

УДК [58.036.2:581.526.325.2](282.247.32)

**В. И. Щербак**

**ОТКЛИК ФИТОПЛАНКТОНА КИЕВСКОГО  
ВОДОХРАНИЛИЩА НА ПОВЫШЕНИЕ ЛЕТНИХ  
ТЕМПЕРАТУР**

Установлено, что в 2011—2016 гг. глобальные и локальные климатические изменения в абиоте экосистемы Киевского водохранилища проявились в аномально высоких летних температурах воды: в поверхностных горизонтах — до 27,2—28,8°C, в придонных — до 25,9—26,6°C. Отклик фитопланктона на аномально высокие температуры проявился в изменениях таксономического, количественного разнообразия, структурной организации и продукционно-деструкционных процессов. При доминировании во флористическом разнообразии Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanoprokaryota на современном этапе возросла роль мелкоклеточных форм Chrysophyta и Cryptophyta — соответственно до 8 и 5 видов и 17 и 8%, которые ранее для Днепра и днепровских водохранилищ приводились как ранневесенние виды. В зависимости от величин температуры формируются два пула водорослей, отличающихся по качественному составу, количественному развитию и структуре. Установлены прямые статистически достоверные корреляционные зависимости между аномальной летней температурой и развитием Cyanoprokaryota, а также Chlorophyta, но обратная зависимость — для Bacillariophyta. Интенсивность валовой, чистой первичной продукции и деструкции органического вещества характеризовалась высокой дисперсностью между максимальными и минимальными показателями. В целом, зарегистрированные аномально высокие летние температуры воды еще не вызывают необратимых изменений в структурно-функциональной организации фитопланктона — основного компонента автотрофного звена экосистемы Киевского водохранилища.

***Ключевые слова:** аномальные летние температуры, отклик, фитопланктон, таксономическое разнообразие, численность, биомасса, первичная продукция, деструкция органических веществ, Киевское водохранилище.*

Одной из актуальных современных проблем является установление механизмов функционирования водных экосистем в условиях глобальных и локальных климатических изменений. Важнейшим проявлением климатических изменений являются температурные аномалии. Согласно Всемирной метеорологической организации (ВМО), температурная аномалия — это превышение среднегодовых температурных величин. Для Украины введено понятие климатической нормы, которой считается средняя температура воздуха за период 1961—1990 гг. [1].

© В. И. Щербак, 2018

Показано [5], что в пределах г. Киева за последний период средняя температура воздуха по сравнению с 1961—1990 гг. возросла практически на  $1,0^{\circ}$ . Но увеличение температуры по отдельным месяцам было разным: в холодный период росли минимальные температуры, а в теплый — максимальные. Необходимо подчеркнуть, что максимальное увеличение температуры воздуха в 1991—2010 гг., по сравнению с 1961—1990 гг., составляет от  $0,5$  до  $1,8^{\circ}$  и регистрируется в июле — августе. Соответственно, аномальное повышение температуры воздуха влияет на термический режим водных экосистем именно в эти месяцы.

В днепровских водохранилищах — крупномасштабных антропогенно нарушенных водных экосистемах — важнейшим биологическим компонентом, определяющим потоки энергии, круговорот веществ, фотосинтетическую аэрацию воды, формирование ее качества, является фитопланктон [8]. Очевидно, что он и может быть использован как информативный биологический индикатор реакции водной экосистемы на аномальные температурные показатели воды.

Цель работы — установить закономерности отклика (реакции) на влияние аномальных летних температур воды по структурно-функциональной организации фитопланктона верхнекаскадного днепровского водохранилища.

**Материал и методика исследований<sup>1</sup>.** Представлены результаты исследований, проведенных в 2011—2016 гг. в акватории Киевского водохранилища — головного в Днепровском каскаде.

Методология исследований состояла в ежегодных летних (июль) экспедиционных объездах акватории Киевского водохранилища и отборе проб по общепринятой в Институте гидробиологии сетке станций [7]. Пробы фитопланктона на всех станциях отбирали с поверхностных горизонтов, а на станциях с глубинами более  $3,0$  м — и с придонных.

Фиксация, седиментация, камеральная обработка, определение видового состава, численности, биомассы, выделение доминирующего комплекса проводились согласно общеизвестным гидробиологическим методам [9].

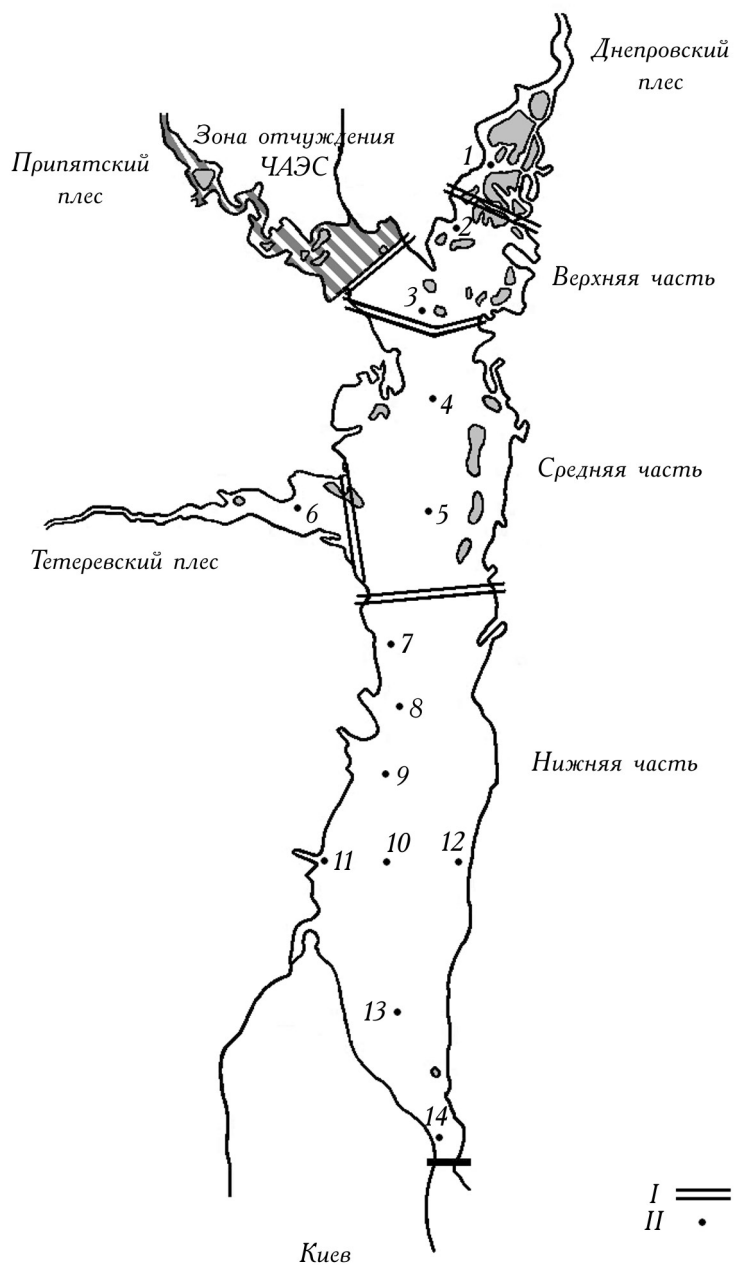
На всех станциях параллельно с отбором альгологических проб проводили измерение температуры воды ртутным термометром с точностью  $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ ; прозрачность воды определяли с помощью диска Секки.

Карта-схема размещения исследуемых станций на Киевском водохранилище представлена на рисунке 1.

### *Результаты исследований и их обсуждение*

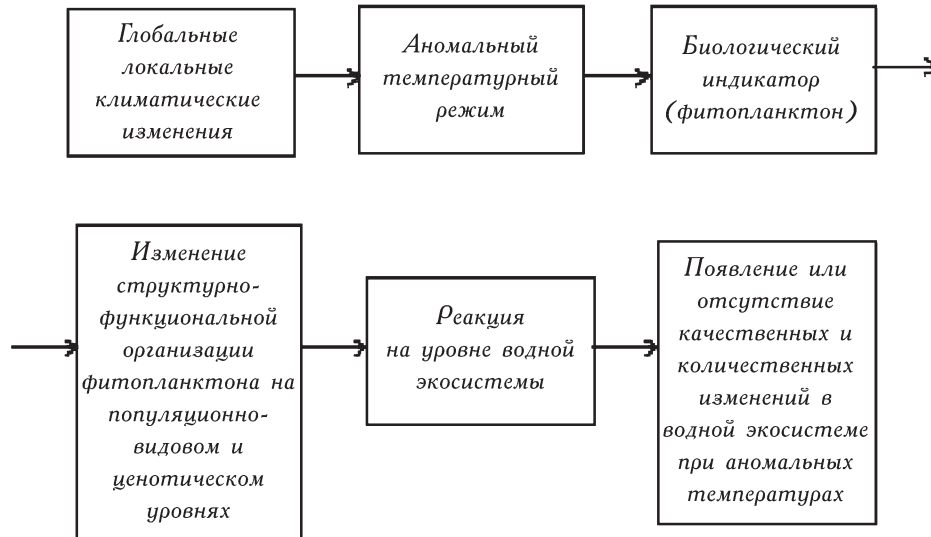
В современных гидробиологических работах практически отсутствует общепринятая методология исследований влияния аномальных температур

<sup>1</sup> Автор выражает благодарность ст. н. с. Н. Е. Семенюк и н. с. А. М. Задорожной за участие в экспедиционных выездах и камеральной обработке проб.



1. Карта-схема Киевского водохранилища: I — условное районирование водохранилища, II — станции отбора проб.

на различные компоненты биоты. Основа методологии исследований представлена на рисунке 2.



2. Блок-схема взаимосвязи аномальных температур, как показателя глобальных и локальных климатических изменений, с биологическим индикатором.

Целесообразность последовательных манипуляций объясняется следующим:

- в природных условиях сложно вычленить влияние конкретного фактора;
- инструментально измерить (оценить) величину данного фактора;
- выбрать наиболее чувствительный к влиянию конкретного экологического фактора биологический компонент;
- в выбранном биологическом компоненте необходимо четкое определение его качественных и количественных параметров (показателей);
- результаты должны быть репрезентативными в оценке влияния (или его отсутствия) экологического фактора на компонент биоты на различных иерархических уровнях — от популяционно-видового к экосистемному.

Считаем, что предложенная блок-схема (см. рис. 2) в полной мере соответствует вышеперечисленным критериям.

*Современный температурный режим Киевского водохранилища.* Проведенный информационный поиск доступных печатных изданий по наличию данных по аномальным летним (июль) температурам по всей акватории Киевского водохранилища в современных условиях не дал позитивных результатов. Поэтому приводим натурные данные по минимальным, максималь-

ным и средним температурам воды в поверхностных и придонных горизонтах Киевского водохранилища на примере июля 2011—2016 гг.

В качестве средних многолетних данных, которые (с определенным допущением) принимаются климатической нормой, взяты температуры воды июля 1977—1984 гг. [6] на тех же станциях, что и в настоящее время.

В таблице 1 приведены данные, показывающие, что для поверхностных и придонных горизонтов Киевского водохранилища, по сравнению с периодом 70—80-х гг. прошлого столетия, в настоящее время зарегистрировано превышение средних летних температур.

Максимально высокая температура ( $28,8^{\circ}\text{C}$ ) в акватории Киевского водохранилища была зарегистрирована 27.07.2012 г. в поверхностных горизонтах Толокунского залива (нижняя часть водохранилища).

При этом в поверхностных горизонтах для минимальных температур превышение составляло  $0,9$ — $4,6^{\circ}$ , для максимальных —  $1,5$ — $5,7^{\circ}$ . В среднем превышение температуры воды в поверхностном горизонте в июле — наиболее жарком летнем месяце — составило  $2,8^{\circ}$  по сравнению с данными за 1977—1984 гг. Соответственно, для придонных горизонтов эти показатели были  $3,9$  и  $8,6^{\circ}$  (см. табл. 1). Считаю необходимым еще раз отметить, что приведенные натурные данные получены по всем исследуемым станциям, соответствующим сетке станций многолетних исследований Института гидробиологии НАН Украины, но только для июля, который, согласно многолетним гидрологическим данным [5], является самым теплым месяцем в году в Украине.

Итак, полученные современные натурные данные показывают, что в июле прогрев воды поверхностных и придонных горизонтов акватории Киевского водохранилища можно отнести к категории аномально высокого.

Сравнение среднемесячной температуры июля в Киевском водохранилище за периоды 1977—1984 и 2012—2016 гг. свидетельствует, что в наиболее теплый сезон года в современный период она стала в среднем на  $4,4^{\circ}$  выше. При этом в придонном слое температура воды возросла более чем в 2 раза по сравнению с поверхностью, соответственно на 6 и  $2,8^{\circ}$  (табл. 1). Данный факт означает, что повышение температурного режима экосистемы Киевского водохранилища на современном этапе также сопровождается эффектом прогревания экосистемы, что, безусловно, сказывается на вертикальной структуре развития фитопланктона. Кроме того, важным условием развития биологических сообществ, в том числе фитопланктона, является не только абсолютная температура, но также размах колебаний температурного режима. Размах колебаний температуры воды в июле 2012—2016 гг. по сравнению с периодом 1977—1984 гг. увеличился в среднем с  $2,5$  до  $5,3^{\circ}\text{C}$  (см. табл. 1). А в поверхностном горизонте, наиболее подверженном колебаниям температурного режима, данное значение возросло еще больше — с  $3,2$  до  $8,0^{\circ}$ .

Вместе с тем оказалось, что температурный режим даже в июле из-за различных погодных условий даже на протяжении короткого 10-дневного периода (периода проведения экспедиционных объездов водохранилища) может меняться в пределах нескольких градусов (рис. 3).

Высокую динамичность температурного режима подтверждают и приведенные данные корреляционного анализа за 2012—2016 гг. (табл. 2), показывающие, что только между 2014 и 2016 гг. наблюдалась статистически достоверная корреляция, что указывает на схожесть динамики температур этих двух лет.

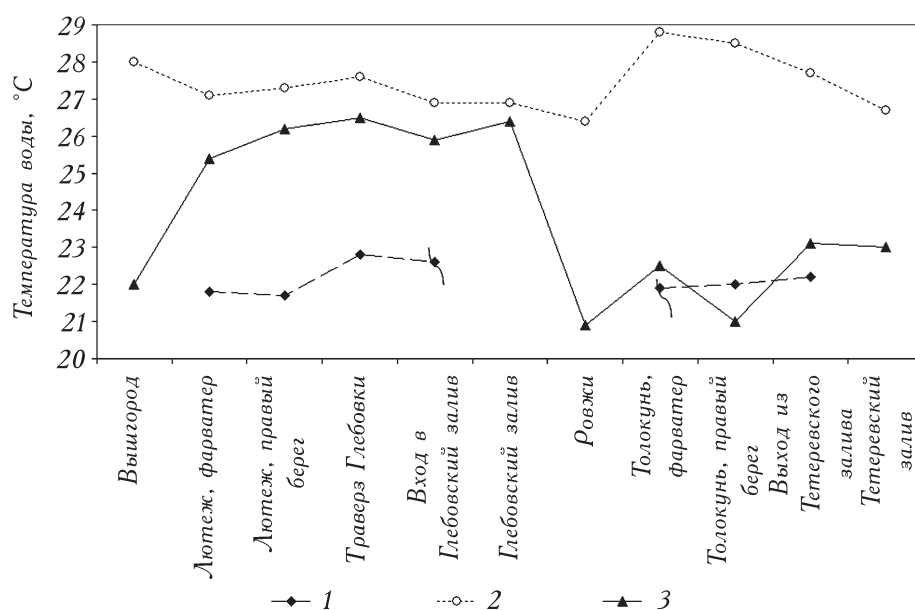
Таким образом, есть все основания считать, что по структурно-функциональной организации фитопланктона можно характеризовать отклик (или отсутствие отклика) данного биологического индикатора на аномально высокие июльские температуры.

*Отклик (реакция) фитопланктона на аномально высокие летние температуры. Таксономическое разнообразие.* Рассмотрение отклика фитопланктона по таксономическому разнообразию — количеству видов и внутривидовых таксонов (в. в. т.) — показывает, что в различные летние сезоны 2011—2016 гг. видовое и внутривидовое разнообразие фитопланктона Киевского водохранилища было представлено довольно близкими показателями — от 112 до 134 в. в. т. При этом на наивысшем систематическом уровне — уровне отделов — эти в. в. т. относились к восьми систематическим отделам: Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Chlorophyta.

Проведенный анализ флористического разнообразия показал, что веду-

1. Сравнительные данные июльского температурного режима воды ( $^{\circ}\text{C}$ ) в Киевском водохранилище за периоды 1977—1984 и 2012—2016 гг.

Горизонты	1977—1984 гг.			2012—2016 гг.			Разница среднемесячной $T_x$ между 2012—2016 и 1977—1984 гг.
	среднемесячная температура (июль), $T_x$	диапазон колебаний температуры, $T_{(\text{max}/\text{min})}$	размах колебаний температуры, $T_A$ (max-min)	среднемесячная температура (июль)	диапазон колебаний температуры, $T_{(\text{max}/\text{min})}$	размах колебаний температуры, $T_A$ (max-min)	
Поверхность	22,2	$\frac{23,4}{19,9}$	3,2	25,04	$\frac{28,8}{20,8}$	8,0	+ 2,8
Дно	17,3	$\frac{18,0}{16,5}$	1,5	23,3	$\frac{26,6}{24,0}$	2,6	+ 6,0
В среднем	19,75	—	2,5	24,17	—	5,3	+ 4,4



3. Динамика температуры двухметрового поверхностного слоя воды акватории Киевского водохранилища в 2011—2013 гг.: 1 — 08—17.08.2011 г.; 2 — 24—31.07.2012 г.; 3 — 30.07—06.08.2013 г.

щее значение принадлежало представителям Chlorophyta, Bacillariophyta и Cyanoprokaryota — соответственно 23—42, 15—25 и 12—15%.

В то же время особенностью видового и флористического разнообразия современного летнего фитопланктона было обнаружение в качестве субдоминантов мелкоклеточных видов из отделов Chrysophyta и Cryptophyta — соответственно 8 и 5 видов и 17 и 8%. Необходимо четко констатировать, что в 60—80-е гг. прошлого столетия представители этих отделов из родов *Kephyrion*, *Ochromonas*, *Chromulina*, *Cryptomonas* в фитопланктоне Киевского водохранилища встречались эпизодически и только в ранневесенние (март — апрель) и позднесенние (октябрь — ноябрь) периоды [4, 7]. Интересно отметить, что одной из особенностей современного периода в многолетнем изменении фитопланктона Рыбинского водохранилища, совпадающей с аномальными летними температурами воды [3], Л. Г. Корнева [2] считает возрастание роли фитофлагеллят, представленных (как и в фитопланктоне Киевского водохранилища) мелкоклеточными формами золотистых и криптофитовых водорослей.

В качестве иллюстративного примера, подтверждающего существенные изменения во флористическом разнообразии летнего фитопланктона Киевского водохранилища, приводим данные за 2013—2016 гг. (рис. 4).

**Количественные показатели.** В исследованный период установлено, что биомасса фитопланктона — важный показатель его количественного разви-

**2. Корреляционная зависимость между температурами воды Киевского водохранилища в 2012—2016 гг.**

Годы	2013	2014	2015	2016
2012	$r = -0,004$ $p = 0,99$	$r = 0,437$ $p = 0,28$	$r = 0,177$ $p = 0,67$	$r = 0,431$ $p = 0,29$
2013	1	$r = 0,441$ $p = 0,27$	$r = -0,321$ $p = 0,44$	$r = 0,677$ $p = 0,06$
2014		1	$r = -0,114$ $p = 0,79$	$r = 0,803$ $p = 0,02$
2015			1	$r = -0,332$ $p = 0,42$

тия — в июле колебалась в пределах нескольких порядков — от 0,75 до 27,36 г/м<sup>3</sup>.

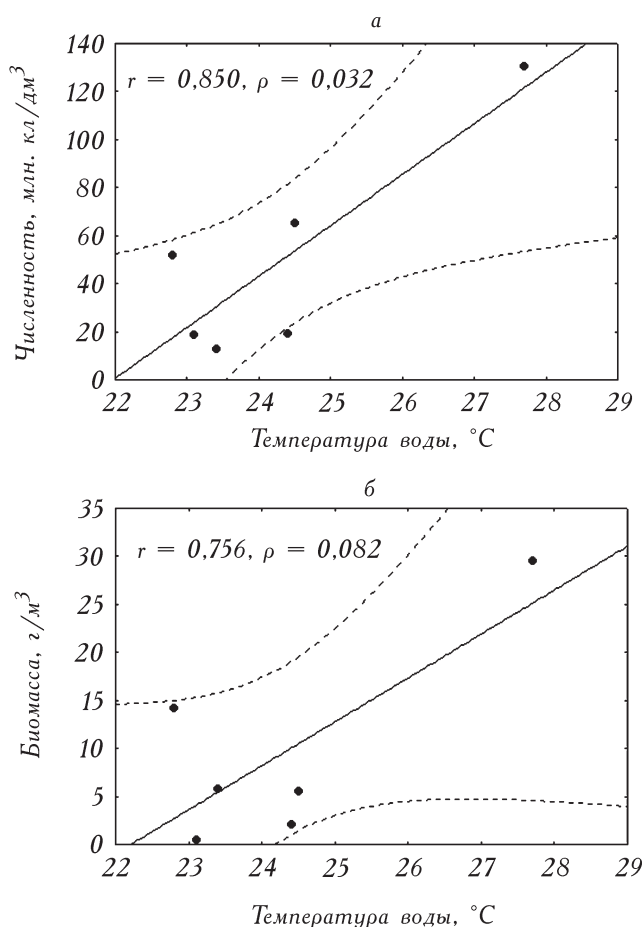
Анализ пространственного распределения фитопланктона показал, что при общем его континууме по акватории пелагиали в температурном градиенте по количественным показателям и структурной характеристике выделяются два водорослевых пула (ядра):

— при аномально высоких температурах — пул водорослей с биомассой 11,35—27,36 г/м<sup>3</sup>, олигодоминантный пул с доминированием представителей



4. Флористическая структура фитопланктона Киевского водохранилища в летние сезоны 2013—2016 гг.: 1 — Cyanoprokaryota; 2 — Cryptophyta; 3 — Chrysophyta; 4 — Bacillariophyta; 5 — Chlorophyta; 6 — другие.





5. Корреляционная зависимость между температурой воды в июле и численностью (а) и биомассой (б) фитопланктона Киевского водохранилища.

ности между температурой воды и общей численностью и биомассой, а также показателями развития и вклада в структуру сообществ некоторых доминирующих таксонов фитопланктона Киевского водохранилища.

Установлено, что положительная линейная корреляционная зависимость с коэффициентом корреляционного отношения  $r = 0,850$  при  $p = 0,032$  существует между аномально высокой температурой воды и численностью

Суанопрокaryota (39—76%), Chlorophyta (8—43%) и субдоминантов — Cryptophyta и Chrysophyta (3—22%);

— при температурах в пределах близких к средним многолетним июльским показателям развивается также олигодоминантный пул водорослей с биомассами 0,75—4,37 г/м<sup>3</sup> и структурой, в которой доминируют Bacillariophyta (25—83%), а в качестве субдоминантов выступают Chlorophyta (7—36%), Diatoms (4—22%) и Суанопрокaryota (3—20% от общего количества биомассы пула).

Для демонстрации механизмов, связанных с изменением структурно-функциональной организации фитопланктона в ответ на повышение температурного режима в экосистеме, был проведен корреляционный анализ зависи-

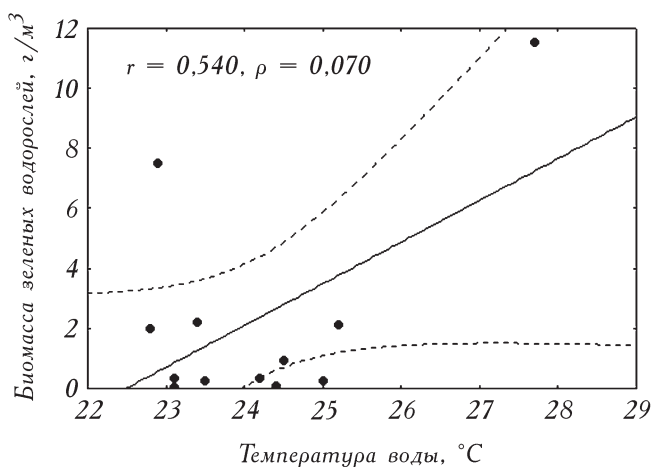
<sup>1</sup> При расчетах корреляционных отношений минимальные аномальные температуры — от 22,0°C, а максимальные установленные в Толокунском заливе в июле 2012 г., до до 28,8°C.

фитопланктона (рис. 5, а). Аналогичная положительная зависимость  $r = 0,756$  при  $p = 0,082$  получена для биомассы фитопланктона (рис. 5, б).

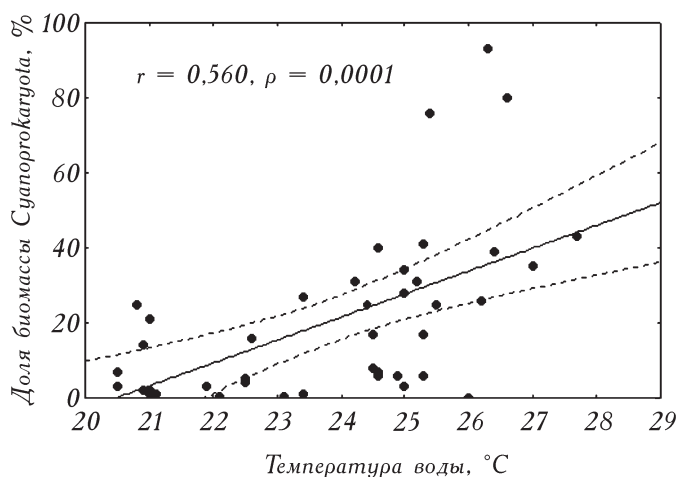
Весьма информативным подходом, позволяющим судить о механизмах, определяющих влияние аномальных температур воды на фитопланктон, является оценка реакции доминирующих отделов водорослей. Так, линейные позитивные корреляционные отношения ( $r = 0,540$  при  $p = 0,070$ ) были установлены между биомассой Chlorophyta и аномальными температурами воды (рис. 6).

Также позитивные корреляционные линейные отношения ( $r = 0,560$  при  $p = 0,0001$ ) установлены между температурой воды и долей биомассы Суанорокаруота в общей биомассе фитопланктона Киевского водохранилища (рис. 7).

Определенным вкладом в расшифровку механизмов, определяющих вегетацию Суанорокаруота при аномальных температурах, является тот факт, что популяции доминирующих видов этого отдела представлены олигодоминантным комплексом — мелкоклеточными типично планктонными формами со сложными структурными, ценоморфологическими и размерными характеристиками.



6. Корреляционная зависимость между температурой воды в июле и биомассой Chlorophyta в Киевском водохранилище.



7. Корреляционная зависимость между температурой воды и долей биомассы Суанорокаруота (%) в общей биомассе фитопланктона Киевского водохранилища в июле.

### 3. Структурная, ценоморфологическая, размерная характеристики доминирующих по численности ( $N$ ) и биомассе ( $B$ ) популяций июльского фитопланктона

Виды	Ценоморфологическая характеристика	Размеры, мкм		% от $\sum N$ и $\sum B$	
		клетки	колонии	$N$	$B$
<i>Anabaena flos-aquae</i>	Нитчатая колония	5	200	21—60	20—34
<i>Anabaena scheremetievi</i>	Нитчатая колония	8	120	11—16	9—23
<i>Oscillatoria limosa</i>	Нитчатая колония	3×10	50	19—29	14—22
$\sum, \%$	—	—	—	51—98	43—79

Характеристики доминирующих видов Cyanoprokaryota, а также относительные величины их долевого участия в численности и биомассе июльского фитопланктона Киевского водохранилища приведены в таблице 3.

В то же время получены отрицательные прямые корреляционные зависимости ( $r = -0,530$  при  $p = 0,076$ ) между аномально высокими температурами и количеством видов (рис. 8, а), а также температурой и биомассой Bacillariophyta ( $r = -0,916$  при  $p = 0,010$ ) (рис. 8, б).

*Продукционно-деструкционные показатели.* Зависимость продукционно-деструкционных процессов от температуры воды рассмотрим на примере натуральных результатов, полученных на Киевском водохранилище в июле 2013 г. Выбор данных за этот год обусловлен тем, что величины температур колебались от среднемноголетних, характерных для 70—80 гг. (20,9—21,4°C), до аномально высоких (24,4—26,8°C).

В таблице 4 представлены величины температуры воды и основные продукционные характеристики июльского фитопланктона: биомасса ( $B$ ), суточные показатели: валовая первичная продукция ( $A$ ), деструкция органических веществ ( $R$ ), соотношение продукционно-деструкционных процессов ( $A/R$ ), отношение валовой первичной продукции и биомассы ( $A/B$ ), характеризующее удельную скорость потока энергии в экосистеме, чистая первичная продукция ( $A_c$  ( $P$ )), величины удельной продукции ( $P/B$ ). Для унификации продукционных показателей приведены их значения в мг и в калориях.

Анализ натуральных данных позволяет четко выделить два пула продукционно-деструкционных показателей:

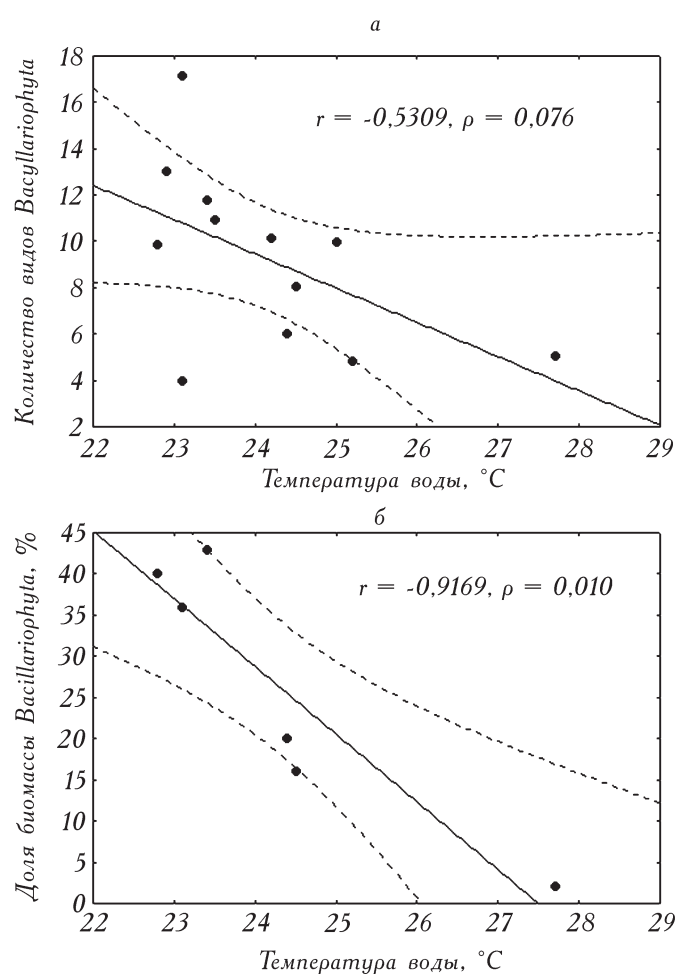
— один — при аномально высоких температурах воды;

— второй — при среднемноголетних температурах.

4. Зависимость величин биомасс, интенсивности продукционно-деструкционных процессов фитопланктона от температуры воды Киевского водохранилища в июле 2013 г.

Даты	Температурный режим	$B$ , мг/дм <sup>3</sup> /калорий/дм <sup>3</sup>	$A$ , мг O <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup> .сут /калорий/дм <sup>3</sup> .сут	$R$ , мг O <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup> .сут /калорий/дм <sup>3</sup> .сут	$A/R$ .сут	$A/B$ .сут	$P$ , мг O <sub>2</sub> /дм <sup>3</sup> .сут /калорий/дм <sup>3</sup> .сут	$P/B$ .сут
31.07.2013	$t = 24,6^{\circ}\text{C}$	$\frac{21,74}{21,74}$	$\frac{5,48}{19,18}$	$\frac{3,72}{13,02}$	1,47	0,88	$\frac{1,76}{6,16}$	0,28
31.07.2013	$t = 24,4^{\circ}\text{C}$	$\frac{7,20}{7,20}$	$\frac{4,11}{14,39}$	$\frac{2,46}{8,61}$	1,67	1,99	$\frac{1,65}{5,78}$	0,80
31.07.2013	$t = 26,6^{\circ}\text{C}$	$\frac{16,80}{16,80}$	$\frac{8,13}{28,46}$	$\frac{6,00}{21,00}$	1,36	1,69	$\frac{2,13}{7,46}$	0,44
31.07.2013	$t = 26,8^{\circ}\text{C}$	$\frac{69,55}{69,55}$	$\frac{6,46}{22,61}$	$\frac{5,70}{19,95}$	1,13	0,33	$\frac{0,76}{2,66}$	0,04
4.08.2013	$t = 20,9^{\circ}\text{C}$	$\frac{3,76}{3,76}$	$\frac{1,39}{4,87}$	$\frac{0,76}{7,60}$	1,83	1,30	$\frac{0,62}{2,17}$	0,45
4.08.2013	$t = 21,4^{\circ}\text{C}$	$\frac{24,79}{24,79}$	$\frac{1,65}{5,78}$	$\frac{1,49}{5,22}$	1,11	0,23	$\frac{0,16}{0,56}$	0,03

П р и м е ч а н и е. 1 мг O<sub>2</sub> = 3,5 калорий; 1 мг сырой биомассы = 1 калория; над чертой — Данные в мг O<sub>2</sub> под чертой — в калориях.



8. Корреляционная зависимость между температурой воды и количеством видов *Bacillariophyta* (а), между температурой воды и долей *Bacillariophyta* в биомассе фитопланктона Киевского водохранилища (б).

Для более информативного восприятия взаимосвязи между изменениями температуры воды и продукционными показателями приведен рис. 9. Современное повышение температуры водной среды по сравнению с июлем 70—80-х годов прошлого столетия увеличило все абсолютные продукционные показатели фитопланктона Киевского водохранилища от 1,5 (биомасса) до 4,2 (валовая первичная продукция) раза (см. рис. 9, а). При том что наблюдается также некоторое увеличение продукционных коэффициентов, таких как  $A/V$  и  $P/V$ , отношение продукционно-деструкционных процессов ( $A/R$ ) существенно не изменилось (см. рис. 9, б). Очевидно, что существующий и выше продемонстрированный механизм перестройки флористической структуры с

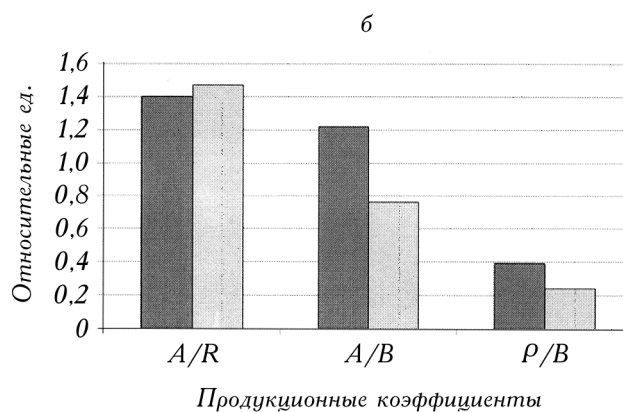
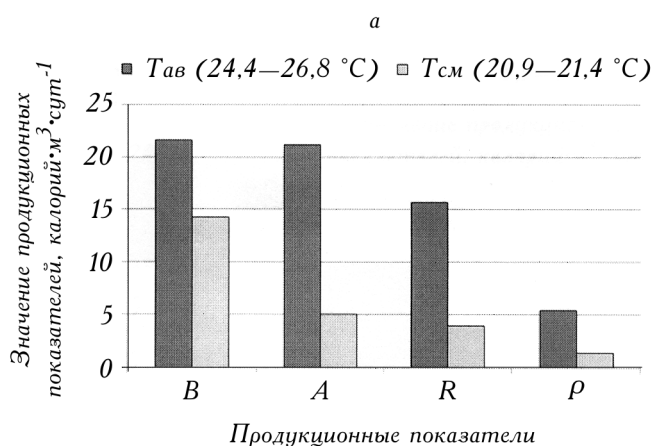
перераспределением роли крупно- и мелкоклеточных водорослей (повышение роли *Synoprocaragota* и снижение показателей развития *Bacillariophyta*) обеспечивает устойчивость автотрофного звена и не приводит к разбалансировке продукционно-деструкционных процессов.

Таким образом, современное повышение температуры если и вызывает флористическое изменение структуры фитопланктонных сообществ, увеличивает показатели их развития и интенсивность функционирования, однако не является критическим для общего баланса продукционно-деструкционных процессов в экосистеме Киевского водохранилища.

В целом, при аномальных температурах регистрировались максимальные значения биомассы, обусловленные массовым развитием *Synechococcus*, практически до уровня «цветения» воды ( $21,74\text{--}69,55\text{ мг/дм}^3$ ). Им же соответствовали и максимальные значения интенсивности валовой первичной продукции ( $6,46\text{--}8,13\text{ мг O}_2/\text{дм}^3\cdot\text{сут}$ ), чистой первичной продукции ( $1,76\text{--}2,13\text{ мг O}_2/\text{дм}^3\cdot\text{сут}$ ) и деструкции органических веществ ( $5,70\text{--}6,00\text{ мг O}_2/\text{дм}^3\cdot\text{сут}$ ). Очевидно, это вызвано тем, что к аномальным температурам воды наиболее адаптированы метаболические процессы мелкоклеточных видов *Synechococcus* из родов *Microcystis*, *Anabaena* и *Oscillatoria*.

Исходя из того, что при расчетах приведенных интегральных продукционно-деструкционных коэффициентов ( $A/R$ ,  $A/B$ ,  $P/B$ ) использовались как максимальные, так и минимальные показатели, то существенного различия между данными, полученными при аномальных и среднемноголетних температурах, не зарегистрировано.

Итак, с определенной долей вероятности можно считать, что зарегистрированные аномальные июльские температуры не являются критическими величинами, которые могут выступать в качестве ведущего фактора в разбалансировке продукционно-деструкционных процессов. Считаем, что доминирование в июльском фитопланктоне мелкоклеточных *Synechococcus*, а



9. Реакция продукционных показателей (а) ( $B$  — биомасса,  $A^*$  — валовая первичная продукция,  $R^*$  — деструкция органического вещества,  $P$  — чистая первичная продукция) и продукционных коэффициентов (б) ( $A/R^*$  — соотношение продукционно-деструкционных процессов,  $A/B^*$  — отношение валовой первичной продукции к биомассе,  $P/B^*$  — удельная продукция) фитопланктона Каневского водохранилища при аномально высоких температурах ( $T_{ав}$ ), характерных для июля 2013 г. и среднемноголетних температурах ( $T_{см}$ ), характерных для июля 70–80-х годов прошлого столетия: \* данные для суточного временного интервала.

также появление в нем мелкоклеточных представителей родов *Kephyrion*, *Ochromonas*, *Chromulina*, *Cryptomonas* являются одним из адаптационных механизмов экосистемного уровня обеспечения жизнедеятельности биоты при аномальных температурах воды.

Анализ многолетних данных по интенсивности валовой первичной продукции показал, что максимальные показатели отличаются от минимальных в несколько раз. Например, в июле 2012 и 2013 гг. максимальная интенсивность валовой продукции достигала 5,34—8,13 мг  $O_2/дм^3 \cdot сут$ , в то время как минимальная не превышала 1,04—1,39 мг  $O_2/дм^3 \cdot сут$ .

Аналогичная закономерность — различия в несколько раз между максимальными и минимальными показателями в пределах одного летнего объезда Киевского водохранилища — была характерна и для деструкции органического вещества.

При высокой дискретности между максимальными и минимальными продукционными показателями их средние величины характеризовались менее выраженными отличиями. Подтверждением этого является и линия тренда, указывающая на тенденцию изменений валовой продукции и деструкции органического вещества, мало изменяющихся по годам исследований (рис. 10).

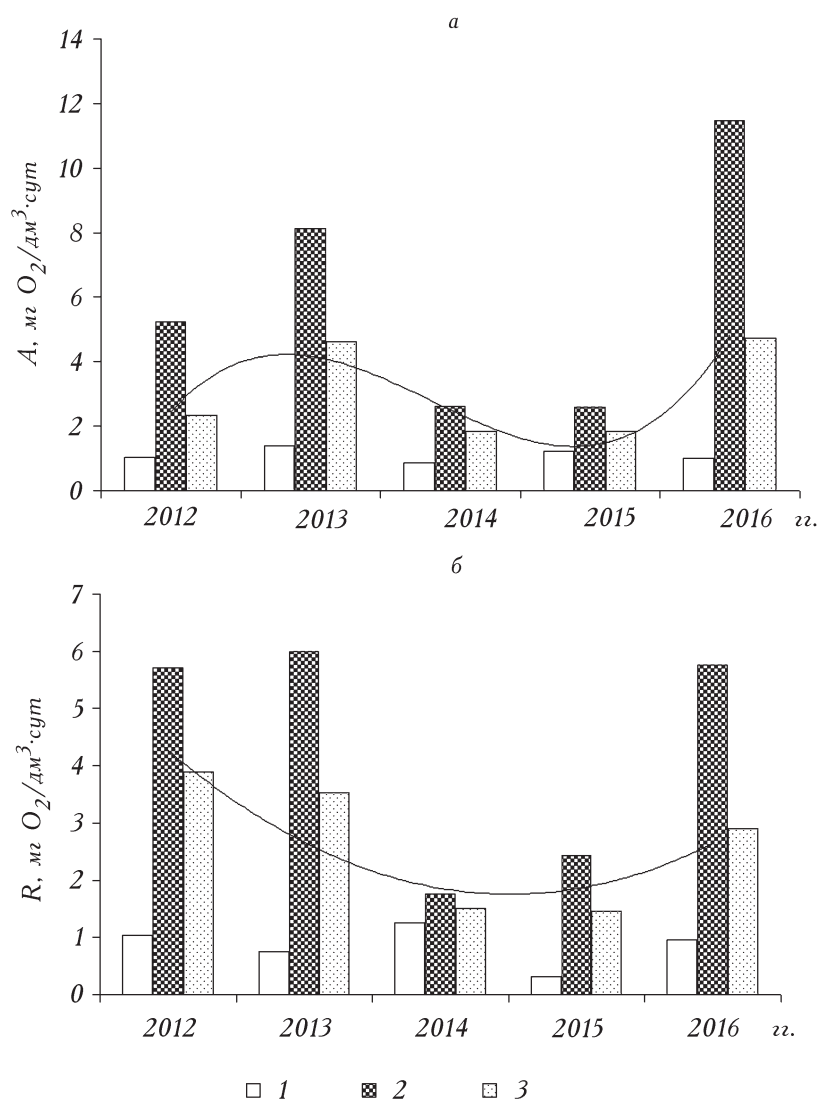
Итак, существующие в настоящее время аномальные летние температуры воды являются фактором, вызывающим существенную дискретность между минимальными и максимальными продукционными показателями, что подтверждается данными по валовой первичной продукции (А) (см. рис. 10, а) и деструкции органических веществ (В) (см. рис. 10, б) Киевского водохранилища в течение последних лет.

Таким образом, обобщенный анализ продукционно-деструкционных характеристик фитопланктона Киевского водохранилища за многолетний период (2011—2016 гг.) позволяет утверждать, что зарегистрированные июльские аномально высокие температуры воды еще не вызывают необратимых количественных изменений в фитопланктоне — основном компоненте автотрофного звена.

### Заключение

Натурными исследованиями показано, что в 2011—2016 гг. глобальные и локальные климатические изменения в абиоте экосистемы Киевского водохранилища проявились в аномально высоких температурах воды: в поверхностных горизонтах — от 20,8 до 28,8°C, в придонных — от 16,5 до 26,6°C. Для этих показателей в период проведения экспедиционных исследований установлена значительная ежегодная дисперсность.

Сравнительный анализ среднемесячных июльских температур в Киевском водохранилище за периоды 1977—1984 гг. и 2012—2016 гг. показывает, что в современный период температура водной толщи в среднем возросла до 4,4°C, в придонном слое — до 6,0°C, что свидетельствует об эффекте прогревания экоси-



10. Максимальные (1), минимальные (2) и средние (3) показатели интенсивности валовой первичной продукции (*A*, *a*) и деструкции (*R*, *б*) органических веществ в июле 2012—2016 гг. и соответствующие линии тренда.

стемы. Также в современный период увеличился размах колебаний температуры ( $T_{\text{Д}} (\text{max-min})$ ), которая в поверхностном горизонте, возросла с 3,2 до 8,0°.

Предложена блок-схема методологии оценки отклика (реакции) фитопланктона на аномально высокие летние температуры воды.

Таксономическое разнообразие июльского фитопланктона в различные годы исследований составляло от 112 до 134 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к восьми отделам, из которых Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanoprokaryo-



та формировали соответственно 23—42, 15—25 и 12—15% флористического разнообразия.

Показано формирование двух пулов водорослей с различными показателями количественного развития и структурной организацией (доминирование *Cyanoprokaryota* или *Bacillariophyta*) в зависимости от температурного градиента.

Приведена статистически достоверная прямая корреляционная зависимость между численностью и биомассой фитопланктона и температурой воды пелагиали Киевского водохранилища.

Для ведущих отделов рассчитана статистически достоверная корреляционная зависимость между температурой воды и количественными показателями развития *Cyanoprokaryota* и *Chlorophyta* и, наоборот, отрицательная — для *Bacillariophyta*.

Так, корреляционный анализ между температурой воды и показателями развития фитопланктона демонстрирует механизм перестройки сообществ, при котором повышение температуры водной среды увеличивает развитие представителей таксономических отделов, имеющих мелкие размеры клеток (*Cyanoprokaryota*) (прямая корреляция  $r = 0,56$ ) и, наоборот, уменьшает количество видов и вклад в биомассу крупноклеточного фитопланктона отдела *Bacillariophyta* (обратная корреляция, соответственно  $r = -0,53$  и  $r = -0,91$ ).

Увеличение температурного режима в летний период (июль) в Киевском водохранилище в период 2012—2016 гг. вызвало изменения в структуре сообществ, связанные с появлением в летнем фитопланктоне мелкоклеточных форм из отделов *Cryptophyta* и *Chrysophyta*. Особенностью современного флористического разнообразия является массовое развитие монадных форм из родов *Cryptomonas*, *Chlamydomonas* и мелкоклеточных форм *Chrysophyta*, которые ранее для Днепра и его водохранилищ описывались как ранневесенние или позднеосенние формы.

Для расшифровки механизмов вегетации фитопланктона при аномально высоких температурах важным является тот факт, что *Cyanoprokaryota* были представлены олигодоминантным комплексом мелкоклеточных популяций водорослей со схожими популяционными показателями (структурная, ценоморфологическая характеристики), а также относительными долями в численности и биомассе летнего фитопланктона.

Интенсивность валовой и чистой первичной продукции и деструкции органического вещества характеризовалась высокой дисперсностью максимальных и минимальных показателей, но линии тренда средних показателей мало изменялись по годам пятилетних исследований. Соответственно, в значительно меньшей мере колебались и интегральные показатели продукционно-деструкционных процессов —  $A/R$ ,  $A/B$ ,  $P/B$ -коэффициентов сут<sup>-1</sup>.

Отклик фитопланктона на аномально высокие температуры воды проявился в изменении таксономического разнообразия через появление в летнем фитопланктоне мелкоклеточных форм *Cryptophyta* и, что особенно показательное, —

Chrysophyta, в высокой пространственной дискретности с формированием различных пулов водорослей в зависимости от температуры, а также в значительных колебаниях интенсивности продукционно-деструкционных процессов.

В целом, анализ структурно-функциональных реакций фитопланктона Киевского водохранилища на повышение температуры водной среды свидетельствует, что повышение температуры вызывает флористические перестройки, связанные с преимуществом развития мелкоклеточных форм водорослей, увеличивает показатели функционирования (биомасса, валовая, чистая и удельная продукция), однако не является критическим воздействием и не разрушает баланс продукционно-деструкционных процессов в пелагическом автотрофном звене водоема, а установленные особенности структурно-функциональной организации являются механизмами адаптации автотрофного звена водной экосистемы Киевского водохранилища к современным условиям.

\*\*

*Встановлено, що в 2011—2016 рр. глобальні і локальні кліматичні зміни в абіоті екосистеми Київського водосховища проявились в аномально високих літніх температурах води: у поверхневих горизонтах — до 27,2—28,8°С, у придонних — до 25,9—26,6°С. Відгук фітопланктону на аномально високі температури проявився у зміні таксономічного, кількісного різноманіття, структурної організації та продукційно-деструкційних процесів. При домінуванні у флористичному різноманітті Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanoprokaryota на сучасному етапі зростає роль дрібноклітинних форм Chrysophyta і Cryptophyta — відповідно до 8—15 і 5—8%, які раніше для Дніпра і дніпровських водосховищ наводились як ранньовесняні види. Залежно від температури формуються два пули водоростей, що відрізняються за якісним складом, кількісним розвитком та структурою. Встановлено пряму статистично достовірну кореляційну залежність між аномальними літніми температурами і розвитком Cyanoprokaryota та Chlorophyta, але обернену залежність — для Bacillariophyta. Інтенсивність валової, чистої первинної продукції та деструкції органічних речовин характеризувалась високою дисперсністю максимальних і мінімальних показників. В цілому, аномально високі температури в липні ще не призводять до незворотних змін у структурно-функціональній організації фітопланктону — основного компонента автотрофної ланки екосистеми Київського водосховища.*

\*\*

*In 2011—2016 global and local climatic changes in abiotic characteristics of the Kyiv water reservoir manifest themselves in abnormally high water temperature: up to 27,2—28,8°С in surface layers and up to 25,9—26,6°С in bottom layers. Phytoplankton responds to abnormally high water temperatures by changing its taxonomic diversity, quantitative diversity, their structure, primary production and organic matter destruction processes. With floristic composition being dominated by Chlorophyta, Bacillariophyta, and Cyanoprokaryota, at present there is an increase in the share of small-celled Chrysophyta and Cryptophyta (up to 8—15% and 5—8% respectively), which were recorded before in the Dnieper and Dnieper reservoirs as early-spring forms. Depending upon temperature values two pools of algae are formed, differing by their taxonomic composition, quantitative parameters and structure. Statistically reliable direct correlation has been found between abnormal summer temperature values and Cyanoprokaryota and Chlorophyta, but inverse correlation — between temperature and Bacillariophyta. The intensity of gross, net primary production and organic matter destruction was marked by highly disperse pattern between*

*maximal and minimal values. On the whole, the recorded abnormally high water temperatures in summer has not led yet to the unrecoverable changes in structural and functional organization of phytoplankton — the principal component of the autotrophic link in the Kyiv water reservoir ecosystem.*

\*\*

1. *Клімат України* / За ред. В.М. Ліпінського, В.А. Дячука, В.М. Бабіченко. — К.: Вид-во Раєвського, 2003. — 343 с.
2. *Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Митропольская И.В.* Многолетние изменения фитопланктона Рыбинского водохранилища (Волга, Россия) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы V Междунар. науч. конф. — Минск — Нарочь, 2016. — С. 132—153.
3. *Литвинов А.С., Законнова А.В.* Летние температурные условия в Рыбинском водохранилище при региональном потеплении климата // Там же. — С. 90—91.
4. *Литвинова М.А.* Видовое богатство фитопланктона Киевского водохранилища в 1965—1968 гг.: Отчет о НИР / Ин-т гидробиологии АН УССР. — Киев, 1969. — 48 с. (Архив Ин-та гидробиологии НАН Украины, Киев).
5. *Осадчий В.І., Бабіченко В.М., Набиванець Ю.Б., Скринник О.Я.* Динаміка температури повітря в Україні за період інструментальних метеорологічних спостережень. — К.: Ніка-центр, 2013. — 307 с.
6. *Щербак В.И.* Продукция фитопланктона и его трофическая роль в экосистеме Киевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1987. — 18 с.
7. *Щербак В.И.* Фитопланктон // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 71—103.
8. *Щербак В.І.* Гідроекологічні аспекти вирішення проблеми оцінки та зменшення загроз біорізноманіттю континентальних водойм України // Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України. — К.: Хімджест, 2003. — С. 273—349.
9. *Щербак В.І.* Фітопланктон // Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. — К., 2006 — С. 8—24.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 28.02.18