

УДК 574.583(285.2):581

Н.М. МИНЕЕВА¹, Л.А. ЩУР²

¹Учреждение РАН Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина,
п. Борок, 152742 Ярославская обл., Россия
e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

²Учреждение СО РАН Ин-т вычислительного моделирования,
Академгородок, 50, стр. 44, 660036 Красноярск, Россия

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА *a* В ЕДИНИЦЕ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА (ОБЗОР)

На основе анализа отечественной и зарубежной литературы рассмотрено содержание хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона (хл./Б) в разных экологических условиях, что вызвано необходимостью получения переходных коэффициентов при оценке биомассы с помощью хлорофильного метода. Высокая изменчивость хл./Б при сложной зависимости от абиотических параметров, состава и состояния альгоценозов, трофии ограничивает использование хлорофилла для точного определения биомассы фитопланктона. Однако при ориентировочной оценке можно рекомендовать расчетные величины хл./Б для водоемов различной трофии (0,18 в олиготрофных водах, 0,40 в мезотрофных и эвтрофных, 1,03 в высокоэвтрофных), а также осредненный для большого количества данных показатель 0,53.

К л ю ч е в ы е с л о в а : фитопланктон, хлорофилл, биомасса, факторы среды.

Введение

Среди показателей, используемых в исследованиях автотрофного звена водных экосистем, к наиболее распространенным относятся фотосинтетические пигменты и биомасса. Содержание основного пигмента зеленых растений хлорофилла *a* (хл.) считается универсальной эколого-физиологической характеристикой развития и фотосинтетической активности водорослей, позволяющей выражать биомассу в единицах этого важнейшего компонента растительной клетки. Неоспоримое преимущество хлорофильного метода заключается в его экспрессности и более высокой (по сравнению с микроскопическим учетом водорослей) воспроизводимости результатов.

В настоящее время все чаще ставят знак равенства между хлорофиллом *a* и биомассой, которую выражают в концентрации пигмента. Биомассу традиционно определяют прямым микроскопическим подсчетом клеток и определением их размеров (Методика ..., 1975), что дает исчерпывающую информацию о таксономическом разнообразии и размерном составе сообществ, но является одним из самых трудоемких ко-

© Н.М. Минеева, Л.А. Щур, 2012

личественных методов исследования альгоценозов. Но именно показатели биомассы требуются для решения ряда задач, связанных с оценкой потоков вещества и энергии, анализом закономерностей функционирования сообществ и взаимодействия между отдельными компонентами биоты. Кроме того, часто возникает необходимость оперативной оценки временной и пространственной динамики альгоценозов в разных экологических условиях, а также в ходе сезонной или многолетней сукцессии на основе определения хлорофилла *a*. Для этого необходимы переходные коэффициенты, представляющие собой содержание хлорофилла в единице биомассы (хл./Б), на протяжении многих лет привлекающие внимание исследователей.

Большое количество публикаций, посвященных соотношению между содержанием хлорофилла *a* и биомассой фитопланктона в водоемах разного типа, так или иначе затрагивающих эту проблему, в основном относится к 60-80-м гг. XX в. (Пырина, 1966; Елизарова, 1970, 1973, 1974, 1983; Михеева, 1970; Винберг и др., 1971; Пырина и др., 1973; Михеева, Бусько, 1975; Никулина, 1975; Трифонова, 1976, 1979, 1990; Михеева, Ковалевская, 1981; Бульон, 1983; Курейшевич, 1983; Первичная ..., 1983; Трифонова, Десортова, 1983; Щур, Сидько, 1983а, б, 1985; Авинская, 1985, 1988; Щур, 1986, 2006; Еромолаев, 1989; Экология ..., 1989; Озеро ..., 1994; Щур и др., 1994; Rodhe, 1948; Antia et al., 1963; Talling, 1965a,b, 1966; Ahlgren, 1970; Shindler, Holmgren, 1971; Javornicky, Komarkova, 1973; Berman, Pollingher, 1974; Javornicky, 1974; Vollenweider et al., 1974; Willen, 1976; Keskitalo, 1977; Nicholls, Dillon, 1978; Smayda, 1978; Tolstoy, 1979; Desortova, 1981; Hunter, Laws, 1981; Butterwick et al., 1982; Moustaka-Gouni, 1989; Voros, Padisak, 1991; Kalchev et al., 1996; Phytoplankton ..., 1997; и др.). Продолжающиеся многолетние наблюдения (Ляшенко, 2004; Сиделев, Бабаназарова, 2008; Оглы, 2009), использование новых методов определения пигментов (Felip, Catalan, 2000), исследование функционирования альгоценозов и развития экосистем в условиях климатических и антропогенных изменений вызвали новый всплеск интереса к этой проблеме. Многочисленные литературные данные позволяют проследить изменчивость соотношения хл./Б в разных экологических условиях, что и определило цель данной работы.

При определении биомассы разными методами между полученными результатами должна соблюдаться линейная зависимость (Butterwick et al., 1982), которая и отмечается многими исследователями при высокой степени сопряженности между биомассой и содержанием хлорофилла *a* (Бульон, 1983; Трифонова, Десортова, 1983; Авинская, 1988; Еромолаев, 1989; Экология ..., 1989; Щур, 2006; Ahlgren, 1970; Javornicky, 1974; Keskitalo, 1977; Tolstoy, 1979; Desortová, 1981; Jones et al., 1996). Однако в ряде случаев связь хлорофилла *a* с биомассой аппроксимируется степенными уравнениями (Курейшевич, 1983; Ляшенко, 2004; Сиделев, Бабаназарова, 2008; Moustaka-Gouni, 1989; Voros, Padisak, 1991; Kalchev

et al., 1996; Wolfram et al., 2009) или же линейный характер связи сохраняется до определенного предела величин, например, в оз. Дривяты до биомассы 20 мг/л (Михеева, 1970).

Одно из ограничений использования содержания хлорофилла *a* в качестве показателя биомассы связано с высокой изменчивостью этого показателя в клетках водорослей. Судя по литературным данным (табл. 1), в фитопланктоне смешанного состава разнотипных водоемов значения хл./Б, выраженные в процентах сырой биомассы, различаются на два порядка: минимальные от 0,02 до 1,9, максимальные от 0,12 до 9,7, средние от 0,1 до 3,2. Осредненные показатели, соответственно, составляют $0,30 \pm 0,06$ ($C_V = 120 \%$), $1,74 \pm 0,31$ ($C_V = 137 \%$) и $0,53 \pm 0,08$ ($C_V = 96 \%$). Коэффициенты вариации C_V свидетельствуют о том, что наибольшей изменчивостью характеризуются предельные величины, более устойчива средняя. По аналогии с полученным В.В. Бульоном средним значением суточного ассимиляционного числа 30 мг С/(мг хл.·сут) (Бульон, 1984), осредненный для большого количества данных показатель хл./Б 0,53 % можно рекомендовать для ориентировочной оценки биомассы по содержанию хлорофилла *a*.

Существует мнение, что разброс отношения хл./Б обусловлен особенностями микроскопического учета биомассы разными исследователями, т.е. субъективным человеческим фактором (Batten et al., 2003). Однако в большинстве случаев эту изменчивость все же связывают с экологическими факторами, разнообразное сочетание которых не позволяет вычлнить водоемы с низкими или высокими показателями хл./Б (Nicholls, Dillon, 1978). К основным факторам, влияющим на величину хл./Б, относятся: световой режим (Трифонова, 1976; Курейшевич, Пахомова, 1989; Steele, 1962; Steele, Baird, 1965; Ahlgren, 1970; Owens, Falkowski, 1980; Desortova, 1981; Falkowski, Laroche, 1991; Brunet et al., 1996; Felip, Catalan 2000); обеспеченность водорослей минеральным питанием (Трифонова, 1976; Steele, 1962; Steele, Baird, 1965; Ahlgren, 1970; Madariaga, Joint, 1992; Latasa, Berdalet, 1994); сезон года (Курейшевич, Пахомова, 1989; Ahlgren, 1970); время суток (Курейшевич, Пахомова, 1989; Экология ..., 1989; Lorenzen, 1963; Glooschenko, Blanton, 1972; Komarkova, Javornicky, 1977); температурные условия (Курейшевич, Пахомова, 1989; Felip, Catalan, 2000), а также таксономический и размерный состав альгоценозов (Трифонова, 1976; Шур, 2006; Ahlgren, 1970; Berman, Pollinger, 1974; Moustaka-Gouni, 1989; Felip, Catalan, 2000); физиологическое состояние популяций (Трифонова, 1976; Экология ..., 1989; Hallegraeff, 1977; Klein, 1988; Roy, 1988; Brunet et al., 1996); величина биомассы (Михеева, 1970; Елизарова, 1974; Михеева, Бусько, 1975, Трифонова, 1976; Курейшевич, 1983; Курейшевич, Пахомова, 1989). По-видимому, содержание хлорофилла в клетках водорослей определяется всем комплексом лимнических условий (Трифонова, 1976). Действительно, влияние большинства факторов неотделимо друг от друга. Так, поступление солнечной радиации и, соответственно, температура воды меняются в течение суток; они напрямую связаны с

сезоном года, а в более широком масштабе определяются географической зональностью.

Таблица 1

Содержание хлорофилла *a* в единице сырой биомасса фитопланктона смешанного состава в разнотипных водоемах

Водоем	хл./Б, %		Литературный источник
	Предел	Ср.	
1	2	3	4
Озера			
Байкал	0,06–2,5	0,21–0,44	Бульон, 1983
Озера Восточного Забайкалья	0,07–7,56	–	Оглы, 2009
Онежское	–	0,20	Елизарова, 1971
Харбейские озера	–	0,37	Пырина и др., 1973
Кривое, Круглое, Зеленецкое, Акулькино	0,01–1,00	0,24–0,44	Бульон, 1983
Дривяты		0,16	Михеева, 1970
Баторин	0,2–0,7	–	Винберг и др., 1971
Озера Карельского перешейка			Трифонова, 1976, 1979, 1990; Трифонова, Десортова, 1983
Мичуринское, Охотничье	0,06–0,93	0,15–0,18	
Красное, Правдинское, Борисовское, Нахимовское	0,08–1,04	0,21–0,32	
Вишневецкое	0,15–0,88	0,36–0,41	
Сартлан, Убинское	0,001–0,044	0,014–0,018	Еромолаев, 1989, Озеро..., 1994
Неро	0,05–1,7	0,51–0,60	Ляшенко, 2004
	0,08–3,97	0,18–0,43	Сиделев, Бабаназарова, 2008
Удобряемые озера (Псковская обл.)	0,2–8,3	1,6–3,2	Авинская, 1985
Норвикен (Швеция)	0,6–5,7	1,5	Ahlgren, 1970
Элбмарен, Меларен, Ваттерн (Швеция)	0,1–1,6	–	Tolstoy, 1979
Хьялмарен, Ванерн, Ваттерн (Швеция)	–	0,5–1,2	Tolstoy, 1979
Вомбсьон (Швеция)	0,1–0,9	–	Bertilsson, 1975 ² ; Gelin, 1975 ²
Балатон, Ферто (Венгрия)	0,08–1,32	0,25–0,52	Voros, Padisak, 1991
Пруды Венгрии	0,14–1,83	0,54–0,78	Voros, Padisak, 1991
Пааярви (Финляндия)	0,02–0,2	–	Ilmavirta et al., 1974 ²
Ловоъярви (Финляндия)	0,08–0,77	0,36	Keskitalo, 1977

1	2	3	4
Неузенхейн (Германия)	1,9–9,7	–	Javornicky, 1974
Зайденбах, Стехлинзее, Фумзее (Германия)	0,1–1,7	–	Javornicky, 1974
Вольви (Греция)		–	Moustaka–Gouni, 1989
Иствейтвотер, Уиндермир (Англия)	0,3–0,7	0,4	Talling, 1971 ²
Кинерет (Израиль)	0,1–0,9	–	Berman, Pollinger, 1974
Озера Манитобы (Канада)	1,2–2,4	–	King, 1975 ²
Холанд Марш (Канада)	0,14–1,6	–	Nicholls, 1976 ²
Озера Южной Индианы (Ка- нада)	0,2–0,5	–	Hecky, 1975 ²
Экспериментальная озерная область (Канада)	0,2–0,5	0,35	Shindler, Holmgren, 1971
Меретта, Чар (США)	0,1–0,9	0,3	Kalf et. al., 1972 ¹
Великие американские озера	0,05–0,15	–	Vollenweider et al., 1974
Виктория (Африка)	0,4–5,3	–	Talling, 1966
Водохранилища			
Иваньковское	–	0,31	Пырина, 1966
Рыбинское	0,28–0,55	0,40	Елизарова, 1974
Куйбышевское	0,2–1,4	0,52–0,64	Михеева, Бусько, 1975; Пырина, 1966
	0,06–0,7	0,1–0,2	Экология ..., 1989
Средняя и Нижняя Волга	0,24–0,53	–	Михеева, Бусько, 1975
Кременчугское	0,38–0,43	–	Курейшевич, 1983
Братское	0,07–2,1	0,19	Первичная ..., 1983
Красноярское	0,06–0,12	0,10–0,51	Гольд, Нестеренко, 1980; Щур, 1986
Слапы, Орлик, Кличава, Врхлице, Губенов (Чехия)	0,14–3,41	0,35–1,02	Трифорова, Десортова, 1983; Desortova, 1981

Примечание. Цит. по: ¹ – Ahlgren (1970), ² – Nicholls, Dillon (1978).

Известно, что интенсивность света контролирует содержание хлорофилла *a* у высших растений (Рабинович, 1953). При значительных суточных и сезонных изменениях инсоляции одним из главных факторов, определяющих содержание пигментов в клетках водорослей, может быть свет. Отношение хл./Б возрастает при низкой интенсивности света (световом лимитировании) как в культурах водорослей (Owens, Falkowski, 1980), так и в природном сообществе (Ahlgren, 1970; Desortova, 1981; Hunter, Laws, 1981; Rodriguez et al., 2006). В опытах с культурами суточные колебания хл./Б составили около 30 %, а при изменении

освещенности в 5 раз и температуры на 20 °С отношение хл./Б менялось в пределах 65 и 60 % (Курейшевич, Пахомова, 1989). Трехкратное светозависимое изменение клеточного содержания хлорофилла наблюдалось в культурах *Stephanodiscus hantzschii* (Nicholls, Dillon, 1978) и *Nannochloris* sp. (Raateoja, Seppälä, 2001). Увеличение содержания клеточного хлорофилла *a* в этих условиях можно трактовать как фотоакклимацию (Geider, 1987). Однако для фитопланктона оз. Байкал в полуденные часы были отмечены более высокие величины хл./Б, чем в ночные (Экология ..., 1989).

Сезонные изменения удельного содержания хлорофилла *a* в клетке должно зеркально отражать изменения поступающей радиации в течение года. Подобные примеры можно найти в ряде работ (Steele, 1962; Ahlgren, 1970; Desortova, 1981), авторы которых считают, что именно свет в условиях конкретного водоема определяет величины хл./Б. Из-за влияния других факторов в природных водах это наблюдается редко. Все же в сезонном цикле максимальные значения хл./Б в основном регистрируются поздней осенью или зимой: в оз. Сасык 10 % (Курейшевич, Пахомова, 1989), в оз. Нарочь 4,7 % (Винберг и др., 1971), в оз. Норвикен 7,9 % (Ahlgren, 1970), в оз. Ловоъярви 12,3 % (Keskitalo, 1977). При высокой летней инсоляции в результате светового ингибирования может наблюдаться снижение содержания хлорофилла *a* в клетках (Owens, Falkowski, 1980; Falkowski, Laroche, 1991).

Увеличение показателя хл./Б часто отмечается с глубиной. Такие данные получены для глубокого горного оз. Редо (Felip, Catalan, 2000) и мелководного оз. Неро (Сиделев, Бабаназарова, 2008). При снижении освещенности увеличение отношения хл./Б объясняют уменьшением объема клеток (Тренкеншу и др., 1981), а также изменением клеточного содержания хлорофилла *a* при световой и хроматической адаптации водорослей (Reynolds, 1984). В частности, при «цветении» воды может наблюдаться эффект самозатенения, в результате чего содержание хлорофилла *a* в клетках повышается (Owens, Falkowski, 1980). В Красноярском водохранилище хл./Б увеличиваются с глубиной в 2-3 раза для фитопланктона с преобладанием диатомовых и динофитовых водорослей, которые компенсируют недостаток света увеличением клеточной концентрации пигмента (Щур, 2006).

Влияние света на соотношение хлорофилла *a* и биомассы более отчетливо проявляется при достаточной обеспеченности водорослей минеральным питанием, т.е. при отсутствии зависимости от содержания биогенов, что показано для водохранилищ Чехии (Desortova, 1981) и оз. Норвикен (Ahlgren, 1970). Оптимальная для развития фитопланктона обеспеченность минеральным питанием и световой энергией создается во многих случаях на глубине условной прозрачности воды, где освещенность составляет примерно 25 % поверхностной (Бульон, 1983; Первичная ..., 1983; Карабашев, 1987). При биогенном дефиците низкие значения хл./Б отмечаются и в природных сообществах (Трифенова, 1979; Antia et al., 1963; Berman, Pollingher, 1974; Tolstoy, 1979; Hunter,

Laws, 1981), и в культурах водорослей (Riemann et al., 1989). Влияние биогенов четко прослежено в экспериментальных рыбоводных прудах, где показатель хл./Б резко увеличивался при каждом внесении минеральных удобрений, а в удобряемых прудах был выше, чем в контрольном варианте (Авинская, 1985). Идентичный ход сезонных изменений хл./Б и концентрации минеральных форм азота и фосфора отмечен для фитопланктона оз. Норвикен (Ahlgren, 1970) и оз. Красного (Трифонова, Десортова, 1983).

Независимо от других факторов на содержание хлорофилла *a* в клетке должна влиять обеспеченность азотом, который входит в состав пигментных комплексов (Мирославова, Козлова, 1988; Rodhe, 1948; Talling, 1966; Bergman, Pollinger, 1974). Результатом биогенного стресса является снижение количества пигментов-светосборщиков (Klein, 1988; Roy, 1988; Latasa, Berdalet, 1994). При разном содержании доступного азота и неизменных световых условиях отношение хл./Б у диатомовых может меняться от 4 раз (Antia et al., 1963) до 10–12 раз (данные Дж. Таллинга в интерпретации: Ahlgren, 1970).

При наличии зависимости между содержанием хлорофилла *a* в единице биомассы и биогенами можно предположить, что показатель хл./Б должен меняться в водах разной трофии, что отмечено, в частности, для озер Карельского перешейка (Трифонова, Десортова, 1983). Значительный разброс величин хл./Б (табл. 1, 2) и различная степень биогенного контроля за развитием фитопланктона (смена лимитирующего элемента в зависимости от соотношения N/P) в разных экологических условиях не позволяют сделать однозначный вывод. Однако при ранжировании приведенных в литературе данных по категориям трофности прослеживается четкий рост и предельных, и средних величин хл./Б от олиготрофных водоемов к мезотрофным и от эвтрофных к высокоэвтрофным при отсутствии различий между мезотрофными и эвтрофными водоемами (табл. 3). Увеличение отношения хл./Б сопровождается ростом его вариабельности: максимальный коэффициент вариации получен для высокоэвтрофных водоемов.

В условиях конкретного водоема величина хл./Б на разных этапах сезонной сукцессии планктона может меняться на порядок (Пырина, 1966; Пырина, Елизарова, 1971, 1975; Елизарова, 1974; Трифонова, 1979). В днепровских водохранилищах отношение хл./Б особенно изменчиво при низкой биомассе, но стабилизируется в периоды «цветения» воды (Курейшевич, Пахомова, 1989). Для отдельных водоемов наиболее характерна обратная зависимость между хл./Б и биомассой (Мониторинг ..., 1992). Снижение хл./Б при высокой биомассе отмечено в оз. Красном (Трифонова, 1976), Братском (Первичная ..., 1983), Рыбинском (Елизарова, 1974), а также в днепровских (Курейшевич, 1983) водохранилищах.

Таблица 2

Содержание хлорофилла *a* в единице сырой биомассы фитопланктона смешанного состава в водоемах разной трофии (в скобках количество озер)

Водоем	хл./Б, %		Литературный источник
	Предел	Ср.	
Озера Латгальской возвышенности			Трифенова, 1990
мезотрофные (7)	0,08–1,17	0,26–0,45	
эвтрофные (6)	0,06–0,95	0,18–0,43	
высокоэвтрофные (3)	0,09–0,75	0,24–0,31	
Озера Карельского перешейка			Трифенова, 1990
мезотрофные с чертами олиготрофии (4)	0,06–0,93	0,16–0,35	
мезотрофные (8)	0,06–1,04	0,15–0,40	
эвтрофные (3)	0,10–1,02	0,21–0,32	
высокоэвтрофные (2)	0,15–0,89	0,36–0,41	
Озера Большеземельской тундры			Трифенова, 1990
мезотрофные с чертами олиготрофии (3)	0,08–0,56	0,20	
мезотрофные (3)	0,09–2,03	0,28–0,41	
Озера Эстонии			Кываск, Милиус, 1981
олиготрофные	0,3–0,5	–	
мезотрофные	0,2–0,3	–	
умеренно эвтрофные	0,1–0,9	–	
Озера Польши			Szczepanski, 1968 ¹
олиготрофные	–	0,44	
эвтрофные	–	0,77	

¹Цит. по: Ahlgren, 1970.

Таблица 3

Осредненные величины отношения хл./Б (%) в водоемах разной трофии по литературным данным (см. табл. 1, 2)

Водоемы	Мин.		Макс.		Ср.	
	$X \pm m_x$	C_V	$X \pm m_x$	C_V	$X \pm m_x$	C_V
Олиготрофные	0,11 ± 0,01	68	0,46 ± 0,04	54	0,18 ± 0,01	10
Мезотрофные	0,15 ± 0,02	59	1,06 ± 0,12	65	0,40 ± 0,03	48
Эвтрофные	0,14 ± 0,01	59	1,04 ± 0,14	75	0,39 ± 0,04	61
Высокоэвтрофные	0,23 ± 0,03	73	2,51 ± 0,55	126	1,03 ± 0,18	99

Примечание. Здесь и в табл. 4: $X \pm m_x$ – среднее со стандартной ошибкой, C_V – коэффициент вариации (%).

Самые противоречивые мнения существуют относительно зависимости хл./Б от таксономического состава фитопланктона. В культурах диатомовых, синезеленых и зеленых водорослей, выращенных в одинаковых условиях (Пырина, Елизарова, 1971), прослеживаются достоверные различия и невысокая вариабельность хл./Б. При анализе данных, которые получены для разного режима культивирования, направленность изменения хл./Б сохраняется, но вариабельность величин для каждого отдела водорослей выше, а достоверные различия между хл./Б у диатомовых и синезеленых отсутствуют. Минимальные величины хл./Б получены для синезеленых водорослей, более высокие – для диатомовых и максимальные – для зеленых (табл. 4).

Таблица 4

Среднее содержание хлорофилла *a* в единице биомассы культур и природного фитопланктона с преобладанием водорослей различных отделов

Вариант	<i>Cyanophyta</i>		<i>Bacillariophyta</i>		<i>Chlorophyta</i>	
	$X \pm m_x$	C_V	$X \pm m_x$	C_V	$X \pm m_x$	C_V
Культуры при одинаковом режиме выращивания ¹	0,62 ± 0,04	26	0,81 ± 0,08	38	2,15 ± 0,15	25
Культуры при различном режиме выращивания ²	0,37 ± 0,10	85	0,43 ± 0,14	105	1,04 ± 0,36	110
Фитопланктон с преобладанием отдела ³	0,55 ± 0,11	62	0,29 ± 0,04	43	0,80 ± 0,02	6

¹ – по: Пырина, Елизарова, 1971; ² – по: Tolstoy (1979); ³ – по: Елизарова, 1974; Кываск, Милиус, 1981; Курейшевич, 1983; Первичная ..., 1983; Трифонова, Десортова, 1983; Ahlgren, 1970; Berman, Pollingher, 1974; Tolstoy, 1979.

Считается, что таксономический состав сообществ в водоемах умеренной зоны не оказывает существенного влияния на хл./Б, по крайней мере – при доминировании диатомовых, синезеленых и динофитовых водорослей (Елизарова, 1974; Трифонова, 1976, 1979; Курейшевич, 1983; Talling, 1966; Ahlgren, 1970; Nicholls, Dillon, 1978; Desortova, 1981). Если же такая зависимость и существует, то ее эффект перекрывается влиянием более сильных факторов (Трифопова, Десортова, 1983). Свой отпечаток может накладывать разнообразие абиотических условий, формирующих среду обитания гидробионтов в водоемах разного типа и разных природно-климатических зон, а также известный «парадокс планктона» (Hutchinson, 1961), который проявляется в одновременном сосуществовании большого числа видов. Все же при высоком относительном обилии зеленых водорослей отношение хл./Б в природных сообществах увеличивается (например, в Кременчугском (Курейшевич, 1983; Курейшевич, Пахомова, 1989) и Рыбинском (Елизарова, 1974) во-

дохранилищах). В целом же натурные данные противоречивы. В греческом оз. Вольви максимальные показатели хл./Б отмечены при доминировании криптонад, более низкие – диатомовых и минимальные – при доминировании синезеленых водорослей (Moustaka-Gouni, 1989). Аналогичные результаты получены для фитопланктона оз. Норвикен, где хл./Б у криптофитовых выше, чем у синезеленых, но эти различия в большей степени связывают со световыми условиям (Ahlgren, 1970). В олиготрофном высокогорном испанском оз. Редо, наоборот, самые низкие величины хл./Б отмечены при доминировании или крупных динофлагеллят (Felip, Catalan, 2000), или криптофитовых (Buchaca et al., 2005). В озерах Карельского перешейка средняя величина хл./Б снижалась при преобладании пирофитовых водорослей, а в водохранилищах Чехии – диатомовых (Трифенова, Десортова, 1983). Одной из причин таких противоречий может быть зависимость хл./Б от размерной структуры сообщества – отношения «поверхность/объем». При тесной связи между суммарной площадью поверхности клеток и концентрацией хлорофилла *a* (Paasche, 1960) хл./Б у мелких форм выше, чем у крупных, и разница может достигать двух порядков (Щур, 2006). В Красноярском водохранилище средняя величина хл./Б составляла $0,79 \pm 0,02$ % при доминировании мелких форм диатомовых водорослей рода *Cyclotella* Kütz., $0,53 \pm 0,01$ при вегетировании *Asterionella formosa* Hass., *Aulacosira granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) и $0,11 \pm 0,01$ % при массовом развитии синезеленых. При одинаковом содержании хлорофилла *a* мелкоразмерный планктон эффективнее поглощает солнечное излучение (Лопатин, Сидько, 1988).

Расчеты, выполненные нами на основе литературных данных для фитопланктона разнотипных водоемов, показывают, что самое низкое среднее содержание хлорофилла *a* в единице сырой биомассы получено при доминировании диатомовых. При доминировании синезеленых оно достоверно выше (*t*-критерий = 2,22, *P* < 0,05). В случае доминирования зеленых традиционно получена максимальная и (судя по коэффициенту вариации C_v) наиболее стабильная величина, но она существенно ниже, чем в чистых культурах (табл. 4). Если сравнить эти величины с рассчитанными для культур, то различия в пределах каждого отдела оказываются недостоверными по критерию Стьюдента, значения которого (0,67–1,21) ниже критических.

Выводы

Анализ литературных данных выявил широкий интервал изменений относительного содержания хлорофилла *a* в единице биомассы пресноводного фитопланктона. Сложная зависимость отношения хл./Б от видового и размерного состава альгоценозов, состояния и возраста популяций, температурного, светового и биогенного режимов, а также изменчивость в водах разной трофии ограничивают использование хлорофилла *a* для точного определения биомассы фитопланктона. Однако,

учитывая, что в природных сообществах изменчивость хлорофилла *a* в единице биомассы в зависимости от состава фитопланктона проявляется нечетко, для ее ориентировочной оценки можно рекомендовать полученные расчетным путем средние величины хл./Б для водоемов различной трофии, а также усредненный для большого количества данных показатель 0,53 %.

- Авинская Е.В.* Концентрация хлорофилла и его содержание в единице биомассы фитопланктона удобряемых озер // Сб. науч. тр. – 1985. – 231. – С. 11–23.
- Авинская Е.В.* О соотношении концентрации хлорофилл «а» и биомассы фитопланктона // Сб. науч. тр. – 1988. – 283. – С. 13–24.
- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. – Л.: Наука, 1983. – 150 с.
- Бульон В.В.* Фотосинтетическая активность хлорофилла «а» в пресноводном планктоне // ДАН СССР. – 1984. – 274, № 4. – С. 1002–1004.
- Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. – Минск: Изд-во АН БССР, 1960. – 330 с.
- Винберг Г.Г., Бабицкий А.В., Гаврилов С.И. и др.* Биологическая продуктивность озер разного типа // Биопродуктивность озер Белоруссии. – Минск: БГУ, 1971. – С. 5–33.
- Гольд В.М., Нестеренко Б.В.* Содержание хлорофилла и продукционная активность фитопланктона // Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища. – Красноярск: КрасГУ, 1980. – С. 64–77.
- Елизарова В.А.* Некоторые данные о содержании хлорофилла в фитопланктоне Онежского озера // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. – 1970. – № 8. – С. 10–14.
- Елизарова В.А.* Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. – 1973. – 9, № 2. – С. 23–33.
- Елизарова В.А.* Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. – Рыбинск: ИБВВ РАН, 1974. – С. 46–66.
- Елизарова В.А.* К вопросу о содержании хлорофилла в пресноводном фитопланктоне // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. – 1983. – № 58. – С. 17–20.
- Ермолаев В.И.* Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. – Новосибирск: Наука, 1989. – 96 с.
- Карабашев Г.С.* Флуоресценция в океане. – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 200 с.
- Курейшевич А.В.* Пигменты фитопланктона и факторы, влияющие на их содержание в водоеме (на примере днепровских водохранилищ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1983. – 23 с.
- Курейшевич А.В., Пахомова М.Н.* Некоторые факторы, влияющие на относительное содержание хлорофилла в биомассе фитопланктона // Конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. – Ташкент, 1989. – С. 61–62.
- Кываск В., Милус А.* Летний фитопланктон малых озер Эстонии // Изв. АН ЭССР. Биол. – 1981. – 30, № 3. – С. 238–245.
- Лопатин В.Н., Сидько Ф.Я.* Введение в оптику взвесей клеток. – Новосибирск: Наука, 1988. – 250 с.

- Ляшенко О.А. Растительные пигменты как показатели биомассы фитопланктона в мелководном эвтрофном озере // Пробл. регион. экол. – 2004. – № 5. – С. 6–14.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – М.: Наука, 1975. – 240 с.
- Мирославова С.А., Козлова Л.М. Влияние форм минерального азота на рост, углеродный и азотный обмен растений // Азотное питание и продуктивность растений. – Л.: ЛГУ, 1988. – С. 48–66.
- Михеева Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. – М.: Наука, 1970. – С. 50–70.
- Михеева Т.М., Бусько С.А. К изучению фитопланктона Волги и его продукционных особенностей // Вод. рес. – 1975. – № 1. – С. 101–109.
- Михеева Т.М., Ковалевская Р.З. Содержание хлорофилла как мера биомассы фитопланктона // Круговой оборот вещества и энергии в водоемах. Вып. 1. – Иркутск, 1981. – С. 92–94.
- Мониторинг фитопланктона / Под ред. О.М. Кожовой, Ю.С. Куснера. – Новосибирск: Наука, 1992. – 140 с.
- Никулина В.Н. Фитопланктон // Биологическая продуктивность северных озер. – Л.: Наука, 1975. – С. 37–53.
- Оглы З.П. Водоросли внутриконтинентальных водных экосистем: состав, структура и функционирование (на примере Восточного Забайкалья): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Улан-Удэ, 2009. – 42 с.
- Озеро Убинское (биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования) / Под ред. Б.Г. Иоганзена, А.А. Ростовцева. – СПб: ГосНИОРХ, 1994. – 144 с.
- Первичная продукция в Братском водохранилище / Под ред. О.М. Кожовой. – М.: Наука, 1983. – 346 с.
- Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продукция и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. – М.; Л.: Наука, 1966. – С. 249–270.
- Пырина И.Л., Гецен М.В., Елизарова В.А. Некоторые показатели продукционной способности фитопланктона тундровых Харбейских озер // Круговой оборот вещества и энергии в озерах и водохранилищах: Краткое содерж. докл. Ч. 1. – Иркутск: Лимнол. ин-т СО АН СССР, 1973. – С. 112–114.
- Пырина И.Л., Елизарова В.А. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей // Биология и продуктивность пресноводных организмов. – Л.: Наука, 1971. – С. 56–66.
- Пырина И.Л., Елизарова В.А. Содержание хлорофилла в фитопланктоне некоторых пресных водоемов // Круговой оборот вещества и энергии в озерных водоемах. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 85–89.
- Рабинович Е. Фотосинтез. – М.: Иностран. лит., 1953. – Т. 2. – 652 с.
- Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Журн. Сибир. федерал. ун-та. – Сер. Биол. – 2008. – 1, № 2. – С. 162–177.

- Тренкеншу Р.П., Белянин В.Н., Сидько Ф.Я. Модель светозависимого роста морских микроводорослей (с учетом фотоингибирования) / Препринт. — Красноярск, 1981. — 64 с.
- Трифорова И.С. Фитопланктон и его продукция // Биологическая продуктивность озера Красного. — Л.: Наука, 1976. — С. 69–104.
- Трифорова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона озер Карельского перешейка. — Л.: Наука, 1979. — 168 с.
- Трифорова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. — Л.: Наука, 1990. — 184 с.
- Трифорова И.С., Десортова Б. Хлорофилл как мера биомассы фитопланктона в водоемах разного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. — Л.: Наука, 1983. — С. 58–80.
- Щур Л.А. Взаимосвязь между гидрооптическими и гидробиологическими характеристиками фитопланктона в пресных водоемах (на примере Красноярского водохранилища и озера Таймыр): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 1986. — 19 с.
- Щур Л.А. Структура и функциональные характеристики бактерио- и фитопланктона в экосистемах водоемов разного типа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Красноярск, 2006. — 31 с.
- Щур Л.А., Сидько Ф.Я. Динамика первичной продукции Красноярского водохранилища и определяющие ее факторы // Изв. СО АН СССР, сер. биол. науки. — 1983а. — № 3. — С. 78–82.
- Щур Л.А., Сидько Ф.Я. Особенности фотосинтетической активности фитопланктона озера Таймыр // Биология северных пресноводных водоемов: Мат. X симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. — Магадан, 1983б. — С. 300.
- Щур Л.А., Сидько Ф.Я. Хлорофилл фитопланктона оз. Таймыр // География озер Таймыра. — Л.: Наука, 1985. — С. 125–128.
- Щур Л.А., Тюлькова Н.А., Сидько Ф.Я. Вертикальная структура различных ценозов фитопланктона в Красноярском водохранилище и оз. Таймыр // Вод. рес. — 1994. — 21, № 6. — С. 691–696.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища / Под ред. С.М. Коновалова, В.Н. Паутовой. — Л.: Наука, 1989. — 304 с.
- Ahlgren G. Limnological studies of Lake Norrviken, a eutrophicated Swedish Lake. II. Phytoplankton and its productivity // Schwiz. J. Hydrobiol. — 1970. — 32, N 2. — P. 353–396.
- Antia, N.J., McAllister C.D., Parsons T.R. et al. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere // Limnol., Oceanogr. — 1963. — 8, N 2. — P. 166–183.
- Batten S.D., Walne A.W., Edwards M., Groom S.B. Phytoplankton biomass from continuous plankton recorder data: an assessment of the phytoplankton colour index // J. Plankt. Res. — 2003. — 25, N 7. — P. 697–702.
- Berman T., Pollinger U. Annual and seasonal variations of phytoplankton, chlorophyll and photosynthesis in Lake Kinneret // Linnol., Oceanogr. — 1974. — 19, N 1. — P. 31–54.
- Brunet C., Davoult D., Casotti R. Physiological reactions to a change in light regime in cultured *Skeletonema costatum* (Bacillariophyta): implications for estimation of phytoplankton biomass // Hydrobiologia. — 1996. — 333, N 2. — P. 87–94.

- Buchaca T., Felip M., Catalan J.* A comparison of HPLC pigment analyses and biovolume estimates of phytoplankton groups in an oligotrophic lake // *J. Plankt. Res.* – 2005. – **27**, N 1. – P. 91–101.
- Butterwick C., Heaney S.I., Talling J.F.* A comparison of eight methods for estimating the biomass and growth of planktonic algae // *Brit. Phycol. J.* – 1982. – **17**, N 1. – P. 69–79.
- Desortova B.* Relationship between chlorophyll-a concentration and phytoplankton biomass in several reservoir in Czechoslovakia // *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.* – 1981. – **66**, Hf 2. – P. 153–169.
- Falkowski P.G., Laroche J.* Acclimation to spectral irradiance in algae // *J. Phycol.* 1991. – **27**, N 1. – P. 8–14.
- Felip M., Catalan J.* The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima // *J. Plankt. Res.* – 2000. – **22**, N 1. – P. 91–105.
- Geider R.J.* Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton // *New Phytol.* – 1987. – **106**, N 1. – P. 1–34.
- Glooschenko W.-A., Blanton J.O.* Short-term variability of chlorophyll “a” concentrations in Lake Ontario // *Hydrobiologia.* – 1972. – **53**, N 3. – P. 203–212.
- Hallegraeff G.M.* A comparison of different methods used for the quantitative evaluation of biomass of freshwater phytoplankton // *Ibid.* – 1977. – **55**, N 2. – P. 145–165.
- Hunter B.L., Laws E.A.* ATP and chlorophyll *a* as estimators of phytoplankton carbon biomass // *Limnol., Oceanogr.* – 1981. – **26**, N 4. – P. 944–956.
- Hutchinson G.E.* The paradox of the plankton // *Amer. Natur.* – 1961. – **95**, N 882. – P. 137–145.
- Javornicky P.* The relationship between productivity and biomass of phytoplankton in some oligotrophic water-bodies in the German Democratic Republic // *Limnologica.* – 1974. – **9**, N 2. – P. 181–195.
- Jones R.I., Young J.M., Hartley A.M., Bailey-Watts A.E.* Light limitation of phytoplankton development in a oligotrophic lake Loch Ness, Scotland // *Freshwat. Biol.* – 1996. – **35**, N 3. – P. 533–543.
- Kalchev R.K., Beshkova M.B., Boumbarova C.S. et al.* Some allometric and non-allometric relationships between chlorophyll-*a* and abundance variables of phytoplankton // *Hydrobiologia.* – 1996. – **341**, N 3. – P. 235–245.
- Keskitalo J.* The species composition and biomass of phytoplankton in the eutrophic Lake Lovojarvi, southern Finland // *Ann. Bot. Fenn.* – 1977. – **14**, N 2. – P. 71–81.
- Klein B.* Variations of pigment content in two benthic diatoms during growth in batch cultures // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1988. – **115**, N 3. – P. 237–248.
- Kotarkova J., Javornicky P.* Circadian changes in the photosynthetic capacity and chlorophyll content of phytoplankton in eutrophic waters // *Arch. Hydrobiol., Suppl.* – 1977. – **18**. – P. 77–100.
- Latasa M., Berdalet E.* Effects of nitrogen or phosphorus starvation on pigment composition of cultured *Heterocapsa* sp. // *J. Plankt. Res.* – 1994. – **16**, N 1. – P. 83–94.
- Lorenzen C.J.* Diurnal variation of photosynthetic activity of natural phytoplankton populations // *Limnol., Oceanogr.* – 1963. – **8**, N 1. – P. 56–63.

- Madariaga I., Joint I.* A comparative study of phytoplankton physiological indicators // J. exp. Mar. Biol. Ecol. – 1992. – **158**, N 2. – P. 149–165.
- Moustaka-Gouni M.* Temporal and spatial distribution of chlorophyll «a» in Lake Volvi, Greece // Arch. Hydrobiol., Suppl. – 1989. – **82**, N 4. – P. 47–185.
- Nicholls K.H., Dillon P.J.* An evaluation of phosphorus – chlorophyll – phytoplankton relationship for lakes // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1978. – **63**, Hf 2. – P. 141–154.
- Owens T.G., Falkowski P.G.* Light-shade adaptation: two strategies in marine phytoplankton // Plant Physiol. – 1980. – **66**, N 4. – P. 592–595.
- Paasche E.* On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton // J. Cons. Int. Expl. Mer. – 1960. – N 26. – P. 33–48.
- Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods* / Eds. S.W. Jeffrey, R.F.C. Mantoura, S.W. Wright. – Paris, UNESCO, 1997. – 640 p.
- Raateoja M.P., Seppälä J.* Light utilization and photosynthetic efficiency of *Nannochloris* sp. (*Chlorophyceae*) approached by spectral absorption characteristics and Fast Repetition Rate Fluorometry // Boreal Environ. Res. – 2001. – **6**, N 3. – P. 205–220.
- Reynolds C.S.* The Ecology of Freshwater Phytoplankton. – Cambridge, etc.: Cambr. Univ. Press, 1984. – 384 p.
- Riemann B., Simonsen P., Stensgaard L.* The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes // J. Plankton Res. – 1989. – **11**, N 5. – P. 1037–1045.
- Rodhe W.* Environmental requirements of freshwater plankton algae. – Experimental studies in ecology of phytoplankton // Symb. Bot. Upsal. – 1948. – **10**, N 1. – P. 1–149.
- Rodriguez F., Chauton M., Johnsen G. et al.* Photoacclimation in phytoplankton: Implications for biomass estimates, pigment functionality and chemotaxonomy // Mar. Biol. – 2006. – **148**, N 5. – P. 963–971.
- Roy S.* Effects of changes in physiological conditions on HPLC-defined chloropigment composition of *Phaeodactylum tricorutum* (Bohlin) in batch and turbidostat cultures // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1988. – **118**, N 2. – P. 137–149.
- Shindler D.W., Holmgren S.K.* Primary production and phytoplankton in the Experimental Lake Area, Northwestern Ontario, and other low carbonate waters, and a liquid scintillation method for detemining C14 activity in photosynthesis // J. Fish. Res. Board Can. – 1971. – **28**, N 2. – P. 189–201.
- Smayda T.J.* From phytoplankters to biomass // Phytoplankton Manual. – Paris: UNESCO, 1978. – P. 273–279.
- Steele J.H.* Environmental control of photosynthesis in the sea // Limnol. and Oceanogr. – 1962. – **7**, N 2. – P. 137–150.
- Steele J.H., Baird I.E.* The chlorophyll *a* content of particulate organic matter in the northern North Sea // Ibid. – 1965. – **10**, N 2. – P. 264–267.
- Talling J.F.* Comparative problems of phytoplankton production and photosynthetic productivity in a tropical and a temperate lake // Memor. Ist. Ital. Hidrobiol. – 1965a. – **18**. – P. 399–424.
- Talling J.F.* The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1965b. – **50**, N 1. – S. 1–32.
- Talling J.F.* An annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1966. – **51**, Hf 4. – P. 545–621.

- Tolstoy A.* Chlorophyll «a» in relation to phytoplankton volume in some Swedish lakes // Arch. Hydrobiol. – 1979. – **85**, N 2. – P.133–151.
- Vollenweider R.A., Munawar M., Stadelmann P.* A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes // J. Fish. Res. Board Can. – 1974. – **31**, N 5. – P. 739–762.
- Voros L., Padisak J.* Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in Central Europe // Hydrobiologia. – 1991. – **215**, N 2. – P. 111–119.
- Willen E.* Phytoplankton and environmental factors in Lake Hjalmaren, 1966–1973. – Uppsala, 1976. – 89 p.
- Wolfram G., Argillier C., de Bortoli J. et al.* Reference conditions and WFD compliant class boundaries for phytoplankton biomass and chlorophyll *a* in Alpine lakes // Hydrobiologia. – 2009. – **633**, N 1. – P. 45–58.

Получена 04.08.11

Рекомендовала к печати А.В. Лишук-Курейшевич

*N.M. Mineeva*¹, *L.A. Shchur*²

¹I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,
Borok Settle, Nekouzky Region, 152742 Yaroslavl, Russia
e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

²Institute of Computational Modelling SB RAS,
Akademgorodok, 50, Str. 44, 660036 Krasnoyarsk, Russia

CHLOROPHYLL *a* CONTENT IN PHYTOPLANKTON BIOMASS (REVIEW)

Based on the analysis of literature chlorophyll content per phytoplankton biomass unit (chl./B) in different environmental conditions is under consideration. This is caused by the need to obtain conversion coefficients in the evaluation of biomass using chlorophyll method. The high variability of chl./B because of complex dependence on abiotic parameters, algal composition and status, the water body trophic state restricts the use of chlorophyll for the accurate determination of phytoplankton biomass. However, the estimated assessment can be recommended based on calculated chl. B values for different trophic status of water bodies (0.18 in oligotrophic waters, 0.40 in mesotrophic and eutrophic waters, 1.03 in highly eutrophic water), and averaged on a large data rate chl./B values equal 0.53.

К e y w o r d s : phytoplankton, chlorophyll, biomass, environment factors.