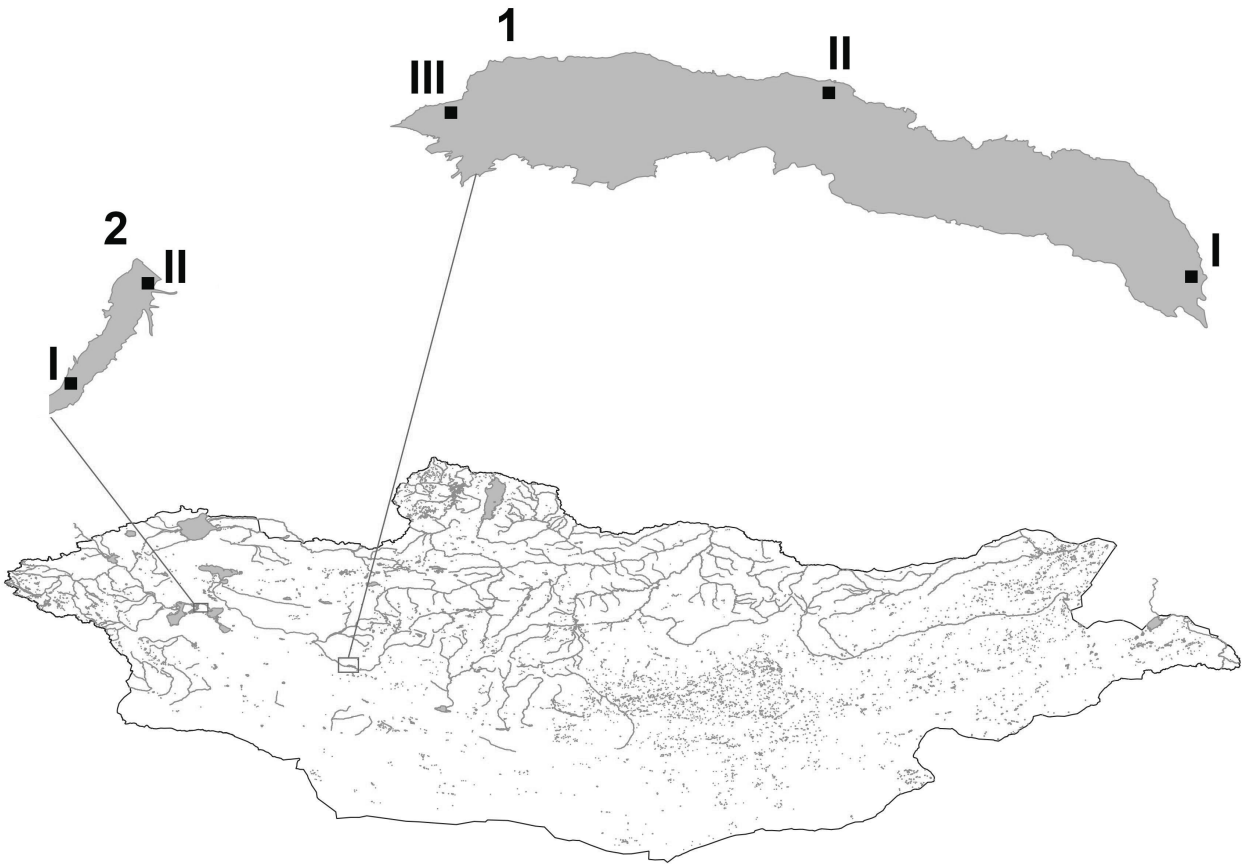

Рис. 1. Схема расположения станций на Тайширском (1) и Дургунском (2) водохранилищах. I–III – места отбора проб.

«YSI-85». Данные о температуре воздуха и количестве осадков получали с метеорологических постов сомонов Тайшир (N 46,695923°; E 96,672535°) и Дургун (N 48,325346°; E 92,806940°), об уровенном режиме водохранилищ в период с начала вегетационного периода до момента сборов – с постов на ГЭС. Статистический анализ включал проверку нормальности распределения по критерию Колмогорова–Смирнова, достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (p <0.05, ANOVA), определяли коэффициент корреляции Пирсона (p <0.05). Исследования Тайширского водохранилища проводили в августе 2010–2017 гг. в прибрежье верхнего, среднего и нижнего (приплотинного) участков, Дургунского – в 2013–2015 и 2017 гг. в прибрежье верхнего и нижнего (приплотинного) (Рис. 1).

Результаты

Тайширское водохранилище

Исследованный период отличался по количеству атмосферных осадков: максимальные значения отмечены в 2011, 2015 и 2016 гг., минимальное – в 2017 г. (Табл. 1). В течение периода исследований выявлено повышение средней с апреля (начало сезона положительных температур) до августа температуры воздуха (Табл. 1). Наибольшие средние за май–август и в августе уровни воды зарегистрированы в 2016 г., наименьшие – в 2010 г. (Табл. 1). Максимальное повышение уровня воды в межгодовом аспекте наблюдалось в 2011 и 2016 гг., снижение – в 2012, 2015 и 2017 гг. Ежегодно с мая по август уровень воды водохранилища возрастал, лишь в 2017 г. он незначительно уменьшался.

Минимальная температура воды регистрировалась, как правило, в верховье водохранилища (кроме 2017 г.), максимальная – в среднем участке (кроме 2017 г.), однако достоверных различий между участками за исследованный период не обнаружено (Табл. 2). В целом по водохранилищу наиболее высокие температуры зафиксированы в 2011–2013 гг., в 2014 г. она была значимо меньше относительно данных в 2012 (p=0.032) и 2013 (0.026) гг., в 2015 г. – относительно данных в 2011 (p=0.031), 2012 (0.016), 2013 (0.013) гг., в 2016 г. – относительно данных в 2011 (p=0.039), 2012 (0.021), 2013 (0.017) гг. и в 2017 г. – относительно данных в 2011 (p=0.003), а также 2012 и 2013 (0.001) гг. Наименьшие межгодовые вариации температуры воды были харак-

Показатель		Год							
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Осадки, мм	Сумма январь–август	95.1	136.8	80.3	87.4	107.3	133.4	126.9	69.4
	Сумма апрель–июль	60.1	99.3	46.9	73.6	84.8	78.4	103.4	35.3
	Сумма апрель–август	87.8	119.4	79.1	81.1	99.4	121.9	119.2	64.2
Средне-месячная температура, °C	Апрель	0.0	5.8	2.8	4.5	5.2	4.7	5.2	6.7
	Май	10.4	9.9	12.5	12.7	10.2	10.8	9.1	13.8
	Июнь	18.3	17.5	18.9	17.3	16.9	16.5	17.6	20.2
	Июль	20.1	18.8	18.6	18.2	21.3	20.5	21.0	22.4
	Август	15.2	17.2	16.1	17.1	16.2	18.1	18.0	17.2
	Средняя апрель–август	12.8	13.8	13.8	13.9	13.9	14.1	14.2	16.0
Уровень, м	Май	1683.9	1694.1	1697.4	1697.6	1699.4	1697.7	1699.1	1700.8
	Июнь	1687.5	1696.0	1698.6	1698.3	1700.2	1697.6	1703.2	1701.3
	Июль	1691.0	1700.0	1698.4	1698.8	1701.1	1698.0	1704.6	1701.1
	Август	1693.3	1701.6	1699.0	1699.7	1701.3	1699.0	1704.5	1700.7
	Средний май–август	1688.9	1697.9	1698.3	1698.6	1700.5	1698.1	1702.9	1701.0
	Разница между маем и августом	9.4	7.5	1.6	2.1	1.8	1.3	5.3	−0.2
	Средняя разница май–август	3.1	2.5	0.5	0.7	0.6	0.4	1.8	−0.1
	Средняя разница с предыдущим годом	4.0	8.3	−2.6	0.7	1.6	−2.3	5.5	−3.8

Таблица 1. Количество осадков, температура воздуха (данные метеостанции сомона Тайшир) и уровень Тайширского водохранилища (данные Тайширской ГЭС).

терны для нижнего участка водохранилища, максимальные – для верхнего.

Минимальной электропроводностью воды отличался верхний участок водохранилища (Табл. 2), различия со средним и нижним были достоверными (соответственно p=0.002 и 0.0005). Наименьшая разница электропроводности воды между участками водохранилища отмечена в 2016 г., наибольшая средняя по водоему величина зарегистрирована в 2015 г. и она достоверно больше, чем в 2010 г. (p=0.045).

Число видов зоопланктеров в пробе варьировало от 6 до 15, основу составляли коловратки (в среднем 61–69% видового состава) (Табл. 3). По продольному профилю водоема достоверных различий количества видов за исследованный период не обнаружено, хотя от верхнего к нижнему участку снижалось число видов Rotifera и увеличивалось Copepoda. По числу видов Cladocera первенствовал зоопланктон среднего участка, а по общему количеству – верхнего и среднего. Величина коэффициента вариации свидетельствует о том, что наибольшее межгодовое варьирование числа видов коловраток наблюдалось в нижнем участке, наименьшее – в среднем, ракообразных – в верхнем и нижнем соответственно. В целом по водохранилищу отмечены значимые межгодовые различия числа видов Copepoda в 2012 и 2015 гг. (p=0.043), Cladocera в 2010 и 2011 гг. по сравнению с 2014 г. (p=0.013), а также в 2016 г. относительно данных 2010 и 2011 гг. (p=0.021).

Численность зоопланктона варьировала от 0.32 до 87 тыс. экз./м^3 (Табл. 4). Наибольшая плотность чаще отмечалась в верхнем и среднем участках, хотя в целом за период изучения досто-

Участок	Год	Температура, ºС	Электропроводность, мкСм/см
I	2010	16.8	110.0
	2011	19.2	101.0
	2012	20.1	148.0
	2013	21.6	141.0
	2014	16.8	165.0
	2015	17.1	140.0
	2016	18.3	190.0
	2017	16.0	155.0
	M±SD	18.2±1.9	143.8±28.6
	Cv	10.6	19.9
II	2010	20.4	137.0
	2011	21.1	154.0
	2012	22.4	211.5
	2013	21.5	221.0
	2014	19.2	265.0
	2015	18.8	272.0
	2016	18.8	198.0
	2017	16.2	210.0
	M±SD	19.8±2.0	208.6±47.2
	Cv	9.9	22.6
III	2010	19.6	180.0
	2011	21.0	194.0
	2012	19.8	200.0
	2013	19.5	239.0
	2014	19.1	235.0
	2015	18.1	266.0
	2016	17.3	195.0
	2017	18.1	250.0
	M±SD	19.1±1.2	219.9±31.4
	Cv	6.2	14.3
IV	2010	18.9±1.9	142.3±35.3
	2011	20.4±1.1	149.7±46.7
	2012	20.8±1.4	186.5±33.8
	2013	20.9±1.2	200.3±52.2
	2014	18.4±1.4	221.7±51.3
	2015	18.0±0.9	226.0±74.5
	2016	18.1±0.8	194.3±4.0
	2017	16.8±1.2	205.0±47.7

Таблица 2. Температура и электропроводность воды на исследованных участках Тайширского водохранилища (в период изучения).
Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – средний участок водохранилища, III – нижний участок водохранилища, IV – в целом по водохранилищу.

верных различий по продольному профилю не обнаружено. Наблюдалась тенденция увеличения численности зоопланктона и коловраток от верхнего к нижнему участку, а также сокращение плотности ветвистоусых. Максимальным коэффициентом вариации отличалась численность Rotifera в

нижнем участке водохранилища, минимальным – в верхнем, Copepoda – соответственно в верхнем и нижнем, Cladocera – в среднем и нижнем, общей численности – в нижнем и среднем. В целом по водохранилищу плотность Copepoda в 2016 г. достоверно превышала значения в 2010 (p=0.043),

Участок	Год	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Всего
I	2010	10	0	0	10
	2011	5	0	1	7
	2012	9	1	1	11
	2013	9	2	4	15
	2014	7	1	6	14
	2015	11	0	0	11
	2016	6	4	5	15
	2017	5	2	3	10
	M±SD	7.8±2.3	1.3±1.4	2.5±2.3	11.6±2.8
	Cv	29.9	111.1	93.2	24.3
II	2010	6	0	0	6
	2011	7	2	1	10
	2012	4	4	2	10
	2013	6	1	3	10
	2014	7	2	6	15
	2015	10	0	4	14
	2016	6	3	5	14
	2017	8	2	4	14
	M±SD	6.8±1.8	1.8±1.4	3.1±2.0	11.6±3.1
	Cv	26.0	79.4	65.0	26.8
III	2010	8	3	2	13
	2011	8	1	0	9
	2012	2	5	2	9
	2013	5	4	2	11
	2014	7	3	1	10
	2015	4	2	2	8
	2016	8	0	2	10
	2017	11	3	1	15
	M±SD	6.6±2.8	2.6±1.6	1.5±0.8	10.6±2.3
	Cv	42.6	60.9	50.4	21.9
IV	2010	8.0±2.0	1.0±1.7	0.7±1.2	9.7±3.5
	2011	6.7±1.5	1.0±1.0	0.7±0.6	8.7±1.5
	2012	5.0±3.6	3.3±2.1	1.7±0.6	10.0±1.0
	2013	6.7±2.1	2.3±1.5	3.0±1.0	12.0±2.6
	2014	7.0±0.0	2.0±1.0	4.3±2.9	13.0±2.6
	2015	8.3±3.8	0.7±1.2	2.0±2.0	11.0±3.0
	2016	6.7±1.2	2.3±2.1	4.0±1.7	13.0±2.6
	2017	8.0±3.0	2.3±0.6	2.7±1.5	13.0±2.6

Таблица 3. Число видов зоопланктона Тайширского водохранилища (в период изучения).
Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – средний участок водохранилища, III – нижний участок водохранилища, IV – в целом по водохранилищу.

Участок	Год	Численность, тыс. экз./м^3				Биомасса, г/м^3			
		Rot	Cop	Clad	Общая	Rot	Cop	Clad	Общая
I	2010	0.3	0.0	0.0	0.3	0.001	0.000	0.000	0.001
	2011	1.9	0.0	0.0	1.9	0.003	0.000	0.000	0.003
	2012	0.6	0.3	0.0	0.9	0.001	0.002	0.000	0.003
	2013	7.6	2.5	3.1	13.2	0.016	0.013	0.023	0.051
	2014	4.1	0.4	5.5	10.0	0.006	0.009	0.697	0.711
	2015	3.4	0.1	0.0	3.5	0.007	0.000	0.000	0.007
	2016	10.2	7.4	12.8	30.4	0.017	0.469	0.543	1.028
	2017	3.8	1.0	0.1	4.9	0.019	0.004	0.001	0.024
	M±SD	4.0±3.4	1.5±2.5	2.7±4.5	8.1±10.0	0.009±0.008	0.062±0.164	0.158±0.288	0.229±0.405
	Cv	85.9	172.6	169.5	123.6	86.0	265.4	182.4	177.1
II	2010	4.3	0.0	0.0	4.3	0.016	0.000	0.000	0.016
	2011	1.9	0.9	1.1	3.9	0.005	0.002	0.009	0.016
	2012	2.3	1.2	3.6	7.0	0.002	0.020	0.231	0.253
	2013	1.6	3.3	2.5	7.4	0.004	0.008	0.021	0.033
	2014	2.4	0.3	0.9	3.7	0.014	0.003	0.069	0.087
	2015	6.2	2.4	0.2	8.7	0.004	0.004	0.005	0.013
	2016	1.0	4.4	20.0	25.3	0.002	0.233	0.937	1.172
	2017	13.0	3.6	0.8	17.4	0.097	0.012	0.013	0.122
	M±SD	4.1±4.0	2.0±1.6	3.6±6.7	9.7±7.7	0.018±0.032	0.035±0.080	0.161±0.323	0.214±0.396
	Cv	97.9	81.1	185.2	79.4	179.6	226.9	200.9	184.9

Участок	Год	Численность, тыс. экз./м^3				Биомасса, г/м^3			
		Rot	Cop	Clad	Общая	Rot	Cop	Clad	Общая
III	2010	83.4	3.2	0.4	87.0	0.034	0.011	0.025	0.070
	2011	0.4	0.1	0.0	0.4	0.000	0.001	0.000	0.001
	2012	0.1	2.0	0.5	2.5	0.000	0.016	0.045	0.061
	2013	1.0	1.9	0.9	3.7	0.001	0.007	0.006	0.015
	2014	6.1	1.0	0.5	7.7	0.003	0.008	0.004	0.015
	2015	0.2	2.1	0.1	2.4	0.000	0.012	0.004	0.015
	2016	0.4	0.3	0.5	1.1	0.000	0.001	0.003	0.004
	2017	20.1	0.8	0.0	20.9	0.196	0.010	0.002	0.208
	M±SD	13.9±28.9	1.4±1.1	0.3±0.3	15.7±29.5	0.029±0.068	0.008±0.005	0.011±0.016	0.049±0.069
	Cv	207.1	74.9	83.4	188.2	232.5	64.5	142.2	142.5
IV	2010	29.3±46.9	1.1±1.8	0.1±0.2	30.5±48.9	0.017±0.017	0.004±0.006	0.008±0.014	0.029±0.036
	2011	1.4±0.9	0.3±0.5	0.4±0.6	2.1±1.7	0.003±0.002	0.001±0.001	0.003±0.005	0.007±0.008
	2012	1.0±1.1	1.2±0.9	1.4±1.9	3.5±3.1	0.001±0.001	0.013±0.010	0.092±0.122	0.106±0.131
	2013	3.4±3.7	2.5±0.7	2.1±1.2	8.1±4.8	0.007±0.008	0.009±0.003	0.017±0.009	0.033±0.018
	2014	4.2±1.9	0.6±0.4	2.3±2.8	7.1±3.2	0.008±0.006	0.007±0.003	0.256±0.383	0.271±0.383
	2015	3.2±3.0	1.5±1.2	0.1±0.1	4.8±3.4	0.004±0.004	0.005±0.006	0.003±0.003	0.012±0.004
	2016	3.9±5.5	4.0±3.6	11.1±9.9	18.9±15.6	0.006±0.009	0.234±0.234	0.494±0.469	0.735±0.637
	2017	12.3±8.2	1.8±1.5	0.3±0.4	14.4±8.4	0.104±0.088	0.009±0.005	0.006±0.007	0.118±0.092

Таблица 4. Численность и биомасса зоопланктеров Тайширского водохранилища в период исследований.
Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – средний участок водохранилища, III – нижний участок водохранилища, IV – в целом по водохранилищу.
Rot – Rotifera, Cop – Copepoda, Clad – Cladocera.

2011 (p=0.015) и 2014 (p=0.021) гг. Кроме того, в 2016 г. значимо выше была численность Cladocera относительно данных 2010 (p=0.002), 2011 (0.002), 2012 (0.005), 2013 (0.009), 2014 (0.011), 2015 (0.002) и 2017 (0.003) гг.

Значимых различий индекса Шеннона, рассчитанного по численности, между участками водохранилища не обнаружено, но отмечена тенденция его уменьшения от верховья к низовью (Табл. 5). Наибольшее межгодовое варьирование значений выявлено в нижнем участке, наименьшее – в среднем. В целом для водохранилища в течение времени изучения наблюдалось повышение индекса с небольшими снижениями в 2015 и 2017 гг.

Среди доминирующих по численности организмов в верховье водохранилища были обнаружены *Euchlanis dilatata* Ehrenberg (2010–2016), *E. deflexa* Gosse (2010), *E. meneta* Myers (2011), *Trichotria pocillum* Müller (2011), *Brachionus calyciflorus* Pallas (2010, 2016), *B. quadridentatus* Ehrenberg (2012, 2016), *Lecane luna* (Müller) (2012), *L. mira* Murray (2010), *Kellicottia longispina* (Kellicott.) (2014, 2017), *Keratella quadrata* (Müller) (2017), *Asplanchna brightwelli* Gosse (2017), *Filinia longiseta* (Ehrenberg) (2017), науплиусы (2012, 2013) и копеподиты (2017) Cyclopoida, Eucyclops serrulatus (Fischer) (2012), *Cyclops abyssorum* (G.O. Sars) (2016), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (2013), *Daphnia (D. (D.) galeata* G.O. Sars, *D. (D.) hyalina* Leydig., *D. (D.) galeata×D. (D.) hyalina* (2014), *Alona affinis* (Leydig) (2014), *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller) (2016).

В среднем участке по численности доминировали *Euchlanis meneta* (2013), *Brachionus quadridentatus* (2010), *Filinia longiseta* (2012, 2015), *Polyarthra vulgaris* Carlin (2010), *Kellicottia longispina* (2014), *Keratella cochlearis* (Gosse) (2015), *Asplanchna brightwelli* (2014, 2017), науплиусы Cyclopoida (2012, 2013, 2015, 2017), копеподиты Cyclopoida (2013), *Bosmina (B.) longirostris* (2013, 2016), *Daphnia* (2012, 2014), *Leptodora kindtii* (Focke) (2016).

В низовье преобладали *Polyarthra vulgaris* (2010), *Kellicottia longispina* (2011, 2014), *Conochilus hippocrepis* (Schrank) (2014), *C. unicornis* Rousselet (2011), *Keratella cochlearis* (2013), *Asplanchna brightwelli* (2017), *Filinia longiseta* (2017), науплиусы Cyclopoida (2011–2016), копеподиты Cyclopoida (2015), *Chydorus sphaericus* (2013), *Bosmina (B.) longirostris* (2016), *Daphnia* (2012).

Биомасса зоопланктона варьировала от 0.001 до 1.17 г/м^3 (Табл. 4). Как правило, в большинстве случаев наибольшая ее величина была характерна для среднего участка водохранилища, однако за весь исследованный период между верхним и средним участками различия по биомассе были незначительными. Минимальная биомасса (в среднем в 4.5 раза ниже) отмечена в приплотинной зоне, по продольному профилю водоема наблюдалась тенденция увеличения биомассы коловраток и сокращения ракообразных. Биомасса Rotifera в 2017 г. достоверно превышала значения, зафиксированные в предыдущие годы (p=0.004 (2010), 0.001 (2011, 2012), 0.002 (2013–2015, 2017)). В 2016 г. обнаружена наибольшая общая биомасса зоопланктона (p=0.005 (2010, 2015), 0.004 (2011), 0.011 (2012), 0.006 (2013), 0.013 (2017)), Copepoda (p=0.004 (2010, 2013–2015, 2017), 0.003 (2011), 0.005 (2012)) и Cladocera (p=0.015 (2010, 2017), 0.014 (2011, 2015), 0.038 (2012), 0.017 (2013)). Наибольшие коэффициенты вариации биомассы зоопланктона, Copepoda и Cladocera отмечены в среднем и верхнем участках, наименьшее – в нижнем, Rotifera – в нижнем и верхнем соответственно.

По величине индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, достоверных различий между участками прибрежья по продольному профилю водохранилища не обнаружено, но в низовье отмечена тенденция его увеличения (Табл. 5). Минимальное межгодовое варьирование индекса наблюдалось в нижнем участке, максимальное – в верхнем и среднем. Наибольшее среднее для водохранилища значение индекса отмечено в 2013 г., наименьшее – в 2017 г., причем различия между ними были значимыми (p=0.048).

В верховье водохранилища по биомассе доминировали *Euchlanis dilatata* (2011–2015), *E. meneta* (2011), *Brachionus calyciflorus* (2010), *Asplanchna girodi* Guerne (2010), *Asplanchna brightwelli* (2017), *Cyclops abyssorum* (2016), *Eucyclops serrulatus* (2012), *Chydorus sphaericus* (2013), *Daphnia* (2014, 2015).

В средней зоне доминировали *Brachionus quadridentatus* (2010), *Asplanchna brightwelli* (2014, 2015, 2017), науплиусы Cyclopoida (2013, 2015), копеподиты Cyclopoida (2013), *Cyclops abyssorum* (2016), *Bosmina (B.) longirostris* (2013), *Daphnia* (2012, 2014, 2015), *Leptodora kindtii* (2016).

В низовье доминировали *Polyarthra vulgaris* (2010), *Asplanchna brightwelli* (2011, 2017), науплиусы Cyclopoida (2013), копеподиты Cyclopoida (2015), *Acanthodiaptomus denticornis* Wierzejski (2014), *Cyclops strenuus* (Fischer) (2011), *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg (2015), *Chydorus sphaericus* (2013), *Bosmina (B.) longirostris* (2016), *Daphnia* (2012, 2015).

По продольному профилю водоема наблюдалась тенденция снижения величины отношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных, хотя различия были недостоверными (Табл. 5). Наибольшие межгодовые вариации показателя были характерны для верхнего участка водохранилища, наименьшие – для среднего. Минимальные величины N_{Clad}/N_{Cop} зареги-

стрированы в 2010 и 2015 гг., максимальная – в 2014 г. и она была значимо выше, чем в 2010 (p=0.018), 2011 (p=0.028), 2012 (p=0.045), 2013 (p=0.035), 2015 (p=0.017) и 2017 (p=0.019) гг.

Достоверных различий отношения биомассы ракообразных и коловраток по продольному профилю водохранилища не обнаружено, хотя наблюдалось его заметное увеличение от верхнего участка к нижнему (Табл. 5). Кроме того, по продольному профилю водоема повышался коэф-

Участок	Год	H_N, бит/экз.	H_B, бит/г	N_{Clad}/N_{Cop}	B_{Crust}/B_{Rot}	E	w, г/особь
I	2010	3.12	2.01	—	0.00	—	0.0031
	2011	1.49	1.15	0.50	0.03	5.0	0.0018
	2012	3.18	1.97	0.08	2.26	13.5	0.0027
	2013	3.05	2.76	1.23	2.21	4.5	0.0039
	2014	3.17	0.36	14.67	126.62	1.9	0.0711
	2015	1.40	0.87	0.00	0.02	—	0.0021
	2016	3.22	2.14	1.73	60.23	1.3	0.0339
	2017	2.71	1.50	0.10	0.25	5.0	0.0049
	M±SD	2.67±0.77	1.60±0.78	2.29±5.04	23.95±46.42	5.2±4.4	0.015±0.025
	Cv	28.9	48.6	204.7	193.8	83.7	161.7
II	2010	1.99	0.77	—	0.00	—	0.0036
	2011	1.98	1.54	1.17	2.51	4.0	0.0042
	2012	2.19	0.72	3.04	101.22	5.0	0.0361
	2013	2.46	2.04	0.76	7.17	4.5	0.0045
	2014	2.90	1.17	3.08	4.99	4.0	0.0238
	2015	2.98	2.97	0.06	2.40	12.5	0.0014
	2016	2.35	1.63	4.57	606.74	1.5	0.0463
	2017	2.85	1.67	0.23	0.27	4.0	0.0071
	M±SD	2.46±0.41	1.56±0.73	1.61±1.72	90.66±211.36	5.1±3.5	0.016±0.017
	Cv	16.5	46.6	93.5	233.1	68.2	109.0
III	2010	0.60	2.02	0.12	1.06	1.6	0.0008
	2011	3.14	1.92	0.00	1.99	4.0	0.0030
	2012	1.90	1.60	0.24	3061.25	0.3	0.0243
	2013	2.45	2.84	0.46	10.02	0.8	0.0042
	2014	2.22	2.63	0.49	4.51	2.6	0.0019
	2015	2.01	2.39	0.05	298.79	2.0	0.0064
	2016	2.86	1.76	1.77	7.55	10.7	0.0035
	2017	1.50	0.71	0.03	0.06	11.0	0.0100
	M±SD	2.08±0.80	1.98±0.67	0.39±0.59	423.15±1070.93	4.1±4.3	0.007±0.008
	Cv	38.2	33.9	148.8	253.1	104.0	112.9
IV	2010	1.90±1.26	1.60±0.72	0.04±0.07	0.35±0.61	1.60±0.00	0.002±0.0015
	2011	2.20±0.84	1.54±0.38	0.56±0.59	1.51±1.31	4.33±0.58	0.003±0.0012
	2012	2.42±0.67	1.43±0.64	1.12±1.67	1054.91±1738.24	6.26±6.70	0.021±0.0169
	2013	2.65±0.34	2.55±0.44	0.82±0.39	6.47±3.95	3.28±2.12	0.004±0.0003
	2014	2.76±0.49	1.39±1.15	6.08±7.55	45.38±70.36	2.85±1.05	0.032±0.0354
	2015	2.13±0.80	2.08±1.08	0.04±0.03	100.41±171.81	7.25±7.42	0.003±0.0027
	2016	2.81±0.44	1.84±0.27	2.69±1.63	224.84±331.78	4.50±5.34	0.028±0.0220
	2017	2.35±0.74	1.29±0.52	0.12±0.10	0.19±0.11	6.67±3.79	0.007±0.0025

Таблица 5. Индексы Шеннона, рассчитанного по численности (H_N) и биомассе (H_B), отношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных (N_{Clad}/N_{Cop}), биомассы ракообразных и коловраток (B_{Crust}/B_{Rot}), коэффициент трофности (E) и средняя индивидуальная масса зоопланктеров (w) Тайширского водохранилища.

Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – средний участок водохранилища, III – нижний участок водохранилища, IV – в целом по водохранилищу.

фициент вариации его значений. При этом минимальные величины отмечены в 2017 и 2010 гг., максимальные – в 2012 г.

По коэффициенту трофности (Мяэметс, 1980) все исследованные участки ежегодно характеризовались как эвтрофные, однако в 2012 и 2013 гг. в низовье видовой состав зоопланктона характеризовал мезотрофные условия, а в 2016 и 2017 гг. – гипертрофные, в верхнем участке гипертрофные условия зарегистрированы в 2011–2013 и 2017 гг., в среднем – в 2012, 2013 и 2015 гг. (Табл. 5). В целом по водохранилищу коэффициент трофности в 2010, 2013 и 2014 гг. соответствовал величинам, характерным для эвтрофных вод, в 2011, 2012 и 2015–2017 гг. – гипертрофных. В целом за все годы видовой состав зоопланктона указывал на гипертрофные условия, причем наблюдалась тенденция снижения коэффициента по продольному профилю водохранилища. Минимальный коэффициент вариации отмечен в среднем участке, максимальный – в нижнем.

Средняя индивидуальная масса зоопланктеров по продольному профилю водохранилища достоверно не различалась, но ее наименьшие значения зарегистрированы в нижнем участке (Табл. 5). В период 2010–2012 гг. в целом по водохранилищу она возрастала, в 2013, 2015 и 2017 гг. – снижалась. В 2014 г. индивидуальная масса организмов была достоверно больше, чем в 2010 (p=0.036), 2011 (p=0.039), 2013 (p=0.046) и 2015 (p=0.041) гг. Наибольший коэффициент вариации этого показателя отмечен в верхнем участке.

Дургунское водохранилище

Максимальным количеством атмосферных осадков отличался 2015 г. (в среднем в 2.3 раза больше, чем в остальные годы) (Табл. 6). В исследованный период выявлено, что максимальные температуры воздуха регистрировались в июле 2015 и 2017 гг. (Табл. 6). Наибольшая средняя за апрель–август температура воздуха отмечена в 2017 г., наименьшая – в 2014 г.

Максимальный уровень воды в водохранилище наблюдался в мае или августе (лишь в 2012 г. – в июле), хотя разница между этими месяцами в среднем не превышала 0.1 м, среднемесячные изменения составили в среднем 0.05 м, межгодовые – 0.12 м (Табл. 6). Темпера-

Показатель		Год				
		2012	2013	2014	2015	2017
Осадки, мм	Сумма январь–август	36.5	37.7	42.6	68.3	31.2
	Сумма апрель–июль	27.6	20.0	21.0	48.6	20.0
	Сумма апрель–август	35.9	26.2	30.1	65.1	30.9
Средне-месячная температура, °C	Апрель	6.5	7.1	7.3	7.7	9.8
	Май	13.7	13.9	11.5	15.3	17.1
	Июнь	22.3	18.8	19.4	18.7	23.3
	Июль	23.2	22.2	22.8	24.4	24.9
	Август	18.2	20.0	19.2	21.0	19.5
	Средняя апрель–август	16.8	16.4	16.0	17.4	18.9
Уровень, м	Май	1159.1	1159.2	1159.4	1159.0	1159.1
	Июнь	1159.0	1159.1	1159.1	1158.9	1159.0
	Июль	1159.6	1159.1	1159.1	1158.8	1159.1
	Август	1158.9	1159.2	1159.1	1159.0	1159.2
	Средний май–август	1159.1	1159.2	1159.2	1158.9	1159.1
	Разница между маем и августом	0.19	0.07	0.24	0.09	−0.09
	Средняя разница май–август	−0.06	−0.02	−0.08	−0.13	0.03
	Средняя разница с предыдущим годом	−0.08	0.01	0.01	−0.25	−0.28

Таблица 6. Количество осадков, температура воздуха (данные метеостанции сомона Дургун) и уровень Дургунского водохранилища (данные Дургунской ГЭС).

тура воды в верхнем участке водохранилища в 2013–2015 гг. была ниже, чем в нижнем, в 2017 г. не различалась (Табл. 7). В целом по водохранилищу максимальная температура воды наблюдалась в 2014 г., минимальная – в 2017 г., причем она достоверно отличалась от показателей 2014 (p=0.014) и 2015 (p=0.029) гг. Электропроводность воды по продольному профилю практически не изменялась (Табл. 7), однако были отмечены достоверные ежегодные различия: в 2013 г. относительно данных 2014 (p=0.013), 2015 (0.000001), 2017 (0.00002) гг., в 2014 г. относительно данных 2015 (p=0.000001) и 2017 (0.00001) гг., в 2015 г. относительно данных 2017 г. (p=0.00002).

Число видов зоопланктеров в пробе варьировало от 11 до 30, как правило, общее их число было больше в приплотинной части, однако различия были недостоверными (Табл. 8). Меньшие коэффициенты вариации общего числа видов и всех таксономических групп зоопланктеров зарегистрированы в нижнем участке водохранилища. В целом по водоему максимальное число видов Copepoda обнаружено в 2013 г., и оно значимо отличалось от значений в 2014 (p=0.007), 2015 (p=0.007) и 2017 (p=0.016) гг. В 2013 г. также было отмечено наибольшее число видов Cladocera и общее число видов, причем с данными 2014 (соответственно p=0.011 и 0.011) и 2015 (p=0.009 и 0.026) гг. различия были значимыми.

Численность зоопланктона в течение периода исследований варьировала от 10.5 до 30.5 тыс. экз./м^3 (Табл. 9). Ежегодно разница между плотностью организмов в верхнем и нижнем участках водохранилища была незначительной (в среднем в 1.6 раза). Минимальная численность зоопланктона отмечена в 2017 г., наибольшая – в 2013 г., хотя различия были недостоверными. Не обнаружено также различий коэффициентов вариации общей численности зоопланктона в верхнем и нижнем участках. Максимальная численность коловраток зарегистрирована в 2015 г., она была значимо выше, чем в 2013 (p=0.005), 2014 (p=0.0006) и 2017 (p=0.0007) гг.; кроме того, достоверные отличия наблюдались между значениями, зарегистрированными в 2013 и 2014 гг. (p=0.012), а также 2013 и 2017 гг. (p=0.017). Коэффициент вариации численности коловраток был выше в приплотинной части водохранилища. Наибольшая численность веслоногих ракообразных обнаружена в 2014 г., и она была достоверно выше, чем в 2013 (p=0.027), 2015 (p=0.007) и 2017 (p=0.010) гг. Значимых межгодовых различий численности ветвистоусых ракообразных не выявлено, но их минимальная численность отмечена в 2015 г., максимальная – в 2013 г. Меньшие коэффициенты вариации плотности Copepoda и Cladocera обнаружены в низовье водохранилища.

По величине индекса Шеннона, рассчитанного по численности, достоверных различий

Участок	Год	Температура, ºС	Электропроводность, мкСм/см
I	2013	18.5	227.0
	2014	21.5	230.0
	2015	20	171.0
	2017	17.4	199.4
	M±SD	19.4±1.8	206.9±27.6
	Cv	0.08	10.9
II	2013	20	226.0
	2014	22.9	233.0
	2015	22.6	172.0
	2017	17.4	199.5
	M±SD	20.7±2.6	207.6±27.8
	Cv	0.08	10.9
III	2013	19.3±1.1	226.5±0.7
	2014	22.2±1.0	231.5±2.1
	2015	21.3±1.8	171.5±0.7
	2017	17.4±0.0	199.5±0.1

Таблица 7. Температура и электропроводность воды на исследованных участках Дургунского водохранилища (в период изучения).
Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – нижний участок водохранилища, III – в целом по водохранилищу.

Участок	Год	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Всего
I	2013	12	3	13	28
	2014	7	0	4	11
	2015	10	0	1	11
	2017	16	0	6	22
	M±SD	11.3±3.8	0.8±1.5	6.0±5.1	18.0±8.4
	Cv	33.6	200.0	85.0	46.9
II	2013	17	2	11	30
	2014	11	0	3	14
	2015	16	0	5	21
	2017	12	1	9	22
	M±SD	14.0±2.9	0.8±1.0	7.0±3.7	21.8±6.6
	Cv	21.0	127.7	52.2	30.1
III	2013	14.5±3.5	2.5±0.7	12.0±1.4	29.0±1.4
	2014	9.0±2.8	0.0±0.0	3.5±0.7	12.5±2.1
	2015	13.0±4.2	0.0±0.0	3.0±2.8	16.0±7.1
	2017	14.0±2.8	0.5±0.7	7.5±2.1	22.0±0.0

Таблица 8. Число видов зоопланктона Дургунского водохранилища в период изучения.
Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – нижний участок водохранилища, III – в целом по водохранилищу.

между участками водохранилища и в разные годы не обнаружено, однако чаще всего значения были выше в нижнем участке, а максимальные величины отмечены в 2015 и 2017 гг. (Табл. 10).

В верховье по численности доминировали *Lecane (Monostyla) quadridentata* (Ehrenberg) (2013), *Brachionus angularis* Gosse (2014, 2015), *Polyarthra vulgaris* (2015), *Trichocerca longiseta* (Schrank) (2015), ювенильные Cyclopoida (2013, 2014, 2017), *Bosmina (B.) longirostris* (2013, 2014).

В низовье доминировали *Trichocerca pusilla* (Lauterborn) (2013), *Keratella cochlearis* (2014), *Testudinella patina* (Herm.) (2015), *Ploesoma truncatum* (Levander) (2015), ювенильные Cyclopoida (2013, 2014, 2017), *Bosmina (B.) longirostris* (2013), *Acroperus harpae* (Baird) (2017).

Биомасса зоопланктона варьировала от 0.01 до 0.243 г/м^3, достоверных различий между верхним и нижними участками не было, но наблюдалась тенденция снижения общей биомассы за счет Cladocera в низовье водохранилища (Табл. 9). Различий коэффициентов вариации биомассы коловраток в течение периода изучения на участках верховья и низовья водоема практически не было, однако меньшая вариация биомассы ракообразных и общей биомассы зоопланктона была характерна для сообществ приплотинного участка. В целом по водохранилищу максимальная биомасса Rotifera отмечена в 2015 и 2017 гг., минимальная – в 2014 г., однако достоверных различий не обнаружено. Наименьшая биомасса Copepoda зафиксирована в 2015 г. и она значимо отличалась от величин в 2013 (p=0.026) и 2017 (p=0.031) гг. Максимальной общей биомассой и биомассой Cladocera отличался 2013 г., минимальной – 2015 г., однако межгодовые различия были недостоверны.

Вниз по продольному профилю увеличивался индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, однако достоверных различий не выявлено (Табл. 10). В целом по водохранилищу значимые различия обнаружены между видовым разнообразием зоопланктона в 2015 и 2017 гг. (p=0.041).

В верховье по биомассе доминировали *Bosmina (B.) longirostris* (2013, 2014, 2017), *Campocercus uncinatus* Smirnov (2013), *Pleuroxus truncatus* (Müller) (2013), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) (2013), *Daphnia* (2014), *Eurycercus (Eurycercus) lammelatus* (O.F. Müller) (2014), *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg (2017), науплиусы Cyclopoida (2015), *Alonella nana* (Baird) (2015), *Brachionus angularis* (2015), *Polyarthra vulgaris* (2015), *Asplanchna brightwelli* (2017).

В низовье доминировали *Lecane (Monostyla) crenata* (Harring) (2015), ювенильные Cyclopoida (2014), *Campocercus uncinatus* (2013), *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) (2013, 2014),

Участок	Год	Численность, тыс. экз./м^3				Биомасса, г/м^3			
		Rot	Cop	Clad	Общая	Rot	Cop	Clad	Общая
I	2013	11.6	4.6	14.3	30.5	0.013	0.024	0.206	0.243
	2014	5.1	10.1	8.4	23.6	0.002	0.013	0.084	0.099
	2015	16.5	1.0	0.3	17.8	0.007	0.001	0.002	0.010
	2017	5.1	3.2	2.5	10.7	0.014	0.005	0.021	0.040
	M±SD	9.6±5.5	4.7±3.9	6.3±6.3	20.7±8.4	0.009±0.005	0.011±0.010	0.078±0.092	0.098±0.103
	Cv	57.8	82.3	99.5	40.8	59.9	93.6	117.7	105.1
II	2013	9.0	3.9	3.1	16.0	0.006	0.015	0.050	0.071
	2014	4.1	7.4	1.3	12.8	0.005	0.009	0.010	0.025
	2015	19.0	3.3	3.3	25.5	0.018	0.009	0.035	0.062
	2017	5.2	2.3	3.0	10.5	0.010	0.007	0.051	0.068
	M±SD	9.3±6.8	4.2±2.2	2.6±0.9	16.2±6.6	0.010±0.006	0.010±0.004	0.036±0.019	0.056±0.021
	Cv	72.6	52.7	35.3	40.9	61.8	36.3	52.1	38.1
III	2013	10.3±1.8	4.3±0.5	8.7±7.9	23.3±10.3	0.009±0.005	0.020±0.006	0.128±0.110	0.157±0.121
	2014	4.6±0.7	8.8±1.9	4.8±5.0	18.2±7.7	0.004±0.002	0.011±0.002	0.047±0.053	0.062±0.053
	2015	17.8±1.8	2.1±1.6	1.8±2.1	21.6±5.5	0.013±0.008	0.005±0.005	0.018±0.024	0.036±0.037
	2017	5.2±0.1	2.7±0.6	2.7±0.4	10.6±0.2	0.012±0.003	0.006±0.001	0.036±0.021	0.054±0.019

Таблица 9. Численность и биомасса зоопланктеров Дургунского водохранилища в период исследований.
Примечение: I – верхний участок водохранилища, II – нижний участок водохранилища, III – в целом по водохранилищу.
Rot – Rotifera, Cop – Copepoda, Clad – Cladocera.

Участок	Год	H_N, бит/экз.	H_B, бит/г	N_{Clad}/N_{Cop}	B_{Crust}/B_{Rot}	E	w, г/особь
I	2013	3.29	2.63	3.09	18.17	1.9	0.0079
	2014	2.53	2.06	0.83	42.48	8.8	0.0042
	2015	2.44	2.85	0.25	0.40	20.0	0.0006
	2017	2.83	1.86	0.77	1.81	4.4	0.0037
	M±SD	2.77±0.38	2.35±0.46	1.23±1.26	15.71±19.58	8.8±8.0	0.0041±0.0030
	Cv	13.9	19.8	102.3	124.6	91.2	73.2
II	2013	3.16	3.26	0.79	10.92	9.2	0.0044
	2014	2.84	2.81	0.17	3.79	8.3	0.0019
	2015	3.83	3.26	1.00	2.36	12.8	0.0024
	2017	3.50	2.00	1.29	5.83	2.4	0.0064
	M±SD	3.33±0.43	2.83±0.59	0.81±0.48	5.72±3.74	8.2±4.3	0.0038±0.0020
	Cv	12.8	20.9	58.5	65.4	52.9	54.4
III	2013	3.23±0.10	2.95±0.44	1.94±1.62	14.54±5.13	5.52±5.13	0.006±0.002
	2014	2.69±0.22	2.43±0.53	0.50±0.47	23.13±27.36	8.50±0.35	0.003±0.001
	2015	3.13±0.99	3.05±0.29	0.63±0.53	1.38±1.39	16.40±5.09	0.001±0.001
	2017	3.16±0.48	1.93±0.10	1.03±0.37	3.82±2.85	3.42±1.45	0.005±0.002

Таблица 10. Индексы Шеннона, рассчитанного по численности (H_N) и биомассе (H_B), отношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных (N_{Clad}/N_{Cop}), биомассы ракообразных и коловраток (B_{Crust}/B_{Rot}), коэффициент трофности (E) и средняя индивидуальная масса зоопланктеров (w) Дургунского водохранилища.
Примечание: I – верхний участок водохранилища, II – нижний участок водохранилища, III – в целом по водохранилищу.

Bosmina (B.) longirostris (2013, 2014), *Acroperus harpae* (2013, 2017).

Величины N_{Clad}/N_{Cop} и B_{Crust}/B_{Rot} в 2013 и 2014 гг. в низовье были меньше, чем в верховье, в 2015 и 2017 гг., напротив, больше, а в среднем за период изучения они были меньше в приплотинном участке (Табл. 10). Зоопланктон верховья водоема отличался более высокими коэффициентами вариации N_{Clad}/N_{Cop} и B_{Crust}/B_{Rot}. Достоверных межгодовых различий этих показателей не отмечено, а наибольшие величины первого наблюдались в 2013 и 2017 гг., второго – в 2014 г.

Коэффициент трофности в приплотинном участке был ниже, чем в верховье, хотя на обоих участках соответствовал либо эвтрофным, либо гипертрофным условиям (Табл. 10). Большей вариацией коэффициента трофности отличался зоопланктон верхнего участка. Максимальная для водохранилища величина коэффициента трофности отмечена в 2015 г. и она была достоверно больше, чем в 2013 (p=0.042) и 2017 (p=0.024) гг., когда его значения были минимальными.

Средняя индивидуальная масса зоопланктеров в большинстве случаев (кроме 2015 г.) и в среднем за время изучения была меньше в нижнем участке водохранилища, где также отмечен меньший коэффициент ее вариации (Табл. 10). Достоверных пространственных и межгодовых различий значений средней индивидуальной массы не зафиксировано.

Обсуждение результатов

Исследованные периоды характеризовались разными метеорологическими условиями, которые могли оказывать влияние на уровенный режим водохранилищ. Действительно, выявлены коэффициенты корреляции, свидетельствующие о том, что в Тайширском водохранилище уровень воды в августе был связан с количеством осадков с апреля по июль (r=0.60), как и разница уровней в мае и августе текущего года (r=0.71), средняя разница уровней между месяцами в период с мая по август (r=0.71), а также разница уровней в текущий и предыдущий годы (r=0.94). При этом в целом для водохранилища с разницей уровня воды в мае и августе, а также величиной его средних ежемесячных колебаний коррелировала электропроводность воды (r=−0.52). Аналогичные отрицательные коэффициенты получены отдельно для среднего (r=−0.82) и нижнего (r=−0.82) участков водоема, но в верховье он был положительным (r=0.74). Мы предполагаем, что в верхнем участке, который первым принимает речные воды, несущие вещества с водосбора, отличается меньшими глубинами и большей площадью суши, затапливаемой при

повышении уровня воды, при увеличении количества осадков происходит аккумуляция ионов солей, способствующих повышению электропроводности воды. Однако в среднем и нижнем участках (с изначально более высокими величинами электропроводности) при повышении уровня воды в основном наблюдался эффект разбавления.

В Дургунском водохранилище между уровнем воды и количеством осадков в январе–августе, апреле–июле и апреле–августе, напротив, обнаружена отрицательная корреляция (для уровня в период апрель–август, соответственно, r=−0.79, −0.92, −0.95; для уровня в августе – r=−0.97, −0.99, −0.99). По всей видимости, это связано с увеличением сброса через агрегаты ГЭС, интенсификация которого зависит от наполнения водоема и который, в свою очередь, оказывает заметное влияние на уровень воды небольшого водохранилища. При этом увеличение электропроводности воды в целом по водохранилищу связано с уровнем воды в апреле–августе (r=0.99), августе (r=0.83) и разницей уровня с предыдущим годом (r=0.87). В верховье и низовье водохранилища электропроводность воды была связана со средним уровнем воды в апреле–августе (соответственно r=0.99, 0.98).

Зоопланктон прибрежья Тайширского водохранилища характеризовался заметными межгодовыми вариациями количественных показателей. Анализ корреляционных связей показал, что при повышении среднего за май–август уровня воды возрастали общие численность и биомасса зоопланктона (соответственно r=0.42 и 0.54), численность и биомасса Copepoda (r=0.43 и 0.49) и Cladocera (r=0.57 и 0.46), удельное число видов зоопланктона (r=0.54) и Cladocera (r=0.64). Следовательно, уровенный режим, который в водохранилище коррелировал с количеством осадков, выступал одним из факторов, определяющих количественную представленность планктонных беспозвоночных. В ходе исследования планктона русловых участков равнинного Можайского водохранилища также было показано, что максимальное обилие первичных продуцентов наиболее всего было связано с объемом паводков и поступлением с водосбора биогенных веществ (Даценко и др., 2017). Кроме того, результаты изучения зоопланктона Рыбинского водохранилища продемонстрировали увеличение числа видов в пробе и максимумы биомассы зоопланктона при наибольшем объеме притока вод (Лазарева, 2010).

В верхнем участке водохранилища при увеличении среднего за май–август уровня воды наблюдались изменения зоопланктона, характерные для прибрежья водоема в целом. Возрастали численность и биомасса зоопланктона (соответственно r=0.83 и 0.86), Rotifera (r=0.83 и 0.74), Copepoda (r=0.93 и 0.90) и Cladocera (r=0.89 и 0.79), однако при этом сокращалась доля Rotifera в общей численности (r=−0.86) и биомассе (r=−0.76). Вместе с тем повышалась доля Copepoda в общей численности (r=0.86) и Cladocera в общей численности и биомассе (r=0.89 и 0.79). Монголия – страна с резко континентальным климатом, для которого характерны не только значительные межсезонные перепады температуры, но и суточные. Очевидно, что в связи с этим учет температуры воды в моменты взятия проб не несет необходимой информации об условиях среды, в данном случае больший смысл имеет анализ температуры воздуха в течение вегетационного периода. При повышении среднемесячной температуры воздуха в верховье водохранилища увеличивались численность и биомасса зоопланктона (r=0.74 и 0.71) и коловраток (r=0.74 и 0.95).

В среднем участке водохранилища направленность изменений зоопланктона при повышении уровня воды была аналогичной: увеличивались численность и биомасса веслоногих (r=0.79, 0.82) и ветвистоусых (r=0.81, 0.77) ракообразных, общая биомасса зоопланктона (r=0.79), а при увеличении средней температуры воздуха с апреля по август – общая численность зоопланктона (r=0.76).

В нижнем участке водоема направленность изменений зоопланктона была иной. В частности, при повышении уровня воды с мая по август и в августе снижалась общая численность беспозвоночных (r=−0.85, −0.82), коловраток (r=−0.84, −0.82) и веслоногих ракообразных (r=−0.78, −0.91), а также биомасса зоопланктона (r=−0.84), Copepoda (r=−0.86) и Cladocera (r=−0.76).

Результаты изучения Тайширского водохранилища показали, что изменения зоопланктона прибрежья в верхнем, среднем и нижнем участках при повышении уровня воды вследствие увеличения количества атмосферных осадков имели разную направленность. С нашей точки зрения, это объясняется изменением минерализации воды и количеством веществ, накопленных в водоеме и привносимых с водосбора. Об этом свидетельствует тот факт, что в верховье водохранилища изменения зоопланктона были связаны не только с уровнем, но и электропроводностью воды (речь идет о таких показателях, как общая биомасса (r=0.76), плотность и биомасса Copepoda (r=0.81 и 0.83) и Cladocera (r=0.85 и 0.73), доля Rotifera в общей численности (r=−0.88) и биомассе (r=−0.83), доля Copepoda в общей численности (r=0.74) и Cladocera в общей численности и биомассе (r=0.80 и 0.73)). В то же время в среднем и нижнем участках водохранилища до-

стоверных коэффициентов корреляции с этими характеристиками среды не обнаружено. Мы связываем это с тем, что в верховье, где преобладали маломинерализованные воды р. Дзабхан, при увеличении уровня воды и площади затапливаемых участков суши минерализация повышалась до наиболее приемлемых для зоопланктеров величин. Это, наряду с аккумуляцией веществ, приносимых рекой с водосбора, способствовало возрастанию количественной представленности сообществ. В среднем и нижнем участках атмосферные осадки, напротив, вызывали уменьшение минерализации, но ее величины не опускались ниже значений, регистрируемых в верховье. Однако изменения количественных показателей зоопланктона в среднем и нижнем участках также различались: в первом они возрастали, в последнем – сокращались. Следовательно, в данном случае значительную роль играла не минерализация, а иные факторы: в частности, привносимые и накопленные органические и биогенные вещества, а также средняя глубина и ширина участка водоема, выраженность литоральной зоны и расстояние от питающей реки.

При изучении фитопланктона Можайского водохранилища было показано, что внутренняя нагрузка в результате диффузии биогенов из донных отложений значима только в верхней части водохранилища, которая характеризуется мелководностью и более частыми перемешиваниями насыщенных биогенами придонных слоев (Даценко и др., 2017). В Тайширском водохранилище верхний и средний участки также отличаются мелководностью, более выраженной и протяженной литоральной зоной и, по всей видимости, накоплением органических и биогенных веществ, приносимых р. Дзабхан в течение периода наполнения и во время весеннего половодья и дождевых паводков.

В то же время в нижнем участке водохранилища, наиболее глубоком и широком, с узкой полосой литоральной зоны, в которой в меньшей степени накапливаются органические и биогенные вещества (в том числе и потому, что воды р. Дзабхан даже в период половодья не проникают до него), при повышении уровня не наблюдалось стимулирующего эффекта количественного развития зоопланктона.

Анализ корреляционных связей зоопланктона Дургунского водохранилища показал, что при повышении количества атмосферных осадков в период январь–август, апрель–июль и апрель–август возрастали численность коловраток (соответственно r=0.85, 0.84 и 0.85), их доля в общей численности (r=0.72, 0.84 и 0.84) и биомассе (r=0.64, 0.76 и 0.74). По всей видимости, это связано с увеличением расходов воды в протоке Чоно-Харайх, несущей воды из эвтрофного оз. Хар-Ус, зоопланктон которого характеризуется высоким обилием коловраток (Крылов и Мэндсайхан, 2012). Кроме того, при повышении электропроводности воды, связанном с увеличением уровня, возрастали численность веслоногих ракообразных (r=0.74) и их доля в общей численности (r=0.71), что, по всей видимости, связано с эффектом разбавления вод и снижением трофического статуса поступающих с водами протоки Чоно-Харайх эвтрофных вод оз. Хар-Ус. Об этом также свидетельствует ситуация в верховье водохранилища, где при увеличении электропроводности сокращалась доля коловраток в общей численности (r=−0.96), однако при этом возрастала доля Cladocera в общей численности (r=0.96) и биомассе (r=0.99). Точно так же в низовье водоема с повышением электропроводности и увеличением количества осадков в апреле–июле изменялась биомасса Rotifera (соответственно r=−0.98 и 0.95).

Весьма важен вопрос об изменениях качества среды при колебаниях уровня воды и количества атмосферных осадков. На примере Можайского водохранилища показано, что максимальное количество синезеленых водорослей, которое указывает на ухудшение экологического состояния, наиболее всего было связано с объемом паводков и поступлением с водосбора биогенных веществ, а также и продолжительностью стояния высоких вод (Даценко и др., 2017). Однако для Рыбинского водохранилища установлено, что при сокращении притока вод и замедлении водообмена усиливаются процессы эвтрофирования, а при увеличении – деэвтрофирования (Лазарева, 2010; Лазарева и др., 2001). Очевидно, что изменения состояния сообществ гидробионтов и качества среды при увеличении водности определяются рядом факторов, среди которых важную роль играют и морфометрические характеристики, и стадия сукцессии экосистемы. По всей вероятности, в мелких водоемах, отличающихся большой шириной и накоплением органических и биогенных веществ, при снижении уровня в круговорот вступают биогены из придонных слоев. В более глубоких и узких водоемах диффузный обмен с придонными слоями затруднен, в результате чего наибольшее значение приобретают внешние поступления с водосбора. Ранее это показала Е.Г. Крупа (2012) при изучении водоемов Казахстана, для которых наличие связи между уровнем воды и количественными характеристиками зоопланктона объясняется соотношением биогенных элементов, накопленных в водоеме и поступающих с водосбора: если количество биогенов, накопленных в водоеме, меньше, чем поступает с водосбора, между уровнем и количественными характери-

стиками зоопланктона наблюдается прямая зависимость. Если же в водоеме накоплено большое количество биогенов, то поступление вод с водосбора приводит к разбавлению и, соответственно, снижению показателей зоопланктона.

Анализ корреляционных связей показал, что при повышении среднего за май–август уровня воды в Тайширском водохранилище в целом, а также в его верхнем и среднем участках в прибрежье повышались численность и биомасса зоопланктона, что свидетельствует об увеличении трофности. Одновременно, ряд индикационных критериев структуры зоопланктона (Андроникова, 1996) характеризовал улучшение условий среды. Сюда относятся такие признаки, как повышение в общей численности и биомассе доли веслоногих ракообразных, увеличение B_{Crust}/B_{Rot} (r=0.43 в целом по водохранилищу, r=0.76 в верхнем участке и r=0.78 – в среднем) и средней индивидуальной массы организмов (соответственно r=0.57, 0.79 и 0.76). Кроме того, среди доминирующих видов при повышении уровня воды и увеличении количества осадков не отмечено индикаторов эвтрофных вод. По всей видимости, формирование зоопланктона водохранилища еще не завершилось. Это связано с его наполнением чистыми водами горной реки, а также с тем, что затопленные участки суши отличались бедностью почв и растительного покрова, благодаря чему резкого и даже временного увеличения трофности не наблюдалось. Напротив, идет медленное и постепенное накопление органических и биогенных веществ, увеличение концентрации которых в годы с высоким уровнем и количеством атмосферных осадков опосредованно стимулирует количественное развитие зоопланктона за счет веслоногих и ветвистоусых ракообразных, не являющихся индикаторами высокой трофности или загрязнения.

В Дургунском водохранилище также не отмечено значительных изменений показателей зоопланктона, свидетельствующих об изменении качества среды. Обнаружено повышение коэффициента трофности в 2015 г., что связано с приростом видового состава коловраток, поступающих в водоем из оз. Хар-Ус при увеличении количества атмосферных осадков.

Заключение

Зоопланктон прибрежья Тайширского водохранилища имел заметные различия по продольному профилю водоема и характеризовался межгодовыми изменениями, связанными с количеством атмосферных осадков, температурой воздуха, уровнем и минерализацией воды, а также морфометрией участков. В верхнем участке водохранилища суммировались эффекты от повышения минерализации в результате увеличения уровня воды и разложения органики затопленных участков суши, поступления органических и биогенных веществ с водами реки и с окружающего ландшафта, а также диффузии биогенов из донных отложений; в среднем участке – от двух последних, а в нижнем участке увеличение атмосферных осадков и уровня воды приводило лишь к разбавлению и без того более бедных вод. Такая ситуация ранее была описана А.В. Монаковым (1958) и Н.А. Дзюбаном (1959) для водохранилищ Волжского каскада, в которых при увеличении уровня биомасса зоопланктона сокращалась по причине “разбавления” небогатого зоопланктона большими объемами воды.

В Дургунском водохранилище, отличающемся малой протяженностью, различия зоопланктона в прибрежье верхнего и нижнего участков были выражены слабо. В низовье отмечена лишь тенденция увеличения числа видов, доли ветвистоусых ракообразных в общей биомассе, а также значений индексов Шеннона, рассчитанных по численности и биомассе. В целом в Дургунском водохранилище количественные характеристики и структура зоопланктона во многом зависели от связи с питающим эвтрофным оз. Хар-Ус. Связь с ним определялась количеством атмосферных осадков, увеличение которого приводило к росту обилия коловраток. Необходимо также отметить роль уровня воды, повышение которого, по всей видимости, в большей степени было связано с сокращением сбросов ГЭС. В условиях практического отсутствия литоральной зоны и возможности затопления участков суши при увеличении объема в составе зоопланктона возрастало количество веслоногих ракообразных.

Благодарности

Сбор первичного материала осуществлен в рамках программы работ Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции Российской академии наук и Академии наук Монголии, обработка и анализ – в рамках государственного задания ФАНО России (№ г/р АААА-А18-118012690106-7).

Список литературы

Андроникова, И.Н., 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. Наука, Санкт-Петербург, Россия, 189 с.

Беркович, К.М., 2012. Русловые процессы на реках в сфере влияния водохранилищ. Географический факультет МГУ, Москва, Россия, 163 с.

Даценко, Ю.С., 2007. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты.

ГЕОС, Москва, Россия, 252 с.

Даценко, Ю.С., Пуклаков, В.В., Эдельштейн, К.К., 2017. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище. *Труды Карельского научного центра РАН* **10**, 73–85. DOI: 10.17076/lim611.

Дзюбан, Н.А., 1959. О формировании зоопланктона водохранилищ. *Труды VI совещания по проблемам биологии внутренних вод.* АН СССР, Москва–Ленинград, 597–602.

Дулмаа, А., 2013. Основные особенности формирования биоразнообразия Тайширского водохранилища в Гоби-Алтай (Монголия). *Материалы III Международной конференции «Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее». 1–5 октября 2013.* РИО ГАГУ, Горно-Алтайск, Россия, 65–67.

Крупа, Е.Г., 2012. Зоопланктон лимнических и лотических экосистем Казахстана. Структура, закономерности формирования. Palmarium Academic Publishing, Саарбрюкен, Германия, 392 с.

Крылов, А.В., Мэндсайхан, Б., 2012. Межгодовые изменения зоопланктона оз. Хар-Ус, Даргунского водохранилища и реки Чонохарайх (Монголия). *Вода: химия и экология* **10**, 66–72.

Кузин, Б.С., Штегман, Б.К. (ред.), 1972. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Наука, Ленинград, СССР, 364 с.

Лазарева, В.И., 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. КМК, Москва, Россия, 183 с.

Лазарева, В.И., Лебедева, И.М., Овчинникова, Н.К., 2001. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет. *Биология внутренних вод* **4**, 62–73.

Луферова, Л.А., 1963. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища. В: *Биологические аспекты изучения водохранилищ.* АН СССР, Москва–Ленинград, 130–142.

Луферова, Л.А., 1966. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища. В: *Планктон и бентос внутренних водоемов.* Наука, Москва, Россия, 68–74.

Монаков, А.В., 1958. Зоопланктон волжского устьевого участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. *Труды Биологической станции "Борок"* **3**. АН СССР, Москва–Ленинград, 214–225.

Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), 1975. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Наука, Москва, Россия, 240 с.

Мордухай–Болтовской, Ф.Д., Дзюбан, Н.А., 1966. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ. В: Беляев Г.М. (ред.) *Экология водных организмов.* Наука, Москва, Россия, 98–102.

Мяэметс, А.Х., 1980. Изменения зоопланктона. В: *Антропогенное воздействие на малые озера.* Наука, Ленинград, СССР, 54–64.

Ривьер, И.К., 1988. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов. В: Монаков, А.В. (ред.), Структура и функционирование пресноводных экосистем. Наука, Ленинград, СССР, 80–111.

Углубленный обзор политики и программ в области энергоэффективности: Монголия, 2011. Секретариат Энергетической Хартии. Boulevard de la Woluwe, 56. B-1200. Brussels, Belgium, 132 p.

Edelshtein, K.K., Grechushnikova, M.G., Krasnova, A.E., 2005. Intraannual and interannual variations of water storage in the Mozhaisk reservoir. *Russian Meteorology and Hydrology* **5**, 38–45.

Riv'er, I.K., 1998. Evolution of the organic production of different water areas of a lake-like water reservoir in the periods of formation, natural development, increasing anthropogenic impact. *Water Resources* **25** (5), 541–549.

Zooplankton of the coastal areas of reservoirs of the arid zone: effects of level regime and meteorological conditions

Alexander V. Krylov[1]*, Bud Mėndsaĭkhan[2], Chananbaatar Ayushsuren[3], Alexander I. Tsvetkov[1]

[1]*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl' Oblast, 152742 Russia*

[2]*Institute of Geography and Geoecology, Mongolian Academy of Sciences, Baruun Selbe 15, Ulaanbaatar, 210620 Mongolia*

[3]*The Institute of General and Experimental Biology Mongolian Academy of Sciences, Prospekt Mira 546, Ulaanbaatar, 210351 Mongolia*

**krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

The interannual differences in the zooplankton of the coastal zone of two different types of reservoirs were analyzed, depending on the location along the longitudinal profile of water bodies, the amount of atmospheric precipitation, air temperature, the level and electrical conductivity of the water, and the morphometry of the water areas. The zooplankton of the coastal area of the large Tayshir Reservoir differed markedly along the longitudinal profile of the reservoir. In the upstream zone, the state of the zooplankton was estimated by totalling the effects from changes in water mineralization, in the supply of organic and nutrient substances brought by the river, in the surrounding landscape, and also the effects of the transfer of nutrients from the sediments to the water. In the middle zone, the following effects were taken into account: external intake of substances and diffusion of nutrients from bottom sediments. In the downstream zone these were: an increase in the amount of precipitation and water level that led to a dilution of water with already impoverished zooplankton content.

In the Durgun reservoir, which is short and narrow, the quantity and content of zooplankton in the coastal areas of the upstream and downstream zones were not much different: in the downstream zone the number of species was somewhat higher, as well as the proportion of Cladocera in the total biomass, and the values of Shannon diversity indices calculated for the numbers and the biomass. In general, in the Durgun reservoir, the quantitative characteristics and structure of zooplankton depended on the connection with the feeding eutrophic Har-Us Lake, which was determined by the amount of precipitation. An increase in precipitation led to an increase in the number and biomass of rotifers. An increase in the water level of the reservoir associated with a reduction in the discharge of hydroelectric power stations and a general decrease in the amount of precipitation, when the littoral zone and floods were nearly entirely absent, was correlated with an increase in the numbers and biomass of Copepoda.

Keywords: zooplankton, reservoirs, coastal zone, arid zone, temperature, electrical conductivity, water level, amount of precipitation, air temperature.