

УДК 574.583(285.2):581

Н.М. МИНЕЕВА, Л.Г. КОРНЕВА, В.В. СОЛОВЬЕВА

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

**СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ
ХЛОРОФИЛЛА *a* В ЕДИНИЦЕ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА
ШЕКСНИНСКОГО И РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ
(РОССИЯ)**

Рассматривается сезонная и многолетняя динамика содержания хлорофилла *a* в единице биомассы (хл./Б) фитопланктона Шекснинского и Рыбинского водохранилищ (бассейн Верхней Волги). Выявлена тесная линейная зависимость между биомассой и содержанием хл. *a* в планктоне. Отношение хл./Б 0,10–4,5 % соответствует литературным данным, средние значения за сезон изменяются от 0,47±0,07 до 0,83±0,25 %. В обоих водохранилищах это соотношение зависит от температурных и световых факторов и снижается с ростом биомассы. Но более сложные изменения наблюдаются по градиенту хл. *a*, снижаясь в диапазоне средних для водоемов величин. По отношению к составу фитопланктона четких изменений отношения хл./Б не выявлено, лишь при увеличении относительного обилия зеленых водорослей оно возрастает. Многолетние среднесезонные изменения хл./Б в Рыбинском водохранилище показывают тенденцию к увеличению от 0,22 до 0,78 % за период 1969–1984 гг. и до 0,89 % в 2006 г.

Ключевые слова: фитопланктон, биомасса, хлорофилл *a*, хл./Б, сезонные и многолетние изменения, факторы среды.

Введение

В гидроэкологических исследованиях для характеристики степени развития альгоценозов традиционно используют их биомассу, которую определяют прямым подсчетом клеток (Методика ..., 1975). Микроскопический учет клеток дает исчерпывающую информацию о таксономическом разнообразии и размерном составе сообществ, но является одним из самых трудоемких методов количественной оценки биомассы. Существуют и косвенные определители биомассы. Наиболее распространенные из них – фотосинтетические пигменты (Винберг, 1960; Smayda, 1978). Многие авторы ставят знак равенства между хлорофиллом *a* и биомассой, выражая ее в концентрации пигмента (Felip, Catalan, 2000; French et al., 2007; Honti et al., 2007; Cano et al., 2008; Carstensen et al.,

© Н.М. Минеева, Л.Г. Корнева, В.В. Соловьева, 2013

2009). Но для решения ряда вопросов, связанных с оценкой потоков вещества и энергии, анализом закономерностей функционирования сообществ и взаимодействия между отдельными компонентами биоты, требуются показатели биомассы. Необходимость оперативной оценки обилия альгоценозов в разных экологических условиях, а также в ходе сезонной или многолетней сукцессии обуславливает интерес ученых к изучению соотношения хлорофилла *a* и биомассы.

Данные о содержании хл. *a* в единице биомассы фитопланктона Шекснинского вдхр. отсутствуют, а для водохранилищ Волги они немногочисленны (Пырина, 1966; Михеева, Бусько, 1975; Экология ..., 1989). Более подробные исследования были проведены на Рыбинском вдхр. (Елизарова, 1973, 1974, 1983). В дальнейшем такие исследования не проводились. Мы считаем необходимым их возобновить, тем более что этот показатель изменяется в ходе основной сукцессии (как показано, например, для оз. Неро: Ляшенко, 2004; Сиделев, Бабаназарова, 2008).

Цель данной работы – исследование сезонной и многолетней изменчивости отношения хл./*B* в разных экологических условиях на примере Рыбинского и Шекснинского водохранилищ.

Материалы и методы

В работе приведены данные, полученные в период открытой воды на Рыбинском (1981 г.) и Шекснинском (1976 г. и 1977 г.) водохранилищах. Для анализа многолетних изменений хл./*B* использованы оригинальные (с 1992 по 2007 гг.) и литературные данные (Экология ..., 1999).

Отношение хл./*B* (% сырой биомассы) рассчитывали по биомассе фитопланктона и хл. *a*, которые определяли в одной и той же пробе воды, отобранной 1-метровым пластмассовым батометром типа Элгморка тотально из слоя 0–2 м (фотическая зона) и/или всей водной толщи от поверхности до дна. Учет биомассы проводили счетно-объемным методом (Методика ..., 1975; Корнева, 1993), содержание хл. *a* определяли спектрофотометрически (SCOR-UNESCO, 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975). При статистической обработке данных использовали стандартные компьютерные программы. Вариабельность параметров в зависимости от величины коэффициента вариации (C_v) <30, 30–70 или >70 % считали, соответственно, слабой, умеренной или сильной. В работе использованы гидрологические и гидрохимические показатели (табл. 1). Для оценки влияния факторов среды величины хл./*B* ранжировали по возрастанию рассматриваемых параметров. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента, считая их значимыми при $t > 1,96$ ($P < 0,05$).

Шекснинское и Рыбинское водохранилища относятся к крупным (площадь зеркала, соответственно, 1669 и 4550 км²), мелководным (средняя глубина 3,9 и 5,6 м) водоемам замедленного водообмена (0,8 и 1,9 год⁻¹) с невысокой прозрачностью (в среднем ~1 м) и повышенной цветностью воды (Экологические ..., 2001). Содержание основных биогенных элементов (общего фосфора и азота) не лимитирует развития фитопланктона (см. табл. 1). По содержанию хл. *a* и биомассе фито-

планктона (табл. 2) Шекснинское вдхр. характеризовалось как мезотрофное, Рыбинское – как эвтрофное. Однако многолетняя динамика хл. *a* свидетельствует о том, что на протяжении 50-летнего периода Рыбинское вдхр. изменяло свой трофический статус от мезотрофного в 1960–1970-х гг. до эвтрофного в 1980–1990-х гг. и умеренно эвтрофного в последующий период (Минеева, 2004).

Таблица 1

Средние за вегетационный период (май–октябрь) абиотические характеристики водной толщи Шекснинского и Рыбинского водохранилищ (*n* – число наблюдений)

Водохранилище, участок (плес)	Год	<i>n</i>	Температура, °С	Прозрачность, м	Цветность, град	$N_{\text{общ}}$, мг/л	$P_{\text{общ}}$, мкг/л
Шекснинское							
Белое озеро	1976	27	9,3±1,7	1,0±0,1	91±9	0,57±0,03	78±13
	1977	50	13,6±1,0	1,0±0,1	56±3	0,43±0,02	80±10
Речная часть	1976	15	11,3±2,0	1,0±0,1	83±5	0,66±0,04	65±7
	1977	30	15,1±1,2	1,1±0,1	61±2	0,60±0,03	47±2
Рыбинское							
Волжский	1981	26	15,6±1,2	1,2±0,05	57±2	1,00±0,08	78±6
Главный	1981	50	15,2±1,0	1,2±0,05	61±2	1,08±0,06	97±17
Шекснинский	1981	36	15,3±1,1	0,8±0,05	75±6	0,85±0,07	86±8
Моложский	1981	24	17,1±1,4	1,3±0,05	100±10	1,01±0,17	58±8
Водоем	1981	136	15,6±0,5	1,1±0,03	73±3	1,02±0,04	86±8

Примечание. Здесь и в табл. 2–6 приведены средние со стандартной ошибкой значения. Содержание биогенов в Шекснинском вдхр. приведено по: Былинкина и др., 1982; в Рыбинском – по: Минеева, Разгулин, 1995.

Результаты и обсуждение

Содержание хл. *a* и биомасса фитопланктона исследованных водоемов в течение вегетационного периода изменялись в широких пределах. Судя по коэффициентам вариации (см. табл. 2), средневегетационная биомасса характеризовалась высокой степенью изменчивости в Шекснинском вдхр. и большей стабильностью в Рыбинском. Основу биомассы чаще формировали диатомовые водоросли, лишь в Главном плесе Рыбинского вдхр. с их долей была сравнима доля синезеленых. Вариабельность концентрации хл. *a* в речной части Шекснинского вдхр. была умеренной, а в Белом озере – умеренной в 1976 г. и высокой в 1977 г. В Рыбинском вдхр. коэффициенты вариации хл. *a* были выше, чем в Шекснинском, и соизмеримы с таковыми для биомассы (см. табл. 2).

Таблица 2

Средние за вегетационный сезон (май–октябрь) содержание хлорофилла *a*, биомасса фитопланктона и отношение хл./*B* в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах (в скобках – коэффициент вариации, %)

Водохранилище, участок (плес)	Год	хл <i>a</i> , мкг/л	Биомасса				хл./ <i>B</i> , %
			Общая, мг/л	<i>Bacillariophyta</i> , %	<i>Cyanoophyta</i> , %	<i>Chlorophyta</i> , %	
Шекснинское							
Белое озеро	1976	5,70± 0,52(46)	4,88± 1,11(114)	82,4± 5,0	10,3± 4,3	3,6± 1,7	0,83± 0,25(151)
	1977	6,35± 1,00(110)	2,45± 0,36(102)	74,8± 6,2	5,7± 3,0(195)	6,6± 1,5	0,47± 0,07(111)
Речная часть	1976	7,96± 0,86(40)	3,10± 1,08(129)	86,5± 2,4	8,7± 2,4	2,0± 0,6	0,70± 0,19(169)
	1977	7,06± 0,64(49)	1,58± 0,28(96)	69,5± 4,5	12,9± 3,2	6,7± 1,3	0,65± 0,06(49)
Рыбинское							
Волжский	1981	16,4± 2,7(75)	4,75± 0,82(78)	64,2± 6,9	28,5± 7,1	5,6± 2,0	0,56± 0,13(103)
Главный	1981	16,9± 2,3(89)	3,11± 0,46(96)	40,4± 5,2	46,3± 5,6	9,4± 2,2	0,95± 0,13(92)
Шекснинский	1981	22,3± 4,3(107)	5,40± 0,64(67)	68,2± 5,1	17,6± 4,7	11,4± 2,4	0,46± 0,05(63)
Моложский	1981	11,4± 3,0(86)	3,80± 1,03(89)	72,3± 6,0	20,7± 5,4	2,4± 0,8	0,50± 0,12(81)
Водоем	1981	17,3± 1,5(98)	4,17± 0,32(83)	58,4± 3,1	30,4± 3,1	8,0± 1,1	0,67± 0,06(99)

Между биомассой фитопланктона и содержанием хл. *a* в планктоне исследованных водохранилищ прослеживается тесная линейная зависимость, полученная для других водоемов (Братское ..., 1983; Бульон, 1983; Авинская, 1988; Ермолаев, 1989; Экология ..., 1989; Шур, 2006; Ahlgren, 1970; Javornicky, 1974; Keskitalo, 1977; Desortova, 1981). Эта зависимость может носить и степенной характер (Курейшевич, 1983; Ляшенко, 2004; Moustaka-Gouni, 1989; Voros, Padisak, 1991; Kalchev et al., 1996) или линейность прослеживается лишь в определенном интервале величин (например, в Нарочанских озерах при биомассе ниже 20 мг/л, по: Михеева, 1970).

В Шекснинском вдхр. (рис. 1, *a*) зависимость между хл. *a* и биомассой для двухлетних данных невелика (коэффициент детерминации

$R^2 = 0,15$, $n = 119$), но количественное выражение связи и отношение хл./Б меняется на различных по морфометрии участках. Максимальные показатели хл./Б в среднем $0,78 \pm 0,08$ % (линия 1) получены в речной части, включающей разнородные биотопы с разнообразным фитопланктоном, в составе которого на отдельных станциях в заметных количествах развиваются зеленые и динофитовые водоросли. Линии (2) и (3) формирует фитопланктон с преобладанием диатомовых водорослей, собранный в пограничном с Белым озером истоке р. Шексны, а также в самом Белом озере – простом по конфигурации водоеме, подверженном частому ветровому воздействию. Резкое снижение хл./Б до минимума ($0,12 \pm 0,07$ %) отмечено при сильном похолодании в октябре 1976 г. (линия 3), когда съемку проводили на замерзающем водоеме. Коэффициенты R^2 для точек, объединяемых линиями (1)–(3), составляют, соответственно, 0,52, 0,64 и 0,95. В Рыбинском вдхр. количественное выражение зависимости сохраняется для всех данных ($R^2 = 0,48$, $n = 136$).

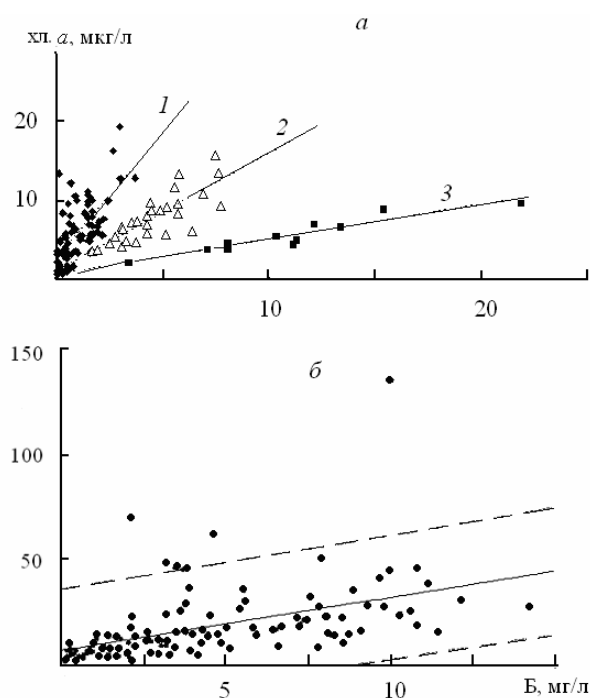
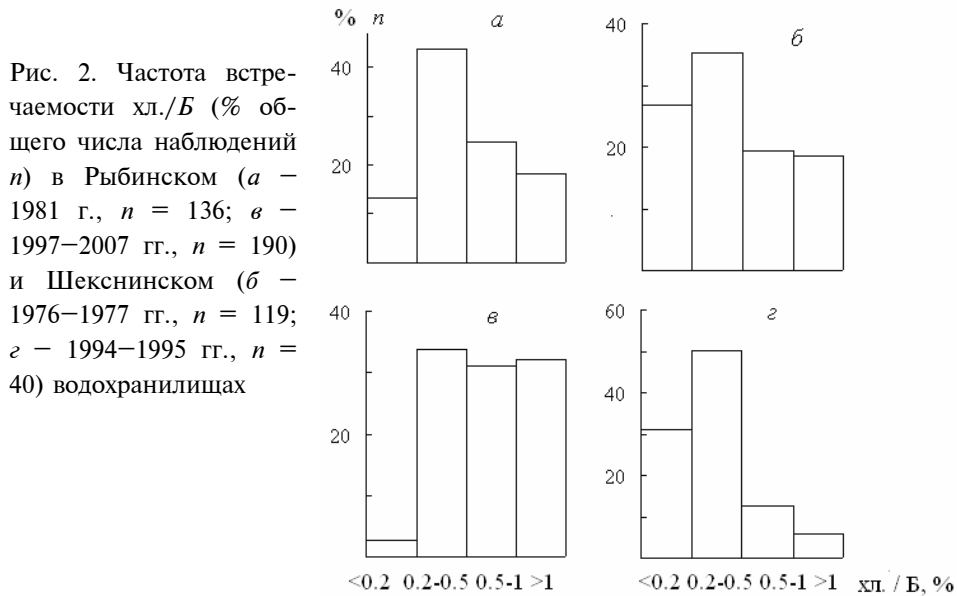


Рис. 1. Зависимость между содержанием хлорофилла *a* и биомассой фитопланктона в Шексинском (*а*) и Рыбинском (*б*) водохранилищах

На графике (см. рис. 1, *б*) за пределы 95 % доверительного интервала выходят шесть точек, которые относятся к летнему периоду, объединяют станции с биомассой 2–14 мг/л, высоким (от 30 до 150 мкг/л) содержанием хл. *a* и преобладанием в суммарной биомассе (70–95 %) синезеленых водорослей.

Отношение хл./*B* в обоих водохранилищах варьировало от минимальных (<0,10 %) до максимальных (3,5–4,5 %). В умеренно эвтрофном Рыбинском водхр. преобладали величины 0,2–0,5 %, которые составляли ~40 % их общего количества, и 0,5–1,0 % (26 %). На долю хл./*B* < 0,2 и > 1 % приходилось, соответственно, 18 и 16 % величин. В мезотрофном Шекснинском водхр. отношение хл./*B* имеет более низкие значения: <0,2 – 32 % величин, 0,2–0,5 – 42 %, <0,2 и > 1 % – 19 и 18 % (рис. 2 а, б). Полученный диапазон отношения хл./*B* соответствует литературным данным (Елизарова 1973, 1974; Трифонова, 1979; Трифонова, Десортова, 1983; Сиделев, Бабаназарова, 2008; Nicholls, Dillon, 1978).



При однотипных изменениях хл. *a* и биомассы не прослеживалось четкой сезонной динамики хл./*B*, которая изменялась в разные годы, а также на отдельных участках водохранилищ. Сезонные изменения хл./*B* характеризовались высокой вариабельностью при максимальных величинах $C_V > 100$ % в Белом озере (оба года), а также в речной части Шекснинского водхр. (1976 г.) и в Волжском плесе Рыбинского. На речном участке Шекснинского водхр. в 1977 г. и в Шекснинском плесе Рыбинского степень изменчивости хл./*B* умеренная ($C_V < 70$ %) (см. табл. 2). В Шекснинском водхр. показатели отношения хл./*B* повышались в июле и снижались в октябре 1976 г., а в 1977 г. резкие изменения этого показателя отсутствовали. В Волжском плесе Рыбинского водхр. заметное увеличение хл./*B* наблюдалось в июне–июле, в Главном плесе – в мае–июле, в Моложском – в мае и октябре, а в Шекснинском плесе – небольшой рост летом (рис. 3). Повышенные значения хл./*B* в весенние и летние месяцы, какие наблюдались и ранее (Елиза-

рова, 1974), отмечены при незначительном развитии фитопланктона. Минимальные значения хл./Б в максимуме биомассы объясняют, в частности, наличием большого количества отмерших клеток диатомовых водорослей в раннелетний период (Елизарова, 1983).

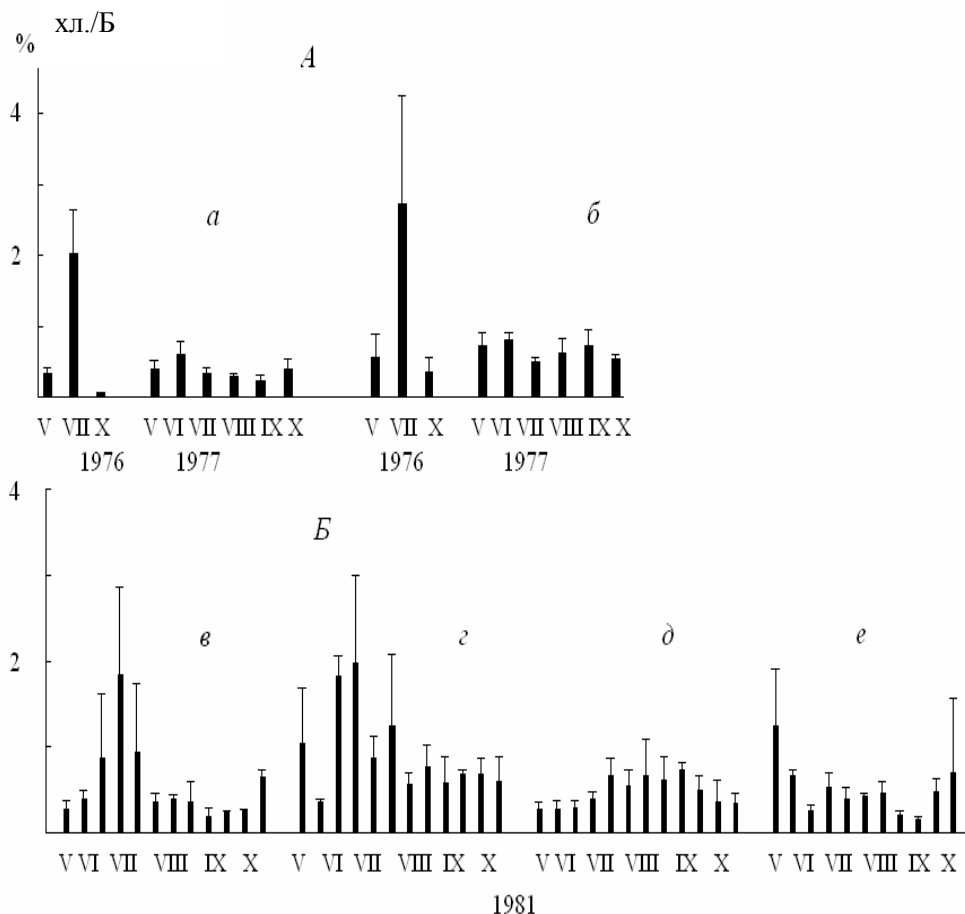


Рис. 3. Сезонные изменения хл./Б в Шекснинском (А) и Рыбинском (Б) водохранилищах: а – Белое озеро, б – речная часть, в – Волжский плес, г – Главный плес, д – Шекснинский плес, е – Моложский плес

Сезонные флуктуации хл./Б могут быть обусловлены значительным спектром абиотических характеристик в годовом цикле, а также изменением состава сообществ в ходе сезонной сукцессии. Широкий спектр колебаний и отсутствие четко выраженной сезонной динамики свидетельствуют, очевидно, о зависимости отношения хл./Б от комплексного влияния факторов среды, под действием которых формируется фитопланктон водоема. Минимальные значения зависимости хл./Б получены при низкой (менее 5 °С) температуре воды ранней весной или поздней

осенью, а максимальные – в разгар лета при температуре выше 15–20 °С. Достоверный рост хл./Б отмечается уже на начальной стадии прогрева. При этом в Шекснинском вдхр. прослеживается лишь тенденция к изменению хл./Б по градиенту температуры, поскольку достоверно различаются только минимальная и максимальная величины. Однако резкое снижение хл./Б в Белом озере при сильном похолодании в октябре 1976 г. подтверждает отрицательное влияние низких температур (табл. 3).

Таблица 3

Изменение отношения хл./Б (%) по градиенту некоторых абиотических факторов в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах

Показатель	Пределы	Шекснинское вдхр.	Рыбинское вдхр.
Температура, °С	< 5	0,38±0,11	0,27±0,07
	5–10	0,56±0,13	0,65±0,15
	10–15	0,45±0,08	0,55±0,12
	15–20	0,83±0,18	0,61±0,07
	> 20	1,09±0,32	0,91±0,16
Прозрачность, м	< 0,5	2,05±1,12	–
	0,5–1,0	0,45±0,08	0,57±0,11
	1,0–1,5	0,84±0,15	0,54±0,11
	1,5–2,0	0,59±0,15	1,21±0,28
Цветность, град	< 50	0,37±0,08	–
	50–100	0,77±0,12	0,59±0,17
	> 100	0,65±0,28	0,72±0,20
Общий азот, мг/л	<0,5	0,34±0,12	–
	0,5–0,7	0,84±0,18	–
	0,7–1,0	0,69±0,09	0,75±0,21
	1,0–1,2	–	1,10±0,36
	1,2–1,5	–	0,47±0,09
Общий фосфор, мкг/л	< 50	0,72±0,17	0,39±0,05
	50–100	0,64±0,17	0,68±0,16
	100–150	0,48±0,11	1,04±0,33

Изменения показателей отношения хл./Б на разных участках водоема могут быть связаны с особенностями подводного светового режима, показателями которого являются прозрачность и цветность воды. Изменения хл./Б по градиенту прозрачности в двух водоемах различны (см. табл. 3), что свидетельствует о различной реакции фитопланктона на изменяющиеся световые условия. В Шекснинском вдхр. самые высокие показатели хл./Б, отмеченные при минимальной (менее 0,5 м) прозрачности, отражают реакцию водорослей на световое лимитирование при высокой мутности (Щур, 2006) и возможности их световой адаптации (Reynolds, 1984). Увеличение показателя хл./Б наблюдается также при

прозрачности 1–1,5 м в Шекснинском вдхр. и 1,5–2 м – в Рыбинском, что свидетельствует о световом насыщении. Обратная связь между хл./Б и прозрачностью воды получена на Рыбинском вдхр. для средних за вегетационный сезон 1969–1979 гг. величин (Корнева, 1993), такая же связь отмечена и для других водоемов (Щур, 2006; Nicholls, Dillon, 1978). В обоих водохранилищах величины хл./Б показывают тенденцию к увеличению в более окрашенных водах, при цветности выше 50 °С рост хл./Б достоверен (см. табл. 3). Известно, что гумусовые вещества могут оказывать как положительное, так и отрицательное влияние на фитопланктон (Клоченко и др., 2010). Они не только изменяют спектральный состав света и уменьшают глубину фотического слоя, но, подобно гиббереллинам, могут стимулировать растительные клетки (Guminski, 1983), что, вероятно, и проявляется в водоемах с повышенной природной цветностью.

Положительное влияние биогенов на отношение хл./Б в двух исследованных водоемах (Трифоновна, 1979; Ahlgren, 1970) проявляется специфическим образом. Изменения хл./Б с ростом $N_{\text{общ}}$ на первый взгляд однотипны и носят куполообразный характер (см. табл. 3), но максимальные показатели хл./Б достигаются при различном содержании $N_{\text{общ}}$, которое в каждом случае близко к среднему для водоема (Минеева, 2004). В Шекснинском вдхр. увеличение значений хл./Б при $N_{\text{общ}} > 0,5$ мг/л достоверно, а последующее понижение незначимо. В Рыбинском вдхр. все изменения хл./Б не являются значимыми. Изменения хл./Б по градиенту $P_{\text{общ}}$ в двух водохранилищах выглядят разнонаправленными, однако в Шекснинском они недостоверны, а в Рыбинском значимо лишь различие между минимальным и максимальным показателями. Роль минерального питания в данном случае, вероятно, не столь велика, поскольку содержание биогенов в воде двух водохранилищ хотя и различается (см. табл. 1), но в большинстве случаев достаточное для развития фитопланктона. Довольно высокие значения хл./Б получены в Главном плесе Рыбинского вдхр., а также в Белом озере в 1976 г., хотя воды последнего беднее азотом. Более низкие величины отмечены в речных плесах Рыбинского вдхр., в т.ч. в Шекснинском плесе, несмотря на его эвтрофный статус.

Изменения показателей хл./Б по градиенту хл. *a* и биомассы различны. Так, величины хл./Б плавно снижаются с ростом биомассы в обоих водохранилищах. С ростом хл. *a* отношение хл./Б сначала снижается примерно в 1,7 раза, затем увеличивается вдвое (табл. 4). При этом одинаковые величины хл./Б приурочены к разным концентрациям пигмента. В мезотрофном Шекснинском вдхр. минимум наблюдался при концентрации хл. *a* 5–10 мкг/л, но и снижение, и увеличение хл./Б недостоверны. В умеренно эвтрофном Рыбинском вдхр. все изменения значимы, а понижение хл./Б совпадает с концентрациями хл. *a* 10–50 мкг/л (см. табл. 4). В обоих водохранилищах снижение хл./Б приходится на диапазон наиболее часто встречаемых концентраций хл. *a*.

Из литературных данных следует, что состав фитопланктона в водоемах умеренной зоны не влияет на показатель хл./Б, по крайней мере, при доминировании диатомовых, синезеленых, динофитовых и криптофитовых (Елизарова, 1974; Трифонова, 1979; Курейшевич, 1983; Ahlgren, 1970; Nicholls, Dillon, 1978; Desortova, 1981).

Таблица 4

Изменение отношения хл./Б (%) в зависимости от обилия и состава фитопланктона в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах

Показатель	Пределы	Водохранилище	
		Шекснинское	Рыбинское
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	< 5	0,85±0,23	
	5–10	0,49±0,07	0,85±0,12*
	10–20	1,00±0,45	0,49±0,07
	20–50	–	0,39±0,04
	> 50	–	0,87±0,18
Общая биомасса, мг/л	< 0,5	1,57±0,30	1,95±0,29
	0,5–1	0,83±0,12	0,72±0,04
	1–3	0,42±0,03	0,65±0,11
	3–5	0,19±0,02	0,55±0,08
	5–10	0,14±0,02	0,31±0,03
	> 10	–	0,36±0,12
<i>Bacillariophyta</i> , % общей биомассы	< 10	0,60±0,30	0,91±0,24
	10–50	0,92±0,19	0,82±0,14
	50–70	1,20±0,24	0,58±0,10
	70–90	0,41±0,06	0,73±0,22
	> 90	0,38±0,07	0,46±0,07
<i>Cyanophyta</i> , % общей биомассы	< 10	0,46±0,07	0,56±0,09
	10–50	1,18±0,23	0,76±0,19
	50–90	0,61±0,22	0,91±0,18
	> 90	–	0,56±0,13
<i>Chlorophyta</i> , % общей биомассы	< 1	0,40±0,08	–
	1–5	0,60±0,10	0,75±0,11
	5–10	1,08±0,37	0,56±0,07
	10–20	0,99±0,13	0,82±0,14
	> 20	–	0,90±0,28

* – Меньше 10 мкг/л.

По нашим данным, очевидно достоверное снижение хл./Б с увеличением вклада представителей доминирующего отдела в суммарную биомассу (см. табл. 4). В Шекснинском вдхр. это отмечается при относительной биомассе диатомовых более 70 %, синезеленых – более 50 %, а в Рыбинском – при абсолютном доминировании (более 90 % суммарной биомассы) водорослей каждого из этих отделов. Достоверный рост

хл./Б, что согласуется с данными других авторов (Елизарова, 1974; Курейшевич, 1983; Курейшевич, Пахомова, 1989; Щур 2006), прослеживается при увеличении биомассы зеленых водорослей: более 5 % общей биомассы в Шекснинском вдхр. и более 10 % – в Рыбинском, что обусловлено повышенным содержанием пигмента в их клетках.

Согласно данным множественного регрессионного анализа, абиотические характеристики (см. табл. 3) объясняют 21 % сезонной изменчивости хл./Б в Шекснинском вдхр. и 35 % – в Рыбинском. С составом и степенью развития фитопланктона (см. табл. 4) связано 57 % изменчивости хл./Б в Рыбинском вдхр. и около 10 % – в Шекснинском. Совокупность всех параметров (см. табл. 3, 4) объясняет 31 % вариабельности хл./Б в Шекснинском вдхр. и 58 % – в Рыбинском.

Как результат различных факторов можно рассматривать многолетние изменения содержания хл. *a* в биомассе фитопланктона. В Рыбинском вдхр. в период 1968–1984 гг. они носят колебательный характер, при этом прослеживается тенденция к увеличению хл./Б. Средние за вегетационный период показатели хл./Б изменяются от 0,22 до 0,78 % (рис. 4).

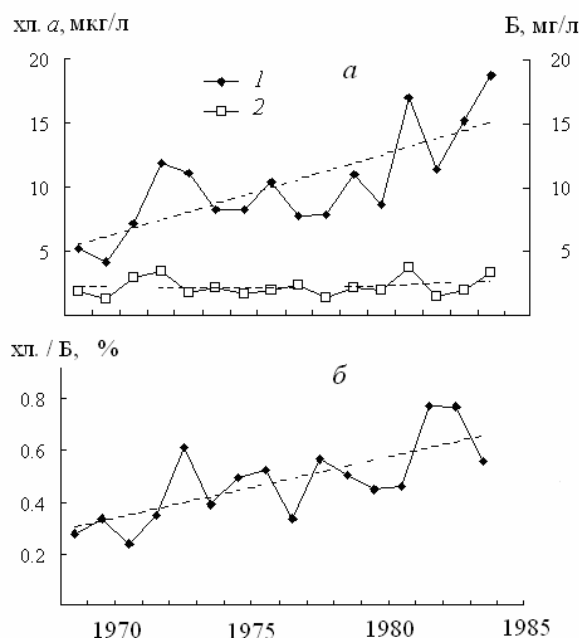


Рис. 4. Многолетняя динамика исследованных показателей в Рыбинском водохранилище: *a* – содержание хлорофилла *a* (1) и биомасса (2) (по: Экология ..., 1999); *б* – отношение хл./Б. Пунктир – линия тренда

В этот период отмечен рост содержания хл. *a*, свидетельствующий об эвтрофировании водоема. Изменения биомассы были выражены в меньшей степени, что обусловлено изменением размерной структуры фитопланктона, проявляющемся в уменьшении среднего размера кле-

ток, особенно в летний период, за счет увеличения доли мелкоклеточных диатомовых, криптонад и синезеленых (Экология ..., 1999). Известно, что показатель хл./Б связан со среднеценотическим объемом клеток обратной зависимостью (Корнева, 1993) и выше для мелкоклеточного фитопланктона (Шур, 2006). В многолетнем ряду сохраняется тенденция к снижению среднесезонных показателей хл./Б в пиках биомассы ($r = -0,28$, $n = 16$), прослеживается положительная связь хл./Б с содержанием хлорофилла a ($r = 0,55$, $n = 16$) (см. рис. 4).

Таблица 5

Средние показатели содержания хлорофилла a , биомассы фитопланктона и отношения хл./Б в Рыбинском водохранилище

Год, месяц	хл. a , мкг/л	Биомасса				хл./Б, %
		Общая, мг/л	<i>Bacillariophyta</i> , %	<i>Cyanophyta</i> , %	<i>Chlorophyta</i> , %	
1998, VIII	6,2±1,0	1,06±0,32	54,4±9,5	38,7±10,2	4,8±1,4	0,95±0,32
1998, X	6,1±1,0	1,82±0,48	88,1±2,9	9,9±2,6	1,5±0,4	0,49±0,08
1999, VIII	15,0±2,0	3,81±0,58	66,6±4,8	29,0±4,6	3,7±1,6	0,46±0,04
2000, VI	7,1±1,7	0,99±0,48	68,8±8,9	10,7±3,4	18,3±6,1	1,73±0,43
2000, VIII	15,8±0,9	2,16±0,12	39,1±2,2	54,6±2,5	4,1±0,3	1,05±0,07
2004, VII	8,3±1,1	1,88±0,39	73,2±5,5	10,9±4,0	12,3±3,1	1,03±0,22
2005, VIII	18,1±2,3	2,26±0,37	53,2±6,4	39,7±6,8	4,5±0,7	1,15±0,24
2006, V	9,2±1,0	1,71±0,37	90,0±2,7	1,2±0,7	4,7±1,8	0,70±0,06
2006, VIII	15,9±2,6	2,90±0,44	70,4±5,7	22,1±5,5	4,1±0,9	0,64±0,12
2006, X	9,6±1,8	1,24±0,37	54,8±11,8	42,7±11,6	2,1±0,6	1,34±0,31
2007, VIII	11,7±2,1	2,26±0,57	41,5±10,4	44,7±10,0	9,1±3,0	0,76±0,15

В 1998–2007 гг. отмечается дальнейшее увеличение показателей хл./Б. Средние значения за отдельные сроки наблюдения меняются от $0,46 \pm 0,04$ % (август 1999 г.) до $1,73 \pm 0,43$ % (июнь 2000 г.) (табл. 5), средневегетационная величина в 2006 г. составляла 0,89 %, а средняя за весь период – $0,98 \pm 0,07$ %. Из имеющихся данных, примерно по 30 % величин хл./Б попадают в диапазон 0,2–0,5; 0,5–1,0 >1 % и только 2 %

величин $< 0,2 \%$ (см. рис. 2, в). Одной из причин роста хл./Б могло быть увеличение температуры воды, являющейся следствием потепления. В Рыбинском вдхр. в 1969–1995 гг. она составила $1,8 \text{ }^\circ\text{C}$ (Литвинов, Рошупко, 2004). Трофический статус Шекснинского вдхр., который оценен по содержанию хл. а, за 20-летний период не претерпел резких изменений (Минеева, 2004), рост хл./Б не выявлен. В 1990-е годы диапазон наиболее часто встречаемых показателей хл./Б не изменился, максимальные величины снизились (см. рис. 2, г), а средняя осталась неизменной в речной части ($0,58 \pm 0,20 \%$) и снизилась в Белом озере ($0,27 \pm 0,04 \%$) (табл. 6). Однако в водохранилище также отмечено уменьшение средних размеров клеток и увеличение разнообразия зеленых водорослей, поэтому в дальнейшем можно ожидать увеличения хл./Б. При сохранившемся соотношении биомассы основных отделов водорослей высокие показатели хл./Б получены именно при повышенной доле зеленых (июнь 2000 г. и июль 2004 г. в Рыбинском вдхр., август 1994 г. в речной части Шекснинского) (табл. 5, 6).

Таблица 6

Средние показатели содержания хлорофилла а, биомассы фитопланктона и отношения хл./Б в Шекснинском водохранилище

Год, месяц	Участок	хл. а, мкг/л	Биомасса				хл./Б, %
			Общая, мг/л	<i>Bacillariophyta</i> , %	<i>Cyano-phyta</i> , %	<i>Chloro-phyta</i> , %	
1994, VIII	Белое озеро	$7,6 \pm 1,3$	$2,64 \pm 0,60$	$74,6 \pm 4,8$	$13,8 \pm 3,2$	$6,8 \pm 1,5$	$0,34 \pm 0,07$
	Речная часть	$6,7 \pm 1,4$	$1,09 \pm 0,47$	$64,8 \pm 7,8$	$10,1 \pm 5,3$	$11,4 \pm 1,2$	$1,02 \pm 0,44$
	Водоем	$7,3 \pm 0,9$	$2,15 \pm 0,44$	$71,1 \pm 4,2$	$12,7 \pm 2,7$	$8,4 \pm 1,2$	$0,55 \pm 0,15$
1995, V	Белое озеро	$7,0 \pm 1,6$	$4,36 \pm 1,02$	$91,3 \pm 4,4$	$1,3 \pm 0,2$	$2,9 \pm 2,0$	$0,19 \pm 0,05$
	Речная часть	$12,5 \pm 2,9$	$4,29 \pm 0,78$	$95,1 \pm 0,9$	$0,05 \pm 0,02$	$0,84 \pm 0,25$	$0,31 \pm 0,05$
	Водоем	$9,5 \pm 1,0$	$4,33 \pm 0,34$	$93,2 \pm 2,2$	$0,70 \pm 0,61$	$1,9 \pm 1,0$	$0,24 \pm 0,02$
1995, VII	Белое озеро	$14,0 \pm 2,5$	$6,40 \pm 1,46$	$82,1 \pm 4,3$	$13,2 \pm 4,0$	$2,2 \pm 0,4$	$0,25 \pm 0,04$
	Речная часть	$13,7 \pm 3,1$	$3,07 \pm 0,57$	$75,3 \pm 10,2$	$17,2 \pm 10,8$	$5,2 \pm 1,5$	$0,45 \pm 0,09$
	Водоем	$13,9 \pm 2,0$	$5,06 \pm 1,04$	$79,4 \pm 4,6$	$14,8 \pm 4,6$	$3,4 \pm 0,8$	$0,33 \pm 0,06$

Выводы

Сопряженный анализ биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла а в планктоне мезотрофного Шекснинского и умеренно эвтрофного Рыбинского водохранилищ выявил тесную линейную связь между этими показателями. Они изменяются на участках с различным режимом и морфометрией в Шекснинском вдхр. и сохраняются в течение

вегетационного сезона в Рыбинском вдхр. Величины отношения хл./*B* в обоих водохранилищах отвечают приведенным в литературе и характеризуются высокой изменчивостью. Влияние факторов среды на отношение хл./*B* по-разному проявляется в двух водоемах, различающихся морфометрическими характеристиками, составом, развитием фитопланктона и трофическим статусом. Сезонные и, по-видимому, многолетние изменения хл./*B* отчасти определяются температурными условиями. В обоих водохранилищах величины хл./*B* демонстрируют тенденцию к увеличению в более окрашенных водах, но слабо зависят от содержания биогенов. В обоих водохранилищах величины хл./*B* плавно снижаются с ростом биомассы, но более сложным образом изменяются по градиенту хлорофилла *a*, снижаясь в диапазоне средних для водоемов величин. По отношению к составу фитопланктона четких изменений хл./*B* не выявлено, и лишь при увеличении относительного обилия зеленых водорослей отношение хл./*B* возрастает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авинская Е.В.* О соотношении концентрации хлорофилл «а» и биомассы фитопланктона // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – 1988. – **283**. – С. 13–24.
- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. – Л.: Наука, 1983. – 150 с.
- Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. – Минск: Изд-во АН БССР, 1960. – 330 с.
- 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.
- Клоченко П.Д., Медведь В.А., Васильчук Т.А., Василенко О.В.* Особенности влияния гуминовых кислот на развитие планктонных водорослей // Гидробиол. журн. – 2010. – **46**, № 5. – С. 102–110.
- Корнева Л.Г.* Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. – С.Пб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 50–113.
- 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 // Конференция по спорным растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. – Ташкент, 1989. – С. 61–62.

- Литвинов А.С., Рошунко В.Ф. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Мат. 2-й науч.-практ. конф. – Ярославль, 2004. – С. 33–39.
- Ляшенко О.А. Растительные пигменты как показатели биомассы фитопланктона в мелководном эвтрофном озере // Проблемы региональной экологии. – 2004. – № 5. – С. 6–14.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – 240 с.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. – М.: Наука, 2004. – 158 с.
- 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.
- Озеро Убинское (биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования) / Ред. Б.Г. Иоганзен, А.А. Ростовцев. – С.Пб.: ГосНИОРХ, 1994. – 144 с.
- Первичная продукция в Братском водохранилище / Ред. О.М. Кожов. – М.: Наука, 1983. – 346 с.
- Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. – М.; Л.: Наука, 1966. – С. 249–270.
- Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Журн. Сиб. федерал. ун-та: Сер. Биология. – 2008. – 1, № 2. – С. 162–177.
- Трифонова И.С. Состав и продуктивности фитопланктона озер Карельского перешейка. – Л.: Наука, 1979. – 168 с.
- Трифонова 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. Структура и функциональные характеристики бактерио- и фитопланктона в экосистемах водоемов разного типа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Красноярск, 2006. – 31 с.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища / Ред. С.М. Коновалов, В.Н. Паутова. – Л.: Наука, 1989. – 304 с.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. В.Н. Паутова, Г.С. Розенберг. – Тольятти: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 1999. – 264 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. – Ярославль: ЯГТУ, 2001. – 427 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.
- Cano M.G., Casco M.A., Solari L.C. et al. Implications of rapid changes in chlorophyll *a* of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model // Hydrobiologia. – 2008. – 614. – P. 33–45.

- Carstensen J., Henriksen P.* Phytoplankton biomass response to nitrogen inputs: a method for WFD boundary setting applied to Danish coastal waters // *Hydrobiologia*. – 2009. – **633**. – P. 137–149.
- Desortova B.* Relationship between chlorophyll-a concentration and phytoplankton biomass in several reservoir in Czechoslovakia // *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.* – 1981. – **66**, H. 2. – P. 153–169.
- 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.
- French T.D., Petticrew E.L.* Chlorophyll *a* seasonality in four shallow eutrophic lakes (northern British Columbia, Canada) and the critical roles of internal phosphorus loading and temperature // *Hydrobiologia*. – 2007. – **575**. – P. 285–299.
- Guminski S.* Outline of the history of studies of the effect of humic compounds on algae // *Oceanologia*. – 1983. – **17**. – P. 9–18.
- Honti M., Istvanovics V., Osztoics A.* Stability and change of phytoplankton communities in a highly dynamic environment – the case of large, shallow Lake Balaton (Hungary) // *Hydrobiologia*. – 2007. – **581**. – P. 225–240.
- 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.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanz.* – 1975. – **167**. – P. 191–194.
- 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**. – 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.
- 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.
- Reynolds C.S.* *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. – Cambridge, etc.: Cambridge Univ. Press, 1984. – 384 p.
- SCOR-UNESCO Working group N 17.* Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. – Paris: UNESCO, 1966. – P. 9–18.
- Smayda T.J.* From phytoplankters to biomass // *Phytoplankton Manual*. – Paris: UNESCO, 1978. – P. 273–279.
- Voros L., Padisak J.* Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in Central Europe // *Hydrobiologia*. – 1991. – **215**, N 2. – P. 111–119.

Поступила 13 марта 2012 г.

Подписала в печать А.В. Лищук-Курейшевич

N.M. Mineeva, L.G. Korneva, V.V. Solovyeva

Institute for Biology of Inland Waters RAS,

152742 Borok, Russia

e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru, korneva@ibiw.yaroslavl.ru

SEASONAL AND LONG-TERM DYNAMICS OF CHLOROPHYLL CONTENT PER
UNIT OF PHYTOPLANKTON BIOMASS IN THE VOLGA RIVER RESERVOIRS
(RUSSIA)

We consider the seasonal and long-term dynamics of chlorophyll content per phytoplankton biomass unit (chl./*B*) in Sheksna and Rybinsk reservoirs (Upper Volga region). The values of chl./*B* (0.10–4.5) fit into the limits given in literature. The dependence of chl./*B* on temperature and light conditions, nutrient contents, phytoplankton development and composition is analyzed. Growth of mean seasonal chl./*B* values in the Rybinsk reservoir that varied from 0.22 to 0.78 during 1969–1984 and increased up to 0.89 in 2006 was revealed.

Key words: phytoplankton, biomass, chlorophyll, chl./*B*, seasonal and long-term changes, environmental factors.