

Динамика и взаимоотношения планктонных организмов в литорали крупного равнинного водохранилища в начале вегетационного периода

Е. В. КУЗНЕЦОВА¹, Д. Б. КОСОЛАПОВ^{1, 2}, Н. Г. КОСОЛАПОВА¹, Е. Г. САХАРОВА¹, А. В. КРЫЛОВ¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109
E-mail: elivic.rum@gmail.com

²Череповецкий государственный университет
162600, Череповец, просп. Луначарского, 5

Статья поступила 08.02.2019

После доработки 25.03.2019

Принята к печати 27.03.2019

АННОТАЦИЯ

На разнотипных участках прибрежно-мелководной зоны Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) в апреле – июне изучены динамика и взаимоотношения планктонных водорослей, бактерий, простейших, беспозвоночных и вирусов. Выявлены особенности сезонной сукцессии разных компонентов литорального планктонного сообщества. Весенний пик в развитии фитопланктона, обусловленный диатомовыми и криптофитовыми водорослями, в прибрежных мелководьях выражен слабо. Увеличение количества бактерий, развитие простейших и зоопланктона в литорали происходит раньше, чем в открытой части водохранилища. Соответственно, “фаза чистой воды” наступает раньше и отличается меньшей продолжительностью. Важную роль в питании литорального зоопланктона, кроме фитопланктона, играют гетеротрофные простейшие и бактерии, развивающиеся за счет использования как авто-, так и аллохтонных органических веществ.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, микроорганизмы, литораль, Рыбинское водохранилище.

Важная роль в структурно-функциональной организации водных экосистем принадлежит фитопланктону, фотосинтез которого предоставляет энергетическую основу для существования всех других гидробионтов. Биомасса и состав фитопланктона регулируются комплексом физико-химических (интенсивность света, концентрация биогенных элементов и растворенного кислорода, температура, рН) и биотических (выедание, конкуренция) факторов, относительное значение которых

существенно варьирует между сезонами, годами и водоемами [Vanni, Temte, 1990].

На основании исследований большого количества озер, водохранилищ и прудов предложена модель сезонной сукцессии пресноводного планктона (plankton ecology group (PEG) model) [Sommer et al., 1986, 2012], согласно которой в водоемах умеренного географического пояса, характеризующегося четкой периодичностью климатических, гидрологических и биотических процессов, в се-

зонной сукцессии фитопланктона выделяется весенний пик, обусловленный развитием главным образом диатомовых водорослей. Весеннее увеличение биомассы фитопланктона происходит одновременно с такими не менее важными процессами, как прогрев воды и паводок, приносящий с водосбора большое количество аллохтонных органических и неорганических веществ. Это важный, но сравнительно мало изученный период в жизни водоемов, который во многом определяет динамику планктона в течение всего года. В начале лета наблюдается уменьшение биомассы фитопланктона, обусловленное выеданием зоопланктоном (в основном ракообразными), достигающим высокой плотности, и исчерпанием биогенных элементов в результате фотосинтетической активности. В это время резко увеличивается прозрачность воды даже в эвтрофных водоемах умеренной зоны, и в развитии планктонного сообщества наступает «фаза чистой воды» [Lampert et al., 1986; Talling, 2003; Tirok, Gaedke, 2006]. Существенным недостатком PEG-модели являлось то, что изначально она описывала сезонную сукцессию только фито- и зоопланктона и не включала компоненты микробной трофической сети. Позже в этой модели стали учитываться такие факторы, как выедание фитопланктона простейшими, качество потребляемой пищи, паразитизм, роль консументов высших трофических уровней [Sommer et al., 2012].

В большинстве случаев, планктонное сообщество водоемов умеренной климатической зоны изучается в основном в период его максимального развития – во второй половине лета. Наблюдения в конце весны – начале лета проводятся гораздо реже, хотя этот период не менее интересен и характеризуется резким возрастанием температуры воды, поступлением большого количества аллохтонных веществ и микроорганизмов с паводком, «цветением» воды диатомовыми водорослями, последующим развитием зоопланктона и наступлением «фазы чистой воды». Начало вегетационного периода во многом определяет дальнейшее развитие многих групп гидробионтов. В водохранилищах, где уровень воды регулируется искусственно, этот период характеризуется максимальным наполнением и, соответственно, наибольшей площадью прибрежных мелководий, которые играют

наиболее важную роль, в частности, здесь в это время происходит нерест всех обитающих видов рыб. Литораль занимает около 5 % акватории Рыбинского водохранилища, но при этом представляет собой зону наиболее высокой продуктивности планктона. В литоральной зоне Рыбинского и других водохранилищ Волги из-за активного взаимодействия водной толщи и донных отложений в результате ветрового и волнового воздействия, резких колебаний уровня воды, поступления терригенного материала, зарастания высшей водной растительностью, деятельности видов-средообразователей развиваются специфические планктонные сообщества, отличные от таковых глубоководных участков [Гидробиологический режим..., 1976; Крылов и др., 2012]. В период максимального наполнения водохранилища в конце весны – начале лета, когда в прибрежных мелководьях еще не развилась высшая водная растительность и значительны поступления терригенного материала, формирование планктона существенно отличается от глубоководной зоны. Исследование этого периода особенно актуально, поскольку в прибрежных водах развитие получают главным образом гетеротрофные и миксотрофные организмы, осуществляющие активную деструкцию органических веществ и выедающие продукцию гетеротрофных бактерий.

Цель работы – изучить динамику и взаимодействие сообществ планктонных водорослей, бактерий, простейших, беспозвоночных и вирусов в начале периода вегетации на разнотипных участках прибрежно-мелководной зоны Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили в прибрежном мелководье Волжского плеса крупного мезоэвтрофного Рыбинского водохранилища на четырех участках: ст. I – защищенное побережье, ст. II – защищенное побережье вблизи колонии чаек и крачек, ст. III – открытое побережье, ст. IV – открытое побережье вблизи колонии цапель. Подробное описание этих участков приведено ранее [Крылов и др., 2012].

Пробы воды отбирали через 6–12 суток с конца апреля до конца июня 2010 г. На каждом участке литорали получали интегральную пробу, отбирая в пластиковое ведро воду

из поверхностного горизонта в пределах 10 м². Зоопланктон (ЗП) собирали ведром в пределах 10 м², процеживая в сумме 25–50 л воды через планктонную сеть с ячейей размером 64 мкм. Методы фиксации проб, количественного учета фитопланктона (ФП), гетеротрофного бактериопланктона (БП), гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ), вириопланктона (ВП) и ЗП описаны ранее [Крылов и др., 2012; Румянцева и др., 2013; Сахарова, Корнева, 2015].

Для перевода биомассы фитопланктона в единицы углерода использовали соответствующие коэффициенты [Yacobi, Zohary, 2010]. Содержание углерода в бактериальных клетках (С, фг С/кл) рассчитывали с использованием следующего аллометрического уравнения: $C = 120 \times V^{0.72}$ [Norland, 1993]. Концентрацию углерода в одной вирусной частице принимали равной 0,2 фг С [Wilhelm, Smith, 2000]. Допускали, что содержание углерода в сырой биомассе гетеротрофных нанофлагеллят составляло 22 % [Børshheim, Bratbak, 1987], метазоопланктона – 5 % [Dumont et al., 1975].

Статистический анализ данных включал проверку нормальности распределения по критерию Колмогорова – Смирнова и расчет непараметрического коэффициента корреляции Спирмена ($p < 0,05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фитопланктон. Открытая литораль Волжского плеса Рыбинского водохранилища в исследуемый период характеризовалась тремя пиками численности и биомассы ФП (рис. 1, 2). Наибольших значений биомасса достигала в середине мая (1921 мг С/м³) за счет диатомовой водоросли *Ulnaria ulna* (Nitzs.) P. Compère (68 %), в начале июня (1084 мг С/м³) при доминировании *Navicula* spp. (25 %) и *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (16 %) и в конце июня (3320 мг С/м³), когда к *S. hantzschii* (19 %) присоединялись *S. invisitatus* Hohn et Hell. (19 %), а также динофитовые *Peridiniopsis kevei* Grig. et Vas. (13 %) и *Peridiniopsis* spp. (12 %). Высокая численность ФП обнаружена в начале и конце июня ((12–17) × 10⁶ кл./л) при массовом развитии диатомей *Stephanodiscus hantzschii* (20 %), *S. invisitatus* (32 %) и *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim. (10 %).

В защищенной и открытой литорали пик численности и биомассы ФП приходился на середину мая (12 × 10⁶ кл./л и 1159 мг С/м³ соответственно) (см. рис. 1, 2), когда в сообществе доминировала мелкоразмерная диатомея *Stephanodiscus hantzschii* (42 и 39 % общей численности и биомассы соответственно), которой сопутствовали криптофитовые водоросли *Cryptomonas curvata* Ehr. (10 % общей биомассы) и *Chroomonas acuta* Uterm. (13 % общей численности). С конца мая до середины июня наблюдалось уменьшение количественных показателей ФП до (3–7) × 10⁶ кл./л и 485–621 мг С/м³. Среди лидирующих видов в этот период были отмечены диатомовые (*Aulacoseira granulata*, *Melosira varians* Ag., *Fragilaria capucina* Desm.), криптофитовые (*Cryptomonas curvata*, *C. marssonii* Skuja) и динофитовые (*Peridiniopsis kevei*, *Peridiniopsis* spp., *Euglena* spp.) водоросли. Максимальные численность и биомасса ФП регистрировались в конце июня (15 × 10⁶ кл./л и 2340 мг С/м³) за счет доминирования диатомей *Aulacoseira granulata* (13 % общей численности), *Stephanodiscus hantzschii* (12 и 10 % общей численности и биомассы соответственно) и эвгленовых водорослей *Euglena* sp. (20 % общей биомассы) (рис. 3).

Численность и биомасса ФП в конце июня увеличивались резко и превышали весенние значения этих показателей. За счет этого возрастала также общая биомасса планктонного сообщества (см. рис. 2).

Зоопланктон. Численность планктонных беспозвоночных в защищенном мелководье была в среднем в 10 раз выше, биомасса – в 15,6 раза выше, чем на открытых участках (см. рис. 1, 2). Биомасса ЗП в открытой литорали превышала таковую в защищенной литорали только в конце апреля и июня. Количество и биомасса ЗП на исследованных участках литорали достигали максимальных значений в середине и конце мая и составляли соответственно 104 × 10³ и 88 × 10³ экз./м³, 38,1 и 41,0 мг С/м³. Основу численности и биомассы ЗП в этот период представляли веслоногие ракообразные за счет доминирования ювенильных и взрослых особей *Cyclops vicinus* Uljanin и *Eucyclops serrulatus* (Fischer), кроме которых в открытом мелководье массово развивались коловратки *Asplanchna herricki* Guerne и *Polyarthra dolichoptera* Idelson,

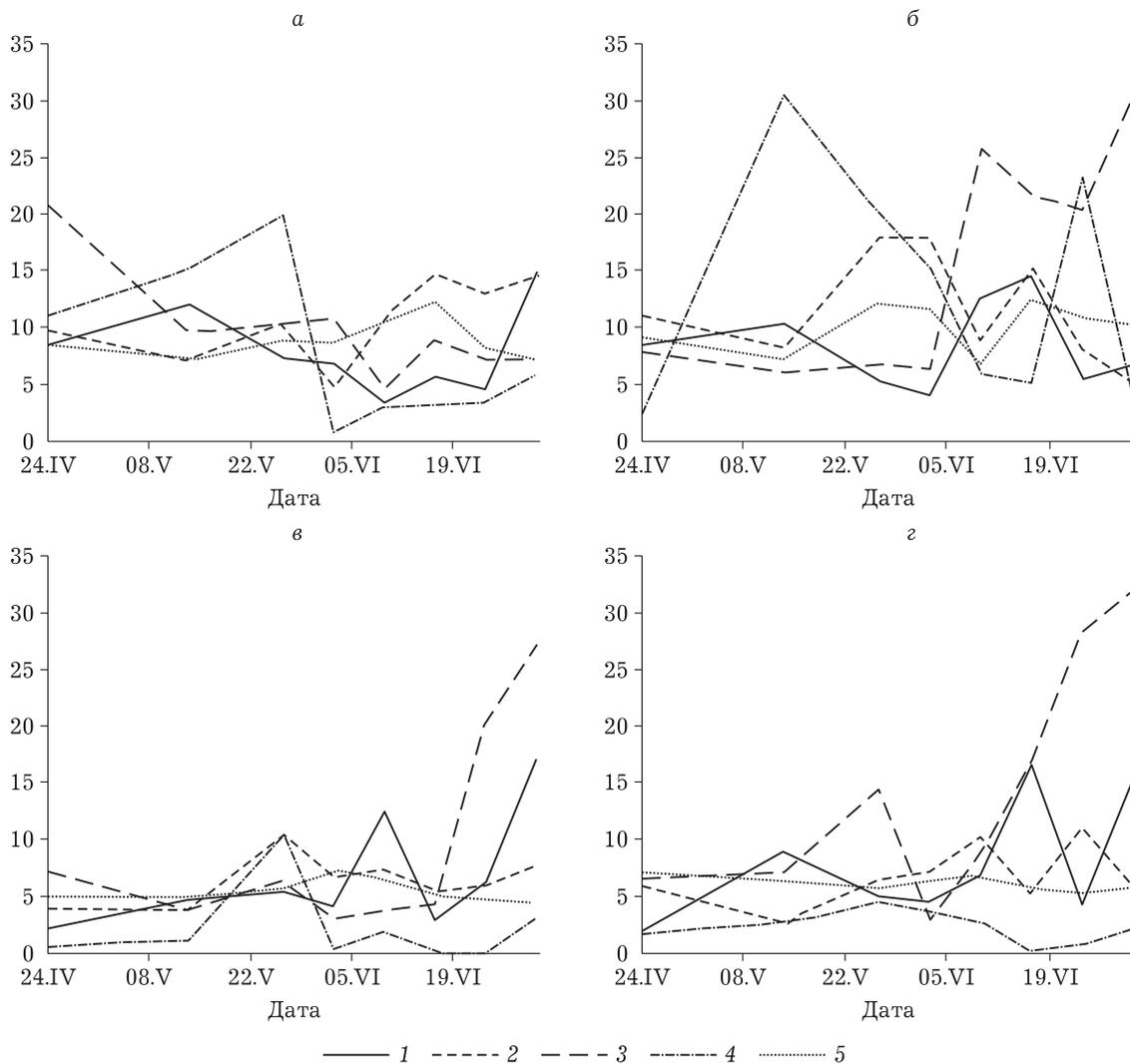


Рис. 1. Динамика численности фитопланктона (10^6 кл./л) (1), бактериопланктона (10^6 кл./мл) (2), гетеротрофных нанофлагеллят (10^2 кл./мл) (3), зоопланктона (10^4 экз./м³) (4) и вирусных частиц (10^7 частиц/мл) (5) в защищенном (а – ст. I и б – ст. II) и открытом (в – ст. III и г – ст. IV) мелководьях Волжского плеса Рыбинского водохранилища в апреле – июне 2010 г.

а в защищенном – ветвистоусые ракообразные *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Polyphemus pediculus* (L.), а также коловратка *Asplanchna herricki*. В периоды снижения численности и биомассы ЗП основа доминирующего комплекса сохранялась, но возрастала доля коловраток за счет *Filinia longiseta longiseta* (Ehrenb.) и *Brachionus calyciflorus spinosus* Wierz (рис. 4).

Микроорганизмы. Одновременно с ЗП к концу мая высоких значений достигала биомасса БП – 226 и 214 мг С/м³ соответственно, на участках, не подверженных влиянию птичьих колоний (ст. I и III), при численности $10,4 \times 10^6$ кл./мл. При этом численность и био-

масса БП на ст. II вблизи гнездовых поселений чаек в защищенном мелководье были выше, чем на соответствующем фоновом участке (ст. I) – $17,9 \times 10^6$ кл./мл и 354 мг С/м³, а в открытом мелководье (ст. IV), наоборот, ниже – $6,5 \times 10^6$ кл./мл и 120 мг С/м³.

В начале июня численность и биомасса бактериопланктона в защищенной литорали были высокими, но уже ко второй декаде июня, в «фазу чистой воды», они снижались в два раза: на ст. I – до $5,6 \times 10^6$ кл./мл и 88,8 мг С/м³, на ст. II – до $8,9 \times 10^6$ кл./мл и 143,2 мг С/м³ соответственно. В открытой литорали минимум численности и биомассы БП наблюдался в середине июня – $5,6 \times 10^6$ кл./мл

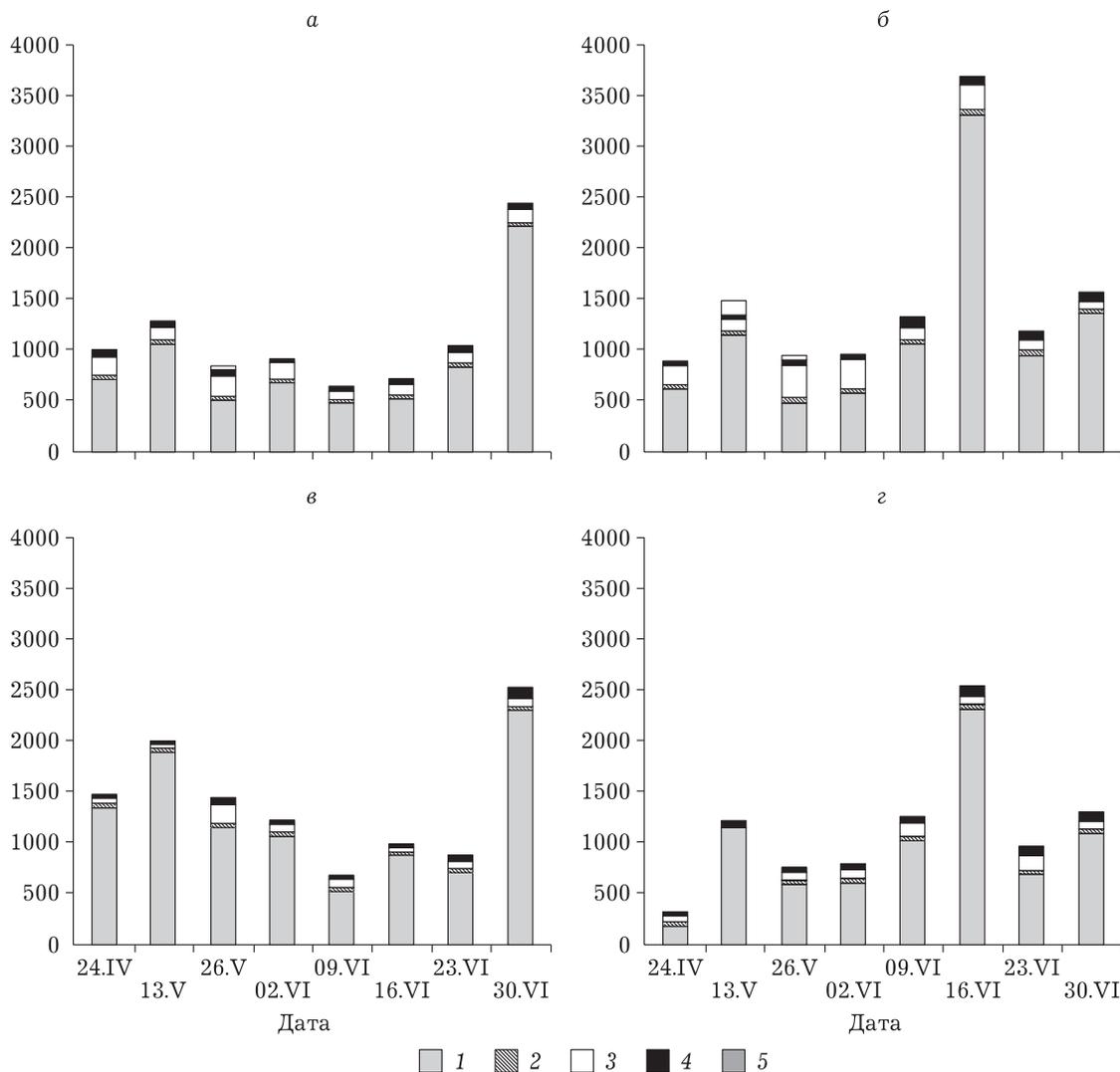


Рис. 2. Динамика биомассы (мг С/м³) фитопланктона (1), вирусных частиц (2), бактериопланктона (3), гетеротрофных нанофлагеллят (4) и зоопланктона (5) в защищенном (а – ст. I и б – ст. II) и открытом (в – ст. III и г – ст. IV) мелководьях водохранилища

и 72,5 мг/м³ на ст. III и $5,4 \times 10^6$ кл./мл и 101 мг С/м³ на ст. IV.

Во второй половине июня на участках в зонах влияния птиц регистрировались пики численности и биомассы БП, сопоставимые с весенними максимумами, – $15,1 \times 10^6$ кл./мл и 275 мг С/м³ на ст. II и $11,1 \times 10^6$ кл./мл и 174 мг С/м³ на ст. IV. На фоновых участках (ст. I и III) численность и биомасса БП поддерживались примерно на одном уровне.

Независимо от типологии участков и влияния птиц высокие численность и биомасса ГНФ отмечены в конце мая: $(6,40-14,4) \times 10^3$ кл./мл и 13,6–30,1 мг С/м³ соответственно. Однако максимальные значения количественных характеристик жгутиконосцев обнаружены

после «фазы чистой воды» во второй половине июня: $(14,7-32,0) \times 10^3$ кл./мл и 48,4–76,1 мг С/м³ соответственно. Минимальные численность и биомасса ГНФ наблюдались в начале июня: $(3,2-6,4) \times 10^3$ кл./мл и 4,62–15,4 мг С/м³.

Наименее вариabельным компонентом микробного планктонного сообщества был ВП: коэффициент вариации (CV) его численности находился в пределах 9,7–21,7 %. Этот параметр в мае – июне был выше в защищенной литорали по сравнению с открытой и составлял в среднем $8,9 \times 10^7$ частиц/мл на ст. I, $10,5 \times 10^7$ частиц/мл на ст. II, $5,5 \times 10^7$ частиц/мл на ст. III и $6,2 \times 10^7$ частиц/мл на ст. IV.

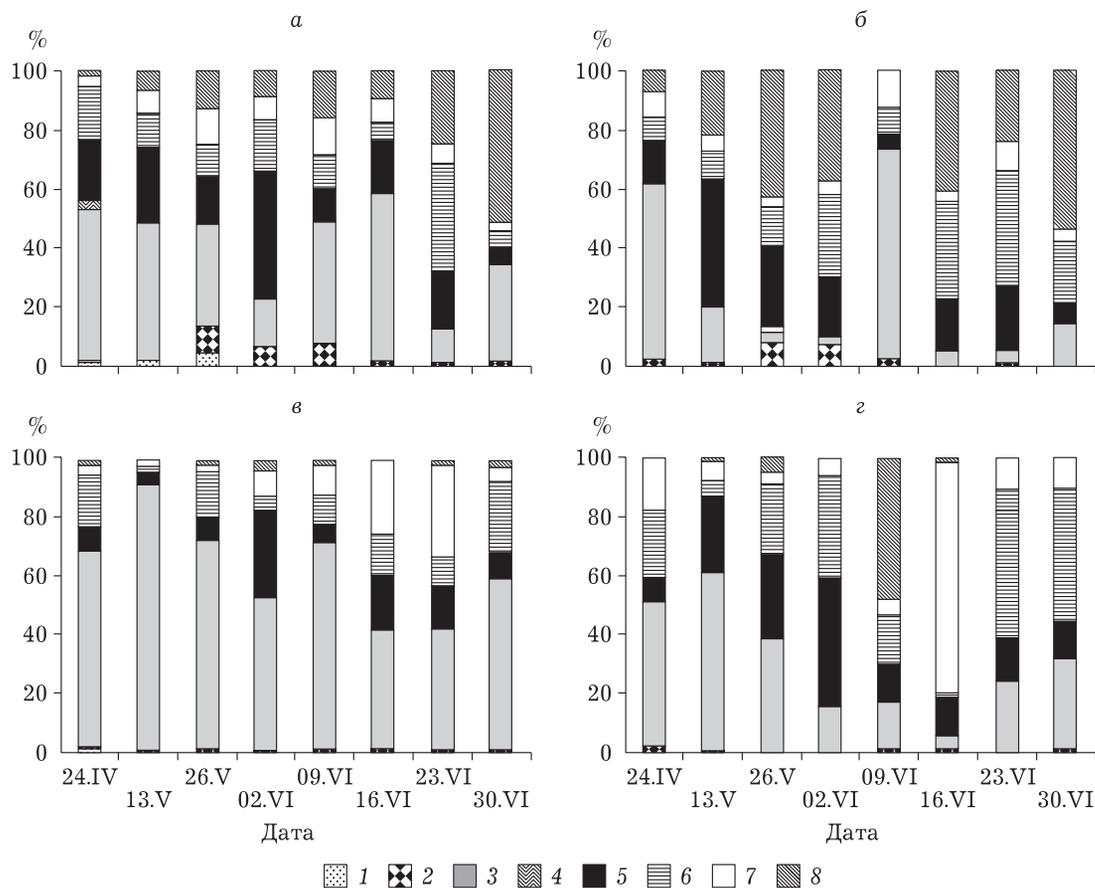


Рис. 3. Доля таксономических групп в биомассе фитопланктона (мг С/м^3) в защищенном (а – ст. I и б – ст. II) и открытом (в – ст. III и г – ст. IV) мелководьях водохранилища: 1 – Cyanophyta, 2 – Chrysophyta, 3 – Bacillariophyta, 4 – Xanthophyta, 5 – Cryptophyta, 6 – Dinophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta

ОБСУЖДЕНИЕ

В прибрежных водах Рыбинского водохранилища в конце весны – начале лета зарегистрированы высокие количественные характеристики основных компонентов планктонного сообщества: фитопланктона, зоопланктона, гетеротрофных жгутиконосцев и бактерий, а также вирусов. В этот период наблюдалась последовательная смена пиков численности и биомассы продуцентов (ФП) и консументов (БП и ГНФ). Уровень количественного развития наиболее многочисленных компонентов планктона – вирусов и бактерий – в защищенном зарастающем прибрежье был выше, чем в открытом, в частности, из-за меньшего волнового воздействия.

Как было установлено ранее, сезонная динамика ФП в пелагиали Рыбинского водохранилища характеризуется тремя пиками биомассы [Гусева, 1956; Рыбинское водохранилище ..., 1972; Балонов, 1975; Кузьмин,

1976; Елизарова, 1985; Корнева, 2015]. Первый весенний пик обусловлен доминированием диатомовых водорослей, второй, летний, характеризуется преобладанием цианобактерий и диатомовых. Третий пик, осенний, выражен не всегда и обычно связан с вегетацией диатомовых. Осенью чаще наблюдается постепенное снижение биомассы.

Весной и летом в доминирующем комплексе ФП также присутствуют криптозоофиты, которые могут достигать 73 % общей биомассы [Корнева, 2015]. Это явление считается одним из критериев наступления и протекания “фазы чистой воды” между весенним и летним пиками ФП. В эту фазу наблюдается увеличение прозрачности воды и количества ЗП, уменьшение биомассы ФП и концентрации хлорофилла [Tirok, Gaedke, 2006]. “Фаза чистой воды”, определенная по биомассе ФП и количественному развитию криптозоофитов, в литорали Рыбинского водохранилища была

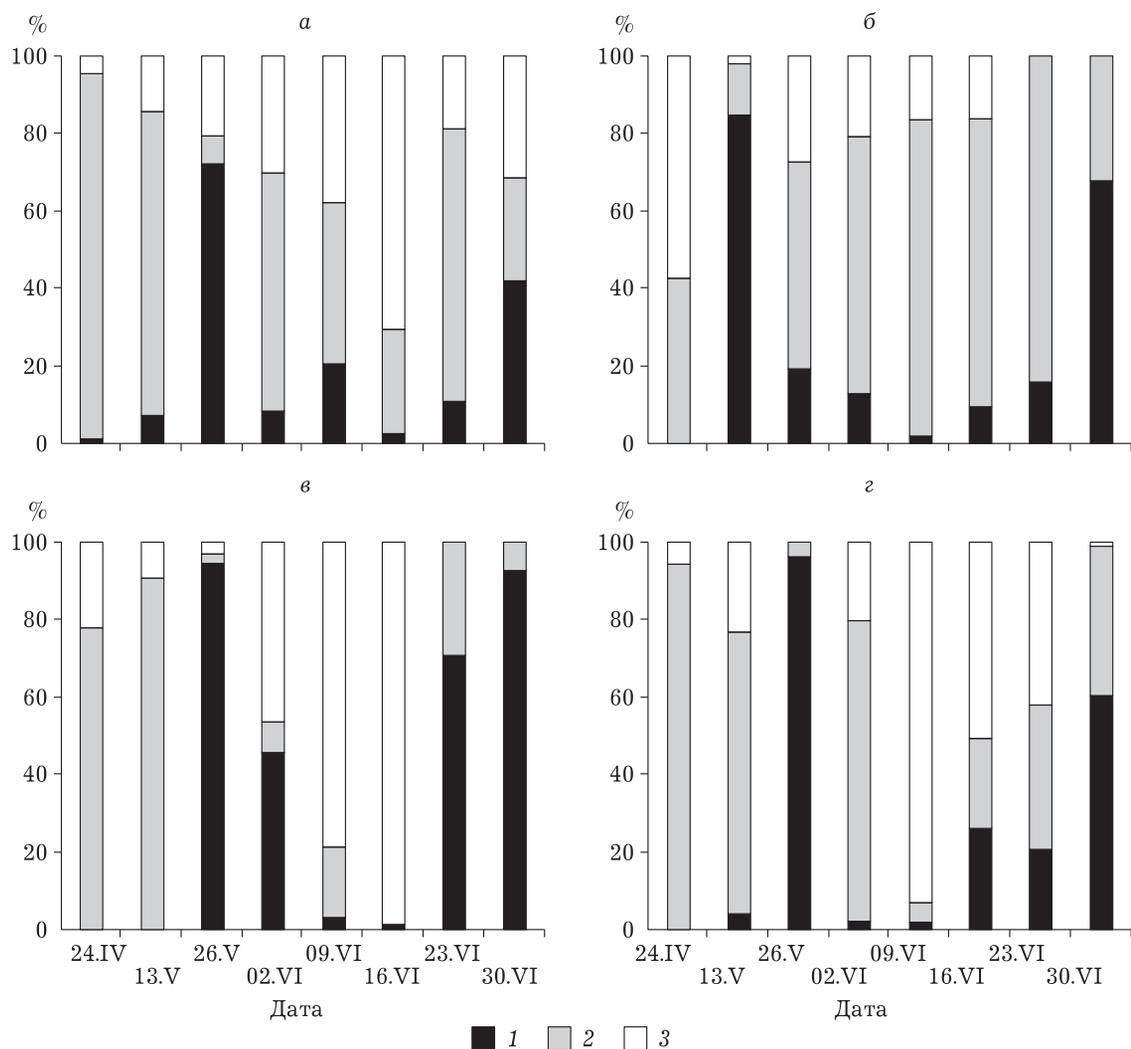


Рис. 4. Доля таксономических групп в биомассе зоопланктона (мг С/м³) в защищенном (а – ст. I и б – ст. II) и открытом (в – ст. III и г – ст. IV) мелководьях водохранилища: 1 – коловратки, 2 – копеподы, 3 – кладоцеры

непродолжительной и наблюдалась на разных участках прибрежных мелководий в начале или середине июня.

Сезонная динамика количественных характеристик ФП мелководий Рыбинского водохранилища в период наших наблюдений в основном повторяла закономерности, описанные для глубоководных участков. Однако обнаружены некоторые особенности. В доминирующем комплексе литорального ФП в период увеличения его количества весной, а также в “фазу чистой воды” входят динофитовые и эвгленовые водоросли, что уже показано ранее [Гидробиологический режим..., 1976]. Важно также отметить, что доминирующие в прибрежных водах криптомонады обладают способностью к гетеротрофному питанию

[Stoecker, 1999]. Не обнаружено существенных различий в составе массовых видов водорослей в прибрежно-мелководной и глубоководной зонах водохранилища. В конце весны – начале лета биомасса ФП в литорали была ниже, чем в пелагиали [Башкатова, 1976]. Также ранее установлено, что интегральная величина продукции в столбе воды под 1 м² на мелководных участках с глубинами, меньшими, чем фотическая зона, обычно того же порядка или ниже по сравнению с глубоководными участками. Однако мелководья характеризовались более интенсивным фотосинтезом планктона в единице объема воды. Наиболее продуктивными оказались участки, находящиеся у нижней границы мелководья, на глубине от 1 до 2 м, ли-

шенные зарослей макрофитов [Пырина и др., 1976]. Высказано предположение, что мелководья характеризуются более высокой интенсивностью биохимических процессов. Бактериальная деструкция в прибрежных водах в среднем выше продукции фитопланктона, тогда как на русловом участке скорости этих процессов примерно одинаковы [Марголина, Куклин, 1976].

В мелководьях Рыбинского водохранилища в 2010 г. весенний пик в развитии ФП проявлялся слабо, его численность и биомасса в мае были ниже, чем в конце июня. Одной из возможных причин этого могло быть высокое количественное развитие бактерий, которые потребляют органические вещества, поступающие в водохранилище с весенним паводком и образующиеся в ходе разложения остатков макрофитов, что способствовало гетеротрофной сукцессии, характеризующейся начальным преобладанием гетеротрофных организмов в средах с высокой концентрацией органических веществ.

Количество ГНФ в конце апреля – мае было сравнительно невысоким, за исключением фонового участка защищенной литорали (ст. I). Возможная причина этого – высокий уровень развития их основных потребителей – инфузорий. На всех мелководных участках в конце мая на фоне уменьшения численности ФП происходило увеличение количества БП. На ст. II установлена обратная зависимость между биомассами БП и ФП ($r = -0,71$). По-видимому, развитие БП в значительной степени происходило за счет органических веществ, выделяющихся при отмирании ФП после его весеннего пика, а также аллохтонных субстратов, попадающих в водоем с весенним паводком.

В этот период в водную среду поступает также большое количество соединений биогенных элементов, включая фосфор, который часто является лимитирующим элементом и объектом конкуренции пресноводного БП и ФП. Из-за способности бактерий усваивать фосфор в низких концентрациях они имеют конкурентное преимущество перед фитопланктоном [Mindl et al., 2005]. Однако, из-за высокого содержания фосфора в своих клетках и меньшей способности к его удержанию, бактерии, особенно в пресноводных экосистемах, часто лимитированы по фосфору,

вследствие чего производят меньше углерода на единицу фосфора по сравнению с фитопланктоном [Vadstein, 2000]. При выедании бактерий простейшими в воду поступает значительное количество биогенных элементов, в частности фосфора, что стимулирует развитие ФП [Jürgens, Gude, 1990].

В конце мая в прибрежных мелководьях Рыбинского водохранилища зарегистрирован пик численности и биомассы ЗП. В это время при доминировании в ЗП копепод, в его общей биомассе происходило увеличение долей кладоцер и коловраток. Выявлена отрицательная зависимость между биомассами ЗП и ГНФ ($r = -0,79$) на участке открытой литорали (ст. IV). По-видимому, майский пик ЗП формировался за счет потребления им не только ФП, но и компонентов микробной трофической сети: БП, ГНФ и, вероятно, инфузорий, что наблюдалось в других водоемах [Arndt, Nixdorf, 1991]. Ранее показано, что инфузории развиваются весной в литорали Рыбинского водохранилища в массовом количестве, потребляют значительную часть первичной продукции (~30 %), также выедают ГНФ и бактерий и служат важными пищевыми объектами для хищного ЗП и мальков рано нерестящихся рыб [Гидробиологический режим ..., 1976]. В экспериментах во внутреннем содержимом многих видов инфузорий зарегистрировано большое количество диатомовых водорослей [Мамаева, 1976].

В июне численность ЗП была невысокой как в защищенной, так и в открытой литорали водохранилища, вследствие чего происходило увеличение количественных характеристик ФП. В этот период в отсутствие контроля “сверху” также резко увеличивалось количество ГНФ и возрастал их пищевой пресс на БП. Развитие последнего происходило синхронно с развитием ФП: только на одном из участков открытого мелководья (ст. IV), где количество ГНФ (и их выедание БП) было максимальным, пики БП и ФП в июне не совпадали.

Взаимоотношения БП и ФП в течение вегетационного сезона изменяются: в период интенсивного размножения водорослей размножение бактерий замедляется, а при их старении и отмирании – усиливается [Сакевич, 1985]. Невысокая численность бактерий в период возрастания биомассы ФП в сере-

дине мая (см. рис. 1, 2) может объясняться как влиянием на них бактериоцидов водорослей, так и их выеданием бактерий. Известно, что диатомовые водоросли, составляющие основу майского ФП, образуют антибиотические соединения [Сакевич, 1985].

На участках открытой литорали (ст. III и IV) установлены обратные корреляционные зависимости между количеством ГНФ и ВП: $r = -0,87$ и $r = -0,79$ соответственно. По-видимому, жгутиконосцы и вирусы, выедавая и лизируя бактерий, опосредованно влияли на численность друг друга. В литорали водохранилища контроль “сверху” является важным фактором развития БП в периоды понижения численности и биомассы ФП и, соответственно, уменьшения конкуренции за фосфор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В прибрежных мелководьях Рыбинского водохранилища не зарегистрировано ярко выраженного весеннего пика фитопланктона. На некоторых участках литорали его численность и биомасса весной были ниже, чем в июне. Во второй половине мая наблюдалась четкая последовательность пиков развития фитопланктона, бактерий и гетеротрофных жгутиконосцев. Зоопланктон формировал максимум на фоне массового развития гетеротрофных бактерий и жгутиконосцев. По-видимому, важную роль в питании зоопланктона играет не только фитопланктон, но и микроорганизмы, в результате чего углерод последних поступает на высшие уровни трофических сетей. Поэтому структура сообщества и количественные характеристики ЗП зависят от уровня развития не только ФП, но и простейших и бактерий. Развитие ФП определяется не только контролем “сверху”, но и конкуренцией за биогенные элементы с БП, количество которого регулируется вирусами, ГНФ и ЗП.

Значение микроорганизмов в минерализации органических веществ, поступающих в водоем с терригенным стоком и выделяемых фитопланктоном прижизненно и посмертно, а также в переносе углерода на высшие трофические уровни возрастает, поскольку в результате современных климатических изменений увеличиваются как поступления ал-

лохтонных веществ, так и внутриводоемная первичная продукция. Кроме того, более мягкие погодные условия зимой способствуют росту и выживанию планктона в этот период. Выяснение механизмов, контролирующих развитие планктона на разных этапах сезонной сукцессии, необходимо для прогноза его динамики в условиях потепления климата.

Работа выполнена в рамках Государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5).

ЛИТЕРАТУРА

- Балонов И. М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плеса Рыбинского водохранилища // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. С. 47–66.
- Башкатова Е. Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971–1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1976. С. 84–105.
- Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ: сб. науч. тр. / Ин-т биологии внутр. вод АН СССР; под ред. Н. В. Буторина и Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Ярославль, 1976. 231 с.
- Гусева К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп) // Тр. биол. станции «Борок» АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 5–23.
- Елизарова В. А. Динамика и пространственное распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. С. 199–236.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Крылов А. В., Кулаков Д. В., Чалова И. В., Папченков В. Г. Зоопланктон пресных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц. Ижевск: Издатель С. А. Пермьяков, 2012. 204 с.
- Кузьмин Г. В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. С. 3–60.
- Мамаева Н. В. Планктонные инфузории прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1976. С. 152–162.
- Марголина Г. Л., Куклин В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Там же. С. 74–84.
- Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971–1972 гг. // Там же. С. 106–133.
- Румянцева Е. В., Косолапов Д. Б., Косолапова Н. Г., Кулаков Д. В. Динамика планктонных микроорганизмов и вирусов в литорали Рыбинского водохранили-

- ща: влияние колониальных поселений птиц // Биол. внутр. вод. 2013. № 4. С. 21–29 [Rumyantseva E. V., Kosolapov D. B., Kosolapova N. G., Kulakov D. V. Dynamics of planktic microorganisms and viruses in the littoral zone of the Rybinsk reservoir: influence of water-bird colonies // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6, N 4. P. 276–284].
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.
- Сакевич А. И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наук. думка, 1985. 200 с.
- Сахарова Е. Г., Корнева Л. Г. Фитопланктон защищенного мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) // *Экология*. 2015. № 6. С. 454–459 [Sakharova E. G., Korneva L. G. Phytoplankton of protected shallows in the Rybinsk Reservoir in the zone affected by the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) colony // *Russian Journal of Ecology*. 2015. Vol. 46, N 6. P. 573–578].
- Arndt H., Nixdorf B. Spring clear-water phase in a eutrophic lake: control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1991. Vol. 24. P. 879–883.
- Børsheim Y., Bratbak G. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1987. Vol. 36, N 2. P. 171–175.
- Dumont H. J., Van de Velde I., Dumont S. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // *Oecologia*. 1975. Vol. 19, N 1. P. 75–97.
- Jürgens K., Gude H. Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. Vol. 59. P. 271–284.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. E. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 31, N 3. 1986. P. 478–490.
- Mindl B., Sonntag B., Pernthaler J., Vrba J., Psenner R., Posch T. Effects of phosphorus loading on interactions of algae and bacteria: Reinvestigation of the 'phytoplankton-bacteria paradox' in a continuous cultivation system // *Aquat. Microb. Ecol.* 2005. Vol. 38. P. 203–213.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, 1993. P. 303–307.
- Sommer U., Adrian R., Domis L. D. S., Elser J. J., Gaedke U., Ibelings B., Jeppesen E., Lurling M., Molineiro J. C., Mooij W. M., van Donk E., Winder M. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2012. Vol. 43. P. 429–448.
- Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.* 1986. Bd. 106, N 4. S. 433–471.
- Stoecker D. K. Mixotrophy among Dinoflagellates // *J. Eukaryotic Microbiol.* 1999. Vol. 46. P. 397–401.
- Talling J. F. Phytoplankton-zooplankton seasonal timing and the 'clear-water phase' in some English lakes // *Freshwater Biol.* 2003. N 48. P. 39–52.
- Tirol K., Gaedke U. Spring weather determines the relative importance of ciliates, rotifers and crustaceans for the initiation of the clear-water phase in a large, deep lake // *J. Plankton Res.* 2006. Vol. 28, N 4. P. 361–373.
- Vadstein O. Heterotrophic, planktonic bacteria and cycling of phosphorus: Phosphorus requirements, competitive ability and food web interactions // *Adv. Microb. Ecol.* 2000. Vol. 16. 115–168.
- Vanni M. J., Temte J. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in an eutrophic lake // *Limnol. Oceanogr.* 1990. Vol. 35. P. 697–709.
- Wilhelm S. W., Smith R. E. H. Bacterial carbon production in Lake Erie is influenced by viruses and solar radiation // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2000. Vol. 57. P. 317–326.
- Yacobi Y. Z., Zohary T. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 639. P. 185–196.

Dynamics and relationships of plankton organisms in lithorals of a large equal water reservoir in the beginning of the vegetation period

E. V. KUZNETSOVA¹, D. B. KOSOLAPOV^{1, 2}, N. G. KOSOLAPOVA¹, E. G. SAKHAROVA¹, A. V. KRYLOV¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS
152742, Yaroslavl region, Nekouz district, Borok, 109
E-mail: elivic.rum@gmail.com*

²*Cherepovets State University
162600, Cherepovets, Lycharskiy av., 5*

In April – June, the dynamics and interrelationships of planktonic algae, bacteria, protozoa, invertebrates and viruses were studied in different types of coastal shallow water zones of the Rybinsk reservoir (Upper Volga). The features of seasonal succession of different components of the littoral plankton community are revealed. The spring peak in the development of phytoplankton, caused by diatoms and cryptophyte algae, is poorly expressed in coastal shallow waters. An increase in the number of bacteria, development of protozoa and zooplankton in the littoral occurs earlier than in the open part of the reservoir. Accordingly, the «pure water phase» comes earlier and has a shorter duration. An important role in the nutrition of the littoral zooplankton, in addition to phytoplankton, is played by heterotrophic protozoa and bacteria, developing through the use of both auto and allochthonous organic substances.

Key words: phytoplankton, zooplankton, microorganisms, littoral, Rybinsk reservoir.