

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ (2005–2016 гг.)

© 2019 г. Н. М. Минеева*

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

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

Поступила в редакцию 03.10.2017 г.

После доработки 12.11.2017 г.

Принята к публикации 18.12.2017 г.

Приведены данные о составе, содержании и межгодовой динамике фотосинтетических пигментов в воде водохранилищ Верхней Волги в летний период 2005, 2012–2016 гг., продолжающие ряды многолетних наблюдений. При среднем содержании хлорофилла *a* (Хл *a*) от 13.1 ± 1.4 до 52.5 ± 2.7 мкг/л (Иваньковское водохранилище) и от 7.6 ± 1.6 до 27.5 ± 2.5 мкг/л (Угличское водохранилище) отмечено его увеличение после аномально жаркого 2010 г. Рассмотрены межгодовые изменения Хл *a* в зависимости от температуры воды, а также чисел Вольфа и индекса Северо-Атлантического Колебания (САК), влияние которых на продуктивность фитопланктона характеризуют как косвенное. Содержание Хл *a* в Иваньковском водохранилище, сохраняющем эвтрофный статус, не выходит за рамки многолетних колебаний. В Угличском водохранилище выявлен рост абсолютного и относительного количества Хл *a*, свидетельствующий о возросшей роли синезеленых водорослей в составе фитопланктона и переходе водохранилища в разряд эвтрофных.

Ключевые слова: фотосинтетические пигменты, многолетние изменения, факторы среды, Иваньковское и Угличское водохранилища

DOI: 10.1134/S0320965219020104

ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтетические пигменты, характеризующие развитие и функционирование альгоценозов, а также состояния водной среды, широко используются в гидробиологических наблюдениях. Основной пигмент зеленых растений Хл *a* служит маркером продукционных возможностей водорослей, их биомассы, а также трофического статуса водных объектов. Пигменты относятся к высокоинформативным интегральным показателям автотрофных сообществ, чутко реагирующим на изменения внешней среды. Поскольку индикаторной значимости сообществ в последнее время уделяют пристальное внимание [38], данные по фотосинтетическим пигментам продолжают оставаться востребованными и актуальными, особенно в современных условиях усиливающегося антропогенного пресса и климатических изменений [1]. Под влиянием глобальных и региональных факторов в экосистеме происходят процессы, для анализа и прогноза которых необходимы многолетние наблюдения. Исследования пигментов в воде водохранилищ Верхней Волги были начаты в середине XX в. и с разной периодичностью проводились в 1960–1990-х годах [3, 5, 10–13, 15–18,

21, 24, 25, 27]. В последнее десятилетие эти наблюдения были продолжены, и к настоящему времени накоплены новые данные, продолжающие и дополняющие многолетние ряды.

Цель работы — анализ состава, содержания и многолетней динамики фотосинтетических пигментов в воде водохранилищ Верхней Волги для оценки современного состояния водоемов и направлениях происходящих в экосистеме сукцессионных изменений в зависимости от факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран на Иваньковском и Угличском водохранилищах (Верхняя Волга) в летний период 2005, 2012–2016 гг. Процедура отбора проб и их первичная обработка описаны ранее [17, 18]. Пигменты определяли в тотальных (0 м — дно) пробах воды стандартным спектрофотометрическим методом [43]. Рассчитывали концентрацию Хл *a*, *b*, *c*, феофигментов и растительных каротиноидов по формулам, приведенных в ранних работах [32, 36, 41], а также относительное содержание продуктов распада хлорофилла феофигментов (процент суммы с “чистым” Хл *a*) и отношение

Таблица 1. Абиотические характеристики и содержание Хл *a* в водохранилищах Верхней Волги в августе каждого года наблюдения

Год (август)	Температура, °С	Прозрачность, м	Цветность, град	Хл <i>a</i> , мкг/л	
				пределы	среднее
	Иваньковское водохранилище				
2005	19.8 ± 0.1 (2)	0.9 ± 0.09 (32)	70 ± 8 (38)	7.2–25.0	13.1 ± 1.4 (40)
2012	23.2 ± 0.2 (3)	0.8 ± 0.03 (19)	40 ± 1 (9)	15.1–71.9	34.9 ± 2.9 (42)
2013	23.5 ± 0.2 (2)	0.9 ± 0.03 (7)	50 ± 3 (16)	14.0–34.9	20.4 ± 2.8 (35)
2014	21.6 ± 0.4 (6)	0.7 ± 0.08 (34)	30	23.7–104	52.5 ± 2.7 (47)
2015	21.3 ± 0.2 (15)	0.9 ± 0.05 (17)	40 ± 4 (34)	15.5–37.2	26.4 ± 3.3 (32)
2016	21.7 ± 0.2 (3)	0.6 ± 0.06 (32)	70 ± 8 (35)	6.7–36.6	20.7 ± 3.7 (57)
	Угличское водохранилище				
2005	20.2 ± 0.1 (2)	1.1 ± 0.08 (23)	50	1.1–20.5	7.6 ± 1.6 (69)
2012	23.0 ± 0.2 (3)	0.8 ± 0.03 (15)	40 ± 1 (8)	12.9–37.2	20.3 ± 1.8 (35)
2013	22.4 ± 0.2 (3)	0.8 ± 0.04 (17)	50 ± 2 (13)	9.6–40.5	19.3 ± 3.4 (51)
2014	21.5 ± 0.2 (3)	0.9 ± 0.04 (14)	30	11.3–38.4	27.5 ± 2.5 (26)
2015	20.9 ± 0.3 (4)	0.8 ± 0.06 (18)	45 ± 1 (6)	15.5–37.2	26.4 ± 3.3 (32)
2016	23.6 ± 0.2 (2)	0.8 ± 0.05 (13)	40 ± 1 (6)	1.1–32.3	17.7 ± 3.0 (47)

Примечание. Даны средние величины со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации, %.

оптических плотностей ацетонового экстракта в максимумах поглощения каротиноидов и Хл *a* (E_{480}/E_{664}).

Первая и вторая ступени Волжского каскада – Иваньковское и Угличское водохранилища – расположены в подзоне хвойно-широколиственных лесов между 56°51' и 57°32' с.ш., 35°55' и 38°20' в.д. Это крупные (327 и 249 км² соответственно) относительно мелководные (средняя глубина 3.4 и 5.0 м) водоемы сезонного регулирования стока с высокими показателями интенсивности водообмена (Иваньковское – 10.6 и Угличское – 10.1 год⁻¹) и удельного водосбора (Иваньковское – 125, Угличское – 241). Оба водохранилища характеризуются высоким содержанием основных биогенных веществ – соединений фосфора и азота [27]. Водохранилища существенно различаются по степени зарастания высшей водной растительностью, занимающей ~5% акватории в Угличском водохранилище и 23% в Иваньковском [42].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Период наблюдения относится к многоводной фазе колебаний общей увлажненности [8]. Средняя температура воды в обоих водохранилищах (21.9°C) была выше наблюдаемой нами в 1995–2003 гг. [18] и существенно выше средних многолетних показателей для августа [27]. Минимальная температура, отмеченная в 2005 г., также выше многолетнего минимума, а максимальная (в 2012 и 2013 гг. в Иваньковском, 2012 и 2016 гг. в Угличском) укладывается в рамки многолетних

максимумов. Средняя прозрачность воды изменялась в пределах 0.6–0.9 м в Иваньковском водохранилище и 0.8–1.1 м в Угличском, цветность варьировало от 30 до 70 град. Абиотические показатели мало менялись по акватории водохранилищ – в Иваньковском водохранилище коэффициенты вариации (C_v) для температуры <20%, для цветности и прозрачности <40%; в Угличском водохранилище C_v не превышали 23% для прозрачности и 10% для температуры и цветности (табл. 1).

Содержание основного фотосинтетического пигмента Хл *a* в Иваньковском водохранилище в разные годы изменялось от 7–15 до 25–72 мкг/л, а в 2014 г. нижнее и верхнее значения выросли до 24 и 104 мкг/л соответственно. Более 70% всех величин заключены в пределы 15–50 мкг/л, соответствующие водам эвтрофного и гипертрофного типов, медиана для всего массива данных ($n = 82$) составила 26.5 мкг/л. В Угличском водохранилище содержание Хл *a* было ниже, чем в Иваньковском, и изменялось от 1–15 до 20–40 мкг/л. Диапазон наиболее часто встречаемых величин (~50%) ограничивался 15–30 мкг/л, что соответствует водам эвтрофного типа, медиана для всего ряда наблюдений была 18.3 мкг/л ($n = 68$) (рис. 1, табл. 1). Распределение концентрации пигмента по акватории обоих водохранилищ характеризовалось умеренной степенью неоднородности, коэффициенты вариации не превышали 69%. Повышенное обилие фитопланктона в Иваньковском водохранилище, как и раньше, отмечено в Шошинском плесе и сопредельной с ним акватории, в Угличском водохранилище – на среднем

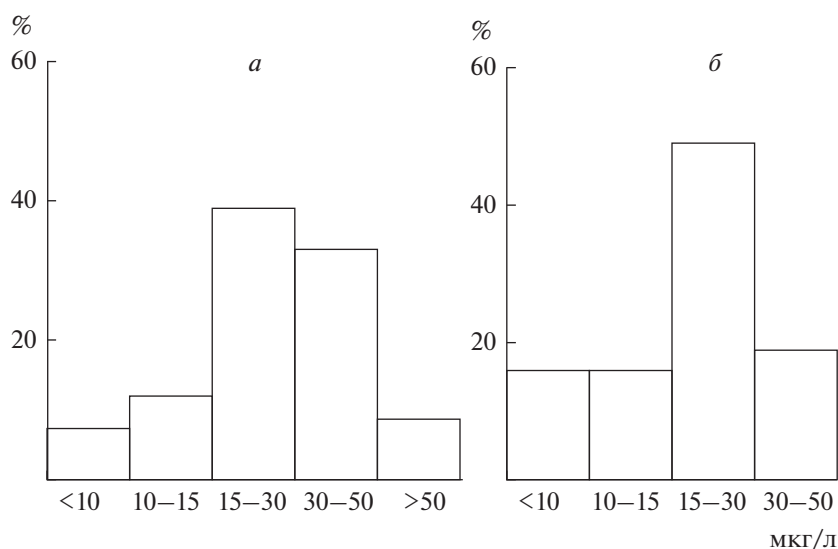


Рис. 1. Частота встречаемости концентрации хлорофилла *a* (% общего числа наблюдений *n*) в водохранилищах Верхней Волги в 2005, 2012–2016 гг. *a* – Иваньковское (*n* = 82), *б* – Угличское (*n* = 68).

участке, принимающем воды основных притоков (рек Медведица и Нерль) и/или в верхней части, куда поступают воды из Иваньковского водохранилища.

Суммарное содержание хлорофиллов соизмеримо и тесно связано с содержанием Хл *a* ($R^2 = 0.99$), который преобладал в общем фонде зеленых пигментов. Относительное количество Хл *a* на отдельных станциях в большинстве случаев было от ~80 до >95% суммы хлорофиллов *a*, *b*, *c* (в среднем 77–90%). Средняя доля дополнительных хлорофиллов колебалась от 2 до 7% для Хл *b* и от 7 до 16% для Хл *c* (табл. 2). На отдельных станциях отмечен более низкий процент Хл *a* (50–70%): в Угличском водохранилище (2005 г.) – в районе г. Кимры и перед плотиной, в Иваньковском (2016 г.) – у пос. Свердлово, в отшнурованном от основного русла оз. Видогощь и в Шошинском заливе. Доля Хл *b* на этих станциях увеличивалась до 9–13%, доля Хл *c* – до 20–>30%.

Содержание растительных каротиноидов (К) было 5.0–83.9 мкSPU/л в Иваньковском водохранилище и 1.7–34.7 мкSPU/л в Угличском при соответствующих средних 8.0–41.0 и 5.8–22.5 мкSPU/л (табл. 2). Оно сопоставимо и тесно сопряжено с Хл *a* ($R^2 = 0.88$) и суммарным количеством зеленых пигментов ($R^2 = 0.92$). Средние значения пигментного индекса E_{480}/E_{664} колебались от 0.78 до 1.29. Пониженные величины индекса (<0.80) отмечены в 2012 г. в обоих водохранилищах и в 2015 г. в Угличском, максимальные (>1.0) – в 2016 г. Содержание феопигментов коррелировало с Хл *a* ($R^2 = 0.76$) и достигало 12–72% (в среднем 31–49%) суммарного с хлорофиллом количества (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Под влиянием глобальных климатических и региональных факторов в водной экосистеме происходят изменения, для анализа и прогноза которых необходимы многолетние наблюдения. Исследования растительных пигментов в водохранилищах Верхней Волги периодически проводят с середины прошлого века по настоящее время. Результаты показывают, что диапазон концентраций Хл *a*, отражающий динамику биомассы фитопланктона, в Иваньковском водохранилище близок к наблюдаемому в предыдущие годы [18]. В Угличском водохранилище, начиная с 2012 г., он стал существенно шире за счет роста максимальных величин. Предельное содержание Хл *a* в каждом водохранилище в отдельные сроки различалось незначительно (в 2.4–5.5 раз) при коэффициентах вариации 26–57%. Лишь в Угличском водохранилище при низкой концентрации Хл *a* в 2005 г. выявлена существенная (в 19 раз) разница из-за локального подъема на одной станции в устье р. Нерль.

В летний период при максимальном прогреве водной толщи в пигментном фонде, как правило, отмечается высокое относительное содержание Хл *a*, обусловленное вегетацией синезеленых водорослей, которые не содержат дополнительных хлорофиллов. Средний для сроков наблюдения процент Хл *a* (табл. 2) в Иваньковском водохранилище не изменился по сравнению с данными 1994–2003 гг. [18], а в Угличском водохранилище заметно вырос. Соответственно, вклад в состав зеленых пигментов Хл *b* (компонента зеленых и эвгленовых водорослей) и Хл *c* (компонента диатомовых, золотистых, динофитовых и криптофитовых) в первом случае остался прежним, а во втором

Таблица 2. Пигментные характеристики планктона водохранилищ Верхней Волги в период исследования

Год	Хл ($a + b + c$), мкг/л	Хл a , %	Хл b , %	Хл c , %	Каротиноиды, мкСПУ/л	E_{480}/E_{664} , отн. ед.	Феопигменты, %
Иваньковское водохранилище							
2005	7.7–27.8	81.0–93.4	1.3–10.9	5.3–8.6	5.0–16.6	0.67–0.91	18.4–45.9
	14.8 ± 1.6	88.6 ± 0.8	4.1 ± 0.7	7.4 ± 0.2	8.0 ± 0.9	0.80 ± 0.02	32.9 ± 2.0
2012	17.9–73.6	83.1–97.8	0.1–8.5	4.1–11.0	11.7–42.1	0.56–0.95	19.7–46.5
	38.5 ± 2.9	89.6 ± 0.8	3.5 ± 0.5	7.5 ± 0.3	21.1 ± 1.7	0.78 ± 0.02	30.9 ± 1.3
2013	15.9–38.0	83.7–92.0	1.1–5.9	6.8–10.4	8.3–22.4	0.77–0.96	31.3–50.4
	23.1 ± 3.0	88.1 ± 1.0	3.8 ± 0.6	8.1 ± 0.4	13.5 ± 1.9	0.85 ± 0.02	44.3 ± 2.6
2014	27.0–113	85.5–92.1	1.6–4.4	6.0–10.1	18.6–83.9	0.84–1.03	17.4–58.4
	58.3 ± 2.9	89.8 ± 0.2	2.9 ± 0.1	7.3 ± 0.1	41.0 ± 2.4	0.93 ± 0.01	34.7 ± 1.2
2015	14.1–67.4	78.3–91.7	2.0–9.7	5.2–12.0	9.0–39.7	0.73–1.11	30.9–72.1
	27.3 ± 4.7	86.9 ± 1.3	6.0 ± 0.8	7.1 ± 0.7	16.1 ± 2.7	0.87 ± 0.03	49.2 ± 4.7
2016	12.9–59.1	52.0–90.9	2.1–13.2	10.4–33.6	8.6–51.4	0.85–2.41	12.0–65.5
	26.4 ± 5.0	77.0 ± 4.6	7.0 ± 1.1	16.0 ± 3.9	18.9 ± 4.1	1.29 ± 0.16	37.5 ± 7.0
Угличское водохранилище							
2005	1.7–22.4	64.1–91.4	2.7–11.4	5.8–24.5	1.7–16.1	0.71–1.28	27.8–60.6
	8.9 ± 1.7	82.7 ± 2.5	5.4 ± 0.8	11.8 ± 1.7	5.8 ± 1.1	0.96 ± 0.06	43.6 ± 3.0
2012	13.5–40.5	84.3–95.5	0.2–6.5	4.3–9.8	7.9–23.2	0.74–0.90	25.5–47.9
	22.7 ± 1.9	89.4 ± 0.8	3.0 ± 0.5	7.6 ± 0.3	12.8 ± 1.2	0.79 ± 0.01	37.1 ± 1.9
2013	11.4–43.1	83.6–94.1	0.1–7.0	5.1–9.5	5.8–22.9	0.70–0.95	26.3–50.7
	21.3 ± 3.6	89.8 ± 1.2	2.9 ± 0.8	7.3 ± 0.5	12.1 ± 1.9	0.82 ± 0.03	41.2 ± 2.8
2014	12.7–44.7	83.4–90.3	0.1–5.1	8.3–14.0	11.3–34.7	0.92–1.19	24.8–50.3
	31.7 ± 2.9	86.9 ± 0.7	2.2 ± 0.6	10.9 ± 0.5	22.5 ± 2.1	1.05 ± 0.03	32.5 ± 2.6
2015	17.2–41.7	87.4–91.8	3.0–5.8	5.3–7.8	10.3–22.1	0.73–0.85	31.3–47.8
	28.7 ± 3.2	89.1 ± 0.5	4.2 ± 0.3	6.7 ± 0.3	16.1 ± 2.0	0.78 ± 0.01	39.6 ± 2.0
2016	16.5–38.1	82.5–91.0	2.6–7.6	6.3–11.8	10.8–26.3	0.85–1.15	33.3–65.4
	22.9 ± 2.5	86.8 ± 1.2	4.7 ± 0.7	8.9 ± 0.9	15.6 ± 1.9	1.06 ± 0.08	36.2 ± 5.7

Примечание. SPU (specific pigment unit) – единица измерения каротиноидов, близкая к 1 мг. Над чертой – пределы, под чертой – среднее со стандартной ошибкой.

стал ниже. Таким образом, качественный состав пигментов фитопланктона за годы исследования не претерпел существенной трансформации. Однако в Угличском водохранилище изменилось соотношение основного и дополнительных хлорофиллов, свидетельствуя об увеличении обилия синезеленых водорослей, которое связывают, в частности, с глобальным потеплением [33, 34, 40].

Фитопланктон обоих водохранилищ обитает при достаточном для своего развития количестве основных биогенных веществ – азота и фосфора [28] и находится в состоянии экологического благополучия. Об этом свидетельствует невысокое типичное для альгоценозов пресных вод содержание феопигментов, а также преобладание зеленых пигментов (хлорофиллов) над желтыми (каротиноидами). Эти показатели соответствуют ве-

личинам, которые статистически установлены нами для эвтрофных вод [17], относящихся по соотношению желтых и зеленых пигментов к “хлорофильному” типу.

Анализ собственных и литературных данных [3, 5, 10–13, 15–18, 21, 24, 25, 27] выявил существенные межгодовые различия среднего содержания Хл a в летнем планктоне обоих водохранилищ: 13.1–52.5 мкг/л в Иваньковском и 4.1–27.5 мкг/л в Угличском (рис. 2). На примере многолетних рядов, полученных для сопредельного Рыбинского водохранилища, показано, что такие различия связаны с гидроклиматическими особенностями лет наблюдения. Максимальное развитие водорослей отмечается обычно в маловодные годы при штилевой погоде, повышенных инсоляции и температуре воды, минимальное – при противо-

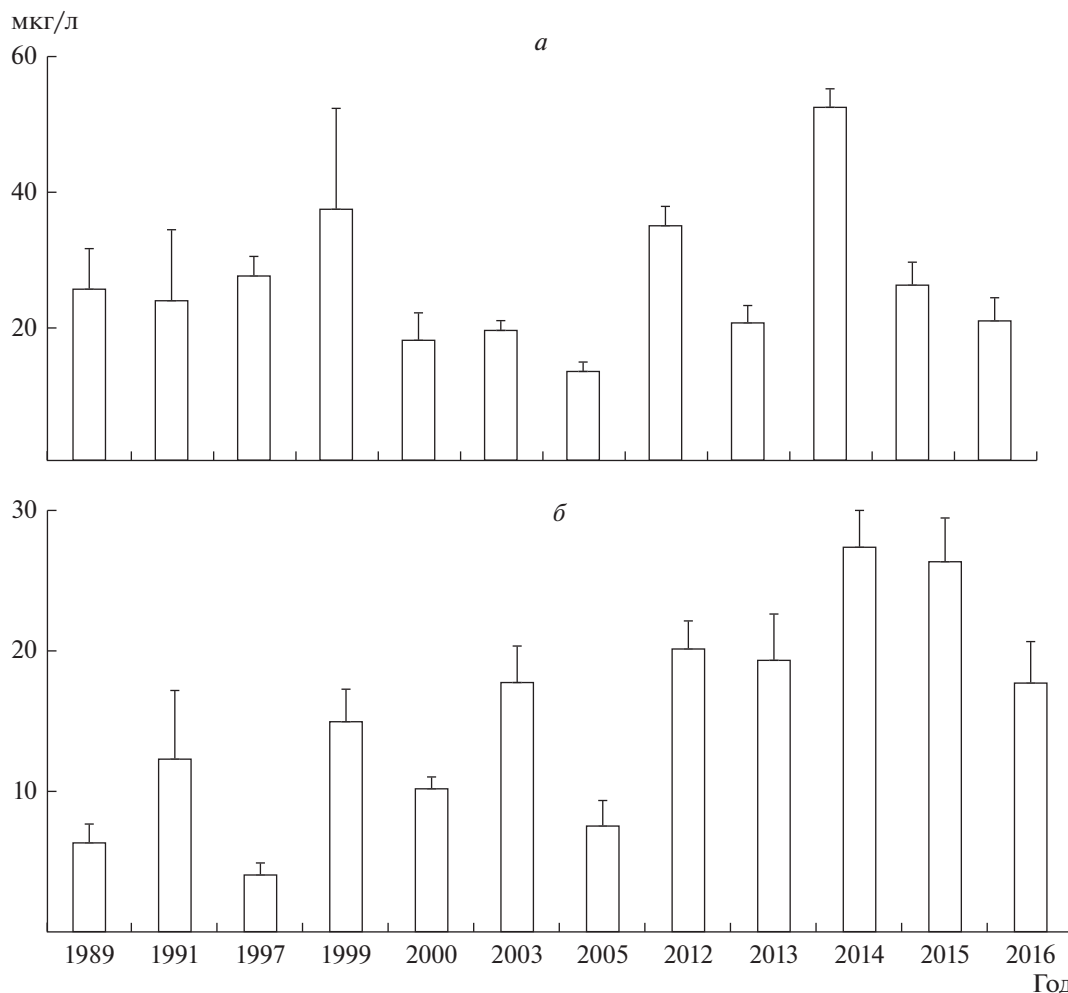


Рис. 2. Многолетняя динамика содержания хлорофилла *a* (мкг/л) в Иваньковском (а) и Угличском (б) водохранилищах в летний период (средние величины со стандартной ошибкой). Данные 1989–2003 гг. приведены по [17, 18].

положительных условиях [9, 22, 23, 37]. Действительно, нетипично высокие для Угличского водохранилища концентрации Хл *a* наблюдали при высокой температуре воды в маловодные 1999 и 2003 гг., а нетипично низкие для Иваньковского — при низкой температуре в многоводном 1998 г. [18].

Данные настоящей работы получены в основном после 2010 г., характеризовавшегося экстремальным даже на фоне глобального повышения температуры летним прогревом водной толщи водоемов. В обоих водохранилищах в 2012–2016 гг. отмечен рост Хл *a*, стимулом для которого, очевидно, послужили условия аномально жаркого лета в 2010 г. Резкий подъем Хл *a* после 2010 г. выявлен и в Рыбинском водохранилище [19]. Температура воды — один из основных факторов, определяющих обилие, географическое распространение водорослей, их временную и пространственную динамику [30, 44], поэтому при наличии погодных аномалий уделяют пристальное внимание влиянию температуры на альгоценозы [34]. Одна-

ко парный корреляционный анализ не выявил значимой связи между содержанием Хл *a* и температурой воды в двух исследуемых водохранилищах ни для исходных, ни для осредненных данных ($R^2 < 0.08$). Лишь в результате процедуры сглаживания связь усилилась, при этом в Угличском водохранилище в большей степени, чем в Иваньковском ($R^2 = 0.68$ и 0.34 соответственно). В обоих водохранилищах высокие и низкие концентрации пигмента отмечены соответственно при более высокой и более низкой температуре воды. Это наглядно демонстрируют данные, осредненные для лет наблюдения с разными температурными условиями (табл. 3). Параллельно прослеживается существенное изменение прозрачности воды, снижению которой способствует интенсивное развитие фитопланктона при повышении температуры.

Учитывая комплексное воздействие факторов среды на экосистему водоемов и трудности вы-

Таблица 3. Показатели водной толщи водохранилищ Верхней Волги при повышенном (над чертой) и пониженном (под чертой) содержании Хл *a* в летний период (по [3, 5, 10–13, 15–18, 22, 25, 26, 28] и данным автора)

Водохранилище	Хл <i>a</i> , мкг/л	Температура, °С	Прозрачность, м
Иваньковское:			
повышенное содержание Хл <i>a</i> – 1973, 1974, 1979, 1989, 1991, 1995, 1997, 2012–2016 гг.	32.9 ± 3.9	21.6 ± 0.4	0.86 ± 0.04
пониженное – 1958, 1970, 1980, 1985, 2000, 2003, 2005 гг.	14.3 ± 2.1	19.0 ± 0.7	1.03 ± 0.04
Угличское:			
повышенное содержание Хл <i>a</i> – 1979, 1999, 2003, 2012–2016 гг.	22.2 ± 1.5	21.7 ± 0.9	0.93 ± 0.07
пониженное – 1985, 1986, 1989, 1991, 1997, 2000, 2005 гг.	9.4 ± 1.5	20.7 ± 0.2	1.14 ± 0.07

Таблица 4. Коэффициенты детерминации (R^2) между содержанием хлорофилла в водохранилищах Верхней Волги, температурой воды, индексом САК и числами Вольфа

Показатель	Иваньковское		Угличское	
	1	2	1	2
Температура воды	0.04	0.34	0.07	0.68
Числа Вольфа	0.11	0.55	0.00	0.31
САК_годовые	0.00	0.74	0.00	0.79
САК_зимние	0.02	0.17	0.00	0.02

Примечание. 1 – рассчитано по исходным данным, 2 – использовано полиномиальное сглаживание. Индекс САК и числа Вольфа – по данным сайта <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/nao.shtml> и <http://www.sws.bom.gov.au/Solar/1/6>

членения влияния отдельных факторов, в публикациях последних лет анализируют связь экосистемных показателей с маркерами глобальных процессов – индексом САК и числами Вольфа [7, 14, 23, 31, 39]. САК – одна из важнейших характеристик крупномасштабной атмосферной циркуляции в северном полушарии, оказывает влияние на основные гидрометеорологические поля, в том числе на температурный режим в атлантико-европейском регионе [20, 35, 39]. С динамикой САК согласуются основные последствия современной трансформации климата для водоемов Европейской части РФ, которые проявляются в повышении температуры воды и увеличении количества осадков над водосборной площадью бассейнов [1]. Числа Вольфа – показатель солнечной активности, которая также влияет на погодно-климатические условия, в частности, наблюдаемое с XX в. потепление [4]. Солнечные циклы регулируют распределение биомассы фитопланктона в морях и океанах через процессы циркуляции вод, изменяющие световой режим и обеспеченность питательными веществами [35].

Основным методом изучения влияния САК на экологические процессы считают корреляционный анализ [39]. В Иваньковском и Угличском водохранилищах при использовании исходных данных связь продуктивности фитопланктона с САК и числами Вольфа фактически отсутствует,

однако процедура полиномиального сглаживания, как и в случае с температурой, выявляет достоверную зависимость содержания хлорофилла от обоих рассматриваемых показателей (табл. 4). Следует отметить, что для анализа связи экосистемных характеристик с САК чаще используют зимние величины индекса [7, 14], поскольку формирование летних погодных аномалий в Европе связано с аномалиями САК в зимний период [6]. Однако в нашем случае получена тесная зависимость содержания хлорофилла от годовых величин САК, что требует дальнейшего осмысления. Хотя содержание хлорофилла в двух водохранилищах изменяется несинхронно ($R^2 = 0.28$, $p < 0.05$), САК объясняет низкий и высокий процент его вариации в обоих случаях. Числа Вольфа оказывают большее влияние на фитопланктон Иваньковского водохранилища, а температура – на фитопланктон Угличского (табл. 4). Связь с 11-летним циклом солнечной активности (числами Вольфа) показана для многолетней динамики хлорофилла Рыбинского водохранилища [22, 23], динамики продуктивных по фитопланктону лет в оз. Байкал [2], развития фитопланктона оз. Красного [26].

Влияние САК на водные и наземные экосистемы объясняют изменением температурных условий, от которых зависят метаболические показатели организмов, не обладающих термической регуляцией [39]. Для основных климатических

характеристик, включая приземную температуру воздуха и температуру водной поверхности, также выявлен отклик на воздействие солнечной и геомагнитной активности, который характеризуется значительной пространственно-временной неоднородностью и носит региональный характер [4]. Согласно работе [39], воздействие САК и чисел Вольфа на продуктивность фитопланктона двух водохранилищ можно рассматривать или как косвенное, или как интегральное (кумулятивное). Аналогичным образом трактуется связь с глобальными процессами экосистемных показателей разнотипных озер Английской озерной области [31].

Несмотря на близкое географическое положение Иваньковского и Угличского водохранилищ, в которых должны формироваться сходные термические и радиационные условия, для двух водоемов установлен разный уровень вегетации фитопланктона и разный ход его многолетнего развития. В Иваньковском водохранилище не выявлено направленных изменений содержания хлорофилла за полувековой период наблюдения ($R^2 = 0.02$), а в Угличском водохранилище прослеживается тенденция к его увеличению ($R^2 = 0.13$). По-видимому, экосистемы двух водохранилищ и их автотрофные сообщества, которые характеризуются разным составом, неодинаково реагируют на изменения внешних условий, связанных, в частности, и с глобальным потеплением. Основной продуцент автохтонного органического вещества в Угличском водохранилище — фитопланктон, тогда как в Иваньковском водохранилище при высокой степени зарастания заметный вклад в фонд первичной продукции должна вносить высшая водная растительность. Усиление роли макрофитов в создании фонда первичной продукции при подавлении типичного пика фитопланктона после аномально жаркого лета показано для небольшого альпийского озера [29].

В неглубоких полимиктических водоемах умеренного пояса потепление климата часто приводит к интенсификации процессов эвтрофирования, вызывая значительные изменения в структуре пищевых цепей и составе сообществ [28]. Повышение температуры как эвтрофирующий фактор способствует росту внутренней фосфорной нагрузки, а также более обильной и продолжительной вегетации синезеленых водорослей [33, 34, 40]. При высоком содержании в волжских водах азота и фосфора [27] соотношение их общих форм свидетельствует о том, что фитопланктон в достаточной степени и в сбалансированном виде был обеспечен биогенным питанием в Иваньковском водохранилище ($N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}} = 15-17$), а в Угличском испытывал дефицит фосфора ($N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}} > 20$). Можно предположить, что рост температуры способствовал смягчению фосфорного дефицита в Угличском водохранилище, что соответствует литературным

данным об изменении структуры и динамики фитопланктона за счет изменения доступности биогенов при потеплении климата [45].

Для содержания хлорофилла, которое служит показателем экологического состояния водоемов, в Иваньковском водохранилище не выявлено направленных изменений, и водоем на протяжении многих лет сохраняет свой эвтрофный статус. В Угличском водохранилище, которое ранее характеризовалось как мезотрофное, хотя под влиянием внешних условий в отдельные годы отмечались всплески развития фитопланктона, содержание хлорофилла существенно увеличилось, и в настоящее время водохранилище перешло в разряд эвтрофных. При этом концентрации пигмента $>30-60$ мкг/л, характерные для “цветения” воды различной интенсивности и отражающие различную степень экологического неблагополучия водоема, ранее отмечались лишь локально в Иваньковском водохранилище [18]. В последние годы они стали массовыми в этом водоеме и появились в центральной части Угличского водохранилища, свидетельствуя об ухудшении экологической ситуации.

Выводы. Содержание Хл *a* в летний период 2005, 2012–2016 гг. изменялось от 13.1 ± 1.4 до 52.5 ± 2.7 мкг/л в Иваньковском водохранилище и от 7.6 ± 1.6 до 27.5 ± 2.5 мкг/л в Угличском. Увеличение Хл *a* в обоих водохранилищах отмечено после аномально жаркого 2010 г. Качественный состав пигментов фитопланктона не претерпел существенной трансформации за полувековой период, однако в Угличском водохранилище увеличилось абсолютное и относительное количество Хл *a*, свидетельствующее о возросшей роли синезеленых водорослей в составе фитопланктона, что указывает на процессы эвтрофирования, связанного, в частности, с глобальным потеплением. Межгодовые изменения Хл *a* зависят от температуры воды, а также чисел Вольфа и индекса САК, воздействие которых на продуктивность фитопланктона рассматривают как косвенное. Экосистемы двух водохранилищ по-разному реагируют на глобальные климатические изменения. Содержание Хл *a* в Иваньковском водохранилище, автотрофное звено которого формируют фитопланктон и высшая водная растительность, не выходит за пределы многолетних изменений, и водохранилище длительное время сохраняет эвтрофный статус. Для Угличского водохранилища, в котором основной фонд первичной продукции создается фитопланктоном, выявлен рост Хл *a* и переход из мезотрофного состояния в эвтрофное.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690096-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М.: Росгидромет, 2014. 61 с.
2. Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А. Природа явления “мелозирных” лет в оз. Байкал // Гидробиол. журн. 2002. Т. 38. № 1. С. 3–12.
3. Елизарова В.А. Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище по наблюдениям 1970 г. // Биология, морфология и систематика организмов. Л.: Наука, 1976. С. 82–90.
4. Жеребцов Г.А., Коваленко В.А. Влияние солнечной активности на погодно-климатические характеристики тропосферы // Солнечно-земная физика. 2012. Вып. 21. С. 98–106.
5. Ивановское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
6. Лаврова И.В. Влияние Северо-Атлантического колебания в океане на формирование летних условий погоды в Европе: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. СПб., 2009. 20 с.
7. Лазарева В.И., Копылов А.И., Пырина И.Л. и др. Отклик планктона Рыбинского водохранилища на динамику Северо-Атлантического Колебания (North Atlantic Oscillation, NAO) // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. Междунар. науч. практ. конф. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2013. Т. 3. С. 145–150.
8. 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). 2016. С. 23–29.
9. Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. Термический режим и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Вода: химия и экология. 2014. № 12. С. 108–112.
10. Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла *a* в Шошинском плесе Ивановского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1996. № 99. С. 3–10.
11. Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла как показатели трофического статуса Ивановского водохранилища // Вод. ресурсы. 1999. Т. 26. № 1. С. 81–89.
12. Ляшенко О.А. Сезонная динамика и многолетние изменения фитопланктона и содержания хлорофилла в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 52–61.
13. Ляшенко О.А., Минеева Н.М., Метелева Н.Ю., Соловьева В.В. Пигментные характеристики фитопланктона Угличского водохранилища // Биология внутр. вод. 2001. № 3. С. 77–84.
14. Максимов А.А., Березина Н.А., Голубков С.М., Умнова Л.П. Арктическое колебание и изменения в экосистеме северного озера // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Матер. XXVIII Междунар. конф. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2009. С. 343–348.
15. Метелева Н.Ю. Содержание пигментов фитопланктона в Угличском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 88. С. 8–13.
16. Метелева Н.Ю. Содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне Ивановского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1994. № 97. С. 12–16.
17. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 158 с.
18. Минеева Н.М. Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги (1994–2003 гг.) // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 31–40.
19. Минеева Н.М. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 76(78). 2016. С. 75–93.
20. Нестеров Е.С. Североатлантическое колебание: атмосфера и океан. М.: Триада, лтд, 2013. 144 с.
21. Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966. С. 249–270.
22. Пырина И.Л. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. междунар. науч. конф. Минск: Белорус. гос. ун-т, 2000. С. 375–380.
23. Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: КМК, 2006. С. 38–46.
24. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище в 1973–1974 гг. // Биология низших организмов. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод, 1978. С. 3–17.
25. Тарасенко Л.В., Луценко М.А. Фитоценозы мелководий Ивановского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 161–166.
26. Трифонова И.С., Макарецкая Е.С., Чеботарев Е.Н. Многолетние изменения планктонных сообществ мезотрофного озера (оз. Красное, Карельский перешеек) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2009. С. 570–573.
27. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярослав. гос. тех. ун-т, 2001. 427 с.
28. Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol., Oceanogr. 2009. V. 54. № 6. Pt. 2. P. 2283–2297.
29. Bertani I., Primicerio R., Rossetti G. Extreme climatic event triggers a lake regime shift that propagates across

- multiple trophic levels // *Ecosystems*. 2016. V. 19. Is 1. P. 16–31.
30. *Butterwick C., Heaney S.I., Talling J.F.* Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae and its ecological relevance // *Freshwater Biol.* 2005. V. 50. № 2. P. 291–300.
 31. *George D.G., Maberly S.C., Hewitt D.P.* The influence of the North Atlantic Oscillation on the physical, chemical and biological characteristics of four lakes in the English Lake District // *Freshwater Biol.* 2004. V. 49. P. 760–774.
 32. *Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanz.* 1975. Bd 167. S. 191–194.
 33. *Jeppesen E., Bruce S., Naselli-Flores L. et al.* Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity // *Hydrobiologia*. 2015. V. 750. № 1. P. 201–227.
 34. *Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J. P. et al.* Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // *Freshwater Biol.* 2005. V. 50. № 9. P. 1747–1771.
 35. *Katara I., Illian J., Pierce G.J. et al.* Atmospheric forcing on chlorophyll concentration in the Mediterranean // *Hydrobiologia*. 2008. V. 612. № 1. P. 33–48.
 36. *Lorenzen C.J.* Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // *Limnol., Oceanogr.* 1967. V. 12. № 2. P. 343–346.
 37. *Mineeva N.M., Litvinov A.S.* Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change*. Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Acad. Publ., 1998. P. 159–183.
 38. *Naselli-Flores L., Barone R.* Fight on plankton or phytoplankton shape and size as adaptive tools to get ahead in the struggle for life // *Cryptogamie Algol.* 2011. V. 32. № 2. P. 157–204.
 39. *Ottersen G., Planque B., Belgrano A. et al.* Ecological effects of the North Atlantic Oscillation // *Oecologia*. 2001. V. 128. P. 1–14.
 40. *Paerl H.W., Paul V. J.* Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria // *Water Res.* 2012. V. 46. P. 1349–1363.
 41. *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.
 42. *Poddubnyi 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
 43. SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. Montreux: UNESCO, 1966. P. 9–18.
 44. *Tan X.* Effects of temperature on recruitment and phytoplankton community composition // *Afr. J. Microbiol. Res.* 2011. V. 5. № 32. P. 5896–5901.
 45. *Winder M., Hunter D.A.* Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing // *Oecologia*. 2008. V. 156. P. 179–192.

Content of Photosynthetic Pigments in the Upper Volga Reservoirs (2005–2016)

N. M. Mineeva*

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

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

Data on the composition, content and annual dynamics of photosynthetic pigments in water of the Upper Volga reservoirs in summer 2005, 2012–2016 following the series of long-term observations are given. With an average content of chlorophyll (Chl *a*) from 13.1 ± 1.4 to 52.5 ± 2.7 µg/L in the Ivankovo reservoir and from 7.6 ± 1.6 to 27.5 ± 2.5 µg/L in the Uglich reservoir, an increase in Chl *a* is observed after the anomalously hot 2010. Interannual changes in Chl *a* are considered in dependence of the water temperature, as well as the Wolf numbers and NAO index that indirectly affect phytoplankton productivity. Chl *a* content in the Ivankovo reservoir that retains the eutrophic status does not go beyond the perennial fluctuations while an increase in the absolute and relative amounts of Chl *a* in the Uglich reservoir indicate an increased role of blue-green algae and transition of the reservoir to the of eutrophic category.

Keywords: photosynthetic pigments, long-term variations, environmental factors, Ivankovo reservoir, Uglich reservoir