

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.55

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА И ЭПИФИТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2019 г. Н. М. Минеева¹, *, Н. Ю. Метелёва¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-он, Россия

*e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 13.03.2018 г.

После доработки 28.08.2018 г.

Принята к публикации 27.11.2018 г.

По материалам полевых наблюдений 2005 и 2013 гг. приведены сравнительные данные о продуктивности фитопланктона и эпифитона Ивановского и Угличского водохранилищ (Верхняя Волга). В летний период разных по температурным условиям лет среднее содержание хлорофилла в планктоне изменялось от 7.6 ± 1.6 до 39.1 ± 0.7 мкг/л, в эпифитоне от 6.6 ± 2.8 до 28.4 ± 4.2 мг/м² субстрата, суточная первичная продукция соответственно была 0.55–1.64 мг С/л и 0.10–0.68 г С/м² субстрата. В развитии двух сообществ выявлены межгодовые изменения разной направленности. При более интенсивном прогреве воды в 2013 г. содержание хлорофилла *a* в планктоне обоих водохранилищ увеличивалось в 1.5–2.5 раза по сравнению с 2005 г., а в эпифитоне снижалось в 2–3.5 раза. В Ивановском водохранилище при наличии обширных мелководных участков доля фитопланктона пелагиали в общей биомассе и суточной первичной продукции водорослей (66.6–78.6%) была ниже, чем в Угличском водохранилище (86.5–97.0%), а доля эпифитона (22.2 и 14.2% в 2005 г., 8.2 и 4.6% в 2013 г.) в 1.8–5.1 раза выше.

Ключевые слова: фитопланктон, эпифитон, фотосинтетические пигменты, первичная продукция, Ивановское и Угличское водохранилища

DOI: 10.1134/S0320965219030148

ВВЕДЕНИЕ

В пресноводных экосистемах первичное органическое вещество (ОВ) создается за счет фотосинтеза автотрофных организмов. Во многих водоемах к основным первичным продуцентам относятся фитопланктон – водоросли, обитающие в толще воды. Однако в олиготрофных прозрачных озерах и реках существенный вклад в первичную продукцию (ПП) вносят обитатели дна (эпилитон и микрофитобентос), а в водоемах с развитой заросшей литоралью – водоросли, прикрепленные к поверхности растений (эпифитон) [37]. До настоящего времени, согласно обзорам [3, 13], количественные оценки фактического вклада различных растительных группировок в формирование продуктивности водных экосистем немногочисленны.

Основным продуцентом автохтонного ОВ в водохранилищах р. Волги считают фитопланктон [18], поскольку из-за морфометрических и гидрологических особенностей водохранилищ остальные автотрофные сообщества вносят незначи-

тельный вклад в общий фонд первичной продукции. Водоохранилища Верхней Волги относятся к объектам многолетних гидробиологических наблюдений. К настоящему времени накоплены подробные данные о продуктивности фитопланктона и перифитона этих водоемов [4, 10, 14, 15, 17, 20]. Однако сообщества литоральной и пелагической зон, несмотря на существование прямых и косвенных связей между ними, в основном изучают отдельно, что препятствует точной оценке их роли в продукционном процессе экосистемы. Имеющиеся материалы позволяют в сравнении охарактеризовать продукционные возможности различных водорослевых сообществ.

Цель работы – сравнительная количественная оценка продуктивности фитопланктона и эпифитона водохранилищ Верхней Волги на основе данных по содержанию фотосинтетических пигментов – наиболее распространенных в гидробиологических исследованиях универсальных показателей развития и функционирования автотрофных организмов.

Таблица 1. Площади различных биотопов Ивановского и Углицкого водохранилищ по [34], использованные при расчетах продуктивности эпифитона и фитопланктона

Показатель	Ивановское вдхр.		Углицкое вдхр.	
	пелагиаль	литораль	пелагиаль	литораль
Площадь, км ²	251.8	75.2	236.6	12.5
Средняя глубина, м	3.4	1.0	5.0	1.0
Группа растений	Гелофиты	Гидрофиты	Гелофиты	Гидрофиты
Площадь зарослей, га	2835	1648	785	920
Площадь поверхности растений в воде, га	4772	12945	1314	5980

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в августе 2005 и 2013 гг. на 25 станциях открытой глубоководной части Ивановского и Углицкого водохранилищ, а также на 12 (2005 г.) и 7 (2013 г.) участках заросшей литорали. Пигменты определяли стандартным спектрофотометрическим методом [35] в интегральных (0 м – дно) пробах воды (фитопланктон) и в смывах водорослей с поверхности высших водных растений (эпифитон). Обследованы массовые виды макрофитов: полупогруженные (гелофиты – тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., рогоз узколистный *Typha angustifolia* L., камыш озерный *Scirpus lacustris* L., хвощ приречный *Equisetum fluviatile* L.) и растение с плавающими листьями (гидрофит – кувшинка желтая *Nuphar lutea* (L.) Smith.). Процедура отбора и первичной обработки проб описана ранее [14, 16]. Концентрации хлорофиллов (Хл) *a*, *b*, *c*, феопигментов и растительных каротиноидов рассчитывали по формулам, приведенным в работах [24, 29, 32]. Также вычисляли относительное содержание продуктов распада хлорофилла феопигментов (процент суммы с “чистым” Хл *a*) и отношение оптических плотностей ацетонового экстракта в максимумах поглощения каротиноидов и Хл *a* (E_{480}/E_{664}), характеризующее соотношение желтых и зеленых пигментов.

Содержание Хл *a* использовали для оценки биомассы водорослей, которую выражали в единицах углерода, приняв среднее для альгоценозов смешанного состава соотношение С/Хл *a* равным 53 [38]. Первичную продукцию (ПП) сообществ рассчитывали по содержанию Хл *a* и суточным ассимиляционным числам (САЧ), составляющим для фитопланктона р. Волги 140 и 220 мг О₂/(мг Хл · сут) в эвтрофных и мезотрофных водах, соответственно [17], и 75 мг О₂/(мг Хл · сут) для перифитона [14] (или 42, 66 и 22 мг С/(мг Хл · сут) соответственно). Интегральную (под 1 м²) ПП планктона, которую получали перемножением скорости фотосинтеза в единице объема воды и прозрачности [2], как и биомассу в масштабах водохрани-

лищ, оценивали отдельно для мелководной и глубоководной зон (их площади приведены в табл. 1). При расчете ПП эпифитона учитывали площади, занятые гелофитами и гидрофитами (табл. 1), а при расчете биомассы – площадь растений, погруженных в воду и составляющую для гелофитов 70% поверхности растений (В.Г. Папченков, устное сообщение).

Ивановское и Углицкое водохранилища – первая и вторая ступени Волжского каскада – расположены в подзонах хвойно-широколиственных лесов лесной зоны между 56°51' и 57°32' с.ш., 35°55' и 38°20' в.д. Это крупные (Ивановское – 327 и Углицкое – 249 км²) относительно мелководные (средняя глубина 3.4 и 5.0 м соответственно) водоемы сезонного регулирования стока с высокими показателями интенсивности водообмена (10.6 и 10.1 год⁻¹) и удельного водосбора (Ивановское – 125, Углицкое – 241). Оба водохранилища характеризуются высоким содержанием основных биогенных веществ – соединений фосфора и азота [20]. Водоохранилища существенно различаются по степени зарастания высшей водной растительностью, занимающей ~5% акватории в Углицком водохранилище и ~23% в Ивановском [34].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Период наблюдения относится к многоводной фазе колебаний общей увлажненности [11]. На фоне глобального потепления более низкая температура воды в 2005 г. в обоих водохранилищах была выше многолетнего минимума, а в 2013 г. укладывалась в рамки многолетних максимумов [20]. Температура воды в литоральной зоне обоих водохранилищ выше, чем в пелагиали, а прозрачность – ниже (табл. 2). Цветность воды достигала в среднем 50 град и увеличивалась до 70 град в Ивановском водохранилище в 2005 г. По данным 2013 г. содержание растворенного кислорода в верхнем двухметровом слое было близко к насыщению в Углицком водохранилище и не-

сколько ниже в Ивановском (в среднем 85% на русловых станциях и 75% в заросшей литорали).

Абиотические показатели мало менялись по акватории водохранилищ. Коэффициент вариации (C_v) для температуры воды был 2%, для цветности и прозрачности – <40%, относительного содержания растворенного кислорода – 12–14%.

Содержание основного фотосинтетического пигмента Хл *a* в водной толще глубоководных станций в обоих водохранилищах изменялось в близких пределах: в Ивановском водохранилище 7.2–25.0 мкг/л в 2005 г. и 14.0–34.9 мкг/л в 2013 г., в Угличском водохранилище – 1.1–20.5 и 9.6–40.5 мкг/л соответственно. Средняя концентрация Хл *a* в 2005 г. в Ивановском водохранилище была вдвое выше, чем в Угличском, а в 2013 г. величины сравнились (табл. 2). Распределение Хл *a* по акватории пелагической части водохранилищ в эти годы характеризовалось умеренной степенью изменчивости при коэффициентах вариации (C_v) 40 и 35% в Ивановском, 69 и 51% в Угличском. Повышенное обилие фитопланктона в Угличском водохранилище отмечено в устьевых участках рек Нерль и Медведица, а в 2013 г. и на верхних станциях; в Ивановском водохранилище – в его нижней части и Мошковичском заливе, принимающем теплые воды ГРЭС, а также в Волжском плесе на ст. Лисицы и затопленном оз. Видогощь. Содержание Хл *a* в воде заросших участков литорали обоих водохранилищ колебалось в пределах 24–36 мкг/л, лишь в Шошинском плесе Ивановского увеличилось до 62 мкг/л. В среднем в зоне зарослей оно было в 1.9 (Ивановское) и в 1.4 (Угличское) раза выше, чем на русловых станциях (табл. 2), и незначительно менялось на разных участках обоих водохранилищ (C_v 37 и 24% соответственно).

Содержание Хл *a* в эпифитоне в оба года наблюдений колебалось в более широких пределах, чем в фитопланктоне: в 12 и 25 раз в Ивановском водохранилище, в 53 и 17 раз в Угличском (табл. 3). В обоих водохранилищах содержание пигмента в обрастаниях гелофитов было в 1.6–1.9 раз выше, чем на гидрофитах; в 2005 г. средние величины значимо превышали таковые в 2013 г. ($t = 2.90, p < 0.05$). В целом эпифитон в Ивановском водохранилище характеризовался более высокими концентрациями Хл *a*, чем в Угличском, и в 2013 г. эта разница была достоверной ($t = 2.13, p < 0.05$).

Пигментный состав фитопланктона и эпифитона был сходным (табл. 4). В фонде зеленых пигментов обоих сообществ преобладал Хл *a*, относительное количество которого у водорослей водной толщи было достоверно выше, чем в обрастаниях, и лишь в Угличском водохранилище в 2005 г. раз-

Таблица 2. Абиотические характеристики и содержание Хл *a* в воде пелагической (над чертой) и литоральной (под чертой) зон водохранилищ Верхней Волги

Год	Температура, °С	Прозрачность, м	Хл <i>a</i> , мкг/л	
			min–max	среднее
Ивановское вдхр.				
2005	19.8 ± 0.12	0.9 ± 0.09	7.2–25.0	13.1 ± 1.4
	20.1 ± 0.7	0.4 ± 0.03	–	25.1*
2013	21.2 ± 0.2	0.9 ± 0.03	14.0–34.9	20.4 ± 2.8
	22.9 ± 0.3	0.6 ± 0.03	23.8–72.3	39.1 ± 0.7
Угличское вдхр.				
2005	20.2 ± 0.1	1.1 ± 0.08	1.1–20.5	7.6 ± 1.6
	20.7 ± 0.1	0.5 ± 0.05	–	10.8*
2013	20.8 ± 0.1	0.8 ± 0.04	9.6–40.5	19.3 ± 3.4
	22.9 ± 0.4	0.7 ± 0.07	17.2–36.2	27.5 ± 0.8

Примечание. Даны пределы и средние величины со стандартной ошибкой. *Рассчитано по соотношению концентрации хлорофилла в литорали и пелагиали в 2013 г.

Таблица 3. Содержание Хл *a* (мг/м² субстрата) в эпифитоне водохранилищ Верхней Волги

Год	Min–max	Гелофиты	Гидрофиты	Эпифитон в целом
Ивановское вдхр.				
2005	8.1–95.2	30.1 ± 4.9	17.7 ± 3.9	28.4 ± 4.2
2013	1.5–37.1	15.5 ± 2.7	8.3 ± 1.8	14.2 ± 2.2
Угличское вдхр.				
2005	1.2–63.3	25.0 ± 6.1	16.0 ± 11.6	23.4 ± 5.0
2013	1.2–20.4	7.7 ± 5.1	4.5 ± 1.7	6.6 ± 2.8

Примечание. Даны пределы и средние величины со стандартной ошибкой.

личия были не значимы. Водоросли обрастаний в большинстве случаев характеризуются более высоким, по сравнению с планктоном, относительным содержанием дополнительных пигментов (Хл *b* и Хл *c*) и более низким относительным количеством феопигментов.

Достоверные по критерию Стьюдента различия ($t > 1.96, p < 0.05$) выявлены для доли Хл *b* в пигментном фонде двух автотрофных сообществ Ивановского водохранилища, относительного содержания феопигментов в Угличском (в оба года) и Ивановском (2013 г.). Количество желтых пигментов каротиноидов соизмеримо и тесно коррелирует с Хл *a* ($R^2 = 0.94$ для фитопланктона и 0.96 для эпифитона). Пигментный индекс E_{480}/E_{664} , характеризующий соотношение кароти-

Таблица 4. Пигментный состав фитопланктона (над чертой) и эпифитона (под чертой) водохранилищ Верхней Волги

Год	Хл ($a + b + c$)*	Хл a , %	Хл b , %	Хл c , %	Каротиноиды**	E_{480}/E_{664} , отн. ед.	Феопигменты, %
Иваньковское вдхр.							
2005	<u>14.8 ± 1.6</u>	<u>88.6 ± 0.8</u>	<u>4.1 ± 0.7</u>	<u>7.4 ± 0.2</u>	<u>8.0 ± 0.9</u>	<u>0.80 ± 0.02</u>	<u>32.9 ± 2.0</u>
	35.2 ± 5.0	80.4 ± 1.3	9.5 ± 1.6	10.0 ± 1.3	18.0 ± 2.6	0.80 ± 0.03	34.1 ± 3.4
2013	<u>23.1 ± 3.0</u>	<u>88.1 ± 1.0</u>	<u>3.8 ± 0.6</u>	<u>8.1 ± 0.4</u>	<u>13.5 ± 1.9</u>	<u>0.85 ± 0.02</u>	<u>44.3 ± 2.6</u>
	17.6 ± 2.8	80.7 ± 1.1	11.8 ± 1.7	7.6 ± 1.2	9.9 ± 1.4	0.83 ± 0.03	21.8 ± 2.5
Угличское вдхр.							
2005	<u>8.9 ± 1.7</u>	<u>82.7 ± 2.5</u>	<u>5.4 ± 0.8</u>	<u>11.8 ± 1.7</u>	<u>5.8 ± 1.1</u>	<u>0.96 ± 0.06</u>	<u>43.6 ± 3.0</u>
	28.2 ± 5.8	81.2 ± 0.9	5.9 ± 1.6	12.9 ± 1.9	15.5 ± 3.2	0.87 ± 0.03	28.7 ± 3.4
2013	<u>21.3 ± 3.6</u>	<u>89.8 ± 1.2</u>	<u>2.9 ± 0.8</u>	<u>7.3 ± 0.5</u>	<u>12.1 ± 1.9</u>	<u>0.82 ± 0.03</u>	<u>41.2 ± 2.8</u>
	8.1 ± 3.4	81.7 ± 1.4	6.6 ± 4.1	11.8 ± 3.2	5.5 ± 2.3	0.92 ± 0.08	25.3 ± 2.3

* мкг/л (над чертой), мг/м² субстрата (под чертой).** мкСПУ/л (над чертой), мкСПУ/м² субстрата (под чертой).**Таблица 5.** Биомасса и первичная продукция (ПП) фитопланктона в пелагиали (над чертой) и литорали (под чертой) водохранилищ Верхней Волги

Год	Биомасса			ПП		
	г С/м ³	г С/м ²	т С	мг С/(л · сут)	г С/(м ² · сут)	т С/сут
Иваньковское вдхр.						
2005	<u>0.69</u>	<u>2.36</u>	<u>594</u>	<u>0.55</u>	<u>0.50</u>	<u>125</u>
	1.33	1.33	100	1.05	0.42	31.7
2013	<u>1.08</u>	<u>3.68</u>	<u>926</u>	<u>0.86</u>	<u>0.77</u>	<u>194</u>
	2.07	2.07	156	1.64	0.99	74
Угличское вдхр.						
2005	<u>0.40</u>	<u>2.01</u>	<u>476</u>	<u>0.51</u>	<u>0.56</u>	<u>132</u>
	0.57	0.57	7.1	0.72	0.36	4.5
2013	<u>1.02</u>	<u>5.11</u>	<u>1210</u>	<u>0.81</u>	<u>0.65</u>	<u>153</u>
	1.46	1.46	18.1	1.16	0.81	10.1

ноидов и хлорофилла, достоверно неразличим у двух сообществ и не превышает единицу (табл. 4), что свидетельствует об их нормальном функциональном состоянии.

Биомасса фитопланктона в литоральной зоне превосходила биомассу фитопланктона пелагиали в 1.9 раза в Иваньковском водохранилище и в меньшей степени (в 1.4 раза) в Угличском. При пересчете на всю толщу воды соотношение менялось. Итоговые оценки показали, что основная масса планктонных водорослей (85.6% в Иваньковском водохранилище и 98.5% в Угличском) сосредоточена в глубоководной зоне (табл. 5).

В соответствии с развитием фитопланктона (содержанием Хл a) интенсивность фотосинтеза в литоральной зоне была в 1.9 (Иваньковское) и в

1.4 (Угличское) раза выше, чем на глубоководных станциях. Интегральная ПП в двух биотопах различалась в меньшей степени (в 1.2–1.5 раза), но ее соотношение менялось в годы наблюдения: в 2005 г. более высокие величины отмечены в глубоководной зоне обоих водохранилищ, а в 2013 г. — в литорали (табл. 5). В целом же в масштабах водоема основной фонд ПП планктона создавался в пелагиали: в Иваньковском водохранилище — 80 и 72% в 2005 и 2013 гг. соответственно, в Угличском — 97 и 94%.

Средняя биомасса эпифитона варьировала от 0.44 до 1.60 г С/(м² субстрата) в Иваньковском водохранилище и от 0.21 до 1.30 г С/(м² субстрата) в Угличском. В обоих водохранилищах более высоким обилием характеризовались водоросли, раз-

вивающиеся на полупогруженных растениях (табл. 6). Однако в масштабах всего водоема биомасса водорослевых обрастаний на гелофитах была выше, чем на гидрофитах, достигая ~60% суммарной массы эпифитона в Ивановском водохранилище и ~74% в Угличском. При более высоком обилии водорослей ПП эпифитона гелофитов была в 1.5–1.8 раза выше, чем эпифитона гидрофитов. Водорослевые обрастания гелофитов создавали ~75% всей ПП перифитона в Ивановском водохранилище и 57–59% в Угличском (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В период исследований в многоводные годы с разными температурными условиями содержание Хл *a* в планктоне было представлено типичными для водохранилищ Верхней Волги величинами [16, 31], а содержание Хл *a* в эпифитоне укладывалось в известные для пресных водоемов пределы [1, 3, 8, 9, 12, 13, 21]. Четкой связи интенсивности обрастания с видовой принадлежностью макрофитов, как и в других водоемах [1, 10], не было выявлено. В водохранилищах р. Днепр биомасса перифитона убывала в ряду погруженные → полупогруженные → растения с плавающими листьями [7, 8]. В водохранилищах Верхней Волги содержание Хл *a* на полупогруженных растениях во всех случаях было в 1.6–1.9 раза выше, чем на растениях с плавающими листьями, что соответствует более интенсивному обрастанию макрофитов с шероховатой поверхностью стебля (хвощ, тростник).

Для концентрации Хл *a* и в планктоне, и в эпифитоне прослеживались межгодовые различия. В планктоне двух водохранилищ в 2005 г. при более низкой температуре воды содержание пигмента в 1.5 (Ивановское) и 2.5 раза (Угличское) было ниже, чем в при более высоком прогреве в 2013 г. В эвтрофном Ивановском водохранилище эти различия не выходили за рамки межгодовых колебаний, а в Угличском после аномально жаркого лета 2010 г. был выявлен подъем хлорофилла, соответствующий переходу водохранилища из мезотрофного состояния в эвтрофное [30]. Противоположная картина наблюдалась для эпифитона, количество Хл *a* которого в 2005 г. было существенно выше (в 2 и 3.5 раза в Ивановском и Угличском водохранилищах соответственно), чем в 2013 г. Полученные данные подтверждают предположение о “противофазном” развитии двух группировок водорослей [4, 14, 21], которое может быть связано с их конкурентными взаимоотношениями [28]. Учитывая, что в условиях крупных водохранилищ эпифитон и фитопланктон пелагиали

Таблица 6. Биомасса и первичная продукция (ПП) эпифитона водохранилищ Верхней Волги

Год	Макрофиты	Биомасса		ПП	
		г С/м ²	т С	г С/(м ² · сут)	т С/сут
Ивановское вдхр.					
2005	Гелофиты	1.60	76.2	0.68	19.2
	Гидрофиты	0.94	121.6	0.40	6.57
	Всего	–	197.8	–	25.8
2013	Гелофиты	0.82	39.1	0.35	9.87
	Гидрофиты	0.44	57.2	0.19	3.09
	Всего	–	96.3	–	13.0
Угличское вдхр.					
2005	Гелофиты	1.30	17.1	0.55	4.34
	Гидрофиты	0.85	50.6	0.36	3.30
	Всего	–	67.7	–	7.7
2013	Гелофиты	0.41	5.3	0.17	1.36
	Гидрофиты	0.24	14.4	0.10	0.94
	Всего	–	19.7	–	2.3

пространственно разобщены, то, вероятно, конкуренция в большей степени выражена в пределах одного биотопа – литорали. Однако в водохранилищах Верхней Волги не была выявлена связь между концентрациями хлорофилла обрастаний и планктона ни литоральной зоны ($R^2 = 0.07$), ни пелагиали ($R^2 < 0.01$). Аналогичные данные были получены для озер Великобритании, где концентрации хлорофилла фитопланктона и перифитона также не коррелировали между собой [30]. Одна из причин может заключаться в том, что содержание хлорофилла двух группировок водорослей по-разному связано с обеспеченностью биогенным питанием [30]. Обилие перифитона чаще регулируется не наличием питательных веществ, а плотностью беспозвоночных [25, 27, 37], для которых заросли служат убежищем. На метаболизм водорослей литорали могут оказывать влияние высшие водные растения, которые служат субстратом для эпифитных сообществ, но одновременно конкурируют с ними за питательные вещества и свет [26]. Кроме этого некоторые виды растений, обладая аллелопатическими свойствами, угнетают развитие водорослей [22, 33].

Прибрежные зоны, занятые растительностью, – наиболее продуктивные районы, где продукция

Таблица 7. Вклад фитопланктона и эপিфитона (%) в суммарную биомассу и первичную продукцию водорослей водохранилищ Верхней Волги в годы исследования

Сообщество	Биомасса		ПП	
	2005 г.	2013 г.	2005 г.	2013 г.
Иваньковское вдхр.				
Фитопланктон пелагиали	66.6	78.6	68.4	69.0
Фитопланктон литорали	11.2	13.2	17.4	26.3
Эпифитон	22.2	8.2	14.2	4.6
Угличское вдхр.				
Фитопланктон пелагиали	86.4	97.0	91.6	92.5
Фитопланктон литорали	1.3	1.5	3.1	6.1
Эпифитон	12.3	1.6	5.3	1.4

макрофитов и связанных с ними водорослей существенно выше, чем продукция фитопланктона пелагиали [26]. В Иваньковском и Угличском водохранилищах содержание Хл в воде литоральной зоны выше, чем на русловых станциях, что обусловлено большей стабильностью водного столба, создаваемой зарослями макрофитов в прибрежье [23], более интенсивным прогревом и повышенной обеспеченностью клеток биогенами, поступающими в водоем с водосбора. Высокому вкладу эпифитона в суммарную ПП экосистемы может способствовать трехмерная поверхность растений, доступная для колонизации и превосходящая, в частности, двухмерную поверхность камней и донных отложений, на которых обитает эпилитон и микрофитобентос [37]. Площадь поверхности растений в водохранилищах Волги существенно превосходит таковую зарослей [34].

Фитопланктон и эпифитон характеризуются сходным пигментным составом. Фонд зеленых пигментов соответствует таксономической структуре обоих сообществ, сформированных синезелеными, диатомовыми и зелеными водорослями [1, 9]. Судя по более высокому относительному содержанию Хл *a* (табл. 4), фитопланктону присуще большее обилие цианопрокариот, а повышенное относительное количество Хл *b* в эпифитоне обусловлено значительным развитием зеленых водорослей,

что отмечено также в водохранилищах р. Днепр [6, 7] и озерах Карельского перешейка [19].

Фитопланктон и эпифитон Иваньковского и Угличского водохранилищ обитают при достаточном для своего развития количестве основных биогенных веществ – азота и фосфора [20] и находятся в состоянии экологического благополучия. Об этом свидетельствует преобладание зеленых пигментов (хлорофиллов) над желтыми (каротиноидами), а также невысокое, типичное для альгоценозов пресных вод, относительное содержание феопигментов. Их источником служат клетки водорослей, что подтверждается тесной линейной связью между концентрациями Хл *a* и феопигментов (Фео) фитопланктона (Ф) и эпифитона (Э):

$$\begin{aligned} \text{Фео}_\text{Ф} &= (0.41 \pm 0.02) \cdot \text{Хл } a_\text{Ф} \\ (R^2 &= 0.93, F = 579, n = 44), \\ \text{Фео}_\text{Э} &= (0.35 \pm 0.02) \cdot \text{Хл } a_\text{Э} \\ (R^2 &= 0.81, F = 247, n = 60). \end{aligned}$$

Отметим, что при аппроксимации этой связи уравнениями, содержащими свободный член, последний значим только для фитопланктона. По-видимому, это можно объяснить постоянным присутствием в толще воды деградированной формы хлорофилла за счет отмерших клеток водорослей, пеллет зоопланктона и взмучивания седиментов. В толщу воды попадает и деградированный Хл обростаний.

Полученные нами величины первичной продукции эпифитона (табл. 5, табл. 6) сопоставимы с литературными данными работ [1, 5, 8, 12]. Первичная продукция фитопланктона была типична для водохранилищ Верхней Волги [17]. При близких и довольно высоких локальных (под 1 м²) продукционных показателях двух сообществ в масштабах всего водоема соотношение величин менялось (табл. 7). В обоих водохранилищах фонд биомассы и первичной продукции формировал фитопланктон глубоководной пелагической части – основной водной массы, занимающей большую часть акватории. В Иваньковском водохранилище с его обширными мелководными участками (23% площади) вклад фитопланктона пелагиали был ниже, чем в Угличском водохранилище, где площадь мелководий меньше (5%) [34]. В этих условиях в Иваньковском водохранилище общая биомасса фитопланктона литорали уступала биомассе фитопланктона пелагиали в 6 раз, а ПП – в 3.9 (2005 г.) и 2.6 (2013 г.) раза. В Угличском водохранилище в водной толще литоральной зоны было сосредоточено ≤1.5% всего запаса водорослей, создающих 3–6% ПП.

Доля эпифитона в общем фонде биомассы и продукции водорослей Иваньковского и Угличского водохранилищ в годы исследования менялась из-за характеристик эпифитона. Продуктивность водорослевых обрастаний уступала продуктивности фитопланктона пелагиали (табл. 7). В Иваньковском водохранилище с его обширными мелководьями вклад эпифитона в суммарные показатели был выше, чем в Угличском. Полученные величины были сопоставимы с показателями продуктивности перифитона в других водоемах, упомянутых в обзорах [3, 13]. Продукция перифитона – важный канал, обеспечивающий энергетический вход в экосистему не только в малых и мелководных озерах, но и в крупных водоемах с развитой литоралью [13].

Пропорции продуктивности эпифитона и фитопланктона литоральной зоны менялись в годы исследования. В прохладном 2005 г. вклад эпифитона в общую биомассу водорослей в обоих водохранилищах был выше, чем вклад фитопланктона мелководий, при этом в Угличском водохранилище – значительно. В 2013 г. в Иваньковском водохранилище наблюдалось противоположное соотношение величин, тогда как в Угличском водохранилище доля двух сообществ в общей биомассе становилось одинаково низкой. Запас первичной продукции литоральной зоны водохранилищ в 2005 г. в близкой пропорции формировали фитопланктон и эпифитон, в 2013 г. вклад обрастаний снизился (табл. 7). Снижение показателей продуктивности эпифитона в 2013 г. на фоне значительного увеличения содержания хлорофилла в планктоне, свидетельствующего о повышении трофии водоемов, соответствует утверждению, что в процессе эвтрофирования в экосистеме происходит перераспределение первичной продукции, в результате чего ее основной фонд создают не прикрепленные, а пелагические водоросли [36]. Эта тенденция хорошо прослеживается на примере Нарочанских озер, различающихся своим трофическим статусом [13]. Пространственная разобщенность не делает автотрофные сообщества разных биотопов функционально независимыми. Литоральная зона представляет собой промежуточное звено между наземной и водной средой, и протекающие в этой зоне процессы важны для понимания функционирования экосистемы водоема в целом.

Выводы. Сравнительный анализ продуктивности автотрофных сообществ Иваньковского и Угличского водохранилищ показал, что в годы с разными температурными условиями (2005 и 2013 гг.) среднее содержание Хл *a* в летний период изменялось от 7.6 ± 1.6 до 39.1 ± 0.7 мкг/л в планктоне и от 6.6 ± 2.8 до 28.4 ± 4.2 мг/м² субстрата в эпи-

фитоне, суточная первичная продукция была 0.55–1.64 мг С/л и 0.10–0.68 г С/(м² субстрата) соответственно. Полученные величины типичны для пресных водоемов. В развитии двух сообществ прослеживаются разнонаправленные межгодовые изменения, подтверждающие наличие конкурентных отношений между ними. При повышении температуры в 2013 г. содержание Хл *a* в планктоне увеличивалось в 1.5–2.5 раза, а в эпифитоне снижалось в 2.0–3.5 раза по сравнению с 2005 г. В масштабах водоема фонд биомассы и первичной продукции водорослей (66.6–78.6% в Иваньковском водохранилище и 86.5–97.0% в Угличском) формировал фитопланктон глубоководной пелагической зоны. Доля эпифитона в суммарной биомассе и первичной продукции водорослей в Иваньковском водохранилище достигала 22.2 и 14.2% соответственно в 2005 г., 8.2 и 4.6% в 2013 г. и была в 1.8–5.1 раза выше, чем в Угличском водохранилище.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзадания АААА-А18-118012690096-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анохина Л.Е.* Структурно-функциональные характеристики фитоперифитона и микрофитобентоса разнотипных озер. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 22 с.
2. *Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
3. *Беляева П.Г.* Роль фитоперифитона в продукции органического вещества и круговороте азота в речных экосистемах (Обзор) // Гидробиол. журн. 2013. Т. 49. № 3. С. 13–26.
4. *Девяткин В.Г.* Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 43 с.
5. *Жукова А.А.* Первичная продукция планктона, эпифитона, макрофитов и микрофитобентоса в литоральных биотопах оз. Нарочь // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта, сер. прыродазнаучых навук. 2005. № 3(24). С. 79–84.
6. *Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф.* Фитоэпифитон макрофитов разных экологических групп Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. 2016. Т. 52. № 4. С. 3–17.
7. *Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Тарашук О.С.* Фитоэпифитон основного русла речного участка Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. 2017. Т. 53. № 4. С. 29–40.
8. *Комулайнен С.Ф.* Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2004. 182 с.

9. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костром. печат. дом, 2015. 284 с.
10. Косятова В.А., Левшина Н.А., Эйфор Л.О. Эпифитон макрофитов-эдификаторов Ивановского водохранилища и его влияние на формирование качества воды // Вод. ресурсы. 1990. № 3. С. 81–88.
11. Литвинов А.С., Законнова А.В. Многолетние изменения воднобалансовых характеристик Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 75(78). Ярославль: Филигрань, 2016. С. 23–29.
12. Макаревич Т.А. Перифитон и его роль в продукции органического вещества и миграции радионуклидов в озерных экосистемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1995. 22 с.
13. Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем (обзор) // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. 2005. № 5. С. 77–86.
14. Метелёва Н.Ю. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2013. 23 с.
15. Метелёва Н.Ю. Пигментные характеристики летнего эпифитона водохранилищ Верхней Волги // Вода: химия и экология. 2017. № 3. С. 34–39.
16. Минеева Н.М. Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги (1994–2003 гг.) // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 31–40.
17. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
18. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
19. Станиславская Е.В. Разнообразие перифитонных сообществ в озерах Карельского перешейка // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. 2017. Т. 10. № 1. С. 35–48.
20. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярослав. гос. тех. ун-т, 2001. 427 с.
21. Cano M.G., Casco M.A., Solari L.C. et al. Implications of rapid changes in chlorophyll-*a* of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model // Hydrobiologia. 2008. V. 614. P. 33–45.
22. Eigemann F. Allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton: determining the factors of phytoplankton sensitivity and detection of new modes of action: Dissertation zur Erlangung des Grades Doctor rerum naturalium eingereicht im Fachbereich Biologie, Chemie, Pharmazie der Freien Universität Berlin. 2013. 144 p.
23. Gebrehiwot M., Kifle D., Stiers I., Triest L. Phytoplankton functional dynamics in a shallow polymictic tropical lake: the influence of emergent macrophytes // Hydrobiologia. 2017. V. 797. P. 69–86.
24. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Bd 167. S. 191–194.
25. Jones J.I., Young J.O., Eaton J.W., Moss B. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton // J. Ecol. 2002. V. 90. № 1. P. 12–24.
26. Kairesalo T., Lehtovaara A., Saukkonen P. Littoral-pelagial interchange and the decomposition of dissolved organic matter in a polyhumic lake // Hydrobiologia. 1992. V. 229. P. 199–224.
27. Lampert W., Sommer U. Limnocoecology. The Ecology of Lakes and Streams. Oxford: Oxford Univ. Press, 2007. 324 p.
28. Liboriussen L., Jeppesen E. Temporal dynamics in epipellic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake // Freshwater Biol. 2003. V. 48. № 3. P. 418–431.
29. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. 1967. V. 12. № 2. P. 343–346.
30. Maberly S.C., King L., Dent M.M. et al. Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes // Freshwater Biol. 2002. V. 47. № 11. P. 2136–2152.
31. Mineeva N.M. The content of photosynthetic pigments in the Upper Volga reservoirs (2005–2016) // Inland Water Biol. 2019. V. 10. № 2. <https://doi.org/10.1134/S0320965219020104>
32. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion on spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Mar. Res. 1963. V. 21. № 3. P. 155–168.
33. Pinto P.D., O'Farrell I. Regime shifts between freefloating plants and phytoplankton: a review // Hydrobiologia. 2014. V. 740. P. 13–24.
34. Podubnyi S.A., Papchenkov, V. G., Chemeris E. V., Bobrov A.A. Overgrowing of protected shallow waters in the Upper Volga reservoirs in relation to their morphometry // Inland Water Biol. 2017. V. 10. № 1. P. 64–72. doi 10.1134/S199508291701014x.
35. SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea-water // Monographs on Oceanographic Methodology. Montreux: UNESCO, 1966. P. 9–18.
36. Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M.J. et al. From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes // Limnol., Oceanogr. 2003. V. 48. № 4. P. 1408–1418.
37. Wetzel R.G. Limnology. Lake and River Ecosystems. San Diego; San Francisco; N.Y.; Boston; L.; Sydney, Tokyo: Acad. Press, 2001. 1006 p.
38. Yacobi Y.Z., Zohary T. Carbon: chlorophyll-*a* ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // Hydrobiologia. 2010. V. 639. P. 185–196.

Comparative Characteristic of Phytoplankton and Epiphyton Productivity in the Upper Volga Reservoirs

N. M. Mineeva^{a, *} and N. Yu. Metelyeva^a

^a*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

**e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru*

Based on the field observations in 2005 and 2013, the comparative data on phytoplankton and epiphyton productivity in the Ivankovo and Uglich Reservoirs (Upper Volga) are given. The average chlorophyll content (Chl *a*) varied from 7.6 ± 1.6 to 39.1 ± 0.7 $\mu\text{g/L}$ in plankton and from 6.6 ± 2.8 to 28.4 ± 4.2 mg/m^2 of substrate in epiphyton and the daily primary production made 0.55–1.64 mg C/L and 0.10–0.68 g C/m^2 of substrate, respectively. Interannual changes of different directions have been identified in development of the two communities. Under more intensive heating in 2013, Chl *a* content in plankton increased by 1.5–2.5 times compared with 2005, while it decreased by 2–3.5 times in epiphyton. In Ivankovo Reservoir, in availability of the large shallow areas, phytoplankton of the pelagic zone accounted for a lower proportion of algae biomass and primary production (66.6–78.6%) than in Uglich Reservoir (86.5–97.0%), and the share of epiphyton in Ivankovo Reservoir (22.2 and 14.2% in 2005, 8.2 and 4.6% in 2013), on the contrary was 1.8–5.1 times higher.

Keywords: phytoplankton, epiphyton, photosynthetic pigments, primary production, Ivankovo Reservoir, Uglich Reservoir