

На правах рукописи

**ХОЗЯЙКИН**  
Анатолий Александрович

**ВЛИЯНИЕ СЛАБОГО ТЕПЛОВОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА  
ПОПУЛЯЦИОННО-ДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
МАССОВЫХ ВИДОВ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ (НА  
ПРИМЕРЕ ВОДОЕМА-ОХЛАДИТЕЛЯ ПЕРМСКОЙ ГРЭС)**

Специальность 03.02.10 – гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Борок, 2011 г.

Работа выполнена в ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства» (ФГБНУ «ГосНИОРХ»)

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук,  
Алексеев Виктор Ростиславович

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук,  
Ривьер Ирина Константиновна

доктор биологических наук, доцент  
Курашов Евгений Александрович

**Ведущая организация:**

ФГБОУ ВПО Пермский государственный  
национальный исследовательский университет

Защита диссертации состоится «15» декабря 2011 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Учреждении Российской Академии Наук Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, п. Борок Некоузского р-на Ярославской области  
Тел/факс (48547)24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской Академии Наук Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан «\_\_» ноября 2011 г.

Учёный секретарь

диссертационного совета,

доктор биологических наук



Л. Г. Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Значительная доля промышленной деятельности человека связана с получением энергии, что сопровождается выделением большого количества тепла. Избыток тепловой энергии по существующим технологиям выводится из технологического цикла. Традиционно для целей охлаждения используется вода, попадающая в конечном итоге в природные водоёмы, поэтому локальное «тепловое загрязнение» водных объектов имеет неуклонную тенденцию увеличиваться с ростом промышленности.

Поскольку, как известно, температура представляет собой один из наиболее мощных экологических факторов для биоты водных экосистем, поступление дополнительного тепла со сбрасываемой тепловыми электростанциями подогретой водой может приобрести особое значение, так как нарушает естественную экологическую обстановку в водоемах.

Воздействие ГРЭС (АЭС) на экосистемы водоемов-охладителей носит многоплановый характер и неизбежно сопровождается не только подогреванием воды, но и другими воздействиями на воду и содержащиеся в ней организмы, но наиболее значимым фактором является повышение температуры воды.

В водоемах, в которые сбрасываются подогретые воды, различают зоны с разной степенью подогрева.

К зоне слабого подогрева относят зону, где средняя температура воды в летний период превышает естественную более чем на 0.5-3 °С, умеренного – 4-6 °С, сильного – 6 °С и выше (Пидгайко и др., 1970). Зона слабого подогрева, как правило, значительно превышает по площади (объёму) зоны сильного и умеренного подогрева.

Воздействие сброса подогретых вод на каждое из звеньев экосистемы имеет свои особенности. Изменения биоты водоёмов, возникающие в зонах подогрева, достаточно хорошо освещались в литературе (Экология организмов..., 1975; Биологический режим..., 1977; Теплоэнергетика..., 1984; Иваньковское водохранилище, 1998). Воздействие промышленного подогрева на водоемы-охладители изучалось, прежде всего, в европейской части России. Промышленная зона Урала в этом отношении была исследована несравненно слабее.

Обычно исследователями рассматривалось действие довольно значительного подогрева над фоновой температурой (выше 5 °С), акцент в большинстве исследований ставился на более очевидных и существенных изменениях в звеньях экосистемы. Зона слабого подогрева чаще рассматривалась как область практически полного восстановления экосистемы (Пидгайко и др., 1970). Это определило относительно меньшую степень изученности слабого подогрева, однако, его воздействие несомненно.

Особый интерес представляют механизмы его воздействия на популяционно-динамические и другие показатели на популяционном уровне.

Реакция популяций на изменение факторов среды определяет в конечном итоге изменения в биоценозе. Следовательно, и устойчивость экосистем в

целом основана на устойчивости популяций отдельных видов. Изучение популяционно-динамической структуры необходимо для понимания механизмов приводящих к изменениям на популяционном уровне, особенно в условиях антропогенного влияния.

Факторы, управляющие жизненными циклами и динамикой трансформации структур сообществ и популяций нередко лежат в зоне "толерантности" биологических компонентов системы, и относительно слабые воздействия на системы живых организмов могут играть роль «информационных переключателей» потенциально способных вызывать достаточно значимые перестройки на разных уровнях функционирования и организации (Безносков, 2004).

Изучение влияния слабого подогрева воды в результате работы ТЭС и АЭС способно также осветить вопрос о грядущих климатических перестройках, обусловленных так называемым «парниковым эффектом», при котором изменение температуры происходит медленно, с небольшим нарастанием. Поэтому изучение влияния слабого подогрева представляет дополнительный интерес как прототип возможных изменений в биоценозах под влиянием возможного потепления климата (Безносков, 2002).

В лимнических экосистемах (озёра, водохранилища) зоопланктонные сообщества - главные потребители фитопланктона и бактерий. В процессе своей жизнедеятельности они осуществляют минерализацию органического вещества, участвуя в биотическом круговороте вещества и энергии. При этом зоопланктон составляет кормовую базу рыб планктофагов и молоди ценных промысловых видов, что является одним из важнейших факторов, определяющих рыбопродуктивность водоемов.

Кладоцеры играют существенную роль в планктонных сообществах, как правило, являясь основным компонентом его ядра, передавая энергию от первичных продуцентов следующему трофическому звену. В водоёмах умеренных широт ветвистоусые ракообразные развиваются преимущественно летом при температуре выше 15°C и способны резко отреагировать даже на незначительное изменение естественных сроков начала и завершения вегетационного периода (Иванова, 1985; Пидгайко, 1984). Поэтому основное внимание в работе уделено исследованию эффекта подогрева именно на эту группу ракообразных.

**Цель и задачи исследований.** Основной целью данной работы являлось - оценить влияние слабого теплового воздействия Пермской ГРЭС на сезонную динамику зоопланктона с использованием модельной группы ветвистоусых ракообразных.

В процессе работы решались следующие задачи:

1. Проследить сезонную динамику численности и биомассы зоопланктона водоёма-охладителя на участках, подверженных слабому тепловому загрязнению и вне его влияния, в течение двух последовательных лет;

2. Оценить воздействия слабого «теплового загрязнения» на популяции массовых видов ветвистоусых ракообразных с использованием популяционно-динамического подхода;

3. Провести оценку влияния некоторых факторов среды, включая «тепловое загрязнение» и межгодовую температурную изменчивость, на развитие зоопланктоценозов с использованием методов корреляционного и дисперсионного анализа;

4. Выявить биологические процессы и показатели, которые могут быть использованы в качестве индикаторов слабого «теплового загрязнения» для зоопланктоценозов.

**Научная новизна.** Впервые на основе анализа большого количества фактических данных показано влияние слабого теплового подогрева (до 3 °С) на популяционно-динамическую и структурную организацию массовых видов Cladocera и предложены новые методы оценки негативного воздействия слабого подогрева на сообщество зоопланктона водоема-охладителя ГРЭС.

**Апробация работы.** Работа была представлена: на международной научной конференции «New methods in COPEPODA Studies» (St. Petersburg, 1998); 29 Конгрессе Международного Лимнологического Общества (SIL Congress, Helsinki, 2004); IV съезде Гидроэкологического общества Украины, Карадаг, 2005; IV (XXVII) международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и водоёмов Европейского Севера», г. Вологда, 2005 г.; IX съезде Гидробиологического общества РАН, г. Тольятти, 2006; 8 Международной конференции «Aquatic Ecosystems, Organisms, Innovations», МГУ Москва, 2006 г.; Международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем» (г. Санкт-Петербург, 2006 г.); Международной научно-практической конференции «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов», г. Пермь, 2009.

**Практическая ценность.** Предложен новый показатель оценки воздействия слабого подогрева на сообщество зоопланктона водоема-охладителя ГРЭС, включенный в инновационную базу данных: «Экологические инновационные технологии, перспективные для практического использования и маркетинга», Москва, МГУ.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 1 статья в издании списка ВАК.

**Объём и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 233 наименования, в том числе 27 – на иностранных языках. Работа содержит 23 таблицы, 48 рисунков и 3 приложения. Общий объём – 177 страниц.

**Благодарности.** Автор выражает свою благодарность научному руководителю доктору биологических наук Виктору Ростиславовичу Алексееву, за долготерпение, ценные научные консультации и практическую помощь. Выражаю свою признательность коллективу Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ», на базе которого был собран и обработан материал диссертации, а также коллегам головного института ФГБНУ «ГосНИОРХ», на базе которого были проведены завершающие этапы работы. Искренне

признателен коллегам лаборатория экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за ценные замечания, участие и поддержку.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Камское водохранилище образовано в 1954 г. в результате перекрытия реки Кама плотиной Камского гидроузла в районе города Пермь. Наполнение до проектной отметки НПУ (НПГ) 108 м абс. произошло в 1956 г., в 1961 г. НПУ поднят на 0.5 м до отметки 108.5 м абс., но режим нормальной эксплуатации водохранилища определен с 1956 г. (Гос. вод. кадастр, 1979).

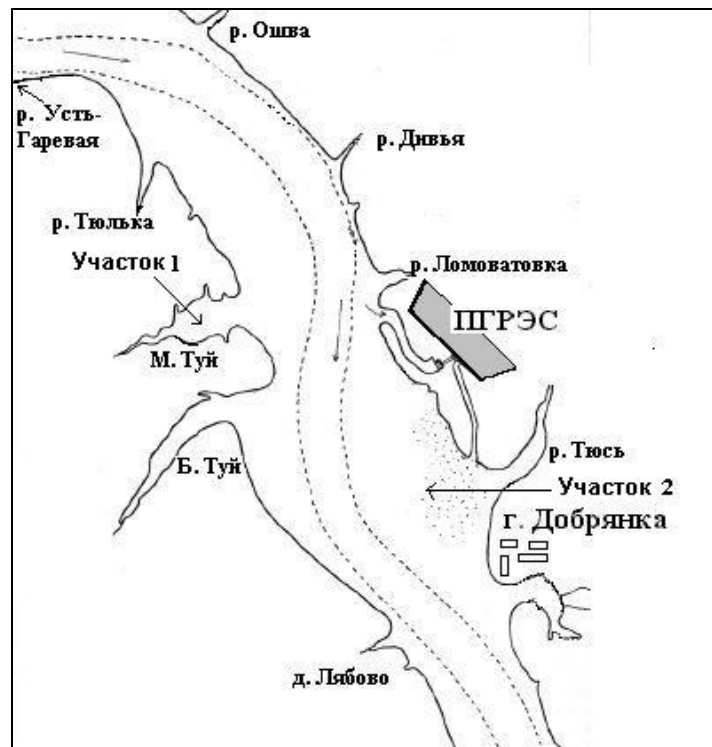
Камское водохранилище делится на 2 плёса: Камский (главный) и Чусовской (краевой). В главном плёсе выделено 3 гидрографических района, в Чусовском – 2 (Матарзин, Мацкевич, 1970). В главе рассмотрены гидрологические и гидрохимические характеристики водохранилища.

### **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Станции сбора проб расположены в нижней части главного Камского плёса водохранилища. Этот участок (от г. Ошвы до г. Полазна) имеет руслообразную форму. Площадь при НПР 78 км<sup>2</sup>, что составляет около 5% площади водохранилища. Объём – 0.85 км<sup>3</sup> (8% общего объёма), протяжённость этого участка – 35 км, ширина колеблется от 2 до 4 км, средние глубины – 8-10 м, максимальные - 23 м. Наиболее значительные заливы образованы реками Большой и Малый Туй, впадающими справа, и р. Тюсь, впадающей слева (рис. 1).

Пермская ГРЭС (ПГРЭС) расположена на левом берегу северной части нижнего участка Камского водохранилища в 65 км от плотины КамГЭС, в 5 км выше г. Добрянка. Сброс тёплых вод ПГРЭС в водохранилище производится с 1987 г. Один блок ПГРЭС в среднем расходует 28.4 м<sup>3</sup>/с воды. Обмен водой ПГРЭС с Камским водохранилищем осуществляется с помощью двух искусственных каналов. Подводной канал производит забор воды в 2.3 км выше ГРЭС. Через отводной канал производится сброс разогретой, отработанной воды на 2.4 км ниже ГРЭС. Температура в отводном канале за год колеблется в среднем от 8 до 21 °С. При поступлении в сбросной канал температура в среднем выше, чем в водохранилище на 7-8 °С. При попадании подогретых вод в водохранилище происходит их смешивание с более холодными водами и интенсивное остывание.

Сбор гидробиологического материала производился в течение вегетационных периодов (май-октябрь) 1997-1998 гг. на двух участках (рис. 1).



**Рис. 1.** Схема расположения участков отбора проб.

**Участок 1.** Залив Малый (Верхний) Туй расположен выше по течению ПГРЭС. Он возник в нижней части правобережного притока р. Камы, – р. Малый Туй, при образовании Камского водохранилища в 1954 г. Площадь залива при НПГ составляет 2.81 км<sup>2</sup>, 64% которой приходится на мелководную зону с глубинами до 2 м. Глубины в левобережье не превышали 2-2.5 м, в русловой части – 7-8 м и у правобережья – 4-5 м.

**Участок 2** расположен в районе влияния сброса подогретых вод ПГРЭС в мелководной части над затопленной поймой левого берега, примыкающей к сбросному каналу. Глубины на участке варьируют от 2 до 7 м, в среднем составляя около 3.5 м. Ориентировочная площадь мелководной затопленной поймы, прилегающей к водосбросному каналу – 3.5-4 км<sup>2</sup>. В период проведения исследований ПГРЭС работала не на полную проектную мощность и существенно снизила объёмы сброса горячей воды. Температура в отводном канале в период проведения исследований превышала естественный фон не более, чем на 2-5 °С, соответственно в некоторые даты исследований зон сильного и даже умеренного подогрева на акватории водохранилища не наблюдалось, а присутствовала лишь зона слабого подогрева.

Для изучения популяционно-динамических характеристик ракообразных пробы отбирались через каждые 3-5 дней, с интервалом, близким к длительности эмбрионального развития Cladocera (Полищук, 1986).

Пробы зоопланктона отбирались с помощью планктонной сети Джели диаметром 0.24 м, газ № 77, тотально. На каждом участке отбирались пробы зоопланктона в 3-5 точках, которые в дальнейшем обрабатывались как единая интегральная проба. Подобная техника сбора и обработки проб снижает случайную изменчивость (Гиляров, 1987; Хазов, 2005) При исследовании популяционной динамики для того, чтобы предотвратить выпадение яиц из

выводковых камер кладоцер, использовалась методика фиксирования смесью 4% формалина и 10% сахарозы (Haney, Hall, 1973).

Параллельно с зоопланктоном подекадно отбирались пробы на хлорофилл «а» батометром Молчанова интегрально для столба воды. Для оценки роли зоопланктона в питании молоди рыб в прибрежной зоне в период массового выклева личинок отбирались пробы на протяжении месяца с интервалом 1-2 дня.

Всего было собрано и обработано более 300 проб зоопланктона, 50 проб хлорофилла, около 40 проб молоди рыб.

На каждом участке параллельно взятию проб измерялась температура воды, на поверхности и через 1-1.5 м до дна. Для расчётов температурных поправок использовалась средняя температура для водяного столба в точке сбора проб. Температурная поправка вычислялась по формуле  $q = 2.3^{0.1(t-20)}$ , где  $t$  – температура водоёма, к которой относятся рассчитанные величины продукции.

Пробы обрабатывались по общепринятой методике, определялся видовой и размерный состав зоопланктона (Методические рекомендации ..., 1984). Для определения популяционных характеристик массовых видов кладоцер просчитывалось число яиц в выводковых камерах, определялся индивидуальный размер организмов, отдельно учитывались самцы и самки с эфиппиями.

Среднюю массу тела рассчитывали по уравнению:  $\omega = ql^b$ , где  $\omega$  – масса тела одной особи, мг;  $l$  – длина тела (мм);  $q$  и  $b$  – эмпирические константы (Балушкина, Винберг; 1979). Продукция вычислялась физиологическим методом.

Для массовых видов кладоцер были рассчитаны следующие популяционно-динамические показатели: удельная рождаемость ( $b$ ), смертность ( $d$ ) и скорость роста ( $r$ ) (Edmonson, 1971; Paloheimo, 1974; Иванова, 1974; Гиляров 1987; Полищук, 1986). Для расчётов использовались формулы:

$$b = \frac{1}{D} * (\ln(1 + \frac{E_0}{N_0})) \quad d = \frac{1}{D} * (\ln(1 + \frac{E_0}{N_0})) - r \quad r = \frac{\ln(N_t) - \ln(N_0)}{\Delta t}$$

где:  $b$  – удельная рождаемость,  $d$  – удельная смертность,  $r$  – удельная скорость роста популяции,  $D$  – длительность развития яиц в выводковых камерах,  $E_0$  – число яиц,  $N_0$  – численность в начальный момент времени ( $t_0$ ),  $N_t$  – численность в конечный период времени ( $t_1$ ),  $\Delta t$  – интервал между взятием проб ( $\Delta t = t_1 - t_0$ ).

Полученные результаты были проанализированы с помощью стандартного пакета статистических программ Statistica. Данные обрабатывались с помощью методов непараметрической статистики, так как большинство природных параметров популяций, как правило, имеют распределение, отличное от нормального. Для оценки корреляции полученных популяционно-динамических характеристик и параметров среды в водохранилище был использован анализ Спирмена. Влияние фактора подогрева было проанализировано с помощью дисперсионного анализа.



При анализе данных корреляции Спирмена к рассмотрению принимались зависимости, имеющие доверительный интервал 95% ( $p = 0.05$ ). Связи, достоверные при 90% ( $p = 0.1$ ), анализировались в отдельных случаях, представляющих особый интерес в рамках поставленных в работе задач. По силе корреляции связи условно были разделены на три группы: сильные ( $r > 0.7$ ), существенные ( $0.7 > r > 0.5$ ) и слабые ( $0.5 > r > 0.3$ ).

### ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПОКАЗАТЕЛИ ОБИЛИЯ ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### 3.1 Видовой состав зоопланктона

В зоопланктоне за период исследования было обнаружено 76 видов и подвидов беспозвоночных. В 1997 г. на участке 1 – выше зоны влияния подогрева в составе зоопланктоценозов было отмечено 59 таксонов, из них 24 составляли коловратки (доминировали виды родов *Euchlanis*, *Brachionus*, *Keratella*, *Asplanchna*), 15 – копеподы (доминировали виды родов *Mesocyclops*, *Eudiaptomus*, *Eurytemora*, *Heteroscope*) и 20 – ветвистоусых раков (доминировали виды родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Sida*, *Chydorus*).

Для зоны подогрева было отмечено 63 вида планктонных организмов, из них коловраток – 22, копепод – 15, кладоцер – 26. Основу зоопланктона составляли широко распространенные в Камском водохранилище виды: *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops viridis*, *Cyclops vicinus*, *Eudiaptomus graciloides*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eurytemora velox* – из веслоногих; *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *D. cristata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *B. obtusirostris*, *B. coregoni* – из ветвистоусых; *Euchlanis dilatata*, *Brachionus calyciflorus*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Asplanchna priodonta* – из коловраток. Максимальное видовое богатство зоопланктона за период исследования приходится на летне-осенний период.

Зоопланктон в 1998 г. на участке вне подогрева был несколько богаче в видовом отношении. В его составе было отмечено 68 видов, из них 23 таксона составили коловратки, доминировали виды *Euchlanis*, *Brachionus*, *Keratella*, *Asplanchna*; 14 - копепод, доминировали виды родов *Mesocyclops*, *Eudiaptomus*, *Eurytemora* и 31 - кладоцер, доминировали виды родов *Daphnia*, *Chydorus*, *Bosmina*. Комплекс доминантов был практически одинаковым. Увеличение числа видов в 1998 г. произошло за счёт единичных кладоцер рода *Ceriodaphnia*, семейств Chydoridae, Macrothricidae.

В зоне слабого подогрева в 1998 г. было встречено 62 вида, из них 22 составили коловратки, 13 – копеподы и 27 – кладоцеры. Видовой состав в зоне подогрева за два года остался практически неизменным.

Ядро зоопланктоценозов было составлено одними и теми же доминантными и субдоминантными видами, характерными для лимноценозов этой зоны (Пидгайко, 1984). Сохранение комплекса видов, характерных для районов водоёма, не испытывающих «сильного теплового загрязнения», отмечалось и ранее (Безносков, 2004).

### 3.2 Численность и биомасса зоопланктона по годам

**1997 год. Участок 1.** Коловратки имели один осенний пик обилия, при этом в начале сентября численность составляла 122 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а биомасса – 338 мг/м<sup>3</sup>. Основу численности и биомассы создавали многочисленные коловратки *Euchlanis dilatata* и более редкие, но крупные *Asplanchna priodonta*. Преимущественно осеннее развитие коловратки *Euchlanis dilatata* ранее отмечалось и для других водоёмов (Вьюшкова, Лахова, 1974).

Копеподы достигали максимального обилия в июле – августе. За счёт неполовозрелых рачков рода *Mesocyclops* в конце июля численность копепод достигла максимума – 95.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>, максимум биомассы – 1461 мг/м<sup>3</sup> был отмечен уже в августе за счёт взрослых рачков. Ранее для этого района водохранилища также отмечалась подобная динамика копепод (Кортунова, 1988).

В сезонном ходе численности и биомассы кладоцер было отмечено два пика – летний и осенний. Более высокая биомасса летом 2060 мг/м<sup>3</sup> определяются доминированием крупных видов *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*. Осенний подъём обилия обеспечивает *Daphnia longispina*. Подобная динамика отмечалась ранее в районе проведения исследований (Кортунова, 1985).

**Участок 2.** Коловратки. В зоне влияния тёплых вод коловратки имели два подъёма обилия: в середине июня – 12.9 тыс. экз./м<sup>3</sup>, при биомассе 433 мг/м<sup>3</sup>, и в конце августа – 52 тыс. экз./м<sup>3</sup>, при биомассе 215 мг/м<sup>3</sup>. В июне преобладала *Asplanchna priodonta*, в августе – *Euchlanis dilatata*.

Численность копепод за сезон варьировала от 0.18 тыс. экз./м<sup>3</sup> до 88.9 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса – от 2 мг/м<sup>3</sup> до 1534 мг/м<sup>3</sup>. Основу численности составляли неполовозрелые рачки рода *Mesocyclops*, основу биомассы – взрослые копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *HeterosCOPE appendiculata*, *Eurytemora velox*. Пик численности отмечен в июле, биомассы – в августе.

Численность кладоцер за сезон колебалась от 0.27 тыс. экз./м<sup>3</sup> до 49.2 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса от 3 мг/м<sup>3</sup> до 2156 мг/м<sup>3</sup>. Основу численности составляли *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, биомассы – *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*. В сезонном ходе численности и биомассы был отмечен один летний пик развития.

**1998 год. Участок 1** Численность коловраток в течение сезона варьировала от 44 до 5900 экз./м<sup>3</sup>, биомасса от 0.1 до 270 мг/м<sup>3</sup>. На этом участке коловратки имели два пика обилия: в июле, и максимальный в сентябре. По численности и биомассе доминировали те же виды, что и в предыдущем году.

Численность копепод варьировала в течение сезона от 0.6 до 51 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а биомасса от 3 до 956 мг/м<sup>3</sup>. Пик развития отмечен в августе, доминировал рачок *Mesocyclops leuckarti*.

Численность кладоцер варьировала от 0.5 до 18.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса от 7 до 1874 мг/м<sup>3</sup>. По численности доминировали *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, а по биомассе – *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*.

Максимальные численность и биомасса ветвистоусых рачков отмечены в начале сентября.

**Участок 2.** Численность коловраток за сезон варьировала от 0.08 до 45.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса от 0.1 до 287 мг/м<sup>3</sup>, доминировали *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*. Коловратки имели два пика обилия – летний и осенний. Осенний пик превысил летний по численности и биомассе в 5 раз.

Численность копепод колебалась от 0.2 до 97.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса – от 2 до 1381 мг/м<sup>3</sup>. Основу биомассы создавали взрослые *Heterocope appendiculata*, *Eurytemora velox*, *Mesocyclops leuckarti*, а численности – их науплиальные и копеподитные стадии. Максимум обилия был отмечен в августе.

Численность кладоцер варьировала от 0.5 до 30.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса от 7 до 1151 мг/м<sup>3</sup>, в сезонном ходе численности и биомассы было отмечено два пика развития. Максимальные численность и биомасса отмечены в июле.

В целом, коловратки достигали своего максимального обилия на участках в осенний период, копеподы в середине лета; ветвистоусые ракообразные на участке подогрева – летом, а в заливе М. Туй – осенью. В зоне подогрева отмечалось более значительное колебание численности и биомассы за вегетационный сезон.

#### **ГЛАВА 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА МАССОВЫХ ВИДОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В 1997-1998 ГГ. ПО УЧАСТКАМ**

В процессе изменения численности в популяции большую роль играют популяционно-динамические характеристики – рождаемость, смертность, половая структура. Основные динамические показатели – рождаемость и смертность – отражают сумму факторов, действующих на популяцию, они могут служить показателями интенсивности и направленности процессов внутри популяции, объяснить многие процессы, происходящие с популяцией (Полищук, 1986; Алексеев, 1986).

Рождаемость зависит в первую очередь от процессов, протекающих в первом трофическом звене, и определяется обеспеченностью особей пищей: с её увеличением рождаемость возрастает. Воздействие более высокого трофического уровня – хищников, при селективном отборе в популяции наиболее крупных самок с наибольшим количеством яиц, приводит к снижению рождаемости (Гиляров, 1982). В случае перехода от партеногенеза к гамогенезу и откладыванию покоящихся яиц рождаемость снижается, являясь показателем физиологического состояния популяции и протекающих в ней процессов.

Смертность, в основном, отражает величину прессинга хищников и совокупность других абиотических условий существования популяции, благоприятных для вида, либо угнетающих его. Нередко отмечаемое в литературе проявление отрицательной смертности является показателем притока особей "извне" (Полищук, 1986). Виды, имеющие покоящиеся стадии, могут дать всплеск численности (отрицательной смертности), не

обусловленный рождаемостью, благодаря реактивации диапаузирующих организмов из эфиппиев, отложенных ранее (Caceres et al., 1997).

Нами были рассмотрены популяционно-динамические характеристики для трех видов: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris* и *Diaphanosoma brachyurum*. Популяция *Daphnia longispina* занимала одну из ключевых ролей в создании летне-осенней биомассы всего зоопланктонного сообщества в 1997-1998 гг.

#### 4.1 Динамика популяции *Daphnia longispina*

**Участок 1.** В 1997-98 гг. численность популяции *D. longispina* испытывала два подъёма – летний и осенний. Осенний максимум численности *D. longispina* был отмечен в начале сентября и составлял 21.7 тыс. экз./м<sup>3</sup> в 1997 г. и 16.9 тыс. экз./м<sup>3</sup> в 1998 г.

Первый подъём численности в 1997 г. у популяции дафнии происходил на фоне снижения рождаемости и смертности, причём удельная смертность в этот период снижалась в 2-3 раза быстрее.

Осенний пик численности по характеру соотношений рождаемости и смертности был похож на летний, но величина рождаемости была выше, чем летом. Отрицательная смертность, предвещающая рост численности, может быть объяснена выходом из покоя летней когорты эфиппиев. Активация "летних" эфиппиев происходит приблизительно через месяц после откладки. Подобные "подпитки" популяции за счёт покоящихся яиц были доказаны экспериментальными работами (Hairston, 1996; Caceres, 1997). В дни, предшествовавшие отрицательной смертности, доля молодежи в популяции варьировала от 7 до 10. В следующий период доля молодежи составила более 80%, очевидно, что такой уровень не может быть достигнут за счёт размножения взрослых половозрелых самок.

Летнему пику численности в 1998 г. предшествовало максимальное для сезона значение рождаемости и снижение смертности. Отрицательное значение смертности также предвещало осенний пик численности: рождаемость в этот период была снижена, поэтому приток особей, как и в ранее описанных случаях, можно объяснить реактивацией летних диапаузирующих яиц. Это подтверждает возрастная структура популяции. В среднем за сезон доля молодежи на рассматриваемом участке составляла 1-44%. Доля молодежи в периоды отрицательной смертности колебалась от 68 до 90%.

**Участок 2.** В зоне слабого теплового загрязнения подъём численности в 1997 г. отмечен в середине июля и составил 43-44 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а в 1998 г. – 23.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В сентябре подъём численности дафний был значительно меньше, чем летом и составил в 1997 г. 8.1 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а в 1998 г. – 5.9 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Летний пик численности дафнии в середине июля предвещает подъём рождаемости. На момент резкого возрастания численности приходилось отрицательное значение смертности, которое сменялось новым ростом смертности. Как уже говорилось выше, отрицательные показатели смертности в начальный момент роста численности могли свидетельствовать о притоке новых особей извне. Доля молодежи в этот период составляла около 60% при

среднем за сезон значении 49%. Пик численности совпадал с пиком смертности и падением рождаемости, и, как следствие, происходило падение численности в последующие сроки.

На участке 2, как и на участке 1, у *D. longispina* наблюдалась летняя пауза в конце июля – первой декаде августа. В итоге, отрицательный пик смертности попадал на время предполагаемого выхода молоди из летних покоящихся яиц - начало сентября. Рождаемость в этот период была практически неизменна. Осенний подъём численности и связанная с ним отрицательная смертность могут быть объяснены выходом ювенильных особей из летних эфиппиев. Как и в других подобных случаях, это подтверждалось возрастным составом популяции: 1 сентября доля молоди составила 33%, а 7 сентября – 80%.

Популяционные показатели удельных рождаемости и смертности на участках 1 и 2 испытывали значительные колебания. Период низкой численности дафний соответствовал относительно высоким уровням удельной рождаемости, причем в зоне естественного термического режима рождаемость была вдвое выше, но высоким оставался и уровень смертности. В зоне слабого подогрева смертность испытывала более значительные колебания (чаще принимая отрицательные значения), что может свидетельствовать о различии условий существования популяции.

На обоих участках были отмечены отрицательные значения смертности, предваряющие главные максимумы численности популяций, очевидно связанные с выходом молоди из покоящихся яиц. Для зоны со слабым подогревом воды летнему максимуму численности предшествовало увеличение относительной рождаемости. В зоне естественного термического режима подъём удельной рождаемости несколько запаздывал относительно пика численности.

Осеннее увеличение численности на обоих участках происходило на фоне стабильного уровня удельной рождаемости и снижающейся удельной смертности. В зоне естественного термического режима уровень рождаемости в этот период был многократно выше, чем в зоне подогретых вод, и как следствие, это отразилось на более высоком пике численности на данном участке. Более высокий уровень рождаемости свидетельствует о более благоприятной трофической ситуации на участке 1 и о лучшем состоянии популяции в этот столь ответственный для сезонных перестроек период существования вида.

#### **4.2. Популяционная динамика *Bosmina longirostris***

Общий характер изменения численности популяции *B. longirostris* в зоне естественного термического режима и зоне слабого подогрева вод был практически однотипен. Все годы исследования наблюдалась чёткая одновершинная кривая изменения численности с максимумом в июне. На участках 1 и 2 пики численности совпадали по времени, падение численности также происходило сходными темпами, и было практически синхронно. Абсолютные показатели численности оказались выше в заливе Туй. В 1997 г.

уровень численности был выше, чем в 1998 г. При изменении численности популяции сохраняется соотношение её значений на участке 1 и 2 с превышением на участке 1.

Максимальным значениям численности предшествовали подъёмы рождаемости с последующим падением этого показателя. Пик рождаемости в июне опережает максимумы численности популяции на  $1.5-2D$ , где  $D$  – период развития яиц в выводковых камерах.

Таким образом, для популяции *B. longirostris* июньский пик численности был обусловлен увеличением рождаемости и лишь отчасти - выходом из покоящихся яиц.

#### 4.3. Популяционная динамика *Diaphanosoma brachyurum*

В 1997 г. *D. brachyurum* встречалась в планктоне только летом. В середине июня численность возрастала, но на участке 1 из-за более низкого уровня удельной рождаемости и растущей удельной смертности значительного подъёма численности не происходило. На участке 2 удельная рождаемость в этот период была вдвое выше, и численность увеличивалась. На участке 2 пик численности был обусловлен падением удельной смертности, на участке 1 напротив, подъём численности был обусловлен повышением удельной рождаемости.

Таким образом, на участке 1 наблюдалось повышение численности популяции с пиком в июле. На участке 2 повышение численности наблюдалось с середины июня до начала августа, с пиком в конце июля.

Первое значительное увеличение численности на обследованных участках было обусловлено ростом рождаемости. Пик численности в зоне слабого подогрева объяснялся, кроме того, снижением удельной смертности.

В 1998 г., аналогично 1997 г., популяция *D. brachyurum* на участке 1 максимальной численности достигала в июле, а на участке 2 увеличение численности начиналось с середины июня и продолжалось весь июль. Пики численности на обоих участках были зафиксированы в начале третьей декады июля. Подъёмам численности предшествовал одновременный рост удельной рождаемости и падение удельной смертности.

#### 4.4. Половая структура популяций *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*

**Участок 1.** Переход к гамогенезу в зоне естественного термического режима наступает примерно в одни и те же сроки для трёх видов. В 1997 г. он происходил в начале второй декады июля, в 1998 г. немного позднее: в конце второй - начале третьей декады июля. В летней генерации перешедших к гамогенезу особей для всех видов отмечено одновременное появление самцов и самок - их соотношение близко 1:1. Вторая волна гамогенеза отмечена для *B. longirostris* и *D. longispina* во второй половине августа – сентябре. В популяции *D. brachyurum* вторая волна полового размножения протекает раньше - в первой декаде августа. Для *B. longirostris* и *D. longispina* в целом, во время осеннего гамогенеза, значительно больший процент особей в популяции

участвовал в половом размножении. В 1997 г. количество самок с эфипиями в популяции *D. longispina* осенью было в 1.5-2 раза (иногда до 20 раз) больше, чем в летний период. Самцы в осенней волне гамогенеза составляли незначительную долю, их численность в 1.5-2 раза (до нескольких десятков) была меньше численности самок с покоящимися яйцами. У *D. brachyurum* и *B. longirostris* в 1997 г. самцы не были отмечены в период осенней волны полового размножения. Этот факт не обязательно говорит об их полном отсутствии, а скорее подтверждает тенденцию воспроизводства популяциями минимального количества самцов, приходящихся на значительное количество самок.

Таким образом, на участке 1 для трёх популяций массовых видов Cladocera было отмечено два периода гамогенеза. Как правило, второй, «осенний», период полового размножения по сравнению с «летним» имел более высокие количественные показатели.

**Участок 2.** В зоне подогретых вод переход к половому размножению у исследуемых видов Cladocera приходится на последнюю декаду июля – первую декаду августа и продолжается в августе – сентябре. Несколько отличается гамогенез у *D. brachyurum*. Особи, перешедшие к половому размножению, встречаются только в августе. В сентябре в 1997 г. представители этого вида не встречались в планктоне, а в 1998 г. в незначительных количествах были встречены в первой половине месяца. В тёплых водах, как правило, самки с покоящимися яйцами появлялись первыми, затем через интервал времени, равный 1-2 генерациям, появлялись самцы. Исключения составила *D. longispina* в 1998 г., у которой появление самцов и самок отмечено одновременно. Для *D. longispina* и *B. longirostris* отмечено значительное преобладание самцов над самками с эфипиями. Численность самцов превышала численность самок с покоящимися яйцами в 2-10 раз, в отдельные даты отмечалось присутствие одних самцов. Иная картина наблюдалась в популяции *D. brachyurum*. В 1997 г. в зоне слабого подогрева были обнаружены только самки с эфипиями, в 1998 г. единичные экземпляры самцов, отмечены через две недели после появления самок. В целом наличие двух волн гамогенеза в зоне подогретых вод не столь явно, как в зоне естественного термического режима. Разница во времени между появлением особей перешедших к гамогенезу в августе и сентябре не превышает одной - двух генераций популяции. Для популяций *B. longirostris* и *D. brachyurum* можно говорить о наличии одной волны полового размножения. *D. longispina* в 1997 г. также демонстрирует одну волну гамогенеза, а в 1998 г. проявляются два периода полового размножения.

## **ГЛАВА 5. АНАЛИЗ КОРРЕЛЯЦИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МАССОВЫХ ВИДОВ КЛАДОЦЕР И ОСНОВНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ИССЛЕДОВАНИЯ**

Корреляционный анализ был проведён для основных популяционных характеристик с показателями, относящимися к планктонному сообществу в

целом. В качестве основных популяционных характеристик были взяты рождаемость, смертность, плодовитость, доли молоди, доли особей перешедших к гамогенезу, численности популяции. В качестве основных действующих факторов рассмотрены наличие хищников, концентрация хлорофилла «а», численности мирных фильтраторов, уровневый режим, длина светового дня. Корреляции рассмотрены для всей совокупности данных и отдельно для участка 1 (контроль) и участка 2 (зона слабого подогрева) за два года исследований. Ниже в скобках указаны достоверные значения коэффициентов корреляции (R).

### 5.1. Популяционно-динамические показатели (рождаемость, смертность)

Результаты статистического анализа показали, что удельная рождаемость в популяциях *D. longispina*, *B. longirostris*, *D. brachyurum* достоверно связана с удельной смертностью. Наиболее существенная связь отмечена в зоне естественного термического режима у *D. longispina* и *D. brachyurum* (0.55, 0.68), слабее – для зоны подогрева (0.34 и 0.51). Для *B. longirostris*, наоборот, существенная связь отмечена для зоны подогрева (0.65), и несколько слабее – на участке 1 (0.47). Вероятно, это связано с более высокой смертностью молоди ветвистоусых ракообразных, наибольшей на пиках рождаемости.

Наличие отрицательной связи рождаемости и показателей перехода к гамогенезу (N, N% самцов и самок с эфиппиями) для дафнии и босмины, отражали снижение репродуктивного потенциала в этот период. Достоверной и существенной ( $> 0.5$ ), эта корреляция оказалась для дафнии в зоне естественного термического режима, а для босмины, наоборот, в зоне слабого подогрева вод. Очевидно, она связана с перестройками в популяции и общей тенденцией к сильному снижению темпа партеногенеза при переходе к гамогенезу. На участке 2 эта связь была не достоверна. Для *D. brachyurum* аналогичной связи обнаружено не было.

Отмечена положительная слабая, но достоверная корреляция рождаемости дафний с наличием мальков рыб для всей выборки данных (0.31). Это может указывать на освобождение пищевых ресурсов, благодаря выеданию молодью рыб более крупных самок и, как следствие, рост рождаемости у оставшихся особей. Такая ситуация складывается при напряжённых трофических отношениях (Гиляров, 1982). У диафаносомы эта корреляция была сильнее для всей выборки данных (0.47). Наиболее значимым фактор "пресса молоди рыб" был на участке 2. Для босмин эта корреляция была очень слабой для всей выборки данных.

Для всей совокупности данных отмечена положительная корреляция рождаемости с уровневый режимом и длиной дня, что отражает сезонный ход развития популяции.

Обнаружена положительная связь рождаемости с температурой воды у диафаносомы, особенно ярко она проявляется на участке 1 (0.70), менее сильно на участке 2 (0.31). По-видимому, это объясняется теплолюбивостью вида, для которого в условиях естественного температурного режима, температура до



некоторой степени лимитирует репродуктивную функцию, а с прогревом вод – стимулирует.

Смертность для трёх видов кладоцер оказалась положительно связана с численностью самок с яйцами в выводковых камерах и с числом яиц в выводковых камерах, что, по-видимому, объясняется выеданием мальками рыб наиболее заметных самок с яйцами в выводковых камерах (Gliwicz, 1981; Гиляров, 1987). Для дафний и босмин корреляция была слабая ( $>0.4$ ), для диафаносомы – существенная ( $>0.6$ ).

На участке 2 отмечена положительная существенная корреляция удельной смертности и общей численности дафний (0.52) и диафаносомы (0.55). По-видимому, это может отражать снижение пищевого ресурса раков или влияние их потребителей (появлением мальков рыб). Для босмин эта корреляция была слабой.

На участке 2 проявились достоверные положительные корреляции удельной смертности с численностью хищных беспозвоночных. Для босмин эта корреляция оказалась существенной с хищными кладоцерами (0.60), у диафаносомы эта связь была слабее (0.42), для дафний наиболее значима оказалась связь с численностью *Mesocyclops* (0.43). На участке 1 проявилось слабое влияние численности хищных кладоцер на смертность дафний (0.35). Это указывает на большое значение хищных беспозвоночных, увеличивающих смертность, особенно в зоне влияния слабого подогрева.

Отмечена положительная связь численности фильтраторов и смертности дафний (0.44) на участке 2. Возможным объяснением этого может быть пищевая конкуренция, подобная связь не была отмечена для участка 1. Положительная связь фильтраторов со смертностью босмин (0.37) на участке 1, видимо, показывает, что значительный вклад в смертность босмины могли вносить конкурентные взаимоотношения с крупными фильтраторами (дафния). Конкурентное вытеснение мелких кладоцер популяцией *D. longispina* отмечалось и для других водоёмов (Мануйлова, 1958). Подобная связь не отмечена для участка 2.

Для всех выборок данных хорошо прослеживается существенная корреляция смертности босмин с наличием мальков (0.45-0.64). Можно полагать, что для популяции босмин одним из ведущих факторов смертности был пресс мальков. Исследование питания молоди рыб в 1998 г. показало, что одним из основных потребляемых объектов была босмина.

## **5.2. Показатели популяционной структуры (общая численность, плодовитость, доля молодежи)**

Для всей совокупности данных отмечена положительная корреляция плодовитости диафаносом с температурой (0.42), наиболее сильна эта корреляция была в зоне естественного термического режима (0.64). Очевидно, это связано с теплолюбивостью вида. Температурный фактор в данном случае оказывает некоторое лимитирующее действие на популяцию вне зоны подогрева и становится менее актуальным при искусственном подогреве.

Для дафний установлена отрицательная корреляция доли молодежи с концентрацией хлорофилла "а" (-0.51). Это подтверждает также, заключение других исследований, что концентрация хлорофилла "а" не может быть прямым показателем состояния кормовой базы зоопланктона (Романовский, 1985). Максимальное увеличение концентраций хлорофилла "а" приходится на период «цветения» водоёма синезелёными водорослями, являющимися плохим кормом для дафнии (Печень-Финенко, 1979; Крючкова, Рыбак, 1974). Для босмин эта корреляция была слабая – отмечена лишь на участке 1 (-0.31).

Отмеченная для всей совокупности данных существенная положительная корреляция общей численности с численностью самок с эфиппиями, по-видимому показывает, что переход к гамогенезу происходил при "старении" популяции. Наиболее ярко этот эффект проявился в Туе (0.73), для "теплых вод" связь была очень слабой, хотя и достоверной (0.27).

Выявлена положительная корреляция численности дафний с температурой, особенно для зоны слабого подогрева (0.43). Вероятно, это отражает динамику развития вида, усиливающуюся с прогревом вод. Для босмин эта корреляция была отрицательной (-0.43). Это можно объяснить большей холодолюбивостью вида или процессом вытеснения босмин дафниями с прогревом вод.

Существенные корреляции численности дафнии с численностью хищных беспозвоночных отмечены для всей совокупности данных (0.57), но значительно больше уровень корреляции был отмечен в зоне естественного термического режима. Для зоны слабого подогрева напротив, более значимы оказались корреляции численности дафнии с наличием молодежи рыб. Можно предположить, что в зоне слабого подогрева более значимым было влияние молодежи рыб, а вне его - беспозвоночных хищников.

### **5.3. Показатели половой структуры популяции (доля самцов, самки с эфиппиями)**

Существенные положительные корреляции самок с эфиппиями *D. longispina* с численностью взрослых самок для всей совокупности данных и особенно для участка 1, отражает участие плотности популяции в индукции гамогенеза.

Существенные корреляции доли самок, несущих эфиппии, с уровнем режимом (0.67) и длиной светового дня (0.64), отражают, на наш взгляд, сезонную динамику изменений в популяции, и переход к гамогенезу.

Отрицательные корреляции доли самок с эфиппиями босмин с численностью взрослых самок, числом яиц, биомассой босмин (-0.34, -0.40) для всей совокупности данных и, особенно, для зоны влияния слабого подогрева вод отражают переход к гамогенезу на фоне сокращения численности партеногенетических самок и снижения их плодовитости в периоды смены типов размножения. Об этом же свидетельствуют и аналогичные корреляции с долей самцов в популяции (-0.30, -0.34). Это отличает популяцию босмин от дафний, для которых гамогенез отмечен в периоды высокой численности популяции.

Положительные корреляции доли самцов дафнии с численностью и биомассой, так же, как и предыдущий показатель, по-видимому, указывают на участие плотности популяции в индукции гамогенеза, когда и происходит переключение с одного типа размножения на другой (Stross, 1965). Существенные корреляции показателя с уровневым режимом и длиной светового дня отражают сезонный ход изменений в популяции дафний.

Заметные отрицательные корреляции доли несущих эфиппии самок босмин с уровневым режимом и длиной светового дня ( $>0.45$ ) для всей совокупности данных, отражают сезонный ход изменений в популяции, и переход к гамогенезу. Аналогичные корреляции получены для доли самцов в популяции ( $-0.44$ ,  $-0.48$ ).

В зоне естественного термического режима отмечены положительные корреляции численности и доли самцов ( $0.36$ ), показатели отражают индукцию гамогенеза плотностью популяции.

Отмечена слабая связь доли самцов с наличием мальков рыб ( $0.31$ ), это может отражать смену типа размножения под давлением хищников (Pijnovska, 1997).

## **ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ «ТЕПЛООВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ» НА ПЛАНКТОЦЕНОЗЫ МЕТОДОМ ДИСПЕРСИОННОГО АНАЛИЗА**

Для выявления влияния фактора подогрева, а также межгодовых температурных различий на популяционно-динамические характеристики исследуемых видов был использован дисперсионный анализ. Метод позволяет определить достоверность воздействия фактора на переменные и оценить силу его действия. Действующими факторами были выбраны: поступление подогретых вод и межгодовые колебания температуры, последний показатель был ранжирован по принципу «теплый» год - «холодный» год, также было рассмотрено совместное влияние факторов.

Удельная рождаемость была достоверно связана с фактором слабого подогрева у *D. longispina* и *B. longirostris*. Удельная смертность – лишь у *B. longirostris* (табл. 1).

Из рассмотренных видов только у *D. longispina* проявилось влияние фактора подогрева на популяционную плодовитость. Число партеногенетических яиц в популяциях *D. brachyurum* и *D. longispina* также зависело от слабого подогрева.

Для этих же видов отмечено влияние рассматриваемого фактора на численность половозрелых самок с яйцами, а для диафаносомы - и на долю молоди, что предполагает зависимость возрастной структуры этих видов от действия слабого подогрева. Напротив, для босмин подобного влияния слабого подогрева на плодовитость, число яиц, возрастную структуру отмечено не было.

Для всех трёх популяций массовых видов кладоцер характерно отсутствие влияния слабого подогрева на численность и биомассу. Очевидно, эти показатели не могут быть использованы для идентификации этого типа «теплового загрязнения».

Наиболее чувствительной к воздействию слабого теплового подогрева оказалась половая структура популяций клadoцер. Для дафний и босмин таким индикаторным показателем оказался процент самцов в популяции, а для диафаносомы – численность самцов.

**Таблица 1.** Дисперсионный анализ массовых видов Cladocera

Параметры	Индекс	<i>D. longispina</i>		<i>B. longirostris</i>		<i>D. brachyurum</i>	
		F	p-level	F	p-level	F	p-level
Удельная рождаемость	1	<b>6.947</b>	<b>0.010</b>	<b>23.039</b>	<b>0.000</b>	0.012	0.912
	2	2.016	0.159	<b>10.878</b>	<b>0.001</b>	0.002	0.965
	1-2	6.750	0.011	<b>8.743</b>	<b>0.004</b>	0.127	0.722
Удельная смертность	1	3.269	0.073	<b>7.166</b>	<b>0.009</b>	0.043	0.837
	2	0.012	0.913	<b>4.960</b>	<b>0.028</b>	0.084	0.772
	1-2	1.737	0.190	2.683	0.104	0.089	0.766
Популяционная плодовитость	1	<b>5.477</b>	<b>0.021</b>	1.574	0.212	0.020	0.888
	2	<b>7.553</b>	<b>0.007</b>	1.808	0.182	0.505	0.479
	1-2	<b>6.134</b>	<b>0.015</b>	2.296	0.133	0.812	0.370
Половозрелые самки	1	2.573	0.112	0.168	0.683	0.215	0.644
	2	1.027	0.313	<b>9.700</b>	<b>0.002</b>	0.320	0.573
	1-2	0.062	0.804	0.041	0.840	0.027	0.871
Самки с яйцами	1	3.571	0.062	1.134	0.289	<b>5.845</b>	<b>0.018</b>
	2	2.281	0.134	2.711	0.103	0.008	0.929
	1-2	0.219	0.641	0.798	0.374	0.098	0.755
Число яиц	1	<b>3.951</b>	<b>0.049</b>	0.466	0.497	<b>4.390</b>	<b>0.039</b>
	2	0.490	0.486	<b>5.300</b>	<b>0.023</b>	0.121	0.728
	1-2	0.040	0.842	0.633	0.428	0.038	0.847
Доля самок с эфиппиями в популяции	1	0.726	0.396	0.964	0.328	<b>5.527</b>	<b>0.021</b>
	2	5.485	0.021	3.713	0.057	0.000	0.995
	1-2	0.039	0.843	1.118	0.293	0.002	0.964
Самки с эфиппиями / самцы	1	1.689	0.197	<b>13.646</b>	<b>0.001</b>	1.733	0.192
	2	<b>4.240</b>	<b>0.042</b>	<b>5.484</b>	<b>0.029</b>	0.316	0.575
	1-2	2.495	0.117	3.307	0.083	0.070	0.792
Доля самцов в популяции	1	7.442	0.007	<b>7.944</b>	<b>0.006</b>	3.403	0.069
	2	2.114	0.149	0.849	0.359	1.606	0.209
	1-2	0.138	0.711	0.113	0.737	1.606	0.209
Общая численность дафнии	1	1.722	0.192	0.119	0.731	0.396	0.531
	2	2.176	0.143	2.542	0.114	0.240	0.626
	1-2	0.389	0.534	0.042	0.838	0.092	0.762
Биомасса	1	0.740	0.392	0.130	0.719	1.137	0.289
	2	1.716	0.193	2.488	0.118	0.026	0.873
	1-2	0.018	0.893	0.048	0.826	0.143	0.706

Примечание: 1 – влияние фактора слабого теплового загрязнения, 2 – влияние межгодовых различий температурного режима, 1-2 – совместное влияние факторов. Жирным шрифтом выделены достоверные значения.

В популяциях диафаносомы и босмины фактор слабого теплового подогрева влиял на численность самок с покоящимися яйцами, а также на их соотношение с самцами.

На численность зоопланктона в целом, численность копепод и коловраток фактор слабого подогрева не влиял, лишь хищные коловратки и кладоцеры (при 10% достоверности) были чувствительны к этому фактору.

В меньшей степени проявилось влияние межгодовых колебаний температурного режима («тёплый» год – «холодный» год) в исследованном районе Камского водохранилища. Наиболее восприимчивой к межгодовым колебаниям температурного режима оказалась *B. longirostris*. Удельные величины рождаемости и смертности, число партеногенетических яиц и доля молоди у этого вида зависели от межгодовых колебаний. Плодовитость дафний также зависела от межгодовых колебаний. Процент самок, несущих эфиппии, и отношение числа самок и самцов, перешедших к гамогенезу, также были зависимы от межгодовых колебаний температурного режима. Наиболее «устойчивой» к межгодовым колебаниям температурного режима (рассматриваемых лет) оказалась *D. brachyurum*, все рассмотренные параметры которой были независимы от межгодовых колебаний.

Межгодовые колебания температурного режима влияли на численность как всего зоопланктона в целом, так и ветвистоусых и веслоногих ракообразных (при 10% достоверности). Проявилось действие этого фактора и на хищных коловратках и кладоцерах.

Совместное действие фактора слабого подогрева и межгодовых различий температурного режима в популяциях босмины и дафнии проявились в изменении удельной рождаемости. Отмечено совместное воздействие этих факторов на плодовитость дафний. На долю молоди *D. brachyurum* также влияло совместное действие факторов, видимо, возрастная структура этого вида зависит от изменений температурного режима.

Совместное действие фактора слабого подогрева и межгодовых различий температурного режима для общей численности всего зоопланктона и его основных групп не выявлено. Установленные факты нарушения сезонных адаптаций и последующего снижения численности популяций ветвистоусых рачков, обусловленные воздействием слабого подогрева, заставляют более серьезно отнестись к последствиям даже незначительного влияния ГРЭС на окружающие водоёмы. Эти последствия нуждаются в адекватной оценке, как для целей определения вреда водным биоресурсам, так и для разработки мер по его снижению.

## Выводы

1. Видовой состав зоопланктона Камского водохранилища в зоне слабого подогрева и вне его формируется одними и теми же массовыми видами и практически неизменен по годам.

2. Максимальное развитие зоопланктона вне зоны слабого подогрева было отмечено в осенний период, а в зоне слабого подогрева – в летний период.

Средние за сезон значения численности и биомассы зоопланктона этих участков оказались близки.

3. Из исследованных популяционно-динамических показателей у *Daphnia longispina* и *Bosmina longirostris* достоверно связана с фактором подогрева оказалась рождаемость. У *Daphnia longispina* с фактором слабого подогрева достоверно была связана средняя популяционная плодовитость.

4. С помощью дисперсионного анализа было выявлено, что наиболее чувствительной к межгодовым температурным колебаниям оказалась популяция *Bosmina longirostris*, наименее чувствительной – *Diaphanosoma brachyurum*. У *Daphnia longispina* межгодовые температурные колебания оказали наиболее заметное влияние на среднепопуляционную плодовитость и долю особей, перешедших к гамогенезу.

5. Прямой связи между подогревом и количественными показателями развития популяций кладоцер не было выявлено. В результате численность и биомасса, а также, по-видимому, и продукция ветвистоусых ракообразных не могут быть использованы как индикаторы воздействия слабого «теплового загрязнения».

6. Надежным индикатором воздействия слабого подогрева на популяционную динамику кладоцер следует считать изменения в сезонных адаптациях этих видов. Это относится не столько к более раннему началу развитию популяции из покоящихся яиц, сколько к изменению в сроках их формирования в осенний период.

7. Увеличение доли самцов в популяциях кладоцер (свидетельство воздействия стресса) приводит к снижению числа самок, откладывающих эфиппии и соответственно, к уменьшению популяционных запасов покоящихся яиц и возрастанию риска выпадения видов или перераспределения их обилия в условиях межвидовой конкуренции весной следующего года.

8. Достоверные связи, установленные между слабым подогревом и половой структурой кладоцер (доля самцов, численность самок с эфиппиями), позволяют рекомендовать эти показатели для выявления негативных последствий слабого «теплового загрязнения» для развития массовых видов ветвистоусых ракообразных.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

### ПУБЛИКАЦИИ В ИЗДАНИЯХ СПИСКА ВАК

1. Алексеев В.Р., Хозяйкин А.А. Трансформация сезонных циклов у ветвистоусых ракообразных при слабом температурном воздействии // Тр. ЗИН РАН. 2009. Том 313. № 1. С. 10–22.

### ПРОЧИЕ ИЗДАНИЯ

2. Alekseev V.R., Khozijajkin A.A., Naumova E. Copepod biodiversity in continental Russia. // Intern. Conference «Aquatic Biodiversity - Past, Present, Future». Antwerpen, 2003. P. 13.
3. Alekseev V.R., Khozijajkin A.A. Effects of industrial heating on local diapause inducing signal in daphnia. // Book of abstracts. XXIX congress SIL. Lahti, Finland., 2004. P. 331-332.
4. Khozijajkin A.A., Alekseev V.R. Effect of small industrial heating on seasonal adaptations in Cladocera // An International Scientific Conference. «Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century.» 3-7 October, Zoological Institute, St-Petersburg, 2005. P. 39.
5. Хозяйкин А.А. Изменения половой структуры массовых видов как показатель теплового загрязнения // Тез. докладов конф. «Биоиндикация в экологическом мониторинге пресноводных экосистем», г. Санкт-Петербург, 23-27 октября 2006 г. С. 156.
6. Алексеев В.Р., Хозяйкин А.А. Смена типов размножения у CLADOCERA (CRUSTACEA), как индикатор слабого теплового подогрева в Камском водохранилище // Тез. докладов 4-ого съезда Гидроэкологического общества Украины. Карадаг, 2005 г. (26-29 сентября).
7. Хозяйкин А.А. Влияние слабого подогрева на популяционную динамику массовых видов CLADOCERA Камского водохранилища // Тез. IV (XXVII) Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». 5–10 декабря 2005 г. Вологда, Россия. С. 211- 214.
8. Хозяйкин А.А., Алексеев В.Р. Влияние слабого подогрева на популяционно-динамические характеристики CLADOCERA в водоёме-охладителе Камской ТЭЦ // Ecological Studies, Hazards, Solutions, 2006. Т. 11. С. 101-103.
9. Хозяйкин А.А. Влияние слабого подогрева на сезонные адаптации у массовых видов ветвистоусых ракообразных Камского водохранилища // Тез. докл. IX-го съезда ГБО РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. Т. II. С. 220.
10. Хозяйкин А.А., Алексеев В.Р. Влияние слабого подогрева ПГРЭС на сезонные адаптации у ветвистоусых ракообразных // Исследовано в России. Электронный научный журнал 083/070417, 2007. С. 869-881.
11. Хозяйкин А.А. Зоопланктон Камского водохранилища в районе ПГРЭС // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. Междунар. научно-практич. конф. Пермь, 2009. С. 390-395.