

Оригинальная статья

УДК 574.5.579.68

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-176-190>

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Е. С. Краснова [✉], М. В. Уманская

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

Поступила в редакцию 09.03.2021 г., после доработки 21.05.2021 г., принята 28.05.2021 г.

Аннотация. Дана характеристика структуры и пространственного распределения пикосестона в Саратовском водохранилище в июле 2011 и в августе 2014 г. В среднем общее количество клеток и частиц, образующих пикосестон, было $1.87 \pm 0.73 \times 10^6$ кл.(част.)/мл; а общая биомасса пикосестона составляла 43.8 ± 19.4 мкг/л. В составе пикосестона Саратовского водохранилища в исследованный период преобладали одиночные гетеротрофные бактерии и фототрофные пикоцианобактерии, образывавшие 77 – 100% его общей численности и биомассы. Доля пикодетрита была крайне мала (в среднем 4.1% суммарной биомассы пикосестона). В исследованный период в Саратовском водохранилище выявлена высокая гетерогенность распределения пикосестона (Cv составляют 130% для численности и 110% для биомассы). В среднем в устьевых участках численность и биомасса гетеротрофного бактериопланктона и пикодетрита были несколько выше, чем на русловых. При этом на устьевых участках численность пикоцианобактерий была выше, а биомасса – ниже по сравнению с русловыми. Общая численность бактериопланктона и автотрофного пикопланктона Саратовского водохранилища в 2011 и 2014 г. соответствовала мезотрофному уровню продуктивности. Пикодетрит, в отличие от водохранилищ Верхней Волги и Камы, не вносит существенного вклада в планктонные пищевые сети Саратовского водохранилища, по крайней мере, в исследованный период.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, автотрофный пикопланктон, пикодетрит, Саратовское водохранилище

Для цитирования. Краснова Е. С., Уманская М. В. Пространственное распределение пикосестона в Саратовском водохранилище в летний период // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 176 – 190. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-176-190>

ВВЕДЕНИЕ

Происходящие в водоемах процессы круговорота органического вещества и трансформация элементов в значительной мере осуществляются за счет жизнедея-

[✉] Для корреспонденции. Лаборатория экологии простейших и микроорганизмов Института экологии Волжского бассейна РАН.

ORCID и e-mail адреса: Краснова Екатерина Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-4062-9714>, Krasnova-eck@mail.ru;
Уманская Марина Викторовна: <https://orcid.org/0000-0003-2097-4913>, mvumansk67@gmail.com.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА

тельности микроорганизмов (Драбкова, 1981; Романенко, 1985). В водохранилищах большую часть планктонных бактерий составляют гетеротрофные бактерии, питающиеся готовыми органическими веществами. Им принадлежит главная роль в разложении (деструкции) органического вещества. Кроме того, гетеротрофные бактерии являются важным пищевым объектом в водоёмах для микрозоопланктона, включая простейших (Копылов, Косолапов, 2008; Callieri et al., 2002).

Кроме гетеротрофных бактерий, в размерную фракцию пикопланктона (0.2 – 2 мкм) (Sieburth et al., 1978) входят автотрофный пикопланктон (АПП) и пикодетрит (ПД). В состав АПП входят как цианобактерии (например, *Synechococcus* sp., *Cyanobium* sp. и др.), так и эукариотические водоросли разных таксономических групп (*Pseudodictyosphaerium* sp., *Choricystis* sp., *Myconastes* sp. и др.) (Callieri, 2008). Размеры клеток цианобактерий и водорослей высоко варьируемы, поэтому ряд исследователей учитывают в качестве АПП фотосинтезирующие микроорганизмы размером от 0.2 до 3 мкм (Косолапов и др., 2018; Schiaffino et al., 2013), а иногда даже до 5 мкм (Barber, 2007). К пикодетритной фракции (0.2 – 2 мкм) относят органические частицы различного состава и происхождения, в том числе прижизненные выделения и фрагменты отмерших планктонных организмов, фекальные остатки и т.д. (Mostajir et al., 1995). В зависимости от условий среды и типа водного объекта АПП и ПД, наряду с гетеротрофными бактериями, вносят заметный вклад в суммарную биомассу сестона и играют существенную роль в планктонных пищевых сетях (Косолапов и др., 2018; Mostajir et al., 1995; Chateauvert et al., 2012).

Микробиологические исследования волжских водохранилищ проводились с момента их создания (Новожилова 1958; Гак, Инкина, 1975; Саврасов, 1984; Копылов, Косолапов, 2008; Иватин, 2012 и др.), однако степень изученности сильно изменяется в зависимости от водохранилища. Саратовское водохранилище в этом плане находится на одном из последних мест в Волжском каскаде.

Целью настоящей работы было изучение распределения гетеротрофного бактериопланктона, АПП и ПД и определение их соотношения в Саратовском водохранилище в летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Саратовское водохранилище было образовано в ноябре 1967 г. после перекрытия р. Волги плотиной у г. Балаково, а его заполнение завершилось весной 1969 г. Расположено водохранилище в пределах Самарской, Саратовской и Ульяновской областей. Его протяженность составляет 336 км, максимальная глубина – 33 м, средняя – 7 м, ширина 1 – 12 км. Водохранилище состоит из двух частей: озерно-речной – от Жигулевской ГЭС до г. Октября (протяженность 171 км) и озерной – от г. Октября до плотины у г. Балаково (165 км). В водохранилище впадает пять основных притоков: Сок, Самара, Чапаевка, Чагра и Малый Иргиз. В местах их впадения в водохранилище образовались устьевые заливы.

Пробы воды на гидрохимический и гидробиологический анализы были отобраны из поверхностного и придонного горизонтов 22 – 28 июля 2011 г. и 20 – 31

августа 2014 г. Всего за два года в озерно-речной части Саратовского водохранилища было исследовано 20 станций (рис. 1) – как на русловых участках, так и в устьях притоков (реки Сок, Самара, Чапаевка, Безенчук, Чагра). Станции были расположены на глубоководных и мелководных участках. Средняя глубина всех станций составляла 8.7 ± 5.1 м (2011 г.) и 7.8 ± 5.6 м (2014 г.); при этом средняя глубина станций в устьевых участках притоков в оба года была 4.1 ± 2.2 м.

Методы отбора и анализа проб. Пробы воды для учета бактериопланктона, автотрофного пикопланктона и пикодетрита отбирали из поверхностного и придонного горизонтов батометром Молчанова в стерильные стеклянные склянки. Пробы фиксировали стерильным раствором формалина до конечной концентрации 4% и затем концентрировали фильтрованием через мембранные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм. Общую численность бактериопланктона (ОЧБ) определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием DAPI (Porter, Feig, 1980). Количество частиц ПД и их биомассу определяли эпифлуоресцентным методом (Mostajir et al., 1995). Численность автотрофного пикопланктона (АПП) определяли только в пробах 2014 г. по красной или оранжевой автофлуоресценции (хлорофилл «a»), учитывая все клетки с размером ≤ 3 мкм. Размеры клеток бактерий, АПП и частиц пикодетрита оценивали с помощью программы анализа изображений UTHSCSA Image Tools 3.00. Удельную массу клеток принимали равной единице, общую биомассу рассчитывали по С. И. Кузнецову, Г. А. Дубининой (1989). Биомассу в единицах органического углерода рассчитывали исходя из данных по содержанию углерода в клетках и частицах (Копылов, Косолапов, 2008; Mostajir et al., 1995).

Одновременно с отбором микробиологических проб измеряли некоторые физико-химические показатели: прозрачность по диску Секки, температуру, электропроводность и рН (многопараметрическим зондом DS5X (Hach Environmental, USA)).



Рис. 1. Станции отбора проб в Саратовском водохранилище (жирным шрифтом выделены названия притоков)

Fig. 1. Sampling stations in the Saratov reservoir (tributaries are highlighted in bold)

проводность и рН (многопараметрическим зондом DS5X (Hach Environmental, USA)). Данные по физико-химическим параметрам и концентрации хлорофилла «a» (Хл a) были любезно предоставлены старшим научным сотрудником Института экологии Волжского бассейна РАН А. В. Рахубой. Трофический статус водоема по прозрачности воды и концентрации Хл a определяли в соответствии с классификацией (Китаев, 2007). Сравнение количественных характеристик пикосестона на разных стан-

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА

циях и определении их связей с факторами среды проводили с помощью статистических методов (кластерный, факторный и корреляционный анализы). Достоверность коэффициентов корреляции (r) оценивали по t -критерию Стьюдента; достоверными считали коэффициенты при $p < 0.05$. Статистический анализ данных был проведен с помощью пакетов программ MS Excel 2019 и PAST ver. 4.03.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические условия. Температура воды водохранилища в 2011 г. в среднем была $24.6 \pm 2.2^\circ\text{C}$ (поверхностный слой) и $24.1 \pm 0.9^\circ\text{C}$ (придонный). Здесь и далее по тексту для всех показателей приведены среднее \pm стандартное отклонение. В 2014 г. средняя температура воды была несколько ниже и составляла $22.2 \pm 0.7^\circ\text{C}$ и $22.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$ в поверхностном и придонном слоях воды соответственно. В водохранилище были отмечены значительные колебания удельной электропроводности (табл. 1), которые в основном связаны с влиянием притоков. Наибольшие величины удельной электропроводности (УЭП) были отмечены в устьях рек Сок ($1356 \mu\text{Sm}/\text{cm}$) и Самарка ($967 \mu\text{Sm}/\text{cm}$). pH воды по всей акватории соответствовала щелочному уровню (в среднем 8.2 ± 0.4 в 2011).

Таблица 1. Физико-химические параметры Саратовского водохранилища в период исследования

Table 1. Physicochemical parameters of the Saratov reservoir during the study period

Показатель / Parametr	Год / Year	
	2011	2014
Число проб / Number of samples	23	25
Глубина, м / Depth, m	3 – 15	1.7 – 20
T, °C / T, °C	21.3 – 29.5	21 – 23.5
Прозрачность, м / Transparency, m	0.6 – 2.8	0.8 – 2.8
УЭП, $\mu\text{Sm}/\text{cm}$, 0 м / SEC, $\mu\text{Sm}/\text{cm}$, 0 m	357 – 1356	–
Фосфаты, PO ₄ , мг/л / Inorganic phosphorus, PO ₄ , mg/l	–	0.030 – 0.139
pH / pH	7.82 – 9.42	–
Хл <i>a</i> , мг/л / Chl <i>a</i> , $\mu\text{g}/\text{l}$	–	3.66 – 26.55

Примечание. Прочерк – не определяли; УЭП – удельная электропроводность.

Note. Dash – not detected; SEC – specific electrical conductivity.

Прозрачность воды по диску Секки в оба года исследований изменялась в близком диапазоне (см. табл. 1). Средняя прозрачность воды в оба периода исследования была 1.9 ± 0.7 м, что позволяет определить уровень продуктивности Саратовского водохранилища в 2011 и 2014 г. как пограничный между мезо- и эвтрофным. В 2014 г. среднее содержание Хл *a* (7.88 мг/л) Саратовского водохранилища соответствовало мезотрофному уровню продуктивности. Надо отметить, что анализ многолетних данных о концентрации Хл *a* (1953 – 2014 гг.) показывает, что Саратовское водохранилище стабильно является мезотрофным (Корнева, 2015).

Гетеротрофный бактериопланктон. В 2011 и 2014 г. в составе бактериопланктона преобладали одиночные свободноплавающие клетки (длиной менее 2 мкм), причем в 2011 г. это были преимущественно коккобациллы и палочковид-

ные клетки (в сумме они составляли около 80% ОЧБ), а в 2014 г. – кокки и коккобациллы (85 – 90%). Одноклеточные нити были зарегистрированы на всех станциях в оба года, но их доля не превышала 2% ОЧБ. Агрегированный бактериопланктон присутствовал на большей части станций, независимо от их географического расположения и даты отбора. В основном он был представлен клетками, ассоциированными с частицами детрита. Единственная микроколония была зарегистрирована в 2014 г. в придонном слое станции 15 (Печерское). В целом агрегированный бактериопланктон в 2011 г. присутствовал в 91.3% проб, формируя в них до 28.7% ОЧБ (5.9% в среднем); а в 2014 г. – был зарегистрирован в только в 65.4% проб и мог составлять на некоторых станциях до 30.6% ОЧБ (2.8% в среднем). Средний объем бактериальных клеток Саратовского водохранилища составлял 0.061 ± 0.012 мкм³ в конце июля 2011 г. и 0.088 ± 0.018 мкм³ в конце августа 2014 г.

Общая численность и биомасса бактерий в водохранилище изменялись в довольно широких пределах и в их распределении по акватории не выявлено четких закономерностей (табл. 2, 3, рис. 2, а). Однако в оба года исследования наименьшая численность бактерий была зарегистрирована на станции 6 (перед г. Самара, в районе водозабора, поверхностный слой воды) (см. табл. 2, 3). В конце июля 2011 г. уровень развития бактериопланктона в прибрежной части в местах впадения притоков ($2.16 \pm 1.06 \times 10^6$ кл/мл и 35.9 ± 14.1 мкгС/л) был несколько выше, чем на русле ($1.38 \pm 0.50 \times 10^6$ кл/мл и 22.0 ± 9.6 мкгС/л) (см. рис. 2, а). Максимальная численность и биомасса обнаружены в поверхностном слое воды в устье р. Чапаевка (см. табл. 2, ст. 9).

Таблица 2. Пространственное распределение бактериопланктона и ПД в Саратовском водохранилище в 2011 г.

Table 2. Spatial distribution of bacterioplankton and picodetrital particles over the Saratov reservoir in 2011

Станция / Station	Бактериопланктон / Bacterioplankton				Пикодетритные частицы / Picodetrital particles			
	$N, \times 10^6$ кл/мл	$B, \mu\text{гС/л}$	$N, \times 10^6$ кл/мл	$B, \mu\text{гС/л}$	$N, \times 10^6$ част./мл	$B, \mu\text{гС/л}$	$N, \times 10^6$ част./мл	$B, \mu\text{гС/л}$
	Поверхность / Surface		Дно / Bottom		Поверхность / Surface		Дно / Bottom	
1	0.92	12.18	0.92	11.43	0.002	0.08	0.002	0.08
2	1.46	20.04	1.85	28.19	0.009	0.47	0.002	0.04
4*	1.98	33.58	2.46	41.76	0.019	1.65	0.011	1.00
6	0.75	12.66	0.78	11.14	0.004	0.30	0.009	0.67
8*	0.53	9.21	–	–	0.005	0.55	–	–
9*	4.07	54.89	–	–	0.012	1.19	–	–
12*	2.30	43.92	2.09	39.87	0.152	1.48	0.008	0.26
13	1.74	35.36	1.03	16.49	0.016	1.55	0	0
15	2.26	34.11	2.17	38.34	0.003	0.34	0.004	0.30
16	1.43	19.54	1.66	31.96	0.005	0.61	0.004	0.30
18	1.83	30.37	–	–	0.001	0.07	–	–
19	0.95	13.62	1.52	22.26	0.004	0.48	0.004	0.59
20*	1.67	28.26	0.90	14.18	0.030	2.59	0.003	0.34

Примечание. Здесь и в табл. 3: * – отмечены станции в устьях притоков; прочерк – не определяли; N – численность, B – биомасса.

Note. Here and in Table 3: * – stations at the estuary of tributaries are marked; dash – not detected; N – abundance, B – biomass.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА

Таблица 3. Пространственное распределение бактериопланктона, АПП и ПД в Саратовском водохранилище в 2014 г.

Table 3. Spatial distribution of bacterioplankton, APP and picodetrital particles over the Saratov reservoir in 2014

Станция / Station	Бактериопланктон / Bacterioplankton		Пикодетритные частицы / Picodetrital particles		Автотрофный пикопланктон / Autotrophic picoplankton	
	$N, \times 10^6$ кл/мл	$B, \mu\text{гC/л}$	$N, \times 10^6$ част./мл	$B, \mu\text{гC/л}$	$N, \times 10^6$ кл/мл	$B, \mu\text{гC/л}$
Поверхность / Surface						
3	2.13	36.51	0	0	0.032	3.92
4*	1.59	23.75	0.116	6.50	0.006	0.68
5*	1.47	25.08	0.124	8.23	0.105	12.70
6	0.63	10.15	0	0	0.004	0.16
7	2.58	62.37	0	0	0.035	4.33
8*	1.42	21.89	0.101	4.25	0.032	7.69
9*	2.57	46.02	0.013	0.67	0.022	1.25
10	0.90	15.60	0.003	0.24	0.071	3.28
11	1.35	23.12	0.035	1.28	0.011	4.97
12*	3.04	52.37	0.162	5.34	0.040	5.89
14	2.16	46.62	0	0	0.035	3.49
15	1.98	41.91	0	0	0.013	2.65
17	1.42	35.13	0	0	0.019	2.21
18	1.60	29.76	0	0	0.022	6.86
Дно / Bottom						
3	3.42	60.07	0.02	3.32	0	0
4*	0.90	15.01	0.01	0.53	0.003	2.57
6	2.64	45.28	0.04	3.19	0	0
7	2.76	65.98	0.01	0.67	0.008	11.65
10	0.80	12.36	0.01	0.88	0.002	0.86
11	1.55	35.06	0.01	1.17	0	0
12*	1.83	27.24	0.03	2.33	0	0
14	1.70	36.88	0.03	2.48	0.009	6.61
15	1.72	36.06	0.01	0.54	0.010	13.85
17	2.15	42.07	0.00	0.39	0.013	39.92
18	1.27	26.14	0.02	2.51	0.016	43.64

В конце августа 2014 г. различия в уровне развития бактериопланктона между русловой ($1.82 \pm 0.73 \times 10^6$ кл/мл и 36.7 ± 16.1 $\mu\text{гC/л}$) и устьевой ($1.83 \pm 0.74 \times 10^6$ кл/мл и 30.2 ± 13.7 $\mu\text{гC/л}$) частью, а также между поверхностным и придонным слоями воды (см. рис. 2, а) были выражены слабее, чем в 2011 г. Наибольшая численность бактерий была зарегистрирована в придонном слое воды на русловой станции в районе впадения р. Сок (ст. 3), а наибольшая биомасса – в придонном слое воды на русловой станции 7 (см. табл. 3).

В целом же средний уровень развития гетеротрофного бактериопланктона для всей исследованной акватории несколько увеличился в 2014 г. ($1.82 \pm 0.72 \times 10^6$ кл/мл и 34.9 ± 15.4 $\mu\text{гC/л}$) по сравнению с 2011 г. ($1.62 \pm 0.78 \times 10^6$ кл/мл и 26.2 ± 12.8 $\mu\text{гC/л}$). Однако из-за очень больших различий между станциями (см. рис. 2, а) пространственные и временные изменения бактериопланктона Саратовского водохранилища не достоверны.

С момента образования Саратовского водохранилища общая численность бактерий в нем (Гак, Инкина, 1975; Дзюбан, 1977; Саврасов, 1984; Иватин, 2012 и

др.), как правило, соответствовала мезотрофному уровню продуктивности, так же как и в нашем исследовании в 2011 и 2014 г. Это вполне согласуется с определением продуктивности водохранилища по концентрации Хл *a* (Корнева, 2015). Однако иногда в Саратовском водохранилище регистрировались и более высокие численности бактерий, характерные скорее для эвтрофных вод (Косолапов и др., 2018).

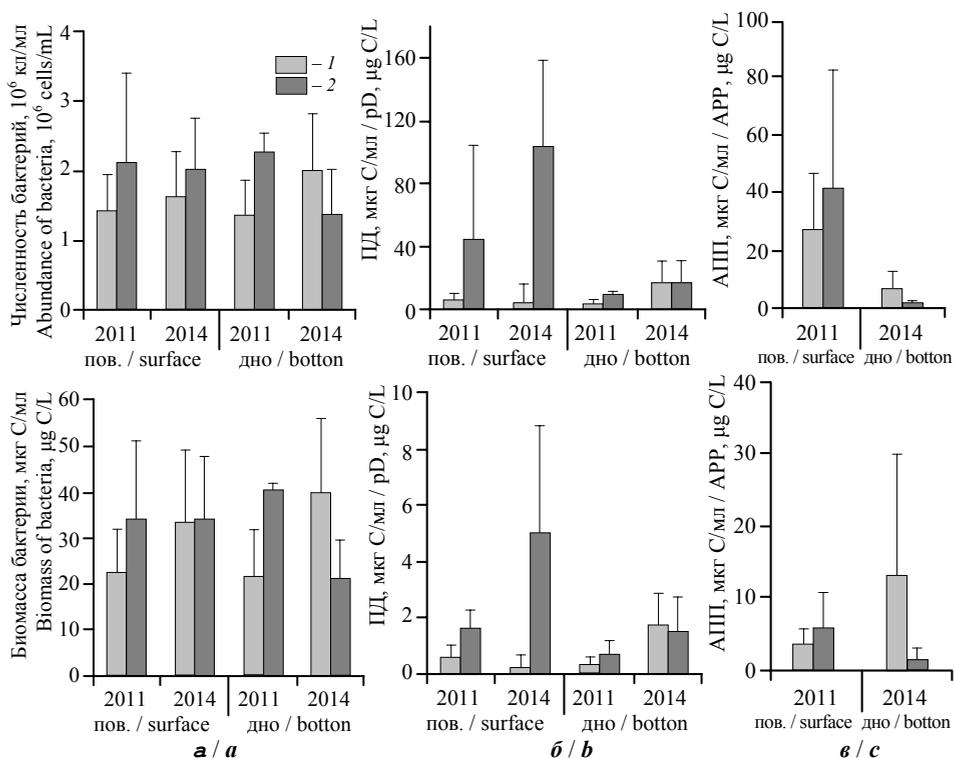


Рис. 2. Распределение бактериопланктона (а), пикодетритных частиц (б) и автотрофного пикопланктона (в) в Саратовском водохранилище: 1 – русловые станции, 2 – устьевые станции; ПД – пикодетрит, АПП – автотрофный пикопланктон

Fig. 2. Distribution of bacterioplankton (a), picodetrital particles (b) and autotrophic picoplankton (c) over the Saratov reservoir: 1 – riverbed stations, 2 – estuarine stations; pD – picodetrital particles, APP – autotrophic picoplankton

Пикодетрит (ПД) Саратовского водохранилища был определен впервые. Пикодетритные частицы в 2011 г. (см. табл. 2) были обнаружены на всех станциях как в поверхностном, так и в придонном горизонтах, за единственным исключением (станция 13, придонный слой). Среднее количество ПД в пробе составляло $0.013 \pm 0.031 \times 10^6$ частиц/мл. Несмотря на то, что в 2014 г. ПД присутствовал не на

всех станциях (см. табл. 3), его средняя по водохранилищу численность значительно возросла – до $0.030 \pm 0.046 \times 10^6$ частиц/мл (рис. 2, б). Количество пикодетритных частиц очень существенно изменяется по акватории водохранилища (коэффициент вариации составлял 231% в 2011 г. и 154% в 2014 г.). Распределение биомассы ПД в общем соответствует распределению его количества на разных станциях (см. табл. 2, 3; рис. 2, б). Средняя биомасса ПД в 2011 г. составляла 0.65 ± 0.65 мкгС/л, увеличившись в 2014 г. до 1.78 ± 2.25 мкгС/л. На большинстве станций и в 2011 г., и в 2014 г. количество ПД и его биомасса были выше в поверхностном горизонте. В целом наибольшие численность и биомасса ПД были обнаружены в устьевых участках, куда они попадали, скорее всего, с водами притоков (табл. 2, 3; рис. 2, б). Выявлена положительная корреляция между биомассой ПД и концентрацией фосфатов ($r = +0.50$). Возможно, это локальное явление, проявляющееся в короткий период и на ограниченной акватории, поскольку подобная корреляция в других водоемах не наблюдается. Известно, что в конце августа часто отмечается квазистационарное состояние планктонных сообществ. В этих условиях, видимо, обилие пикодетрита определяется биомассой его основных продуцентов (некоторых видов фитопланктона и бактерий), которая зависит от концентрации биогенных элементов; это может быть одной из причин обнаруженной корреляции.

По сравнению с водохранилищами Верхней Волги и Камы (Копылов, Романенко, 2010; Уманская и др., 2014; Tarasova et al., 2019), в Саратовском водохранилище количество пикодетритных частиц и их биомасса заметно ниже. В целом биомасса ПД в Саратовском водохранилище составляла $2.6 \pm 2.3\%$ (2011 г.) и $6.1 \pm 8.6\%$ (2014 г.) биомассы гетеротрофного бактериопланктона. Поэтому можно предположить, что в отличие от других водоемов (Chateauvert et al., 2012; Копылов, Романенко, 2010; Tarasova et al., 2019) ПД не вносит существенного вклада в планктонные пищевые сети Саратовского водохранилища на большей части его акватории, по крайней мере, в исследованный период.

Автотрофный пикопланктон (АПП) в августе 2014 г. в Саратовском водохранилище был представлен одиночными клетками пикоцианобактерий, а колониальные формы полностью отсутствовали. Эукариотические пиководоросли в период исследования также не были обнаружены. В поверхностном слое воды АПП регистрировался на всех станциях, а в придонном – на большей части станций (см. табл. 3). По акватории водохранилища его численность менялась от 0 до 105×10^3 кл/мл, а биомасса – от 0 до 43.6 мкгС/л (см. табл. 3). В среднем же его численность составляла $20 \pm 24 \times 10^3$ кл/мл, а биомасса – 7.17 ± 11.16 мкгС/л, что соответствует 1.3% численности и 22.7% биомассы гетеротрофного бактериопланктона. Однако на отдельных станциях биомасса АПП была сопоставима (станции 5, 17) или даже превышала (ст. 18) биомассу гетеротрофного бактериопланктона (см. табл. 3).

Как правило, более высокая численность АПП наблюдалась в поверхностном горизонте, а биомасса – в придонном (см. табл. 3; рис. 2, в). Различия в распределении численности и биомассы были в некоторой степени обусловлены разницей в размерах клеток АПП на разных горизонтах. Так, в придонном слое воды средний вклад клеток размером от 2 до 3 мкм в биомассу АПП составлял 51%, а в поверхностном – только 31%.

В целом диапазоны изменения численности и биомассы АПП Саратовского водохранилища в августе 2014 г. были сопоставимы с таковыми в августе 2015 г. (Косолапов и др., 2018). Однако средние для водохранилища численность и особенно биомасса были ниже, чем в 2015 г., скорее всего из-за отсутствия колоний, которые преобладали в 2015 г. В общем численность и биомасса АПП в Саратовском водохранилище в августе 2014 г. находились в пределах, определяемых в мезотрофных и эвтрофных водах (Косолапов и др., 2018; Callieri, 2008).

Структура пикосестона Саратовского водохранилища. Общее количество клеток и частиц, образующих пикосестон в Саратовском водохранилище, было $1.87 \pm 0.73 \times 10^6$ кл.(част.)/мл со слабо выраженными различиями между средними значениями для русловых и устьевых участков. Средняя биомасса пикосестона составила 43.8 ± 19.4 мкгС/л, при этом в устьевых участках она была несколько ниже, чем на русловых (рис. 3). На распределение пикосестона оказывают влияние много факторов, в том числе гидрологические и гидрохимические характеристики, метеорологические условия, точечные источники загрязнения, притоки и проч. (Копылов, Косолапов, 2008; Рахуба, 2009; Sipkay et al., 2009). Взаимное влияние этих факторов приводит к очень большим различиям между станциями (коэффициенты вариации C_v составляют 130% для численности и 110% для биомассы). Кластерный и факторный анализ не выявили достоверных территориальных комплексов станций по уровню развития и составу пикосестона, что отражает высокую вариабельность его распределения по водохранилищу. Также не было обнаружено каких-либо закономерных влияний на численность, биомассу и состав пикосестона исследованных притоков.

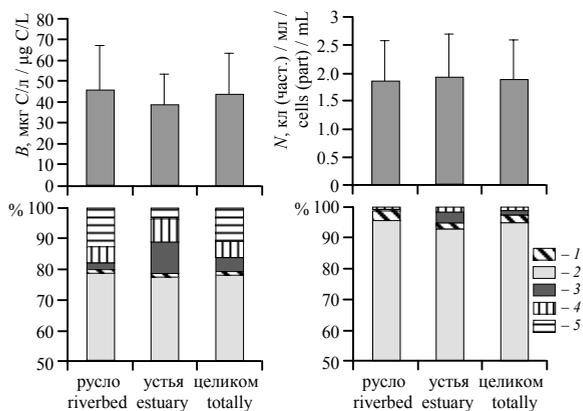


Рис. 3. Биомасса (B) и численность (N) пикосестона Саратовского водохранилища и соотношение (%) его компонентов в августе 2014 г.: 1 – агрегированные бактерии, 2 – одиночные бактерии, 3 – пикодетритные частицы, 4 – АПП ($0.2 \leq 2$ мкм), 5 – АПП ($2 \leq 3$ мкм)

Fig. 3. Biomass (B) and abundance (N) of picoseston in the Saratov reservoir, and the proportion (%) of its components in August 2014: 1 – aggregated bacteria, 2 – free-floating bacteria, 3 – picodetrital particles, 4 – APP ($0.2 \leq 2 \mu\text{m}$), 5 – APP ($2 \leq 3 \mu\text{m}$)

обнаружено каких-либо закономерных влияний на численность, биомассу и состав пикосестона исследованных притоков.

Соотношение компонентов пикосестона между собой также сильно варьировало в зависимости от комбинации условий среды на отдельных станциях (рис. 4). Тем не менее, по усредненным данным, в составе пикосестона Саратовского водохранилища в конце августа 2014 г. преобладали гетеротрофные бактерии, которые формировали ~80% общей биомассы пикосестона (см. рис. 3), причем основной вклад вносили одиночные клетки (~77 – 78%), а доля клеток, объединенных в колонии или ассоциированных с частицами детрита, была очень низкой (см. рис. 3).

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА

Доля АПП, представленного одиночными пикоцианобактериями, в общей биомассе пикосесто́на в среднем составляла 16.3%. Интересно отметить, что на русловой части водохранилища больший вклад вносили более крупные клетки АПП, а в устьях притоков была выше доля его более мелкоклеточной фракции (см. рис. 3, 4). Доля ПД в Саратовском водохранилище была крайне мала (4.1% суммарной биомассы пикосесто́на). Биомасса агрегированного бактериопланктона коррелирует с биомассой пикодетрита ($r = +0.72$) и более мелкоклеточной (<2 мкм) фракцией АПП ($r = +0.54$). Корреляция с пикодетритом вполне объяснима, так как в период исследования агрегированный бактериопланктон был ассоциирован с частицами пико- и нанодетрита, а причины корреляции агрегированного бактериопланктона и мелкоклеточного АПП не ясны.

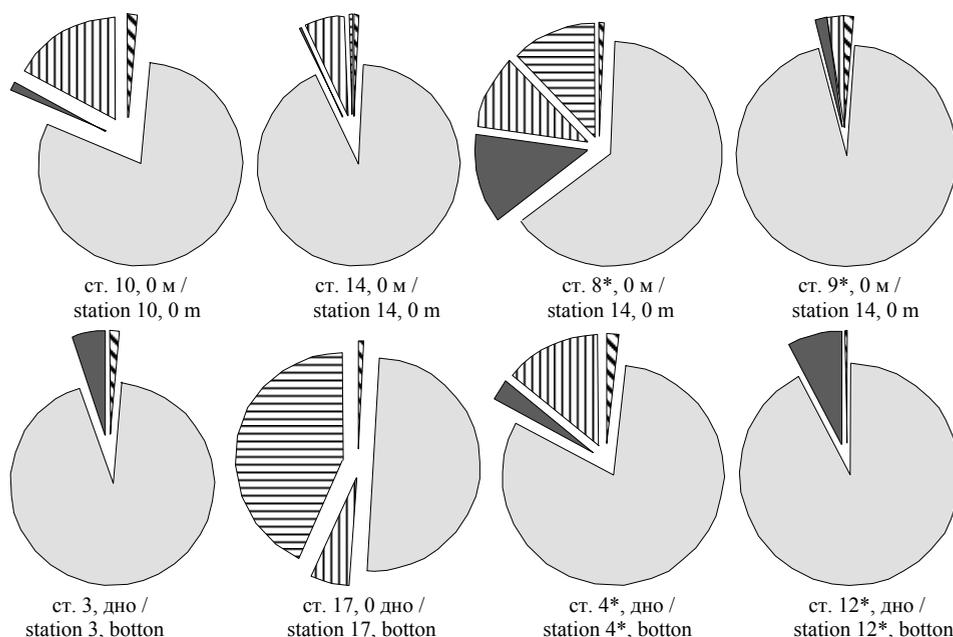


Рис. 4. Примеры вариабельности структуры пикосесто́на на различных станциях Саратовского водохранилища в августе 2014 г.; * – отмечены станции в устьях притоков. Условные обозначения см. рис. 3

Fig. 4. Examples of the picoplankton structure variability at several stations in the Saratov reservoir in August 2014; * – stations at the estuary of tributaries are marked. Designations as in Fig. 3

В целом в исследованный период 77 – 100% общей биомассы пикосесто́на формировали одиночные гетеротрофные бактерии и фототрофные пикоцианобактерии, которые являются основными пищевыми объектами для инфузорий и гетеротрофных нанофлагеллят. В результате инфузории и гетеротрофные нанофлагел-

латы переносят углерод, образованный в пикосестоне, на более высокие уровни планктонных трофических сетей.

Таким образом, полученные данные расширяют наши знания о планктонном сообществе Саратовского водохранилища и свидетельствуют о важной роли пикосестона в его трофических сетях. Поэтому продолжение изучения особенностей распределения, динамики гетеротрофного бактериопланктона, АПП и пикодетритных частиц и их взаимоотношений с другими компонентами планктонного сообщества остается важной и актуальной задачей.

Авторы выражают глубокую благодарность за предоставленные физико-химические данные старшему научному сотруднику Института экологии Волжского бассейна РАН кандидату технических наук А. В. Рахубе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гак Д. З., Инкина Г. А. Бактериопланктон Волги и ее водохранилищ в июне – июле 1972 г. // Водные ресурсы. 1975. № 1. С. 109 – 118.
- Дзюбан А. Н. Первичная продукция, деструкция органического вещества и численность бактерий в воде Саратовского водохранилища // Гидробиологический журнал. 1977. Т. 13, № 1. С. 14 – 19.
- Драбкова В. Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 212 с.
- Иватин А. В. Бактериопланктон и бактериобентос Куйбышевского водохранилища. Тольятти : Кассандра, 2012. 183 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Копылов А. И., Романенко А. В. Пространственно-временное распределение детритных частиц размером 0.2 – 2.0 мкм (пикодетрита) в воде водохранилищ Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2010. № 3. С. 31 – 37.
- Копылов Д. Б., Косолапов А. И. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М. : Изд-во Современного гуманитарного университета, 2008. 377 с.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома : Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Косолапов Д. Б., Микрякова И. С., Копылов А. И. Разнообразие, распределение и обилие гидробионтов в водохранилищах Волжско-Камского бассейна // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. Вып. 82. С. 7 – 20.
- Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М. : Наука, 1989. 288 с.
- Новожилова М. И. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища // Труды биологической станции «Борок». 1958. Вып. 3. С. 52 – 65.
- Рахуба А. В. Экспериментальные исследования пространственно-временной неоднородности вод долинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 146 – 154.
- Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 295 с.
- Саврасов А. П. Бактериопланктон Саратовского водохранилища как показатель качества воды и самоочищения // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М. : Наука, 1984. С. 144 – 146.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА

Уманская М. В., Краснова Е. С., Комиссаров А. Б. Фито-, бактериопланктон и детрит Верхневолжского водохранилища и незарегулированного участка Верхней Волги в 2011 г. // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5 – 5. С. 1707 – 1714.

Barber R. T. Picoplankton do some heavy lifting // Science. 2007. Vol. 315, № 5813. P. 777 – 778. <https://doi.org/10.1126/science.1137438>

Callieri C. Picophytoplankton in freshwater ecosystems : the importance of small-sized phototrophs // Freshwater Reviews. 2008. Vol. 1, № 1. P. 1 – 28. <https://doi.org/10.1608/FRJ-1.1.1>

Callieri C., Karjalainen S. M., Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy // Journal of Plankton Research. 2002. Vol. 24, № 8. P. 785 – 796. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.8.785>

Chateauvert C. A., Lesack L. F. W., Bothwell M. L. Abundance and patterns of transparent exopolymer particles (TEP) in Arctic floodplain lakes of the Mackenzie River Delta // Journal of Geophysical Research. 2012. Vol. 117, iss. 4. Article number G04013. <https://doi.org/10.1029/2012JG002132>

Mostajir B., Dolan J. R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus : DAPI Yellow Particles (DYP) // Aquatic Microbial Ecology. 1995. Vol. 9. P. 259 – 266.

Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnology Oceanography. 1980. Vol. 25, № 5. P. 943 – 948.

Schiaffino M. R., Gasol J. M., Izaguirre I., Unrein F. Picoplankton abundance and cytometric group diversity along a trophic and latitudinal lake gradient // Aquatic Microbial Ecology. 2013. Vol. 68. P. 231 – 250. <https://doi.org/10.3354/ame01612>

Sieburth J. M., Smetacec V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure : Heterotrophic compartments and their relationship to plankton size fractions // Limnology Oceanography. 1978. Vol. 23. P. 1256 – 1263.

Sipkay Cs., Kiss K. T., Vadadi-Fülöp Cs., Hufnagel L. Trends in research on the possible effects of climate change concerning aquatic ecosystems with special emphasis on the modeling approach // Application Ecology Environmental Research. 2009. Vol. 7, № 2. P. 171 – 198.

Tarasova N. G., Bykova S. V., Gorbunov M. Yu., Krasnova E. S., Umanskaya M. V. Comparative characteristic of plankton microbial community in the waterway and coastal areas of the Kama reservoirs cascade // IOP Conference Series : Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 321. Article number 012057. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/321/1/012057>

Spatial distribution of picoseston in the Saratov reservoir in summer

E. S. Krasnova [✉], M. V. Umanskaya

*Samara Federal Research Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia*

Received: 9 March 2021 / revised: 21 May 2021 / accepted: 28 May 2021

Abstract. The structure and spatial distribution of picoseston in the Saratov reservoir in July 2011 and August 2014 are described. On average, the total abundance of cells and particles forming picoseston was $1.87 \pm 0.73 \times 10^6$ cells (part.)/mL; and the total biomass of picoseston was 43.8 ± 19.4 $\mu\text{g C/L}$. During the study period, solitary heterotrophic bacteria and phototrophic picocyanobacteria prevailed in the picoseston of the Saratov reservoir, amounting to 77–100% of its total abundance and biomass. The proportion of picodetrital particles was extremely small (on average, 4.1% of the total biomass of picoseston). The high heterogeneity of picoseston distribution (C_v is 130% and 110% for abundance and biomass, respectively) was found in the Saratov reservoir during the study period. On average, the abundance and biomass of heterotrophic bacterioplankton and picodetritus at stations of the tributary estuaries were slightly higher than in the riverbed. At the same time, the abundance of picocyanobacteria was higher, and the biomass was lower at the estuarine stations compared to the riverbed ones. The total number of bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the Saratov reservoir in 2011 and 2014 corresponded to the mesotrophic level of productivity. Picodetrital particles, in contrast to the Upper Volga and Kama reservoirs, make no significant contribution to the planktonic food webs of the Saratov reservoir, at least during the study period.

Keywords: heterotrophic bacterioplankton, autotrophic picoplankton, picodetritus, Saratov reservoir

For citation: Krasnova E. S., Umanskaya M. V. Spatial distribution of picoseston in the Saratov reservoir in summer. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 2, pp. 176–190. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-176-190>

REFERENCES

- Gak D. Z., Inkina G. A. Bacterioplankton of the Volga and its reservoirs in June–July 1972. *Water Resources*, 1975, no. 1, pp. 109–118 (in Russian).
- Dzyuban A. N. Primary production, destruction of organic matter and the abundance of bacteria in the water of the Saratov reservoir. *Hydrobiological Journal*, 1977, vol. 13, no. 1, pp. 14–19 (in Russian).
- Drabkova V. G. *Zonal'noe izmenenie intensivnosti mikrobiologicheskikh protsessov v oze-rakh* [Zonal Change in the Intensity of Microbiological Processes in Lakes]. Leningrad, Nauka Publ., 1981. 212 p. (in Russian).

[✉] *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms, Institute of Ecology of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Ekaterina S. Krasnova: <https://orcid.org/0000-0002-4062-9714>, Krasnova-eck@mail.ru; Marina V. Umanskaya: <https://orcid.org/0000-0003-2097-4913>, mumansk67@gmail.com.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОСЕСТОНА

Ivatin A. I. *Bakterioplankton i bakteriobentos Kuibyshevskogo vodokhranilishcha* [Bacterioplankton and Bacteriobenthos of the Kuibyshev Reservoir]. Togliatti, Cassandra Publ., 2012. 183 p. (in Russian).

Kitaev S. P. *Osnovy limnologii dlia gidrobiologov i ikhtologov* [Basics of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists]. Petrozavodsk, Karel'skii nauchnyi tsentr RAN Publ., 2007. 395 p. (in Russian).

Kopylov A. I., Romanenko A. V. The spatial and temporal distribution of pico-sized (0.2–2.0 μm) detrital particles (picodetritus) in the upper Volga reservoirs. *Inland Water Biology*, 2010, vol. 3, no. 3, pp. 234–239.

Kopylov A. I., Kosolapov D. B. *Bakterioplankton vodokhranilishch Verkhnei i Srednei Volgi* [Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga Reservoirs]. Moscow, Izdatel'stvo Sovremenogo gumanitarnogo universiteta, 2008. 377 p. (in Russian).

Korneva L. G. *Phytoplankton of Volga River Basin Reservoirs*. Kostroma, Kostromskoi pechatnyi dom Publ., 2015. 284 p. (in Russian).

Kosolapov D. B., Mikryakova I. S., Kopylov A. I. Distribution of picoplankton in Volga reservoirs. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences*, 2018, iss. 82, pp. 7–20 (in Russian).

Kuznetsov S. I., Dubinina G. A. *Metody izucheniia vodnykh mikroorganizmov* [Methods of Studying Aquatic Microorganisms]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 288 p. (in Russian).

Novozhilova M. I. Bacterial population of the water column of the Rybinsk reservoir. *Trudy biologicheskoi stantsii "Borok"*, 1958, iss. 3, pp. 52–65 (in Russian).

Rakhuba A. V. Experimental researchers of the spatial-temporal heterogeneity of the waters of the valley reservoir. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2009, vol. 11, no. 1, pp. 146–154 (in Russian).

Romanenko V. I. *Mikrobiologicheskie protsessy produktsii i destrukttsii organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh* [Microbial Processes of Production and Destruction of Organic Matter in Inland Aquatic Environments]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 295 p. (in Russian).

Savrasov A. P. Bacterioplankton of the Saratov reservoir as an indicator of water quality and self-purification. In: *Biologicheskaiia produktivnost' i kachestvo vody Volgi i ee vodokhranilishch* [Biological Productivity and Water Quality of the Volga and Its Reservoirs]. Moscow, Nauka Publ., 1984, pp. 144–146 (in Russian).

Umanskaya M. V., Krasnova E. S., Komissarov A. B. Phytoplankton, bacterioplankton and detritus of Verkhnevolzhsky reservoir and unregulated part of the Upper Volga in 2011. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2014, vol. 16, no. 5–5, pp. 1707–1714 (in Russian).

Barber R. T. Picoplankton do some heavy lifting. *Science*, 2007, vol. 315, no. 5813, pp. 777–778. <https://doi.org/10.1126/science.1137438>

Callieri C. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater Reviews*, 2008, vol. 1, no. 1, pp. 1–28. <https://doi.org/10.1608/FRJ-1.1.1>

Callieri C., Karjalainen S. M., Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *Journal of Plankton Research*, 2002, vol. 24, no. 8, pp. 785–796. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.8.785>

Chateauvert C. A., Lesack L. F. W., Bothwell M. L. Abundance and patterns of transparent exopolymer particles (TEP) in Arctic floodplain lakes of the Mackenzie River Delta. *Journal of Geophysical Research*, 2012, vol. 117, iss. 4, article number G04013. <https://doi.org/10.1029/2012JG002132>

Mostajir B., Dolan J. R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus: DAPI Yellow Particles (DYP). *Aquatic Microbial Ecology*, 1995, vol. 9, pp. 259–266.

Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology Oceanography*, 1980, vol. 25, no. 5, pp. 943–948.

Schiaffino M. R., Gasol J. M., Izaguirre I., Unrein F. Picoplankton abundance and cytometric group diversity along a trophic and latitudinal lake gradient. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013, vol. 68, pp. 231–250. <https://doi.org/10.3354/ame01612>

Sieburth J. M., Smetacec V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments and their relationship to plankton size fractions. *Limnology Oceanography*, 1978, vol. 23, pp. 1256–1263.

Sipkay Cs., Kiss K. T., Vadadi-Fülöp Cs., Hufnagel L. Trends in research on the possible effects of climate change concerning aquatic ecosystems with special emphasis on the modeling approach. *Application Ecology Environmental Research*, 2009, vol. 7, no. 2, pp. 171–198.

Tarasova N. G., Bykova S. V., Gorbunov M. Yu., Krasnova E. S., Umanskaya M. V. Comparative characteristic of plankton microbial community in the waterway and coastal areas of the Kama reservoirs cascade. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, vol. 321, article number 012057. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/321/1/012057>