

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 556.555.6:581.132

ПИГМЕНТЫ В КЕРНАХ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ДИНАМИКИ
ТРОФИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ БЕНТАЛИ КРУПНОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. Л. Е. Сигарева^{а,*}, Н. А. Тимофеева^а, В. В. Законнов^а

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

*e-mail: sigareva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 04.12.2023 г.

После доработки 26.01.2024 г.

Принята к публикации 29.01.2024 г.

Получены новые данные о динамике пигментных характеристик в разнотипных илах бентали котловинно-долинного Рыбинского водохранилища – крупнейшего источника пресной воды на Верхней Волге. Дополнены представления об эвтрофировании водохранилища при современном потеплении климата. Проведено сравнение содержания пигментов в кернах, отобранных через 10-летний период (в 2009 и 2019 гг.). Показано, что по данным последней съемки среднее по вертикали кернов содержание хлорофилла *a* с феопигментами на станциях характеризуется более высокими значениями, а отношение каротиноиды/хлорофилл (индекс E_{480}/E_{665}) – более низкими, чем в первой съемке. Связь E_{480}/E_{665} с концентрацией суммы хлорофилла *a* и феопигментов в кернах большинства станций отрицательная, как и в фитопланктоне. В общей выборке исследованных образцов донных отложений увеличился вклад концентраций пигментов (хлорофилл *a* + феопигменты), относящихся к гипертрофной категории. Среднее содержание осадочных пигментов в озеровидных участках возросло по сравнению с речными. Динамика пигментов четко выражена в кернах серого глинистого ила и сглажена в торфогенном иле. Средний вклад автохтонного органического углерода, оцененный по сумме хлорофилла с феопигментами, увеличился с 7.7% до 12.3% общего органического углерода в кернах за период с 2009 г. по 2019 г. Тренды концентраций пигментов в кернах свидетельствуют об увеличении трофии бентали к настоящему времени. Обсуждается значение пигментных характеристик донных отложений для мониторинга продуктивности бентали водохранилищ за период эксплуатации.

Ключевые слова: донные отложения, хлорофилл, феопигменты, каротиноиды, органическое вещество, Рыбинское водохранилище, эвтрофирование

DOI: 10.31857/S0320965224060061, EDN: WYIQFK

ВВЕДЕНИЕ

Эвтрофирование отражает экологическое состояние и влияет на эволюцию водных экосистем, поскольку связано с увеличением первичной продукции органического вещества (Россолимо, 1977; Даценко, 2007). При современном потеплении климата отмечают как увеличение, так и уменьшение продуктивности водоемов, но механизм этих изменений не всегда понятен (The impact..., 2010; Структура..., 2018; Шашуловская и др., 2023). Обсуждается вопрос о влиянии на трофическое состояние климатических изменений, внешней и внутренней биогенных нагрузок,

водного режима, а также роль сукцессии продуцентов новообразованного органического вещества (Бикбулатов, Степанова, 2002; Трифонова и др., 2003; Пырина и др., 2006; Корнева, 2015; Yang et al., 2016, 2020). Определенный вклад в изучение эвтрофирования вносят исследования сообществ организмов, создающих вторичную продукцию (Wilhelm, Adrian, 2008; Алимов, Голубков, 2014; Лазарева и др., 2018; Структура..., 2018; Тимофеева и др., 2018; Сигарева и др., 2020a). Однако далеко не всегда отмечается количественная взаимозависимость между биотическими компонентами. Наряду с признаками эвтрофирования, выявляемыми по показателям развития планктона и бентоса, в некоторых водоемах происходит снижение рыбных запасов (Структура..., 2018).

Из-за трудностей изучения сезонной и многолетней динамики первичной продукции ОБ

Сокращения: ОБ – органическое вещество, с.о. – сухой осадок, Хл – хлорофилл *a*, Ф – феопигменты, ДО – донные отложения, E_{665} – оптическая плотность экстракта до подкисления на длине волны 665 нм, $E_{665к}$ – то же после подкисления.

в экологическом мониторинге используют концентрации Хл — основного фотосинтетического пигмента, количественно связанного с интенсивностью фотосинтеза и биомассой водорослей (Пырина и др., 2006; Минеева, 2021). Один из подходов к изучению продуктивности — исследование пигментов в донных отложениях (Leavitt, 1993; Reuss et al., 2005; Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Сигарева и др., 2013; Белкина, 2014). Особый интерес в аспекте эвтрофирования представляют водохранилища как молодые экосистемы.

Цель работы — исследовать динамику концентраций растительных пигментов в кернах (колонках отложений) и оценить тренды продуктивности бентали за период эксплуатации с 2009 г. по 2019 г. котловинно-долинного Рыбинского водохранилища — крупного источника пресной воды на Верхней Волге, регулирующего водный сток для нижележащих водохранилищ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Карта-схема местонахождения станций отбора проб представлена на рис. 1. Подробное описание экологических условий приведено в работах (Структура..., 2018; Минеева, 2021). Материал отобран на станциях Волжского и Главного плесов 25 июля, Шекснинского — 10 октября 2019 г. Керны (колонки вторичных донных отложений от раздела вода—дно до первичного слоя) отбирали трубчатым стратометром длиной 100 см и диаметром 35 мм. Длина кернов в Волжском плесе на речной ст. Коприно составляла 53 см, экотонной ст. Молога — 41, в Главном озеровидном плесе на центральной ст. Наволок — 33, периферической ст. Брейтово — 50, ст. Средний Двор — 40, в Шекснинском плесе на ст. Череповец (р. Кошта) — 48. Колонки ДО делили на слои толщиной 1 см.

Пигменты извлекали из сырых проб и определяли в общем ацетоновом экстракте на спектрофотометре Lambda 25 (Perkin Elmer), как в работах (Сигарева и др., 2013, 2020а). Концентрации Хл и Ф рассчитывали по модифицированным формулам Лоренцена (Lorenzen, 1967). Отношение каротиноиды/Хл оценивали по оптическим плотностям экстрактов в максимумах поглощения этих пигментов без учета Ф (E_{480}/E_{665}) и с учетом Ф ($E_{480}/1.7E_{665k}$). Влажность образцов определяли после высушивания при 60°C, ОВ — по потере при прокаливании при 600°C. Содержание органического углерода принимали за 50% от ОВ. Вклад автохтонного ОВ оценивали по содержанию Хл + Ф и коэффициенту пересчета пигментов в органический углерод, равному 100 (Гаретова, Фишер, 2020). Воздушно-сухую объемную массу образцов рассчитывали по уравнениям для волжских водоемов. Трофическое

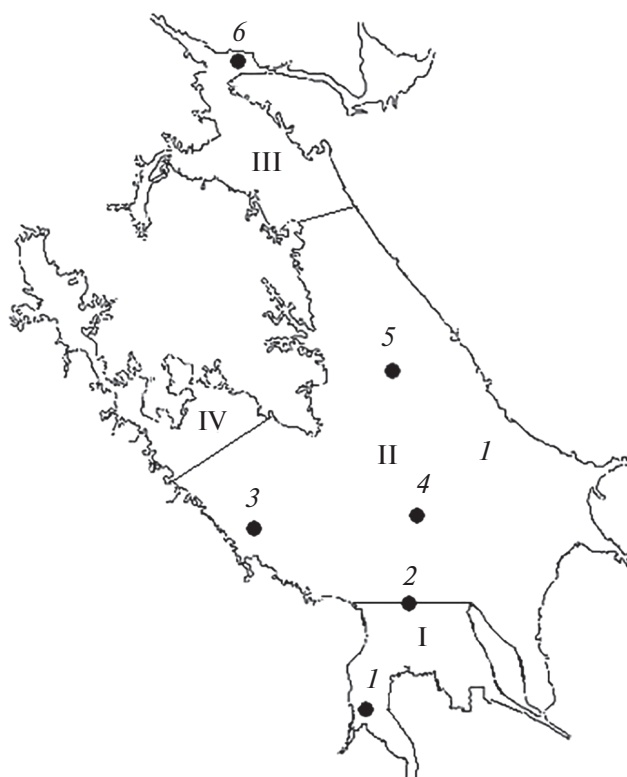


Рис. 1. Схема расположения станций на Рыбинском водохранилище: 1 — Коприно, 2 — Молога, 3 — Брейтово, 4 — Наволок, 5 — Средний Двор, 6 — Череповец (р. Кошта). I, II, III, IV — Волжский, Главный, Шекснинский, Моложский плесы водохранилища соответственно.

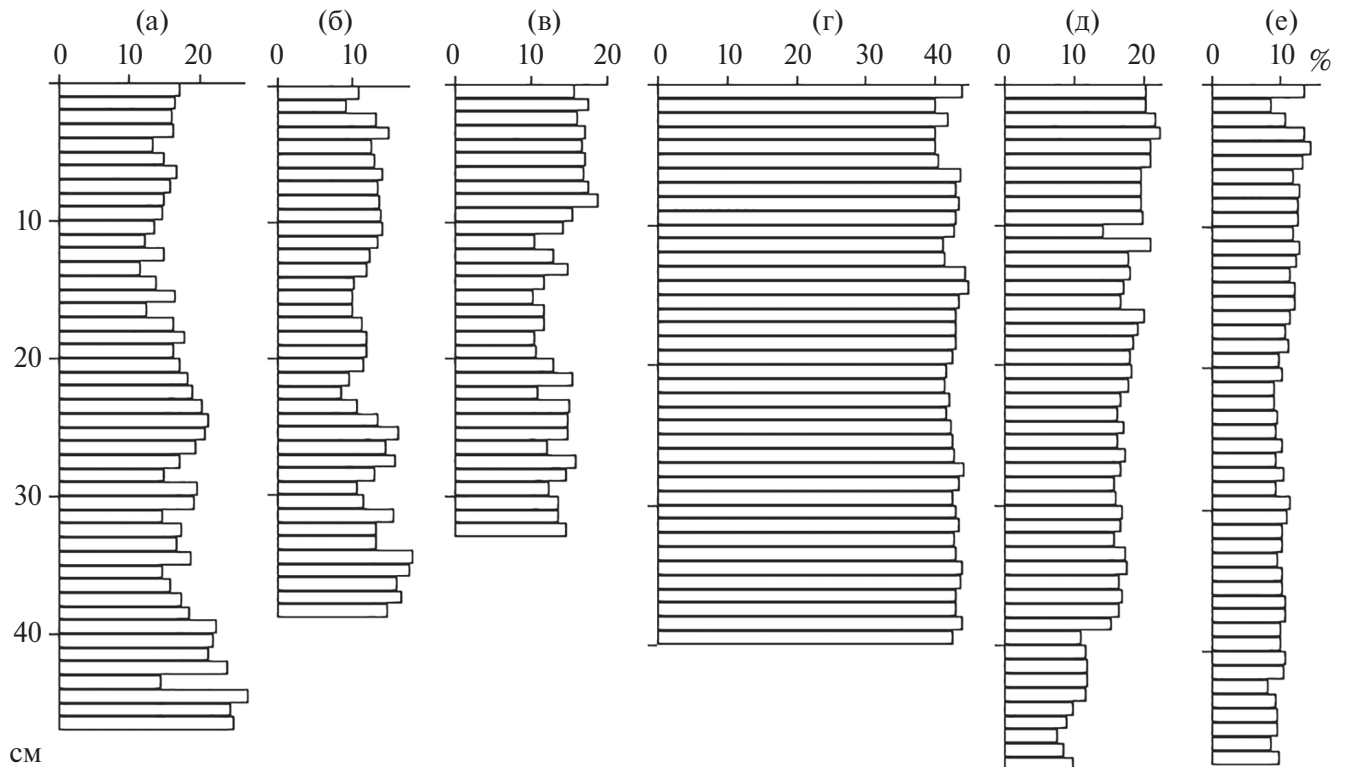
состояние донных отложений оценивали по шкале концентраций Хл + Ф в сухом осадке (Möller, Scharf, 1986). Вертикальные профили пигментов и ОВ в кернах 2019 г. сравнивали с полученными в 2009 г. (Сигарева и др., 2013). Расчеты выполняли с помощью программ MS Excel и Statistica v. 8.0. Достоверность различий средних значений определяли по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.05$).

Рыбинское водохранилище (58°00'–59°05' с.ш., 37°28'–39°00' в.д.) — крупный (площадь 4550 км²) мелководный (средняя глубина 5.6 м) водоем, расположенный на северо-западе Европейской части России (Структура..., 2018). Средняя за май–октябрь 1976–2019 гг. температура воды Рыбинского водохранилища увеличивалась на 0.72°C/10 лет при возрастании среднегодовой температуры воздуха на 0.47°C/10 лет (Законнова, 2021). В начале XXI в. содержание биогенных элементов в воде водохранилища соответствует эвтрофным значениям и фактически не отличается от такового в 1960-х и 1980-х годах (Степанова и др., 2013; Структура..., 2018). Повышение содержания общего фосфора, общего и органического азота характерно для маловодных лет. Средняя скорость осадконакопления — 2.9 мм/год, илонакопления — 6.7 мм/год.

Представления об эвтрофировании водохранилища, полученные на основе Хл

Таблица 1. Физико-химические характеристики грунтов в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г.

| Станция | Глубина, м | Влажность, % | Объемная масса, г/см ³ | ОВ, % | Тип грунта |
|--------------|------------|--------------|-----------------------------------|------------|-------------------------|
| Коприно | 13 | 65.5 ± 0.7 | 0.45 ± 0.01 | 17.5 ± 0.5 | Серый глинистый ил |
| Молога | 14 | 61.0 ± 0.8 | 0.52 ± 0.01 | 13.0 ± 0.4 | Тот же |
| Наволоч | 10 | 58.1 ± 1.3 | 0.58 ± 0.02 | 14.2 ± 0.4 | Торфянистый ил с песком |
| Средний Двор | 16 | 84.0 ± 0.6 | 0.18 ± 0.01 | 42.6 ± 0.2 | Торфогенный ил |
| Брейтово | 13 | 71.4 ± 1.2 | 0.36 ± 0.02 | 16.4 ± 0.5 | Серый глинистый ил |
| Череповец | 10 | 52.7 ± 1.5 | 0.70 ± 0.04 | 10.8 ± 0.2 | Тот же |

**Рис. 2.** Вертикальное распределение ОВ в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г. на станциях: а – Коприно, б – Молога, в – Наволоч, г – Средний Двор, д – Брейтово, е – Череповец. По оси ординат – толщина керна, см; по оси абсцисс – ОВ, % сухой массы грунта.

фитопланктона, неоднозначные. Для периода эксплуатации водохранилища тренд динамики Хл не был четко выражен: в отдельные периоды наблюдений (1969–1995 гг.) отмечали увеличение содержания Хл, в другие (1990–2005 гг.) – уменьшение (Пырина и др., 2006; Структура..., 2018). Интенсивный гидродинамический режим приводит к сглаживанию пространственных различий продуктивности фитопланктона, а при повышенной солнечной радиации, возрастании температуры и низком уровне воды происходит увеличение продуктивности (Пырина и др., 2006; Минеева, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Донные отложения в кернах были представлены серым глинистым, торфянистым и торфогенным

илами. Водно-физические свойства грунтов соответствовали их типам (табл. 1). Среднее содержание ОВ в кернах достигало 43% на ст. Средний Двор, на остальных станциях – 11–18% (табл. 1, рис. 2). Средние для всех станций величины ОВ почти не различались по данным съемок 2019 (20%) и 2009 (21%) годов.

Содержание Хл + Ф в слоях отложений изменялось в широких пределах (рис. 3). В общей выборке ($n = 256$) на величины олиготрофной категории приходилось 2.3%, мезотрофной – 35.5%, эвтрофной – 30.1%, гипертрофной – 32% при средних концентрациях 7.7 ± 1.1 , 43.5 ± 1.3 , 86.9 ± 2.0 , 203 ± 6.3 мкг/г с.о. соответственно. Максимальные значения суммы Хл + Ф отмечены в керне с торфогенным илом, минимальные – в керне с торфянистым илом (табл. 2). Керны озеровидных участков

Таблица 2. Пигментные характеристики грунтов в кернах водохранилища в 2019 г.

| Станция | Хл + Ф, мкг/г с.о. | E_{480}/E_{665} | $E_{480}/1.7E_{665к}$ | Ф, % |
|--------------|--------------------|-------------------|-----------------------|------------|
| Коприно | 58.0 ± 3.1 | 3.29 ± 0.05 | 2.05 ± 0.03 | 91.3 ± 0.4 |
| Молога | 109 ± 4.9 | 1.94 ± 0.04 | 1.28 ± 0.03 | 82.5 ± 1.6 |
| Наволоч | 32.8 ± 4.3 | 1.76 ± 0.10 | 1.11 ± 0.06 | 89.6 ± 0.5 |
| Средний Двор | 252 ± 4.0 | 1.97 ± 0.04 | 1.28 ± 0.03 | 85.8 ± 0.6 |
| Брейтово | 133 ± 6.8 | 2.18 ± 0.03 | 1.40 ± 0.02 | 86.5 ± 1.0 |
| Череповец | 55.7 ± 2.3 | 2.95 ± 0.04 | 1.85 ± 0.02 | 89.7 ± 1.0 |

Таблица 3. Пигментные характеристики и содержание ОВ в кернах водохранилища в 2009 г. (по: Сигарева и др., 2013)

| Станция | Хл + Ф, мкг/г с.о. | E_{480}/E_{665} | ОВ, % | R^{2*} |
|--------------|--------------------|-------------------|------------|----------|
| Коприно | 44.1 ± 2.9 | 3.29 ± 0.14 | 15.3 ± 0.6 | 0.30 |
| Молога | 90.0 ± 4.2 | 2.73 ± 0.04 | 21.2 ± 0.6 | 0.56 |
| Средний Двор | 140 ± 5.4 | 2.04 ± 0.07 | 34.8 ± 1.1 | 0.71 |
| Брейтово | 76.7 ± 3.0 | 2.39 ± 0.04 | 23.9 ± 0.7 | 0.58 |
| Череповец | 48.7 ± 3.7 | 3.48 ± 0.06 | 9.8 ± 1.2 | 0.20 |

Примечание. *Коэффициент детерминации линейной связи между содержанием Хл + Ф и ОВ.

Таблица 4. Содержание пигментов в слоях кернов водохранилища в 2009 г. (над чертой) и 2019 г. (под чертой)

| Станция | Хл + Ф, мкг/г с.о. | | | |
|--------------|--------------------|--------------|--------------|--------------|
| | 0–1 см | 0–5 см | 6–10 см | 0–10 см |
| Коприно | <u>126.4</u> | <u>103.9</u> | <u>38.1</u> | <u>72.6</u> |
| | 132.2 | 104.1 | 78.2 | 91.1 |
| Молога | <u>204.8</u> | <u>169.5</u> | <u>118.1</u> | <u>143.8</u> |
| | 128.8 | 157.7 | 127.1 | 142.4 |
| Наволоч | — | — | — | — |
| | 91.8 | 73.6 | 58.1 | 65.9 |
| Средний Двор | <u>229.1</u> | <u>201.6</u> | <u>171.3</u> | <u>186.4</u> |
| | 331.1 | 265.9 | 248.6 | 257.2 |
| Брейтово | <u>156.7</u> | <u>128.1</u> | <u>95.9</u> | <u>112.0</u> |
| | 251.9 | 228.3 | 164.2 | 196.2 |
| Череповец | <u>124.1</u> | <u>103.8</u> | <u>63.5</u> | <u>83.6</u> |
| | 94.7 | 73.2 | 78.0 | 75.6 |

Примечание. “—” — данные отсутствуют.

(ст. Брейтово, Средний Двор) характеризовались более высокими концентрациями, чем типично речных участков и переходного (ст. Молога) между речным и озеровидным. Среднее по вертикали кернов содержание Хл + Ф увеличилось в 1.5 раза в 2019 г. по сравнению с 2009 г. (табл. 2 и 3). При этом среднее содержание пигментов в кернах озеровидного плеса возросло в 1.6 раза, в кернах речных участков — в 1.2 раза.

За период между двумя съемками в верхних слоях кернов содержание пигментов изменялось по-разному. На одних станциях (Коприно, Средний Двор, Брейтово) концентрации пигментов в кернах второй съемки увеличивались, на других (Молога, Череповец) — уменьшались. Изменения

концентраций пигментов в речных плесах (Волжском и Шекснинском) были незначительными по сравнению с озеровидным плесом (табл. 4).

Величины индекса E_{480}/E_{665} , используемого в продукционной гидробиологии в качестве показателя физиологического состояния растительных организмов, в кернах Рыбинского водохранилища были, как правило, выше, чем значения, известные для фитопланктона и макрофитов (Минева, 2004; Сигарева, Тимофеева, 2023). В кернах средние величины индекса уменьшились с 2.04–3.48 (съемка 2009 г.) до 1.94–3.29 (съемка 2019 г.) при возрастании концентраций Хл + Ф (табл. 2 и 3). При низком содержании пигментов на ст. Наволоч отмечено не высокое,

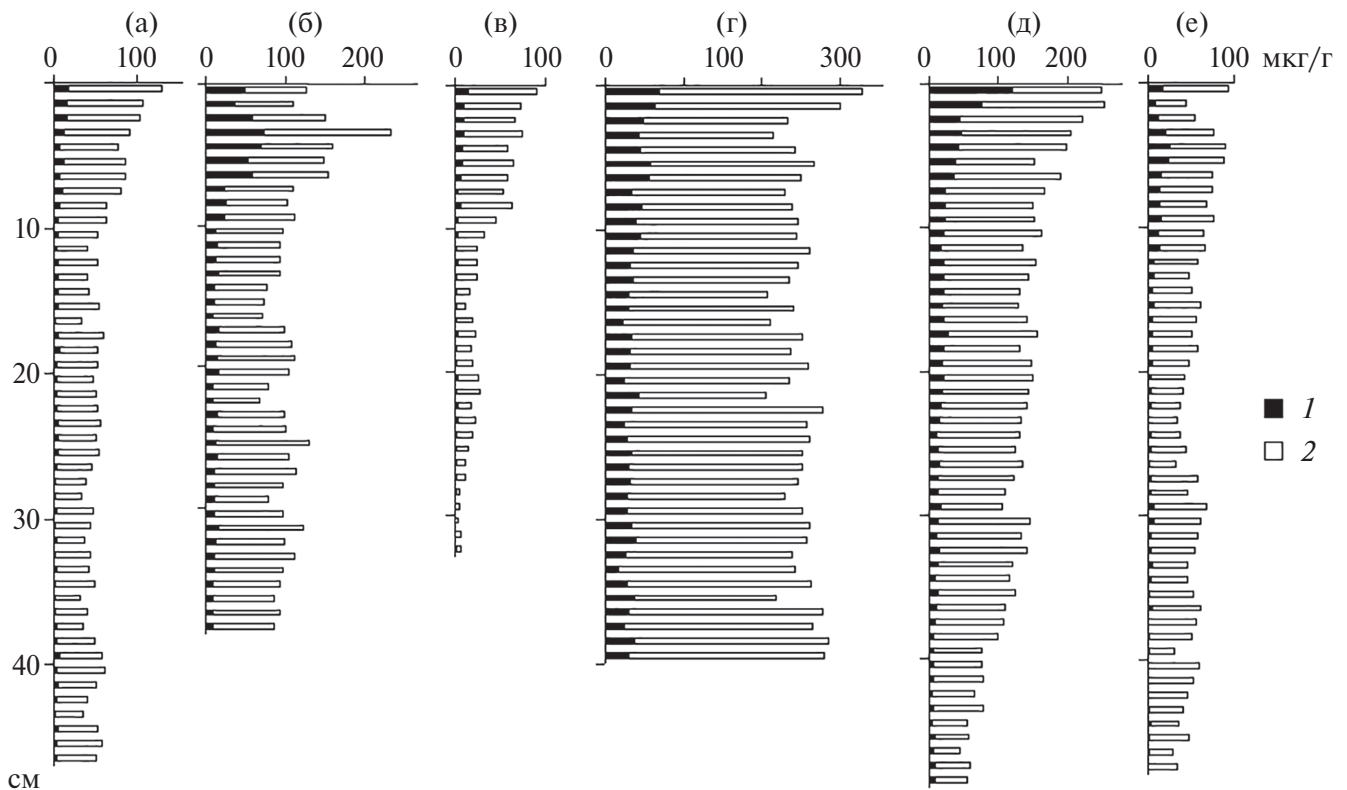


Рис. 3. Вертикальное распределение Хл (1) и Ф (2) в кернах Рыбинского водохранилища в 2019 г. на станциях: а – Коприно, б – Молога, в – Наволок, г – Средний Двор, д – Брейтово, е – Череповец. По оси ординат – толщина керна, см; по оси абсцисс – пигменты, мкг/г с.о.

как ожидалось, а минимальное значение индекса E_{480}/E_{665} , вероятно, из-за особенностей абиотических условий, включая повышенное содержание растворенного кислорода у дна. Максимальный индекс E_{480}/E_{665} зарегистрирован на речном участке Волжского плеса (ст. Коприно). На ст. Наволок отмечено наиболее сильное варьирование индекса ($C_v = 31\%$) по вертикали керна, как и других пигментных характеристик, особенно Хл + Ф в сухом осадке ($C_v = 73\%$). Повышение индекса в донных отложениях по сравнению с водными растениями можно объяснить возрастанием вклада Ф, удельное поглощение которых меньше, чем Хл (Lorenzen, 1967). Использование другого индекса – $E_{480}/1.7E_{665к}$, учитывающего наличие Ф, приводит к уменьшению исходного отношения E_{480}/E_{665} , но выравнивание этих пигментных показателей между донными отложениями и сообществами планктонных водорослей не достигается. Величины индекса $E_{480}/1.7E_{665к}$ в кернах остаются более высокими, чем у растительных организмов, что обусловлено повышенной скоростью деградации Хл до бесцветных продуктов по сравнению с каротиноидами в неблагоприятных для фотосинтеза условиях (Leavitt, 1993).

Значения индекса E_{480}/E_{665} в кернах неоднозначно зависят от уровня концентрации Хл + Ф. Связь E_{480}/E_{665} с концентрацией пигментов Хл + Ф

на пяти станциях (Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово, Череповец) отрицательная. При этом наиболее высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0.62$) характеризуется полиномиальная связь (рис. 4а). Исключение отмечено на относительно неглубокой ст. Наволок с отложениями торфянистого ила, обогащенного трудноминерализуемым ОВ. На этой станции связь между E_{480}/E_{665} и суммой пигментов (Хл + Ф) положительная (рис. 4б).

Характер связи между E_{480}/E_{665} и содержанием Хл + Ф в разных частях кернов зависит от типа грунта. В верхней половине кернов с серым глинистым илом коэффициент детерминации связи существенно больше, чем в нижней. В кернах с торфянистым и торфогенным илами теснота связи усиливается в нижней половине. Изменчивость исследуемой связи, вероятно, зависит от скоростей физических, химических и биологических процессов, влияющих на состав ОВ планктонного и терригенного происхождения (Reuss et al., 2005; Бреховских и др., 2006; Ветров и др., 2008; Лазарева и др., 2018).

Связь концентрации Хл + Ф с содержанием ОВ в слоях кернов на пяти станциях (без ст. Наволок) характеризовалась высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0.73$) (рис. 5). Коэффициенты

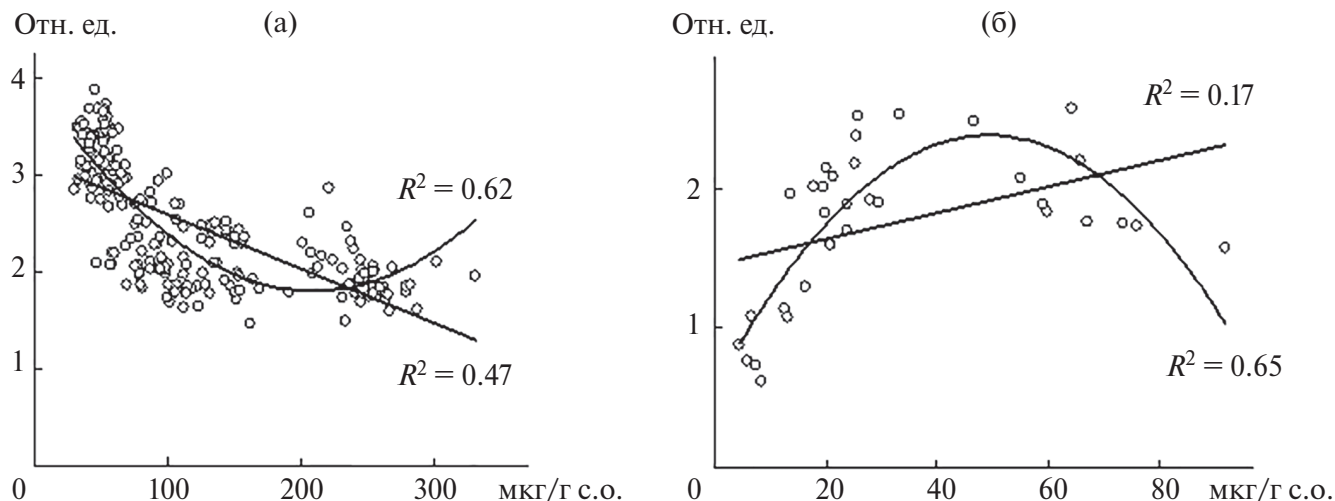


Рис. 4. Зависимости между индексом E_{480}/E_{665} и содержанием пигментов (Хл + Ф): а – на станциях Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово, Череповец, б – на ст. Наволок. По оси ординат – индекс E_{480}/E_{665} ; по оси абсцисс – Хл + Ф.

детерминации линейной связи между Хл + Ф и ОВ в разных ядрах существенно варьировали, что обусловлено свойствами ОВ разного происхождения. Тесная связь между Хл + Ф и ОВ отмечена на станциях Брейтово и Череповец (р. Кошта), умеренная – на станции Молога и Наволок, слабая – на станции Коприно и Средний Двор. Характер связи Хл + Ф и ОВ с типом грунта не прослеживался. По данным съемки 2019 г., коэффициент детерминации линейной связи Хл + Ф с ОВ в ядрах изменялся от 0.0002 до 0.75, что свидетельствует о расширении диапазона величин этого показателя по сравнению с 2009 г., когда R^2 варьировал от 0.20 до 0.71 (табл. 3).

Среднее для ядер содержание автохтонного органического углерода, оцененное по содержанию растительных пигментов (Хл + Ф), в 2019 г. варьировало в пределах 4.6–16.8% общего органического углерода, рассчитанного по прокаливанию. Низкий вклад автохтонного органического углерода отмечен в небольшой колонке на ст. Наволок (4.6%) с интенсивной гидродинамикой, а также на речных участках (Коприно – 6.6%, Череповец – 10.3%). Более высокие значения этого показателя характерны для озеровидных мест (11.8% на ст. Средний Двор, 16.2% на ст. Брейтово) и экотона (16.8% на ст. Молога). Доля автохтонного органического углерода в 2009 г. изменялась в пределах 5.8–9.9%. Полученные величины соответствуют литературным данным для высокопроточного озера (до 18%) и не достигают значений в слабопроточном (41%) водоеме (Гаретова, Фишер, 2020).

Тесные положительные связи степенного типа выявлены для ядер между Хл + Ф и влажностью грунта (R^2 от 0.43 до 0.94), а тесные отрицательные – между Хл + Ф и воздушно-сухой объемной массой (R^2 от 0.60 до 0.95). Исключением была ст.

Средний Двор с преобладанием торфогенного ила, где зависимость пигментов от водно-физических свойств грунта отсутствовала. Ранее для верхнего слоя отложений показана степенная связь пигментов с влажностью и объемной массой грунта в пространственном аспекте для пресноводного и морского водоемов (Сигарева и др., 2020б). Сходство исследуемых связей в пространстве и времени отражает универсальные закономерности изменений пигментных и водно-физических свойств донных отложений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Под эвтрофированием понимают повышение трофического статуса экосистемы за счет новообразования ОВ в водоеме при увеличении концентрации биогенных элементов (Россолимо, 1977; Даценко, 2007). В эпоху глобального потепления скорость эвтрофирования водных экосистем увеличивается (The impact..., 2010). Однако существуют сложности дифференцирования факторов повышения трофии водохранилищ (Россолимо, 1977). В отдельных случаях показано уменьшение продуктивности фитопланктона (Шашуловская и др., 2023). Трофический статус конкретного водоема бывает неоднозначным, если используют показатели не только новообразования, но и трансформации ОВ в пищевой цепи (Винберг, 1960; Трифонова и др., 2003; Китаев, 2007; Gao et al., 2020). Особые трудности вызывает оценка трофии крупных водохранилищ с разнотипными по геоморфологии и гидрологии характеристиками отдельных плесов.

В начале XXI в. Рыбинское водохранилище по содержанию в воде Хл – мезотрофный водоем, по продукции водорослей, бактерий, зоопланктона и биомассе бентоса – эвтрофный (Структура...,

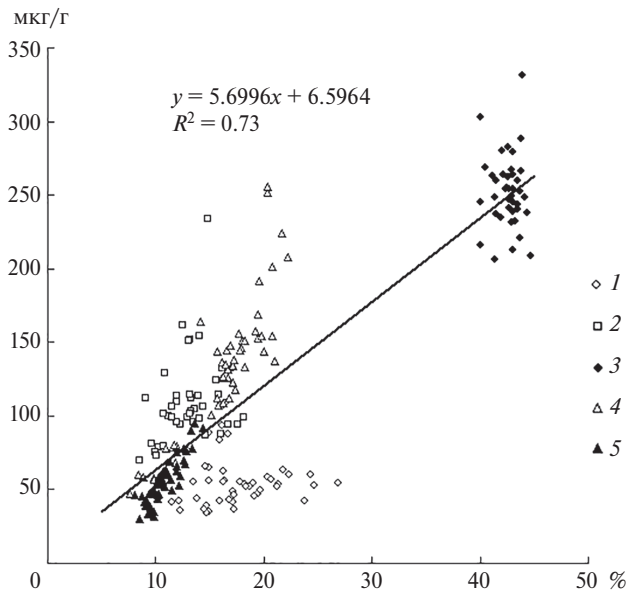


Рис. 5. Зависимость между концентрацией пигментов (Хл + Ф) и содержанием ОВ в ядрах Рыбинского водохранилища в 2019 г. По оси ординат – Хл + Ф; по оси абсцисс – ОВ, % сухой массы грунта. 1–5 – станции Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово, Череповец соответственно.

2018). Наиболее широкий спектр трофических категорий (от олиго- до гипертрофии) отмечали для участков бентали в Главном плесе водохранилища по содержанию осадочных пигментов в верхнем слое отложений (Структура..., 2018). В ядрах, относящихся к периоду эксплуатации водохранилища до 2009 г., выявлен тренд увеличения концентрации пигментов (Сигарева и др., 2013). Результаты настоящей работы показали признаки дальнейшего увеличения продуктивности бентали водохранилища до 2019 г., но при различной изменчивости содержания Хл + Ф по вертикали ядер (рис. 3), что указывает на необходимость изучения эвтрофирования водохранилищ в пространственном аспекте. Неоднозначные взаимосвязи между пигментными характеристиками и ОВ могут быть следствием существенной вариабельности абиотических условий на станциях (Структура..., 2018).

В изучении эвтрофирования с применением осадочных пигментов достигнуты определенные успехи (Brenner, Binford, 1988; Leavitt, 1993;

Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009). Пигменты в осадках используют в производственных работах, поскольку они количественно связаны с факторами продуктивности – содержанием биогенных веществ (Brenner, Binford, 1988; Тимофеева, Сигарева, 2004), концентрацией Хл в воде (Möller, Scharf, 1986; Сигарева и др., 20206), обилием и биомассой макрозообентоса (Cochrane et al., 2009; Тимофеева и др., 2018). Получена прямая положительная связь осадочных пигментов с ОВ (рис. 5). Можно предположить, что более значительный диапазон корреляций на станциях, отмеченный по данным съемки 2019 г., обусловлен усилением неоднородности и контрастности абиотических условий, влияющих на сохранение растительных пигментов и ОВ. Подтверждением могут быть данные об увеличении среднедекадной амплитуды температуры воды в Рыбинском водохранилище в 2001–2019 гг. (Законнова, 2021), а также материалы по солнечной активности, гидродинамике и кислородному режиму волжских и камских водохранилищ (Лазарева и др., 2018; Структура..., 2018; Минеева, 2021).

Индекс E_{480}/E_{665} (а также E_{480}/E_{664}) может рассматриваться как трофический критерий. Для планктона известно, что в эвфотической зоне E_{480}/E_{664} уменьшается при повышении трофии вод, свидетельствуя о том, что пигментный фонд водорослей пополняется Хл в большей мере, чем каротиноидами (Минеева, 2004). Величины индекса в придонной воде выше по сравнению с эвфотической зоной и ниже по сравнению с донными отложениями (Структура..., 2018). В настоящей работе на примере серого глинистого ила показано, что в слоях ядер с мезотрофными концентрациями Хл + Ф средние значения индекса E_{480}/E_{665} составляют 3.20 ± 0.05 , с эвтрофными – 2.34 ± 0.06 , гипертрофными – 2.11 ± 0.05 (табл. 5) при достоверных различиях по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.05$). Следовательно, зависимость отношения каротиноиды/Хл от концентрации Хл + Ф, отражающей степень трофии, сохраняется и в донных биотопах водохранилища при неблагоприятных для фотосинтеза условиях.

Пространственная динамика трофии бентали выражена сильнее, чем пелагиали. Так, на речных и озеровидных участках водохранилища многолетние средние концентрации Хл + Ф

Таблица 5. Пигментные показатели, сгруппированные по трофическим категориям, в слоях всех ядер серого глинистого ила в 2019 г.

| Показатель | Мезотрофная | Эвтрофная | Гипертрофная |
|--------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| Хл + Ф, мкг/г с.о. | 29.8–59.7 48.0 ± 0.96 | 60.1–118 88.1 ± 2.09 | 122–256 156 ± 5.24 |
| E_{480}/E_{665} | 2.07–3.88 3.20 ± 0.05 | 1.63–3.48 2.34 ± 0.06 | 1.46–2.52 2.11 ± 0.05 |
| Число проб | 70 | 71 | 42 |

Примечание. Над чертой – пределы показателя, под чертой – среднее значение со стандартной ошибкой.

в отложениях существенно различаются, тогда как содержание Хл в планктоне на станциях сходно (Структура..., 2018; Минеева, 2021). Неоднозначный тип связей между Хл, каротиноидами и ОВ на различных участках бентали водохранилища может быть обусловлен изменчивостью гидроэкологической обстановки.

Один из признаков эвтрофирования Рыбинского водохранилища – повсеместное увеличение вклада автохтонного ОВ растительного происхождения в донных отложениях. В целом, вклад автохтонного органического углерода увеличился в среднем в 1.6 раза – от 7.7% до 12.3% общего ОВ в кернах за период с 2009 г. по 2019 г. На наиболее проточных речных станциях увеличение показателя менее выражено, чем на озеровидных станциях, что согласуется с литературными данными об обратной зависимости накопления автохтонного углерода от активности водных масс (Гаретова, Фишер, 2020).

Изменение пигментных показателей в кернах по станциям (содержание ОВ, Хл + Ф, индекс E_{480}/E_{665} , вклад автохтонного углерода растительного происхождения) дает основание считать, что увеличение трофического состояния бентали Рыбинского водохранилища происходит в основном за счет самого большого по площади озеровидного плеса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Котловинно-долинное Рыбинское водохранилище характеризуется неравномерностью вертикального распределения осадочных пигментов в кернах донных отложений. Изменчивость динамики пигментных показателей возрастает от торфогенного ила к серому глинистому и торфянистому при убывании концентрации пигментов в представленном ряду. Многолетние тренды эвтрофирования более четко выражены в озеровидном Главном плесе. К признакам эвтрофирования можно отнести тесную связь осадочных пигментов с общим вкладом ОВ для всего массива данных, возрастание средней концентрации Хл + Ф и вклада автохтонного органического углерода через 10-летний период, уменьшение от съемки к съемке относительного содержания каротиноидов. Изучение динамики пигментов в кернах молодых экосистем водохранилищ можно рекомендовать для мониторинга продуктивности за весь период эксплуатации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 124032100076-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Голубков М.С. 2014. Эвтрофирование водоемов и структура сообщества гидробионтов // Биология внутр. вод. № 3. С. 5.
<https://doi.org/10.7868/S0320965214030036>
- Белкина Н.А. 2014. Ретроспективная оценка состояния донных отложений Выгозерского водохранилища // Водн. ресурсы. Т. 41. № 3. С. 258.
- Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э. 2002. Оценка трофности Рыбинского водохранилища с помощью потенциала регенерации биогенных элементов // Водн. ресурсы. Т. 29. № 6. С. 721.
- Бреховских В.Ф., Вишневецкая Г.Н., Кременецкая Е.Р., Ломова Д.В. 2006. Об оценке потребления кислорода разными типами грунтов долинных водохранилищ в летний период // Метеорология и гидрология. № 10. С. 82.
- Ветров А.А., Семилетов И.П., Дударев О.В. и др. 2008. Исследование состава и генезиса органического вещества донных осадков Восточно-Сибирского моря // Геохимия. № 2. С. 183.
- Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР.
- Гаретова Л.А., Фишер Н.К. 2020. Условия и источники формирования углеводородного фона в донных отложениях малых эстуариев Татарского пролива // Геохимия. Т. 65. № 8. С. 768.
- Даценко Ю.С. 2007. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС.
- Законнова А.В. 2021. Климатические изменения термического режима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 94(97). С. 7.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный двор.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 81(84). С. 47.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Минеева Н.М. 2021. Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 574.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060127>
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др. 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М: КМК. С. 36.

- Росолимо Л.Л.* 1977. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* 2023. Пигментные характеристики макрофитов Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 3. С. 420. <https://doi.org/10.31857/S0320965223030233>
- Сигарева Л.Е., Перова С.Н., Тимофеева Н.А.* 2020а. Многолетняя динамика макрозообентоса и растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 77. <https://doi.org/10.31857/S032096522004018X>
- Сигарева Л.Е., Законнов В.В., Тимофеева Н.А., Касьянова В.В.* 2013. Осадочные пигменты и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 40. № 1. С. 62.
- Сигарева Л.Е., Коренева Т.Г., Минеева Н.М., Тимофеева Н.А.* 2020б. Сравнительный анализ содержания хлорофилла *a* в пресноводном и морском водоемах // Биология внутр. вод. № 5. С. 439.
- Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М.* 2013. Закономерности динамики содержания биогенных элементов в водах Рыбинского водохранилища за годы его существования // Вода: химия и экология. № 1. С. 15.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.
- Тимофеева Н.А., Сигарева Л.Е.* 2004. Взаимосвязи концентраций растительных пигментов с азотом и фосфором в донных отложениях водохранилищ // Водн. ресурсы. Т. 31. № 3. С. 332
- Тимофеева Н.А., Перова С.Н., Сигарева Л.Е.* 2018. Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Сиб. экол. журн. № 6. С. 766.
- Трифонов И.С., Воронцова Н.К., Макарецва Е.С. и др.* 2003. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. СПб.: НИИ химии СПбГУ.
- Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Далечина И.Н.* 2023. Эвтрофирование Волгоградского водохранилища: влияние климатической трансформации или сукцессионных процессов? // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 327. № 3. С. 390.
- Brenner M., Binford M.W.* 1988. Relationships between concentrations of sedimentary variables and trophic state in Florida lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 45. № 2. P. 294. <https://doi.org/10.1139/f88-035>
- Cochrane S.K.J., Denisenko S.G., Renaud P.E. et al.* 2009. Benthic macrofauna and productivity regimes in the Barents Sea: ecological implications in a changing Arctic // J. Sea Res. V. 61. № 4. P. 222. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.01.003>
- Gao N., Ma Y., Zhao M. et al.* 2020. Quantile analysis of long-term trends of near-surface chlorophyll-*a* in the Pearl River plume // Water. V. 12. № 6. P. 1662. <https://doi.org/10.3390/w12061662>
- Leavitt P.R.* 1993. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. V. 9. № 2. P. 109. <https://doi.org/10.1007/BF00677513>
- Lorenzen C.J.* 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. V. 12. № 2. P. 343. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
- Möller W.A.A., Scharf B.W.* 1986. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. V. 143. № 1. P. 327. <https://doi.org/10.1007/BF00026678>
- Reuss N., Conley D.J., Bianchi T.S.* 2005. Preservation conditions and the use of sediment pigments as a tool for recent ecological reconstruction in four Northern European estuaries // Mar. Chem. V. 95. № 3–4. P. 283. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2004.10.002>
- Szymczak-Żyła M., Kowalewska G.* 2009. Chloropigments *a* in sediments of the Gulf of Gdańsk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. V. 284. № 3–4. P. 283. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.10.007>
- The impact of climate change on European lakes. Aquat. Ecol. Ser. 2010. V. 4. Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-2945-4>
- Wilhelm S., Adrian R.* 2008. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton // Freshwater Biol. V. 53. № 2. P. 226. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01887.x>
- Yang Y., Pettersson K., Padisák J.* 2016. Repetitive baselines of phytoplankton succession in an unstably stratified temperate lake (Lake Erken, Sweden): a long-term analysis // Hydrobiologia. V. 764. № 1. P. 211. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2314-1>
- Yang M., Xia J., Cai W. et al.* 2020. Seasonal and spatial distributions of morpho-functional phytoplankton groups and the role of environmental factors in a subtropical river-type reservoir // Water Sci. Technol. V. 82. № 11. P. 2316. <https://doi.org/10.2166/wst.2020.489>

Pigments in Cores of Bottom Sediment as Indicators of the Trophic Status Dynamics in the Benthos of a Large Reservoir

L. E. Sigareva^{1,*}, N. A. Timofeeva¹, V. V. Zakonov¹

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

**e-mail: sigareva@ibiw.ru*

New data on the dynamics of pigment characteristics for different silts in the basin-valley Rybinsk Reservoir, the largest source of fresh water on the Upper Volga, are presented. The concept of eutrophication of the reservoir under modern climate warming is supplemented. The content of pigments in bottom sediment cores taken after 10 years (in 2009 and 2019) was compared. According to the latest survey, the average content of chlorophyll *a* with pheopigments in cores at the stations is characterized by higher values, and the carotenoid/chlorophyll ratio (index E_{480}/E_{665}) is lower than according to the first survey. The relationship between the index E_{480}/E_{665} and the total content of chlorophyll *a* and pheopigments in cores from most stations is negative, as in phytoplankton. In the total array of studied sediment samples, the contribution of pigment concentrations (chlorophyll *a* + pheopigments) belonging to the hypertrophic category is increased. The average content of sedimentary pigments in lake-like areas increased compared to riverine areas. The dynamics of pigments is clearly expressed in cores of gray clayey silt and smoothed in peat-originated silt. Over the period from 2009 to 2019, the average contribution of autochthonous organic carbon, estimated from the sum of chlorophyll and pheopigments, increased from 7.7% to 12.3% of total organic carbon in cores. The trends of the pigment concentrations in cores indicate an increase in the trophic state of benthos to date. The significance of the pigment characteristics of bottom sediments for monitoring the benthos productivity over the entire period of reservoir operation is discussed.

Keywords: bottom sediments, chlorophyll, pheopigments, carotenoids, organic matter, Rybinsk Reservoir, eutrophication