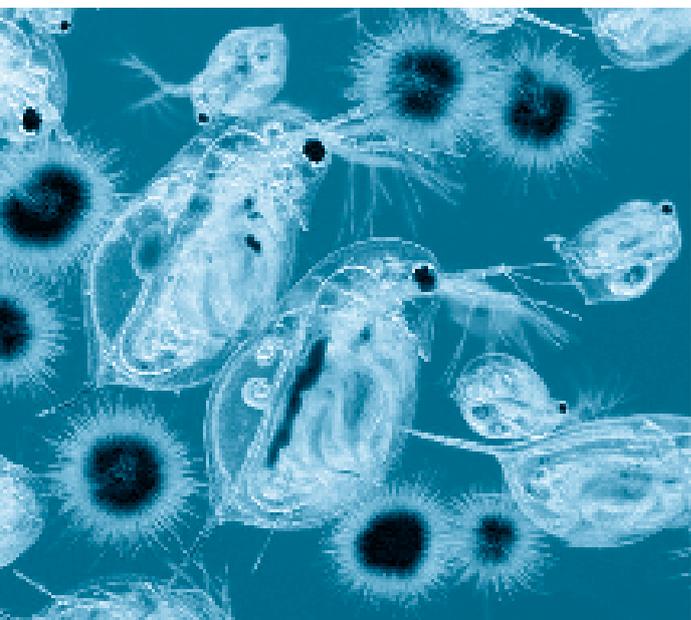


ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА

как показатель СОСТОЯНИЯ

ЭКОСИСТЕМЫ РЫБИНСКОГО

ВОДОХРАНИЛИЩА



По данным сезонных наблюдений 2006 г., выполненных после 25-летнего перерыва на всей акватории Рыбинского водохранилища, дается характеристика продуктивности фитопланктона в сравнении с аналогичными данными предыдущих лет. Среднее за май–октябрь содержание хлорофилла $13,6 \pm 1,8$ мкг/л и первичная продукция $1,49 \pm 0,17$ мг O_2 /(л·сут) или $1,94 \pm 0,21$ г O_2 /(м²·сут) укладываются в пределы межгодовых колебаний и соответствуют умеренно эвтрофному статусу. Полученные результаты продолжают многолетний ряд наблюдений, характеризую состояние и направленность изменений основного продуцента автохтонного органического вещества в экосистеме крупного искусственного водоема, испытывающего влияние природных и антропогенных факторов.

Введение

Водоохранилища представляют собой биогеосистемы, предназначенные для производства воды, качество которой должно обеспечивать нормальное функционирование водных и наземных экосистем [1]. Для контроля их экологического состояния необходимы многолетние исследования их биологической продуктивности, основу которой в крупных озерах и водохранилищах составляет первичная продукция фитопланктона.

Рыбинское вдхр., расположенное в подзоне южной тайги ($58^{\circ}00' - 59^{\circ}05'$ СШ, $37^{\circ}28' - 39^{\circ}00'$ ВД), является третьей ступенью волжского каскада и относится к крупным (площадь 4500 км²) относительно мелководным (средняя глубина 5,6 м) водоемам замедленного водообмена. Водоохранилище характеризуется сложной морфометрией и

Н.М. Минеева*,
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник,
ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской академии наук

сложной гидрологической структурой, его акваторию подразделяют на четыре разнородных участка (плеса), занятых водными массами со специфическими гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками. Три плеса расположены по затопленным руслам основных притоков — рек Волги, Мологи и Шексны, сток которых формируется под влиянием различающихся природно-климатических условий и освоенности водосборного бассейна. Речные воды постепенно трансформируются в водную массу собственно водохранилища, занимающую его обширную озеровидную центральную часть — Главный плес [2].

С середины XX столетия на шести постоянных станциях центральной части Рыбинского вдхр. ведутся регулярные исследования продуктивности фитопланктона. Однако лишь дважды за весь многолетний период (в 1970–1971 и 1981–1982 гг.) сетка станций была расширена, и сезонные наблюдения охватывали всю акваторию водохранилища (рис. 1), позволяя воссоздать

*Адрес для корреспонденции: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru



Рис. 1. Схема расположения станций наблюдения в плесах Рыбинского водохранилища.

полную картину функционирования его экосистемы [3–5]. В 2006 г. после длительного перерыва были выполнены съемки по этой же сетке станций. Цель нашей работы состоит в оценке современного уровня и анализе многолетних изменений продуктивности фитопланктона водохранилища как показателя состояния его экосистемы.

Таблица 1
Содержание Хл *a* (мкг/л) в плесах Рыбинского водохранилища в 2006 г.

Плес	Май	Август	Октябрь	Вегетационный сезон
Волжский	6,9±4,8	17,8±8,7	2,8±1,9	9,2±3,9
Главный	10,0±1,4	17,8±2,9	20,4±7,8	15,9±2,7
Шекснинский	10,3±4,2	14,8±5,8	8,6±4,8	11,2±2,6
Моложский	6,4±1,1	7,8±1,6	8,6±3,9	7,6±1,2
Все водохранилище	9,2±1,2	15,9±2,2	13,7±4,3	12,9±1,6

Примечание. Здесь и в табл. 2 приведены средние показатели со стандартной ошибкой.

Полевой материал собран в комплексных экспедициях ИБВВ РАН в мае, августе и октябре 2006 г. Пробы отбирали метровым батометром типа Элморка из верхнего (0–2 м) слоя воды, соответствующего фотической зоне. Определяли содержание фотосинтетических пигментов стандартным спектрофотометрическим методом [6], интенсивность фотосинтеза (A_{max}) и деструкции (R) кислородным скляночным методом при суточном экспонировании склянок в палубном инкубаторе с заборной водой [7]. Интегральную (под квадратным метром) первичную продукцию (ΣA) получали умножением A_{max} на прозрачность воды на станции, интегральную деструкцию (ΣR) – умножением R на среднюю глубину водоема [4].

Результаты и их обсуждение

Полученные данные продолжают ряд многолетних наблюдений за составом и продуктивностью фитопланктона Рыбинского водохранилища. [5], на всей акватории которого в 2006 г. развивались полидоминантные комплексы с преобладанием диатомовых и синезеленых водорослей. Виды *Asterionella formosa* Hass., *Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim., *A. islandica* (O.Müll.) Sim., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. отмечаются в составе этих комплексов на протяжении всего периода наблюдений, начавшихся в 1954 г. Среди доминантов отмечены также виды-вселенцы: *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge, которая встречалась на отдельных участках водоема с 1955 г., и *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust., встречающийся с 1993 г. [8].

Содержание хлорофилла *a* (Хл *a*) – показателя развития водорослей и трофического состояния водоема, составляло 2,1–18,5 мкг/л в мае 2006 г., 6,2–30,9 мкг/л в августе и 0,8–66 мкг/л в октябре. Около 35 % всех величин заключено в интервале 3–10 мкг/л и 33 % – 10–15 мкг/л. Сезонные изменения Хл *a* определяются абиотическими условиями (температурой воды, содержанием биогенных элементов, поступлением солнечной энергии, гидродинамическим режимом) и сезонной сукцессией фитопланктона. По данным многолетних наблюдений сезонная динамика Хл *a* в Рыбинском водохранилище характеризуется весенним, летним, а в

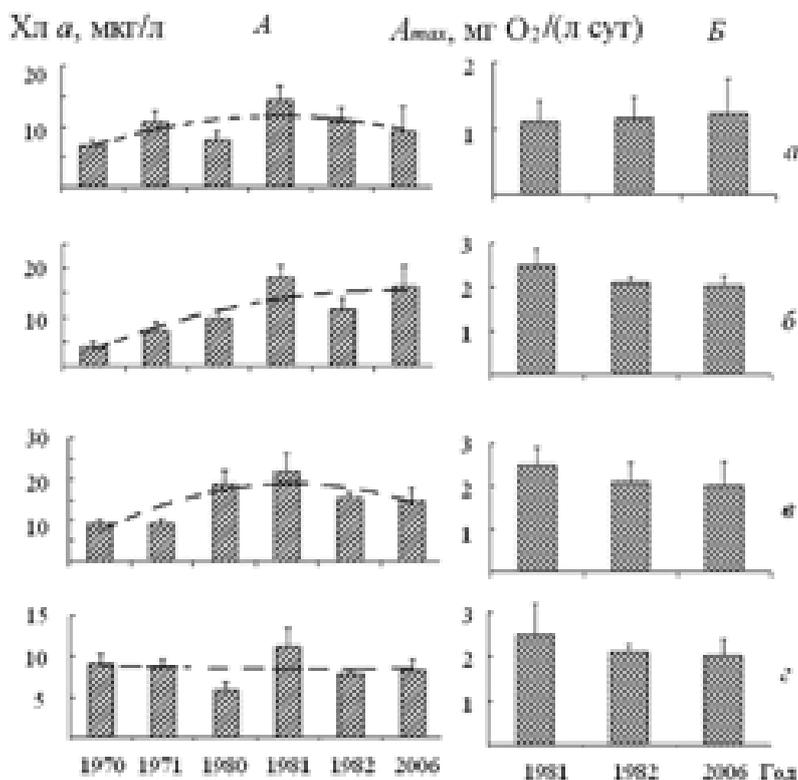


Рис. 2. Многолетние изменения содержания Хл α (А) и интенсивности фотосинтеза (Б) в плесах Рыбинского вдхр.: а – Волжский, б – Главный, в – Шекснинский, г – Моложский (средние за вегетационный сезон величины со стандартной ошибкой; пунктир – линия тренда; данные 1970–1971 гг. приведены по [5], 1980–1982 гг. – по [3, 4]).

отдельные годы еще и осенним максимумами [3, 5], что типично для мезотрофных и слабо эвтрофных водоемов умеренной зоны. Периоды исследования 2006 г. приурочены к интенсивно идущему весеннему прогреву, когда температура воды превысила $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, и начавшемуся в середине лета охлаждению водной толщи при температуре $18\text{--}19\text{ }^{\circ}\text{C}$. Судя по среднему для сроков содержанию Хл α (табл. 1), в конце мая отмечен спад вегетации весеннего фитопланктона, а в августе и на отдельных участках в октябре — его максимумы. Распределение концентрации Хл α по акватории водоема характеризуется умеренной степенью изменчивости весной и летом (коэффициенты вариации средних $C_v \sim 50\%$), но становится более дискретным осенью ($C_v > 100\%$).

Первичная продукция изменялась в пределах $0,45\text{--}3,77\text{ мг О}_2/(\text{л}\cdot\text{сут})$ или $0,49\text{--}4,67\text{ г О}_2/(\text{м}^2\cdot\text{сут})$ весной и летом, но значительно снижалась осенью до $0,12\text{--}0,87\text{ мг О}_2/(\text{л}\cdot\text{сут})$ и $0,18\text{--}1,21\text{ г О}_2/(\text{м}^2\cdot\text{сут})$. Половина

всех величин A_{max} ограничена $1\text{--}3\text{ мг О}_2/(\text{л}\cdot\text{сут})$. Интенсивность первичного продуцирования связана как с развитием альгоценозов, так и с внешними условиями. Между A_{max} и содержанием Хл α в мае и августе наблюдается тесная корреляция ($r = 0,85$ и $0,91$, $P < 0,05$). В октябре эта связь становится слабее ($r = 0,38$) за счет того, что при низкой освещенности снижается фотосинтетическая активность фитопланктона. Суточные ассимиляционные числа в мае и августе в среднем составили 231 ± 10 и $124 \pm 10\text{ мг О}_2/\text{мг Хл}$, а в октябре снизились до $66 \pm 20\text{ мг О}_2/\text{мг Хл}$.

Интенсивность окислительных процессов была ниже интенсивности продукционных (табл. 2) в среднем для водоема в 5 раз весной, в 3,2 раза летом и в 2,5 раза осенью. На отдельных станциях эти различия были 6–9-ти кратным. Деструкция органического вещества в столбе воды весной соизмерима с интегральной первичной продукцией ($\Sigma A/\Sigma R = 1,2 \pm 0,1$), а летом и осень превосходила ее ($\Sigma A/\Sigma R = 0,8 \pm 0,1$ и $0,6 \pm 0,2$).

Участки водохранилища существенно различались динамикой развития и первичной продукцией фитопланктона (табл. 1, 2). Повышенным содержанием Хл α , присущим эвтрофным водам, а также более интенсивным фотосинтезом характеризовались Главный и Шекснинский плесы, более низкие показатели отмечены в Волжском плесе, минимальные — в Моложском. Содержание Хл α в Моложском плесе мало менялось в зависимости от сезона, тогда как в Волжском и Шекснинском плесах оно возрастало от весны к лету и снижалось осенью. В Главном плесе наблюдалось увеличение концентрации Хл α в течение всего вегетационного сезона. Интенсивность фотосинтеза в Волжском плесе увеличивалась от весны к лету, в Моложском плесе, напротив, снижалась, а в Главном и Шекснинском плесах сезонные изменения A_{max} были незначительными.

Анализ многолетних данных показывает, что в 2006 г. среднее содержание Хл α в Волжском плесе стало ниже, чем в 1980-е гг. и близким к таковому начала 1970-х гг. В Главном и Моложском плесах оно сопоставимо с величинами 1982–1984 гг., а в Шекснинском плесе средняя концентрация Хл α в плесе выше, чем в начале 70-х, но ниже, чем в начале 80-х годов XX в. На фоне данных последних лет (1997–2003) [3] средняя концентрация Хл α в 2006 г. несколько снизились в Моложском плесе, но незначительно возросла в трех остальных (рис. 2 А).

Таблица 2

Первичная продукция (A_{\max} , ΣA) и деструкция OB (R , ΣR) в плесах Рыбинского вдхр. в 2006 г.

Плес	Май	Август	Октябрь	Вегетационный сезон
Первичная продукция				
Волжский	$\frac{1,28 \pm 0,23}{2,00 \pm 0,12}$	$\frac{2,19 \pm 1,15}{3,12 \pm 1,55}$	$\frac{0,19 \pm 0,07}{0,33 \pm 0,11}$	$\frac{1,23 \pm 0,52}{1,81 \pm 0,71}$
Главный	$\frac{2,08 \pm 0,33}{2,88 \pm 0,35}$	$\frac{2,09 \pm 0,24}{3,01 \pm 0,27}$	$\frac{0,44 \pm 0,09}{0,59 \pm 0,13}$	$\frac{1,56 \pm 0,23}{2,12 \pm 0,32}$
Шекснинский	$\frac{2,44 \pm 0,62}{2,11 \pm 0,50}$	$\frac{2,04 \pm 0,59}{2,25 \pm 0,82}$	$\frac{0,42 \pm 0,19}{0,56 \pm 0,27}$	$\frac{2,02 \pm 0,56}{2,10 \pm 0,53}$
Моложский	$\frac{1,19 \pm 0,64}{1,51 \pm 0,68}$	$\frac{0,60 \pm 0,15}{0,70 \pm 0,20}$	$\frac{0,49 \pm 0,19}{0,65 \pm 0,23}$	$\frac{1,05 \pm 0,38}{1,38 \pm 0,52}$
Все водохранилище	$\frac{1,93 \pm 0,24}{2,42 \pm 0,25}$	$\frac{1,90 \pm 0,24}{2,56 \pm 0,33}$	$\frac{0,40 \pm 0,07}{0,55 \pm 0,09}$	$\frac{1,49 \pm 0,17}{1,94 \pm 0,21}$
Деструкция				
Волжский	$\frac{0,20 \pm 0,05}{1,13 \pm 0,29}$	$\frac{0,69 \pm 0,30}{3,84 \pm 1,68}$	$\frac{0,46 \pm 0,06}{2,58 \pm 0,34}$	$\frac{0,45 \pm 0,13}{2,52 \pm 0,73}$
Главный	$\frac{0,46 \pm 0,08}{2,60 \pm 0,43}$	$\frac{0,65 \pm 0,09}{3,66 \pm 0,50}$	$\frac{0,28 \pm 0,06}{1,55 \pm 0,32}$	$\frac{0,47 \pm 0,06}{2,64 \pm 0,33}$
Шекснинский	$\frac{0,50 \pm 0,09}{2,82 \pm 0,53}$	$\frac{0,79 \pm 0,36}{4,44 \pm 2,02}$	$\frac{0,23 \pm 0,08}{1,31 \pm 0,47}$	$\frac{0,65 \pm 0,20}{3,61 \pm 1,12}$
Моложский	$\frac{0,26 \pm 0,04}{1,47 \pm 0,21}$	$\frac{0,31 \pm 0,01}{1,73 \pm 0,08}$	$\frac{0,11 \pm 0,04}{0,62 \pm 0,22}$	$\frac{0,28 \pm 0,07}{1,58 \pm 0,39}$
Все водохранилище	$\frac{0,41 \pm 0,050}{2,30 \pm 0,29}$	$\frac{0,64 \pm 0,09}{3,58 \pm 0,50}$	$\frac{0,27 \pm 0,04}{1,51 \pm 0,23}$	$\frac{0,46 \pm 0,05}{2,58 \pm 0,26}$

Примечание. Над чертой A_{\max} и R , мг O_2 /(л·сут); под чертой ΣA и ΣR , г O_2 /(м²·сут).

В целом, в начале 70-х гг. XX в., когда водохранилище находилось на мезотрофной ступени развития [3], повышенным обилием фитопланктона характеризовались три речных плеса. В начале 80-х гг. при более интенсивной вегетации водорослей среднее содержание Хл *a* в Волжском и Главном плесах сравнялось, а в Шекснинском стало максимальным. Последнее, вероятно, было результатом повышенного поступления биогенных веществ со сточными водами Череповецкого промышленного комплекса [9]. Трофическое состояние всего водоема в этот период оценивалось как эвтрофное [3]. В 1990-е гг. трофия Шекснинского плеса и всего водохранилища понизилась. Что касается центральной части водохранилища Главного плеса, то одним из факторов, способствующим образованию устойчивых скоплений фитопланктона, служит крупномасштабная циркуляция вод, формирую-

щаяся при различных гидрометеорологических условиях [10].

Анализ частоты встречаемости концентрации Хл *a* свидетельствует о преобладании в водохранилище мезотрофных и умеренно эвтрофных вод, и общая картина 2006 г. сходна с таковой начала 1970-х гг. и конца 1990-х гг. В начале 1980-х гг. преобладающими были воды эвтрофного типа с содержанием Хл *a* 15–20 мкг/л. Для всего водохранилища среднее содержание Хл *a* стало ниже по сравнению с 80-ми и началом 90-х гг., оставаясь неизменным на фоне 1997–2003 гг. [3, 5]. Судя по многолетним данным, в водохранилище чередуются периоды низкого и высокого обилия фитопланктона. Многолетние изменения происходят под влиянием многих факторов среды, среди которых большое значение имеют региональные и глобальные климатические процессы, связанные с ними условия водности, антропогенное воздействие [11]. Из всех продукционных показателей фитопланктона содержание Хл *a* наиболее чутко реагирует на флуктуации внешних условий. Общий уровень первичного продуцирования более стабилен и остается неизменным по сравнению с началом 80-х гг. XX в. (рис. 2 Б). Интенсивность продукционных процессов в 2006 г. сопоставима с таковой в годы с невысокой продуктивностью фитопланктона. Так, средняя за сезон интенсивность фотосинтеза в 1982 г. составила $1,32 \pm 0,12$ мг O_2 /(л·сут), в мае 1992 г. — $1,90$ мг O_2 /(л·сут), в разгар лета 1989–1995 гг. — $1,22$ – $3,32$ мг O_2 /(л·сут) [4]. Соотношение интегральной первичной продукции и деструкции отражает типичную для волжских водохранилищ гетеротрофную направленность функционирования планктонного сообщества: в экосистеме, получающей приток аллохтонного органического вещества $\Sigma A/\Sigma R < 1$ [4]. В периоды активно идущего фотосинтеза (май) может наблюдаться автотрофная фаза (в Волжском и Главном плесах $\Sigma A/\Sigma R > 1$).

Ключевые слова: фитопланктон, хлорофилл, первичная продукция, Рыбинское водохранилище

Заключение

Сезонные наблюдения, выполненные после 25-летнего перерыва на всей акватории Рыбинского вдхр., позволили оценить современное состояние и проследить многолетние изменения показателей продуктивности фитопланктона крупного искусственного водоема. При широком диапазоне концентраций Хл *a* (1–66 мкг/л) и интенсивности фотосинтеза (0,1–3,8 мг O_2 /

(л-сут)), 68 % всех значений Хл *a* заключены в интервале от 3 до 15 мкг/л, а половина всех величин A_{\max} — от 1 до 3 мг O_2 /(л-сут). В водохранилище преобладают мезотрофные и умеренно эвтрофные воды, и общая картина 2006 г. сходна с таковой начала 70-х и конца 90-х гг. XX в. В течение многолетнего периода наблюдений показатели продуктивности фитопланктона не претерпели существенных изменений и укладываются в пределы межгодовых колебаний. По среднему за вегетационный сезон содержанию Хл *a* $12,9 \pm 1,6$ мкг/л и интенсивности фотосинтеза $1,49 \pm 0,17$ мг O_2 /(л-сут) Рыбинское водхр. характеризуется как умеренно эвтрофное при более высокой трофности Главного и Шекснинского плесов, более низкой — Волжского и Моложского.

Автор выражает искреннюю благодарность студентке Нижегородского государственного университета О.В. Суховой за определение под руководством д.б.н. профессора А.Г. Оханкина качественного состава фитопланктона.

Литература

1. Авакян А.Б. Водохранилища — феномен XX столетия // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ / Под ред. Е.И. Извекова, А.С. Литвинова, В.К. Голованова. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. С. 7–17.
2. Рыбинское водохранилище и его жизнь / Под ред. Б.С. Кузина. Л.: Наука, 1972. 364 с.
3. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.

4. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
5. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. В.Н. Паутовой, Г.С. Розенберга. Тольятти: Изд-во Самарского науч. центра РАН, 1999. 264 с.
6. Report of SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments // Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology. Montreux: UNESCO, 1966. P. 9–18.
7. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
8. Корнева Л.Г. Современные инвазии планктонных диатомовых водорослей в бассейне р. Волги и их причины // Биол. внутр. вод. 2007. №1. С. 30–39.
9. Минеева Н.М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище / Н.М. Минеева, С.М. Разгулин // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, №6. С. 218–223.
10. Поддубный С.А. Влияние горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище / С.А. Поддубный, Л.Г. Корнева, Н.М. Минеева // Водные ресурсы. 1990. №2. С. 148–153.
11. Лазарева В.И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ / Под ред. Е.И. Извекова, А.С. Литвинова, В.К. Голованова. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. С. 162–177.

N. M. Mineeva

PRIMARY PRODUCTION OF PHYTOPLANKTON AS AN ENVIRONMENTAL INDEX FOR THE RYBINSK RESERVOIR

According to data obtained for whole water area of the Rybinsk reservoir in 2006 (after pause of 25 years) a characteristic of phytoplankton production is given compared with data for previous years. Average values (for May–October period) of chlorophyll content and primary production were defined to be 13.6 ± 1.8 $\mu\text{g/L}$ and 1.49 ± 0.17 $\text{mg } O_2 / (\text{L} \cdot \text{day})$ respectively. These induces are in interannual fluctuation limits and demonstrate eutrophic state of the reservoir. Obtained results continue a long-term record determining a state and a change direction of the main producer of autochthonous organic matter in an artificial reservoir anthropogenic and natural exposed.

Key words: phytoplankton, chlorophyll, primary production, Rybinsk reservoir