

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.583(28):581

ПЛАНКТОННОЕ СООБЩЕСТВО КРУПНОГО ЭВТРОФНОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД АНОМАЛЬНО ВЫСОКОЙ
ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

© 2020 г. А. И. Копылов^а, *, В. И. Лазарева^а, Н. М. Минеева^а, Е. А. Заботкина^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: kopylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 10.01.2018 г.

После доработки 27.11.2018 г.

Принята к публикации 23.05.2019 г.

В эвтрофном Чебоксарском водохранилище повышение температуры воды летом 2010 г. до аномально высокой для Средней Волги 27–29°C привело к значительному росту (в 2–14 раз) биомассы отдельных компонентов планктона (фитопланктона, бактериопланктона, простейших, зоопланктона) и сообщества в целом. Общая биомасса планктона достигала рекордной величины 3 г С/м³ для глубоководных водоемов Верхней и Средней Волги. На большей части акватории водохранилища наблюдалось “цветение” воды цианобактериями. Выявлены различия структуры планктонного сообщества, соотношения продукции фитопланктона и бактериопланктона между речным и озеровидным участками водохранилища. Одновременно на разных участках водохранилища наблюдались автотрофная (в речном участке) и гетеротрофная (в нижней озеровидной части) стадии развития планктонного сообщества. Функционирование планктонного сообщества при температуре воды, превышающей обычный летний прогрев почти на 9°C, привело к ухудшению качества воды водохранилища.

Ключевые слова: структура планктонного сообщества, Чебоксарское водохранилище, аномально высокая температура воды

DOI: 10.31857/S0320965220040099

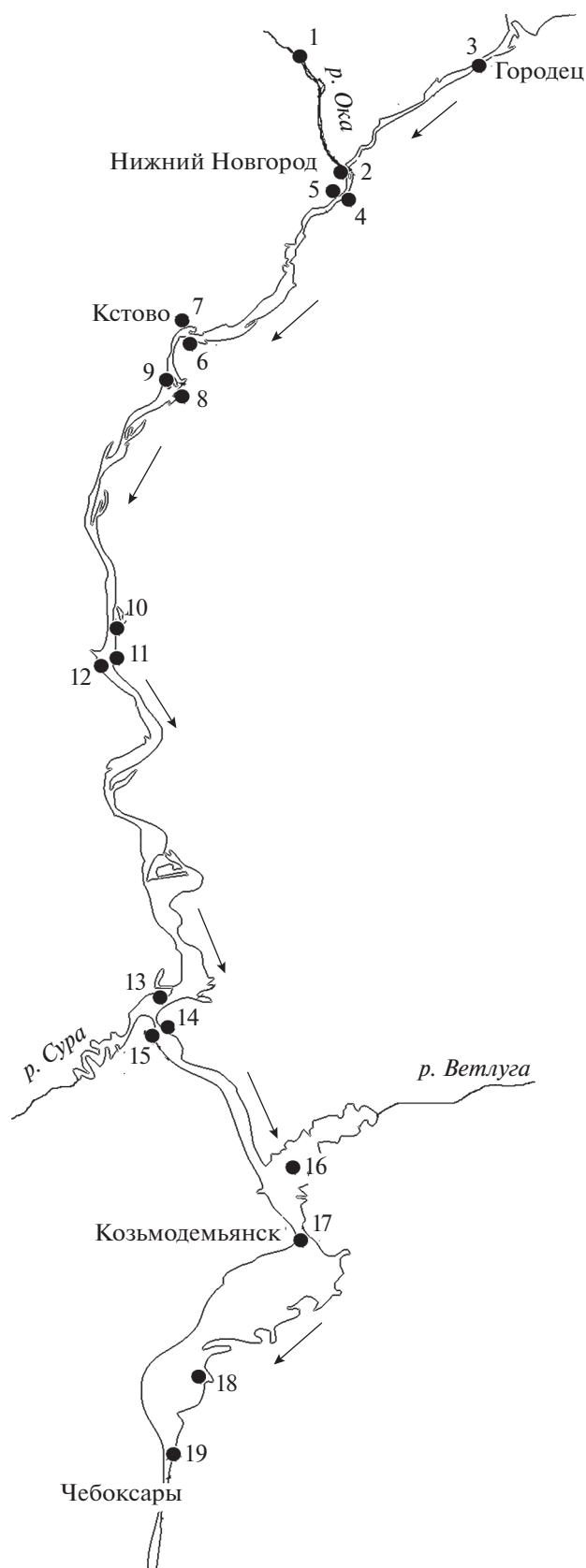
ВВЕДЕНИЕ

С начала XXI в. в большом количестве работ приведен анализ влияния изменения климата на состояние пресноводных экосистем (Mooij et al., 2005; O’Neil et al., 2012; Paerli, Huisman, 2009; Sipykay et al., 2009; The Impact..., 2010). Вызванные потеплением изменения в экосистемах озер и водохранилищ выражаются в трансформации циклов биогенных элементов (С, N, P), увеличении растворенного в воде органического вещества, снижении прозрачности и содержания кислорода в гипolimнионе, а также усилении биоинвазий и росте интенсивности процессов эвтрофирования в неглубоких ди- или полимиктических водоемах умеренного пояса (Adrian et al., 2009; Schindler, 2009).

Сокращения: Хл – хлорофилл *a*; B_b – биомасса бактериопланктона; B_{hmf} – биомасса гетеротрофных нанофлагеллят; B_{hov} – суммарная биомасса гетеротрофных организмов и вирусов; B_{mc} – биомасса микробного сообщества; B_{ph} – биомасса фитопланктона; B_{total} – общая биомасса планктона; B_v – биомасса вирусов; B_{znp} – биомасса нехищного зоопланктона; B_{zoo} – биомасса зоопланктона; P_{ph} – первичная продукция фитопланктона; ΣP_{ph} – интегральная первичная продукция.

В водохранилищах р. Волги с 1976 г. отмечена устойчивая тенденция к повышению средней за май–октябрь температуры воды (Законнова, Литвинов, 2016). В 2001–2012 гг. в Верхней и Средней Волге выявлен существенный рост биомассы и продукции фитопланктона, в том числе – цианобактерий, преобладание летнего максимума развития фитопланктона над весенним, изменения в структуре и динамике планктонного сообщества (Корнева и др., 2012; Лазарева и др., 2012).

В современный период часто происходят аномальные климатические явления, высокую вероятность таковых прогнозируют в ближайшем будущем (Второй..., 2014). Одним из них было очень жаркое лето 2010 г., когда на территории европейской России в течение 40 сут сохранялась солнечная погода при аномально высокой (превышение нормы +3.6°C) температуре воздуха (Доклад..., 2011). В результате температура воды в Чебоксарском водохранилище во второй половине июля превышала таковую при обычном термическом режиме, в среднем на 8.7°C (Лазарева и др., 2012). Повышение температуры воды вызвало значи-



тельное увеличение численности и биомассы фито-, зоо- и бактериопланктона (Копылов и др., 2012; Лазарева и др., 2012). Однако анализа структуры и функционирования всего планктонного сообщества после воздействия anomalно высокой температуры воды не проводили.

Цель работы — оценить общую биомассу планктонного сообщества и вклад основных компонентов в ее формирование; выявить особенности пространственного распределения по акватории Чебоксарского водохранилища структурно-функциональных характеристик планктонного сообщества в период anomalно высокой температуры воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эвтрофное Чебоксарское водохранилище расположено внутри волжского каскада, его относят к очень крупным (длина 340 км, наибольшая ширина 10 км, площадь 1080 км²) неглубоким (средняя глубина 4.2 м) водоемам с высоким коэффициентом условного водообмена (19.8 год⁻¹) (Эдельштейн, 1998). Пробы планктона собирали в комплексной экспедиции Института биологии внутренних вод РАН 25–28 июля 2010 г. на 19 станциях водохранилища (рис. 1).

Количество вирусов, бактерий, гетеротрофных нанофлагеллят и детритных частиц учитывали методами эпифлуоресцентной микроскопии (Caron, 1983; Noble, Fuhrman, 1998; Porter, Feig, 1980) в интегрированных образцах воды, которые получали смешиванием проб, отобранных послойно с интервалом 1 м от поверхности до дна. Сразу после отбора материал фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2% и хранили в темноте при температуре 4°C. Удельную скорость роста бактерий определяли методом разбавления (Landry, Hassett, 1982), продукцию бактериопланктона — как произведение удельной скорости роста и биомассы. Содержание углерода в одной вирусной частице принимали равным 10⁻¹⁰ мкг С (Gonzalez, Suttle, 1993). Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали по уравнению, связывающему объем клетки и содержание углерода в клетке бактерии (Norland, 1993).

Рис. 1. Карта-схема расположения станций в Чебоксарском водохранилище. 1 — р. Ока выше устья, 2 — устье р. Оки, 3 — ниже г. Городец, 4 — ниже г. Нижний Новгород*, 5 — ниже г. Нижний Новгород**, 6 — у г. Кстово*, 7 — у г. Кстово**, 8 — ниже с. Безводное*, 9 — ниже с. Безводное**, 10 — выше устья р. Керженец, 11 — у с. Лысково*, 12 — у с. Лысково**, 13 — устье р. Сура, 14 — у г. Васильсурск*, 15 — у г. Васильсурск**, 16 — устье р. Ветлуга, 17 — у г. Козьмодемьянск, 18 — у с. Ильинка, 19 — ниже г. Чебоксары; * — у левого берега, ** — у правого берега. Стрелками указано направление течения р. Волги.

B_{ph} , выраженную в единицах углерода, оценивали по содержанию Хл *a* (Reynolds, 2006): $B_{ph} = 25 \cdot \text{Хл } a$. Содержание Хл *a* определяли стандартным спектрофотометрическим методом (Jeffrey, Humphrey, 1975) в пробах воды, отобранных метровым пластиковым батометром Элморка тотально от поверхности до дна.

Первичную продукцию фитопланктона анализировали радиоуглеродным методом (Романенко, Кузнецов, 1974). Скорость фотосинтеза измеряли в интегрированных (от поверхности до глубины утроенной прозрачности по диску Секки) и поверхностных (0.5 м) пробах воды. Интегральную (под m^2) первичную продукцию (ΣP_{ph} , мг С/(m^2 сут)) рассчитывали по формуле (Романенко, Кузнецов, 1974):

$$\Sigma P_{ph} = P_{ph} \times 0.7L,$$

где P_{ph} – суточная величина фотосинтеза в интегрированной пробе воды, мг С/(m^3 сут); 0.7 – коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на фотосинтез; L – величина утроенной прозрачности, м.

Пробы зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) собирали с борта экспедиционного судна тотально от дна до поверхности воды малой сетью Джеди (диаметр входа 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм). На участках с сильным течением фильтровали через сеть 100 л воды. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, в лаборатории обработку материала проводили в камере Богорова под микроскопом StereoDiscovery V.12 (Carl Zeiss), методика оценки численности организмов принята в модификации Лазаревой (2010).

Содержание углерода в сыром веществе гетеротрофных нанопланктона принимали равным 22%, метазоопланктона – 5%, детритных частиц, заселенных бактериями, – 5% (Копылов, Косолапов, 2011).

Корреляционный анализ выполняли с использованием рангового коэффициента корреляции Спирмена с уровнем значимости 0.05. В качестве показателя вариации значений параметров рассчитывали ошибку среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Летом 2010 г. гидрофизические характеристики водной толщи водохранилища существенно отличались от таковых в те же сроки 2008 г. (табл. 1) по термическому режиму близкого к норме. Средняя температура поверхности воды была выше на 8.7°C; прозрачность на 33 см, цветность воды на 12 град и скорость течения – вдвое ниже по сравнению с летом 2008 г. (Лазарева и др., 2012). Максимальную скорость течения (>0.5 м/с) регистрировали на речном участке, что наблюдали и ранее (Mineeva et al., 2008). Придонный слой воды прогревался

Таблица 1. Гидрофизические характеристики Чебоксарского водохранилища летом 2010 г.

Показатель	Min–max	Среднее
Глубина, м	3–17	7.4 ± 0.9
Температура поверхностного слоя воды, °С	25.0–29.0	27.5 ± 0.2
Температура придонного слоя воды, °С	25.0–28.0	27.1 ± 0.2
Прозрачность, см	40–190	97 ± 8
Цветность, град Pt-Co	30–55	41 ± 1
Скорость течения, м/с	0–0.5	0.2 ± 0.04

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 приведены средние значения ± стандартная ошибка.

Таблица 2. Содержание Хл *a*, интенсивность фотосинтеза в слое тройной прозрачности (P_{ph}) и интегральная первичная продукция (ΣP_{ph}) в Чебоксарском водохранилище летом 2010 г.

Показатель	Min–max	Среднее
Хл <i>a</i> в слое 0–2 м, мкг/л	6.7–101	51.0 ± 5.9
Хл <i>a</i> в слое 0 м–дно, мкг/л	6.8–101	41.6 ± 5.6
P_{ph} , мг С/(m^3 сут)	38–4746	1316 ± 255
ΣP_{ph} , мг С/(m^2 сут)	120–10964	2591 ± 576

до 28°C, вызвав интенсивное выделение газов из донных отложений и дефицит растворенного кислорода в слое воды глубже 5 м (Лазарева и др., 2012).

В конце июля 2010 г. содержание Хл *a* было высоким (>30 мкг/л) на всей акватории водохранилища при максимальных значениях (101 мкг/л) в устье р. Оки (ст. 2) и минимальных (<20 мкг/л) в нижней озеровидной части водохранилища (ст. 17, 19). В предыдущие годы концентрация Хл *a* по всей акватории варьировала в пределах 14.6–18.8 мкг/л (Mineeva et al., 2008).

P_{ph} в поверхностном слое изменялась от 67 мг С/(m^3 сут) в воде, поступающей из Горьковского водохранилища (ст. 3), до 5296 мг С/(m^3 сут) на участке ниже устья р. Суры (ст. 14) и достигала в среднем 1350 ± 272 мг С/(m^3 сут). Средняя величина P_{ph} в слое тройной прозрачности оказалась соизмеримой с таковой в поверхностном горизонте (табл. 2).

Количество Хл *a* в слое 0–2 м (ст. 3–19) положительно коррелировало с первичной продукцией фитопланктона в поверхностном слое 0–0.5 м ($r = 0.30$, $p = 0.05$) и в слое тройной прозрачности ($r = 0.40$, $p = 0.05$). Максимальные значения первичной продукции фитопланктона под m^2 отмечены ниже устья р. Суры (ст. 14), минимальные – в нижнем бьефе Нижегородской ГЭС у г. Городец (ст. 3) (табл. 2).

Таблица 3. Численность (N), биомасса (B) компонентов планктонного сообщества и их вклад в B_{total} Чебоксарского водохранилища летом 2010 г.

Компонент	N , экз./м ³		B , мг/м ³		B , мг С/м ³		B_{total}	
	min–max	среднее	min–max	среднее	min–max	среднее	min–max	среднее
Фитопланктон	–	–	7–101	42 ± 6	170–2535	1040 ± 141	26.0–87.0	63.0 ± 4.0
Бактериопланктон	(7.6–20.9) × 10 ¹²	(15.3 ± 0.9) × 10 ¹²	709–2128	1424 ± 90	166–475	330 ± 19	9.0–49.0	25.0 ± 3.0
Вириопланктон	(3.8–7.7) × 10 ¹³	(5.5 ± 0.2) × 10 ¹³	–	–	4–8	6.0 ± 0.3	0.2–0.9	0.4 ± 0.04
Гетеротрофные нанофлагелляты	(1.9–11.9) × 10 ⁹	(6.3 ± 0.5) × 10 ⁹	54–427	218 ± 23	12–94	48 ± 5	1.0–8.0	4.0 ± 0.5
Зоопланктон	(18–335) × 10 ³	(101 ± 19) × 10 ³	40–10640	2089 ± 561	2–532	105 ± 28	<1–30	8 ± 2
Весь планктон	–	–	810–13296	3773 ± 560	543–2998	1531 ± 140	–	–

Примечание. “–” – данные отсутствуют.

Численность и биомасса гидробионтов сильно варьировали по акватории водохранилища (табл. 3). Средние для столба воды минимальная и максимальная B_{ph} различались в 15 раз, B_{b} – в 2.9 раз, B_{hnf} – в 7.8 раз, B_{zoo} – в 266 раз. При этом отмечена тенденция к снижению B_{ph} и возрастанию B_{zoo} от верховьев водохранилища к плотине Чебоксарской ГЭС (рис. 2). Наиболее высокие величины B_{ph} обнаружены в устье р. Оки, а B_{zoo} – в устье р. Ветлуги в озерной части водохранилища (ст. 16). Распределение B_{b} не зависело от вариаций B_{ph} .

В среднем для водохранилища вклад разных групп бактерий в формирование их суммарной биомассы – одиночные бактерии 86 ± 2% (диапазон 56–96%), агрегированные бактерии (ассоциированные с частицами детрита и находящиеся в составе микроколоний) 9 ± 1% (2–24%), нити 5 ± 1% (1–20%). Продукция бактериопланктона изменялась в пределах 119–574 (в среднем 258 ± 27) мг С/(м³ сут) или 476–5148 (в среднем 1853 ± 282) мг С/(м² сут). Между продукцией бактериопланктона и фитопланктона в столбе воды под м² отмечена положительная корреляция ($r = 0.60$, $p = 0.05$), более четко выраженная для речного участка водохранилища ($r = 0.70$, $p = 0.05$).

Численность и масса детритных частиц, содержащих бактерии размером 5–30 мкм, варьировали в широких пределах: (26–232) × 10³, в среднем (97 ± 15) × 10³ частиц/мл и 680–6067 (в среднем 2536 ± 367) мг С/м³ соответственно. Максимальные значения зарегистрированы в устьевой области р. Суры (ст. 13). На участке водохранилища ниже устья р. Оки количество детритных частиц у правого берега, вдоль которого распространяется окская вода, было, как правило, выше, чем в волжской воде у левого берега.

Выявлена достоверная положительная связь между B_{b} и B_{hnf} ($r = 0.27$, $p = 0.05$), более четко выраженная для одиночных бактерий ($r = 0.34$, $p =$

$= 0.05$). B_{znp} варьировала от 1.7 до 434.0 мг С/м³ (в среднем 73.3 ± 2.3 мг С/м³) и достигала 36–85% (в среднем 64 ± 4%) B_{zoo} . B_{znp} отрицательно коррелировала с B_{ph} ($r = -0.31$, $p = 0.05$), которую в июле формировали крупные колониальные водоросли, не доступные для прямого потребления фильтраторами и седиментаторами зоопланктона. Однако B_{znp} положительно коррелировала ($r = 0.48$, $p = 0.05$) с массой детритных частиц размером 5–20 мкм, доступных фильтраторам, а также с биомассой агрегированных бактерий в составе микроколоний, ассоциированных с детритными частицами ($r = 0.43$, $p = 0.05$). Связь между B_{znp} и B_{b} была слабо положительной ($r = 0.11$, $p = 0.05$).

Распределение B_{total} по акватории водохранилища было также неравномерным, минимальное (в приплотинном участке) и максимальное (в устье р. Оки) значения различались в 5.5 раз (рис. 2, табл. 3). Вклад разных компонентов планктона в формирование B_{total} существенно варьировал по акватории, на большинстве исследованных станций основным компонентом сообщества являлся фитопланктон, доля бактериопланктона в B_{total} была в 2.5 раза ниже. Однако на разных участках водохранилища соотношение автотрофного и гетеротрофного компонентов планктона различалось. В волжской воде, поступающей из Горьковского водохранилища в Чебоксарское через плотину Нижегородской ГЭС (ст. 3), преобладали гетеротрофные организмы и вирусы, B_{hov} достигала 63% B_{total} (в том числе: $B_{\text{b}} = 36\%$, $B_{\text{hnf}} = 4\%$, $B_{\text{zoo}} = 22\%$, $B_{\text{v}} = <1\%$), вклад B_{ph} в B_{total} был почти вдвое ниже (37%). В воде, поступающей в водохранилище из р. Оки (ст. 1 и 2), напротив, преобладали автотрофы, вклад B_{ph} в B_{total} (в среднем 78%) превышал в 3.5 раза таковой B_{hov} (в среднем 22% B_{total} , в том числе: $B_{\text{b}} = 18\%$, $B_{\text{hnf}} = 3\%$, $B_{\text{zoo}} = 1\%$, $B_{\text{v}} = <1\%$).

На участке водохранилища от г. Нижний Новгород до устья р. Ветлуги (ст. 4–16) структура планктонного сообщества сходна с таковой в устьевой об-

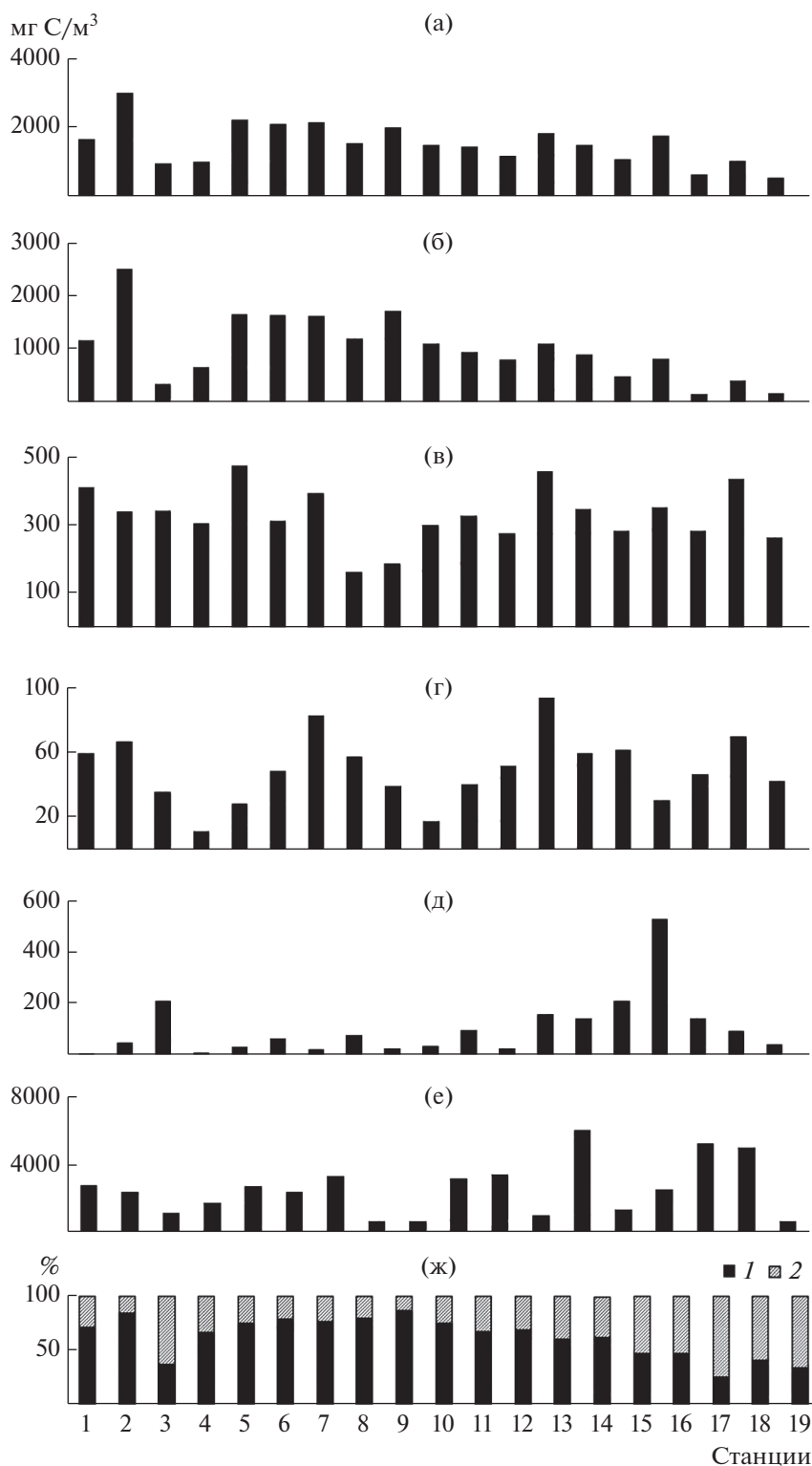


Рис. 2. Общая биомасса планктона и его отдельных компонентов на участках Чебоксарского водохранилища летом 2010 г.: а – общая биомасса, б – фитопланктон, в – бактериопланктон, г – гетеротрофные нанофлагелляты, д – зоопланктон, е – детритные частицы размером 5–30 мкм, ж – вклад фитопланктона (1) и суммарной биомассы гетеротрофных организмов и вирусов (2).

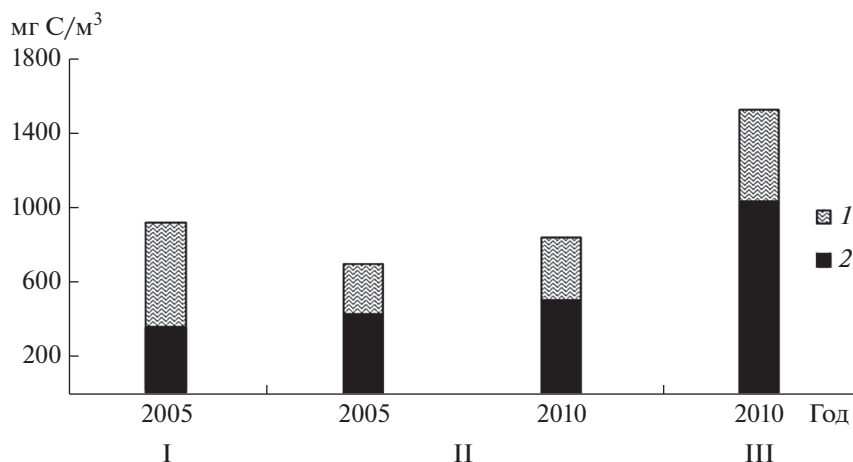


Рис. 3. Общая биомасса планктона в эвтрофных водохранилищах Верхней и Средней Волги в летний период в разные годы. 1 – гетеротрофные организмы и вирусы, 2 – фитопланктон. Водохранилища: I – Иваньковское, II – Горьковское, III – Чебоксарское.

ласти р. Оки (ст. 1–2). Здесь доминировал фитопланктон ($69 \pm 3\% B_{total}$), доля B_{nov} была $31 \pm 3\% B_{total}$ (в том числе: $B_b = 21 \pm 2\%$, $B_{hnf} = 3 \pm 0.4\%$, $B_{zoo} = 7 \pm 2\%$, $B_v < 1\%$). Структура планктонного сообщества существенно изменялась в нижней части озеровидного плеса (ст. 17–19). Преобладали гетеротрофные организмы и вирусы ($66 \pm 4\% B_{total}$, в том числе: $B_b = 45 \pm 2\%$, $B_{hnf} = 7 \pm 0.3\%$, $B_{zoo} = 13 \pm 5\%$, $B_v = 0.7 \pm 0.1\%$), на B_{ph} приходилось только $34 \pm 4\% B_{total}$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В период аномально высокого прогрева воды летом 2010 г. структурно-функциональные показатели планктона в Чебоксарском водохранилище были существенно выше, чем в предыдущие годы (июле–августе 2001 и 2008 гг.) с термическим режимом близким к норме (Копылов и др., 2012, 2013; Лазарева и др., 2012; Mineeva et al., 2008). Биомасса B_{ph} увеличилась в 3.5–4.0 раза, первичная продукция в 2.5 раза, B_b в 2.1 раза, его продукция в 3.1 раза, B_{hnf} в 2.8 раза, B_{zoo} в 8–14 раз. Как результат, B_{total} глубоководных участков водохранилища достигла рекордной величины 3.0 г С/м^3 , а ее среднее значение для всего водоема (1.5 г С/м^3) превысило зарегистрированные в других эвтрофных водохранилищах Верхней и Средней Волги: в Иваньковском и Горьковском в 1.6 и 1.8–2.2 раза соответственно (рис. 3).

В Чебоксарском и Горьковском водохранилищах, в которых степень зарастания акватории высшими водными растениями невысока (Папченков, 2012), вклад гетеротрофных организмов в B_{total} (37–40%) существенно ниже, чем в Иваньковском водохранилище (60%), зарастающем сильнее

других волжских водохранилищ (>29% площади) (Папченков, 2012). По-видимому, синтезируемое макрофитами первичное органическое вещество, служит важным источником питания для гетеротрофных организмов Иваньковского водохранилища.

Значительные вариации содержания Хл *a* и B_{ph} по акватории Чебоксарского водохранилища позволили оценить вклад микробного сообщества (бактерии, простейшие, вирусы) в формирование общей биомассы планктонного сообщества (B_{mc}/B_{total}) при разных уровнях развития фитопланктона. В диапазоне изменения B_{ph} $188\text{--}2535 \text{ мг С/м}^3$, величина B_{mc}/B_{total} колебалась от 11 до 57%. Между B_{ph} и B_{mc} обнаружена слабая положительная корреляция ($r = 0.13$, $p = 0.05$), а между B_{ph} и B_{mc}/B_{total} – сильная отрицательная корреляция ($r = -0.84$, $p = 0.05$). Таким образом, в пределах одного водохранилища наблюдали закономерность, выявленную для водоемов разного трофического статуса – снижение доли микробного сообщества в B_{total} при увеличении трофического уровня водных экосистем (Копылов, Косолапов, 2011).

Несмотря на низкую биомассу, вирусы играют важную роль в функционировании планктонного сообщества водохранилища. Летом 2010 г. смертность гетеротрофных бактерий в результате вирусного лизиса достигала 55%, в среднем для водохранилища – $23 \pm 2\%$ суточной продукции бактериопланктона (Копылов и др., 2013). В эвтрофных водоемах вирусы-цианофаги являются важным фактором гибели этих прокариотных организмов (Honjo et al., 2006; Tijdens et al., 2008). В Чебоксарском водохранилище обнаружено большое количество вирусов, прикрепленных к клеткам цианобак-

терий, возможно, и здесь в период “цветения” воды вирусы способствуют гибели цианобактерий.

Предполагают, что в умеренных широтах повышение температуры воды приводит к существенному увеличению B_{ph} и “цветению” воды цианобактериями в загрязненных водоемах с большим количеством питательных веществ и в меньшей степени влияет на рост автотрофных организмов в относительно чистых водных экосистемах (Brookes, Carey, 2011). Среди волжских водохранилищ Чебоксарское испытывает наибольшую антропогенную нагрузку (Эдельштейн, 1998). По-видимому, сильное загрязнение оказалось одной из причин высокого обилия фитопланктона и массового развития цианобактерий в Чебоксарском водохранилище аномально жарким летом 2010 г.

Наше исследование пришлось на окончание 40-суточного периода аномально высокого прогрева воды водохранилищ Верхней и Средней Волги. На большей акватории Чебоксарского водохранилища уровень “цветения” воды цианобактериями был очень высоким. В то же время, выявлены заметные различия структурно-функциональных характеристик планктона разных участков водоема (рис. 4). Водные массы, поступающие в водохранилище из р. Оки и через плотину Нижегородской ГЭС из Горьковского водохранилища, различались по B_{total} и соотношению автотрофного и гетеротрофного компонентов сообщества. Однако соотношение интегральной продукции фитопланктона и бактериопланктона показывает, что в окской и волжской воде гетеротрофные процессы преобладали над автотрофными. В окской воде высокая биомасса при относительно низкой первичной продукции автотрофов свидетельствовала об угнетенном состоянии фитопланктона. После слияния этих водных потоков на участке водохранилища ниже г. Нижний Новгород наблюдалось интенсивное развитие фитопланктона, в том числе цианобактерий, здесь автотрофные процессы преобладали над гетеротрофными. B_{ph} превышала $B_{нов}$ (рис. 4) и достигала на участке вблизи г. Кстово (ст. 6–9) 80–87% B_{total} . Причем численность (44 тыс. экз./м³) и B_{zoo} (0.8 г/м³) на этих станциях были сравнительно низкими (Лазарева и др., 2012). В направлении к плотине Чебоксарской ГЭС снижалась B_{ph} и увеличивалась B_{zoo} .

Возможными причинами низкой концентрации зоопланктона на участках водохранилища с “цветением” воды могут быть значительное присутствие в составе фитопланктона крупных колониальных цианобактерий, которых мирный зоопланктон не потребляет, а также угнетающее влияние на зоопланктеров токсичных соединений, выделяемых возбудителями “цветения”. Известно (Briand et al., 2003; Chorus, Vartram, 1999), что цианобактерии способны синтезировать токсические вещества (цианотоксины), оказывающие

негативное влияние на водоросли, водных беспозвоночных, рыб, млекопитающих и человека. В период исследования в Чебоксарском водохранилище обнаружено высокое содержание в воде цианотоксинов (>8 мкг/л), концентрация наиболее токсичного микроцистина превышала нормы, установленные Всемирной организацией здравоохранения (Корнева и др., 2012).

Средняя для речного участка B_{ph} превышала B_b в 3.6 раза, а биомассу всего гетеротрофного компонента – в 2.4 раза. Однако скопление фитопланктона в поверхностных слоях воды приводит к ухудшению условий существования водорослей (снижению прозрачности воды, дефициту биогенных элементов) и, как результат, к отмиранию автотрофных организмов. В глубокой озерной части водохранилища, ниже г. Козьмодемьянск, структурно-функциональные характеристики планктонного сообщества были иными. Значительно уменьшалась B_{ph} , что приводило к сокращению B_{total} в среднем в 2.3 раза по сравнению с речным участком. Средняя B_{ph} оказалась ниже B_b в 1.3 раза, всего гетеротрофного компонента – в 1.8 раза. P_{ph} стала меньше таковой бактериопланктона в 5.6 раз (рис. 4).

Таким образом, летом 2010 г. на разных участках Чебоксарского водохранилища наблюдали одновременно автотрофную и гетеротрофную стадии развития планктонного сообщества. При длине водохранилища 340 км и скорости передвижения водных масс на речном участке ~0.5 м/с, переход от автотрофной к гетеротрофной стадии планктонного сообщества занимал ~7 сут. Для сравнения, в умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище биомасса гетеротрофных организмов превышала B_{ph} только осенью (Копылов, Косолапов, 2011). В Чебоксарском водохранилище в год с обычным термическим режимом средняя B_{ph} на речном участке (250 ± 30 мг С/м³) была ниже, чем на озерном (318 ± 35 мг С/м³), соотношение речной/озерный составляло 0.8 (Лазарева и др., 2012). Напротив, жарким летом 2010 г. B_{ph} была существенно выше на речном участке (1147 ± 116 мг С/м³), на озерном только 260 ± 81 мг С/м³, соотношение речной/озерный достигало 4.4. Данный факт свидетельствует, что в условиях аномально высокой температуры воды возникают важные для экосистемы различия в функционировании биотического компонента разных участков водохранилища.

Разница в содержании детритных частиц с прикрепленными бактериями между речным и озерным участками водохранилища указывает, что в глубоководном озерном участке, где скорость течения воды снижается, большое количество детритной массы из водной толщи оседает на дно. Согласно классификации Оксийук и др. (1993), в 2010 г. количество фито- и бактериопланктона

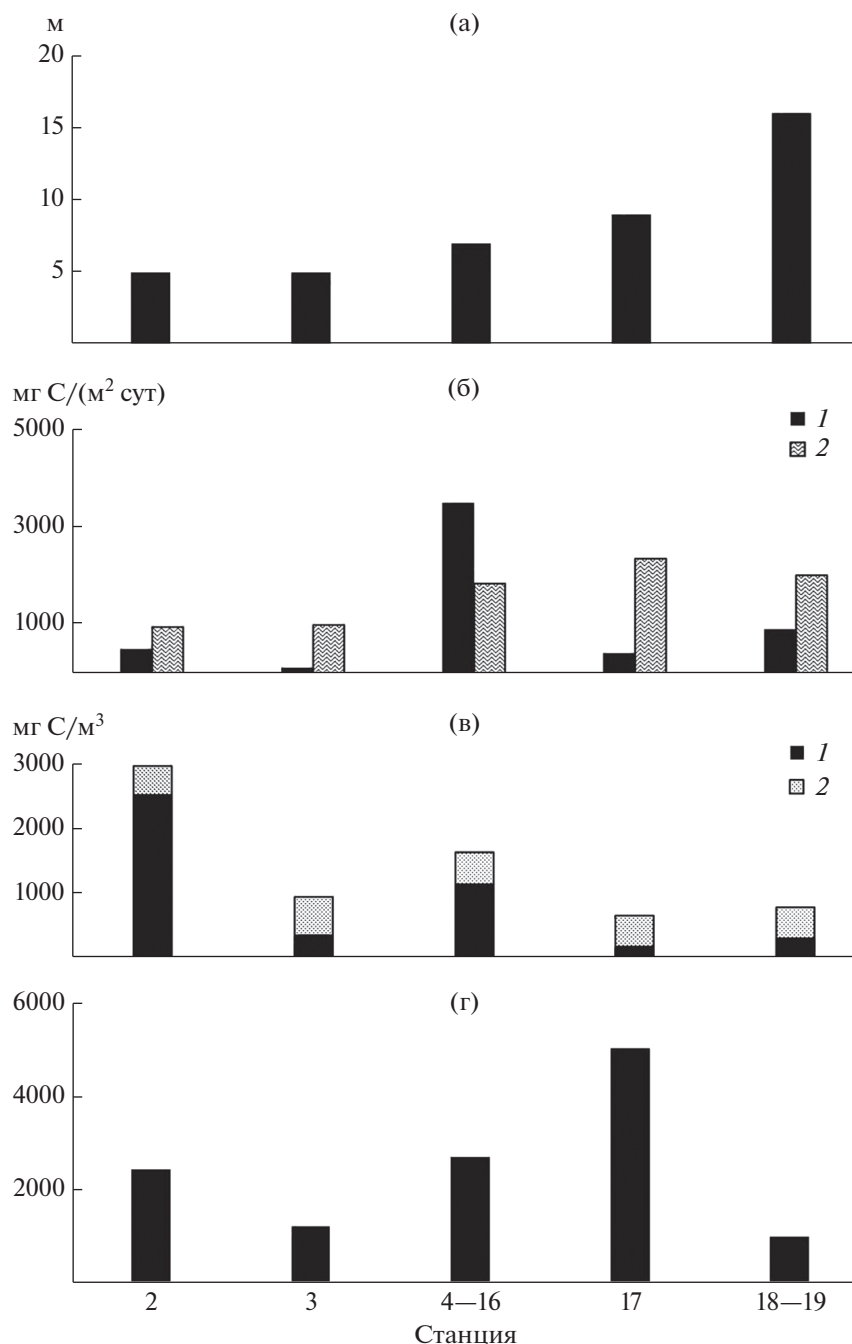


Рис. 4. Продукция и биомасса компонентов планктона Чебоксарского водохранилища на участках с различной глубиной: а – глубина; б – продукция фитопланктона (1) и бактериопланктона (2); в – биомасса фитопланктона (1), гетеротрофных организмов и вирусов (2); г – масса детритных частиц, содержащих бактерии.

характеризовало качество воды значительной части акватории Чебоксарского водохранилища как “весьма грязная”.

Выводы. В Чебоксарском водохранилище летом 2010 г. повышение температуры воды до аномально высоких значений вызвало интенсивное развитие фитопланктона и сильное “цветение” воды цианобактериями. Средняя для водохрани-

лища биомасса автотрофного и гетеротрофного компонентов планктона была значительно выше, чем в годы с обычным температурным режимом. Общая биомасса планктонного сообщества существенно превышала таковую предыдущих лет, а также отмеченную в 2010 г. в других эвтрофных водохранилищах Верхней и Средней Волги. Речной и озерный участки Чебоксарского водохра-

нилища различались по уровню развития и структуре планктонного сообщества, соотношению продукционных и деструкционных процессов. На речном участке по биомассе фитопланктон доминировал над гетеротрофным компонентом планктонного сообщества, а первичная продукция фитопланктона превышала продукцию бактериопланктона. На озерном участке, напротив, суммарная биомасса гетеротрофных организмов и вирусов преобладала над биомассой фитопланктона, бактериальная продукция – над первичной продукцией фитопланктона. Как результат, функционирование планктонного сообщества при температуре воды, превышающей обычный летний прогрев почти на 9°C, привело к ухудшению качества воды в Чебоксарском водохранилище.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий АААА-А18-118012690096-1, АААА-А18-118012690098-5 и АААА-А18-118012690106-7 при частичной поддержке Программы Российской академии наук “Биологические ресурсы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2010 г. 2011. Москва: Росгидромет.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Гидролого-гидрохимические исследования водоемов бассейна Волги. Ярославль: Филигрань. С. 16.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2011. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистемах. Ижевск: КнигоГрад.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. 2012. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // Докл. акад. наук. Т. 442. № 1. С. 133.
- Копылов А.И., Стройнов Я.В., Заботкина Е.А. и др. 2013. Гетеротрофные микроорганизмы и вирусы в реке Оке и Чебоксарском водохранилище в аномально жаркое лето 2010 года // Известия РАН. Сер. биол. № 3. С. 377.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Русских Я.В., Чернова Е.Н. 2012. Состояние фитопланктона и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермьяков. С. 138.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы различными термическими условиями // Поволж. экол. журн. № 4. С. 394.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.
- Папченков В.Г. 2012. Динамика зарастания водохранилищ Волги // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: Изд. Пермьяков. С. 214.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Ленинград: Наука.
- Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. Москва: ГЕОС.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H. et al. 2009. Lakes as sentinels of climate change // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 6 (part 2). P. 2283.
- Briand J.-F., Jacquet S., Bernard C., Humbert J.-F. 2003. Health hazards for terrestrial vertebrates from toxic cyanobacteria in surface water ecosystems // Vet. Res. V. 34. P. 361.
- Caron D.A. 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. V. 46. № 2. P. 491.
- Brookes J.D., Carey C.C. 2011. Resilience to Blooms // Science. V. 334. № 6052. P. 46.
- Chorus I., Bartram J. 1999. Toxic Cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. London: E and FN Spon.
- Gonzalez J.M., Suttle C.A. 1993. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-sized particles: ingestion and digestion // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 94. P. 1.
- Honjo M., Matzui K., Ueki M. et al. 2006. Diversity of virus-like agents killing *Microcystis aeruginosa* in a hyper-eutrophic pond // J. Plankton Res. V. 28. № 4. P. 407.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. Bd 167. S. 191.
- Landry M.R., Hassett R.P. 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton // Mar. Biol. V. 67. P. 283.
- Mineeva N.A., Litvinov A.S., Stepanova I.S., Kochetkova Yu.M. 2008. Chlorophyll content and factors affecting its spartial distribution in the Middle Volga Reservoirs // Inland Water Biology. V. 1. № 1. P. 64. <https://doi.org/10.1007/s12212-008-1010-5>
- Mooij W.M., Hülsmann S., De Senerpont L.N. et al. 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review // Aquat. Ecol. V. 39. P. 381.

- Noble R.T., Fuhrman J.A.* 1998. Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* V. 14. P. 113.
- Norland S.* 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Boca Raton: Lewis Publ. P. 303.
- O'Neil J.M., Davis T.W., Burford M.A., Gobler C.J.* 2012. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change // *Harmful Algae*. V. 14. P. 313.
- Paerl H.W., Huisman J.* 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Environ. Microbiol. Rep.* V. 1. P. 27.
- Porter K.G., Feig Y.S.* 1980. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol., Oceanogr.* V. 25. № 5. P. 943.
- Reynolds C.S.* 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: CUP.
- Schindler D.W.* 2009. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes // *Limnol., Oceanogr.* V. 54. № 6 (part 2). P. 2349.
- Sipkay Cs., Kiss K.T., Vadadi-Fülöp Cs., Hufnagel L.* 2009. Trends in research on the possible effects of climate change concerning aquatic ecosystems with special emphasis on the modeling approach // *Appl. Ecol. Environ. Res.* V. 7. № 2. P. 171.
- Tijdens M., Van de Waal D.B., Slovakova H. et al.* 2008. Estimates of bacterial and phytoplankton mortality caused by viral lysis and microzooplankton grazing in shallow eutrophic lake // *Freshwater Biol.* V. 53. P. 1126.
- The impact of climate change on European lakes. (*Aquatic Ecology Series V. 4*). 2010. Dordrecht: Springer.

Plankton Community in a Large Eutrophic Reservoir During the Period of Anomalously High Water Temperature

A. I. Kopylov¹, *, V. I. Lazareva¹, N. M. Mineeva¹, and E. A. Zabotkina¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: kopylov@ibiw.ru

The rise of temperature to anomalously high values for the Middle Volga (27–29°C) in the Cheboksary Reservoir in summer 2010 caused a significant increase (2–14 times) in the biomass of some plankton components (phytoplankton, bacterioplankton, protozoans, and zooplankton) and the community as a whole. The total plankton biomass reached the record value of 3 g C/m³ for deep-water parts in the Upper and Middle Volga. Cyanobacterial bloom of water was observed in the most area of the reservoir. Differences in the structure of the plankton community, bacterioplankton to phytoplankton production ratio were found between riverine and lacustrine parts of the reservoir. Autotrophic (in the riverine part) and heterotrophic (in the lower lacustrine part) stages of the plankton community development were observed simultaneously in different parts of the reservoir. Functioning of the plankton community at water temperature which exceeded usual summer heating almost by 9°C led to deterioration of water quality in the reservoir.

Keywords: plankton community structure, Cheboksary water reservoir, abnormally high water temperature