

УДК 574.583(285.2):581

Л. Е. Сигарева, Н. М. Минеева, Н. А. Тимофеева

ХЛОРОФИЛЛ *a* В ПРИДОННОЙ ВОДЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА, РФ)

В статье приведены многолетние (2009—2014 гг.) данные по пространственно-временной динамике хлорофилла *a* (Хл *a*) в придонном слое воды Рыбинского водохранилища, полученные с помощью флуоресцентного метода. Оценено соотношение Хл *a* в придонном слое воды с пигментами фотосинтезирующей зоны и донных отложений. Показано, что по средним и преобладающим величинам фотосинтезирующая зона относится к эвтрофной категории, а придонная — к мезотрофной. Полученные результаты дополняют представление о продукционных процессах в крупном перемешиваемом водоеме и подтверждают главенствующую роль новообразованного органического вещества в формировании продуктивности разнотипных биотопов. Сделан вывод, что, несмотря на динамический характер условий, экосистема водоема функционирует как единое целое, сохраняя специфические черты в различные по гидрометеорологическим условиям годы.

Ключевые слова: хлорофилл, придонная вода, афотическая зона, Рыбинское водохранилище.

Растительные пигменты широко используют в экологическом мониторинге пресных вод и донных отложений для оценки и реконструкции продукционных показателей водоема [5, 8, 16, 17, 19]. Большинство данных получено для толщи воды, в том числе — для эвфотической зоны, что оправдано ключевой ролью первичной продукции фитопланктона в функционировании водных экосистем. Однако интерес представляет и изучение пигментов в афотическом придонном слое воды, который является связующим пространством между фотосинтезирующей зоной и донными отложениями, а также местом локализации пищи для бентоса и рыб-бентофагов [11—15, 18]. Для водохранилищ Волги, характеризующихся сложной динамикой водных масс, такие данные отсутствуют. Изучение пигментов в афотическом придонном слое воды, впервые выполненное авторами на Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга, Россия), актуально для динамичных водных объектов в изменчивых климатических условиях при оценке обменных процессов между водной толщей и седиментами и оценке энергетики экосистемы.

Цель работы — изучить пространственно-временную динамику содержания хлорофилла *a* в придонном неосвещаемом слое воды, оценить его со-

© Л. Е. Сигарева, Н. М. Минеева, Н. А. Тимофеева, 2018

отношение с пигментами фотосинтезирующей зоны и донных отложений на примере Рыбинского водохранилища.

Материал и методика исследований. Сбор материала проводили 1—2 раза в месяц с мая по октябрь 2009—2014 гг. на шести постоянных станциях Рыбинского водохранилища. Пробы воды отбирали из каждого метра водной толщи метровым пластмассовым батометром Элгморка. Концентрацию хлорофилла *a* (Хл *a*) определяли флуорометрическим методом [2] в фотическом (0—2 м) и 1-метровом придонном слоях воды. Для анализа данных рассчитывали содержание Хл *a* в придонном 0,5-метровом слое воды в абсолютных (мкг/л), а также в относительных (% от суммарного в столбе воды под м²) единицах. При обсуждении использовали опубликованные данные по содержанию Хл *a* в водной толще [6] и верхнем (0—2,5 см) слое донных отложений водохранилища [9].

Рыбинское водохранилище (Верхняя Волга) — третья ступень Волжского каскада, крупный неглубокий водоем замедленного водообмена (площадь — 4500 км², средняя глубина — 5,6 м), подверженный частому ветровому перемешиванию. Станции наблюдения расположены на речном Волжском (ст. 1 — Коприно, ст. 2 — Молога) и озеровидном Главном (ст. 3 — Наволок, ст. 4 — Измайлово, ст. 5 — Средний Двор, ст. 6 — Брейтово) плесах. В донных отложениях на ст. 1, 2, 5, 6 с глубинами 12—13 м преобладают илы, на ст. 3 и 4 (глубина 6—7 м) — песок.

Результаты исследований

Годы наблюдений по температурным условиям относятся к периоду потепления климата, а по характеристикам водного баланса — к многоводной фазе общей увлажненности. Скорость повышения среднегодовой приземной температуры воздуха в бассейне Рыбинского водохранилища в 1976—2015 гг. составила 0,55°C/10 лет [3]. Экстремально многоводным был 2009 г., маловодным — 2014 г. [4]. В 2010 г. при аномальной жаре в июле—августе зафиксирована максимальная за все время существования водохранилища температура воды (28°C), превышающая оптимум развития гидробионтов. В придонных слоях воды в последнее время отмечается уменьшение концентрации растворенного кислорода, создающее угрозу для выживания водных организмов [10]. Прозрачность воды за период исследования снизилась от 1,3—1,2 (2009—2010 гг.) до 0,8—1,0 м (2013—2014 гг.), что сопровождалось увеличением содержания хлорофилла в воде при интенсивном развитии фитопланктона [6, 9].

Концентрация Хл *a* и в придонной воде, и в фотическом (0—2 м) слое водохранилища варьировала от следовых количеств до ~140 мкг/л, составляя в среднем соответственно $13,8 \pm 0,9$ мкг/л (коэффициент вариации $Cv = 111\%$) и $23,1 \pm 1,2$ мкг/л ($Cv = 95\%$). Около 75% величин в придонной воде ниже, чем в фотосинтезирующем слое, и только 25% сходны с таковыми или превышают их. Распределение концентрации Хл *a* по рангам, соответствующим категориям трофности, свидетельствует о преобладании эвтрофных вод в фотическом слое и мезотрофных вод — в придонном: < 10 мкг/л — 26 и 55%, 10—30 — 50 и 33%, 30—50 — 14 и 9%, > 50 — 10 и 3%. Минимальное

1. Концентрация хлорофилла *a* в фотосинтезирующем (над чертой) и придонном (под чертой) слоях воды на станциях Рыбинского водохранилища в 2009—2014 гг. (средняя за безледный период)

Годы	Хл <i>a</i> (мкг/л), $M \pm m$					
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 5	ст. 6
2009	<u>5,2 ± 1,7</u>	<u>13,7 ± 2,6</u>	<u>9,3 ± 2,2</u>	<u>11,8 ± 1,8</u>	<u>10,8 ± 2,2</u>	<u>13,7 ± 2,0</u>
	2,3 ± 0,8	8,4 ± 2,7	5,7 ± 1,6	8,4 ± 2,0	5,1 ± 1,9	4,7 ± 1,2
2010	<u>14,7 ± 6,0</u>	<u>16,2 ± 6,2</u>	<u>11,3 ± 2,9</u>	<u>13,1 ± 3,6</u>	<u>14,8 ± 4,1</u>	<u>13,0 ± 3,2</u>
	11,0 ± 7,6	9,9 ± 5,0	5,7 ± 2,7	7,6 ± 2,4	5,9 ± 2,3	9,2 ± 4,1
2011	<u>37,7 ± 15,6</u>	<u>46,6 ± 12,6</u>	<u>26,4 ± 6,2</u>	<u>22,3 ± 5,9</u>	<u>16,8 ± 4,0</u>	<u>24,4 ± 5,7</u>
	14,3 ± 5,3	37,2 ± 14,3	20,4 ± 7,0	14,9 ± 4,2	15,8 ± 5,0	15,9 ± 4,5
2012	<u>18,6 ± 4,0</u>	<u>31,5 ± 6,2</u>	<u>17,9 ± 2,5</u>	<u>19,0 ± 2,4</u>	<u>21,6 ± 3,5</u>	<u>18,9 ± 2,8</u>
	8,6 ± 1,8	23,6 ± 5,3	13,2 ± 2,0	14,0 ± 2,3	16,2 ± 4,5	15,2 ± 3,9
2013	<u>32,5 ± 5,9</u>	<u>50,5 ± 7,9</u>	<u>36,0 ± 8,5</u>	<u>24,7 ± 4,8</u>	<u>27,5 ± 7,2</u>	<u>45,2 ± 8,1</u>
	15,6 ± 4,3	25,7 ± 7,8	22,3 ± 6,2	15,9 ± 5,5	12,7 ± 4,1	14,3 ± 3,2
2014	<u>37,8 ± 16,2</u>	<u>35,7 ± 7,0</u>	<u>17,7 ± 5,1</u>	<u>16,8 ± 4,5</u>	<u>14,3 ± 3,2</u>	<u>39,4 ± 24,4</u>
	26,9 ± 9,9	21,0 ± 5,4	12,7 ± 2,9	8,6 ± 2,1	7,5 ± 2,6	10,7 ± 4,0

содержание Хл *a* получено в экстремально многоводном 2009 г.; в 2010 г. с аномально жарким летом оно увеличилось лишь незначительно; максимальные величины на станциях отмечены в 2011, 2013 и 2014 гг. (табл. 1).

Значимые коэффициенты корреляции (*r*), свидетельствующие о средней силе связи между концентрацией Хл *a* в придонном и фотосинтезирующем слоях, получены для отдельных лет наблюдения, а также для всего массива данных ($r = 0,60, P < 0,05, n = 301$). Усиление связи отмечено при группировке однотипных станций. В отдельных случаях для речных участков Волжского плеса $r > 0,70$, а для пойменных участков открытого Главного плеса $r > 0,80$ (табл. 2).

Коэффициенты корреляции существенно варьировали на станциях Главного плеса, отражая более высокую гидродинамическую активность, а также неоднородность донных отложений по сравнению с Волжским плесом. Низкие величины *r* (0,10, -0,16) получены для станций, расположенных на затопленных руслах крупных притоков (ст. 5 — р. Шексны и ст. 6 — р. Мологи).

Связь концентрации Хл *a* в придонном слое воды с пигментами в верхнем (0—2,5 см) слое донных отложений в большинстве случаев (22 из 24) отсутствовала. Наибольший достоверный коэффициент корреляции, полученный только для двух исследуемых лет для Волжского плеса, не превышал 0,54 (см. табл. 2). Даже для всего массива данных коэффициент корреляции был низким ($r = 0,16, P < 0,05, n = 301$). Наряду с этим, среднегодовое содержание Хл *a* (мг/м²) в придонном полуметровом слое значимо связано с

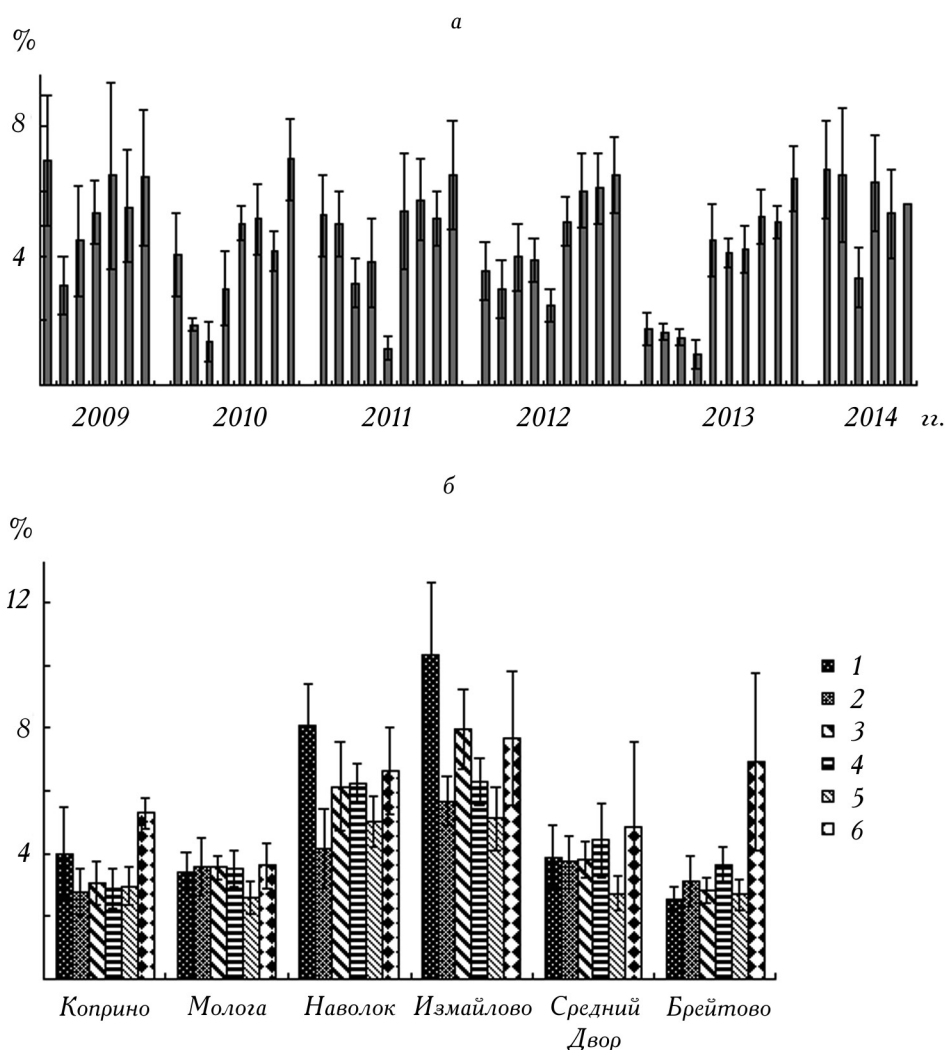
2. Коэффициенты корреляции между содержанием хлорофилла *a* в придонной воде (1), фотосинтезирующем слое (2) и донных отложениях (3) на разных участках Рыбинского водохранилища в 2009—2014 гг.

Варианты	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.
Ст. 1—6						
1—2	<u>0,40</u>	<u>0,67</u>	<u>0,57</u>	<u>0,52</u>	<u>0,61</u>	<u>0,52</u>
1—3	0,04	0,14	0,14	0,19	-0,01	0,06
2—3	<u>0,30</u>	0,17	0,07	0,06	0,12	0,19
<i>n</i>	52	47	54	54	60	34
Ст. 1 и 2						
1—2	<u>0,62</u>	<u>0,76</u>	<u>0,56</u>	<u>0,63</u>	<u>0,61</u>	<u>0,77</u>
1—3	<u>0,49</u>	-0,08	0,25	0,33	<u>0,54</u>	-0,03
2—3	<u>0,48</u>	0,22	-0,02	-0,01	0,33	0,02
<i>n</i>	18	16	18	18	20	14
Ст. 3 и 4						
1—2	0,36	<u>0,72</u>	0,46	<u>0,65</u>	<u>0,86</u>	0,43
1—3	-0,31	0,09	0,15	-0,24	-0,06	0,44
2—3	0,01	0,37	0,07	-0,08	0,00	0,44
<i>n</i>	16	16	18	18	20	10
Ст. 5 и 6						
1—2	0,10	0,28	0,58	0,28	0,41	-0,16
1—3	0,24	0,45	0,02	0,20	-0,06	-0,17
2—3	0,46	0,43	0,12	-0,01	-0,24	0,08
<i>n</i>	18	15	18	18	20	10

Примечание. *n* — количество данных в сравниваемых рядах; подчеркнуты коэффициенты корреляции, значимые при $P = 0,05$.

содержанием пигментов в донных отложениях (в расчете на слой толщиной 1 мм площадью 1 м² — мг/м²·мм): для всех станций — $R^2 = 0,21$, для станций с илами (ст. 1, 2, 5, 6) — $R^2 = 0,59$. Более тесная связь установлена между содержанием пигментов в донных отложениях и в толще водного столба: для всех станций — $R^2 = 0,55$, для станций с илами — $R^2 = 0,58$.

Относительное содержание Хл *a* в полуметровом слое придонной воды составляет до 20% от его суммарного количества под м² всей водной толщи, а сезонная динамика характеризуется подъемами и спадами без определенных трендов. Средние для шести станций величины изменяются в течение безледного периода от 1 до 7%, минимальные, как правило, отмечаются весной и в первой половине лета, а наиболее высокие — преимущественно во второй половине лета и осенью, редко — весной (рисунок). Такие сезонные



Сезонная динамика (а) и пространственное распределение (б) среднего содержания хлорофилла *a* в полуметровом слое придонной воды (% суммы в целом столбе под м²) Рыбинского водохранилища в разные годы: а — средние величины для шести станций в сроки наблюдения, б — средние величины за безледные периоды отдельных лет на станциях, 1–6 — 2009–2014 гг.

изменения доли Хл *a* могут быть следствием смены абиотических условий, контролирующих вертикальное распределение фитопланктона. Равномерному распределению способствует полное перемешивание водной толщи и отсутствие стратификации, обычно отмечаемые в Рыбинском водохранилище во второй половине безледного периода.

Характер распределения относительного содержания Хл *a* по акватории водохранилища сохраняется из года в год. Средние для каждой станции величины в разные годы составляют 3–10%, наибольшие получены в откры-

той, сравнительно мелководной части Главного плеса (ст. 3 и 4 с глубиной 6—7 м), пониженные (до 4%) — для более глубоких участков (ст. 1, 2, 5, 6, глубина 12—13 м) (см. рисунок). В экстремальные по водности годы (2009 и 2014) для ряда станций отмечено увеличение доли *Хл а*.

Обсуждение результатов исследований

Сочетание факторов, обуславливающих взаимосвязь пелагиали и бентали (выедание, фотоокисление, седиментация, взмучивание отложений) в разнотипных водоемах значительно варьирует [11—15, 18, 19]. В неглубоких перемешиваемых водоемах доминирующим фактором продуктивности может быть усиление внутренней биогенной нагрузки за счет взмучивания седиментов, и можно ожидать, что содержание *Хл а* (индикатора развития фитопланктона) в придонной воде близко к таковому в фотосинтезирующем слое. Однако результаты, полученные нами на Рыбинском водохранилище, показали, что и в сильно перемешиваемых водоемах роль новообразованного органического вещества в формировании продукционных возможностей разнотипных биотопов остается доминирующей. При частом ветровом перемешивании водной толщи придонная вода не изолирована от фотосинтезирующей зоны, и содержание придонного *Хл а* значимо связано с его динамикой в эвфотической зоне в пространственном и сезонном аспекте. Концентрация *Хл а* в исследованных слоях воды Рыбинского водохранилища варьировала в одинаковых пределах, однако в слое фотосинтеза она выше, чем в придонной воде, где не происходит новообразование органического вещества, и в освещенном слое преобладают эвтрофные воды, в афотическом — мезотрофные.

Концентрация *Хл а* в придонной воде тесно коррелирует с его концентрацией в эвфотической зоне. В целом же для водного столба эта связь ослабевает с удаленностью исследуемого слоя от зоны фотосинтеза, но остается значимой: максимальное значение r для слоев 0—2 м и 2—6 м составило 0,88, 0—2 м и 6 м—дно — 0,73, 0—2 м и придонный слой — 0,67. Коэффициенты корреляции между ними в отдельные годы близки к таковым для другой пары показателей: 0—2 м и 6 м—дно [6].

Растительные пигменты придонного слоя воды неравномерно распределяются по акватории водохранилища. Эта неравномерность в общих чертах сохраняется из года в год, несмотря на существенные гидроклиматические различия, отражая своеобразие абиотических условий и факторов продуктивности фитопланктона отдельных участков, в том числе — более или менее постоянную глубину водной толщи на станциях. В речном Волжском плесе содержание *Хл а* в придонном слое воды в большей степени зависит от такового в фотосинтезирующей зоне, чем в озеровидном Главном плесе. Пространственно-временное распределение абсолютной и относительной концентрации *Хл а* в придонной воде согласуется с представлениями о роли первичной продукции в функционировании пресноводной экосистемы [1].

Пространственное (по акватории водохранилища) распределение *Хл а* в придонной воде не связано с распределением пигментов в верхнем (0—2,5 см) слое донных отложений, поскольку для формирования трофических

условий в биотопах дна важно не только содержание новообразованного органического вещества (и соответственно $Xл\ a$) в единице объема воды и целом столбе воды, но и наличие благоприятной ситуации для накопления и сохранения осевшей взвеси. Однако эта связь выявляется для станций с близкими условиям, в частности — с преобладанием илов в структуре донных отложений. Аналогичная зависимость была получена ранее (2008—2014 гг.) по результатам спектрофотометрического определения пигментов в планктоне и донных отложениях [9].

Относительное содержание пигментов представляет интерес для характеристики экосистемы. В полуметровом придонном слое воды относительное количество $Xл\ a$ (2—10%, на русловых станциях ~4%) соизмеримо с величинами других показателей, характеризующих связи между пелагиалью и бенталью. Так, в Куйбышевском водохранилище количество осевшей на дно взвеси, измеренное с помощью ловушек, изменяется в пределах 2,5—8,4% (в среднем 5,5%) от такового в слое 0 м—дно [7]. Близкие значения (2—8%) получены при сравнении продукции макрозообентоса с первичной продукцией в биотическом балансе разнотипных водных экосистем [1]. Несмотря на различный экологический смысл показателей, их сходные значения обусловлены тесным взаимодействием биотических и абиотических процессов, а также существованием определенных количественных связей в экосистеме между всеми звеньями трофической цепи [1].

Заключение

Содержание хлорофилла в фотическом слое и придонной воде Рыбинского водохранилища изменялось в близких пределах, однако, судя по средним и преобладающим величинам, фотосинтезирующая зона относится к эвтрофной категории, а придонная — к мезотрофной. Пространственное распределение придонного хлорофилла не соответствует содержанию пигмента в верхнем слое донных отложений, поскольку для формирования трофических условий в биотопах дна важно не только содержание новообразованного органического вещества (и соответственно $Xл\ a$), но и наличие благоприятных условий для накопления и сохранения осевшей взвеси. Анализ пространственно-временных изменений содержания хлорофилла в придонном слое воды дополняет представление о продукционных процессах в Рыбинском водохранилище. Полученные результаты подтвердили главенствующую роль новообразованного органического вещества в формировании продуктивности разнотипных биотопов в перемешиваемых водоемах и показали, что, несмотря на динамический характер условий, экосистема водоема функционирует как единое целое, сохраняя специфические черты в различные по гидрометеорологическим условиям годы.

**

У 2009—2014 рр. одержано перші дані про вміст, сезонну, міжрічну і просторову динаміку вмісту хлорофілу а ($Xл\ a$) у придонній воді афотичного горизонту Рибінського водосховища (Верхня Волга). Вміст $Xл\ a$ у придонній воді відповідає в основному мезотрофній категорії, тоді як у фотосинтезуючому горизонті — евтрофній. Середній вміст пігменту в придонному півметровому горизонті на станціях становить 3—10%, у період спостережень — 1—7% від суми у стовпні води.

**

The first data on the content, seasonal, interannual and spatial dynamics of chlorophyll a content in the near-bottom water of the aphotic layer in the Rybinsk Reservoir (Upper Volga, RF) were obtained over the years 2009—2014. Chl a content in the bottom water on the whole corresponds to the mesotrophic category, whereas in the photosynthetic layer it is eutrophic. The mean pigment content in the bottom half-meter layer makes 3—10% of the total amount in the water column at the observation stations and 1—7% in the studied periods.

**

1. Алимов А.Ф. Продукционная гидробиология и функционирование экосистем // Новые идеи в океанологии. Физика. Химия. Биология. — Т. 1. — М.: Наука, 2004. — С. 264—279.
2. Гольг В.М., Гаевский Н.А. Шатров И.Ю. и др. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. — 1986. — Т. 22, № 3. — С. 80—85.
3. Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. — 2016. — Вып. 75 (78). — С. 16—22.
4. Литвинов А.С., Законнова А.В. Многолетние изменения воднобалансовых характеристик Рыбинского водохранилища // Там же. — 2016. — Вып. 75 (78). — С. 23—29.
5. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. — М.: Наука, 2004. — 158 с.
6. Минеева Н.М. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Тр. ИБВВ РАН. — 2016. — Вып. 76 (79). — С. 75—92.
7. Номоконова В.И. Седиментация фитопланктона и его содержание в донных отложениях // Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. — Л.: Наука, 1989. — С. 237—249.
8. Сигарева Л.Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. — 217 с.
9. Сигарева Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. Межгодовая динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. — 2016. — Вып. 76 (79). — С. 119—130.
10. Степанова И.Э. Качество воды Рыбинского водохранилища: режим растворенного кислорода // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. — 2016. — № 5. — С. 23—34.
11. Суторихин И.А., Букатый В.И., Фроленков О.М., Фроленков И.М. Концентрация хлорофилла *a* в разнотипных озерах Алтайского края в 2012—2015 гг. // Ползуновский вестник. — 2015. — Т. 1, № 4. — С. 99—101.
12. Çelik K., Sevindik T.O. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll and main nutrients in a mesotrophic freshwater reservoir // Internat. J. Environ. Protection. — 2011. — Vol. 1, N 3. — P. 55—62.

13. *Huettel M., Rusch A.* Transport and degradation of phytoplankton in permeable sediment // *Limnol. Oceanogr.* — 2000. — Vol. 45, N 3. — P. 534—549.
14. *Quijón, P.A., Kelly M.C., Snelgrove P.V.R.* The role of sinking phytodetritus in structuring shallow-water benthic communities // *J. Experim. Mar. Biol. Ecol.* — 2008. — Vol. 366. — P. 134—145.
15. *Radabaugh K.R., Peebles E.B.* Detection and classification of phytoplankton deposits along an estuarine gradient // *Estuaries and Coasts.* — 2012. — Vol. 35. — P. 1361—1375.
16. *Reuss N., Leavitt P.R., Hall R.I. et al.* Development and application of sedimentary pigments for assessing effects of climatic and environmental changes on subarctic lakes in northern Sweden // *J. Paleolimnol.* — 2010. — Vol. 43, Iss. 1. — P. 149—169.
17. *Romero-Viana L., Keely B.J.* Primary production in Lake La Cruz (Spain) over the last four centuries: reconstruction based on sedimentary signal of photosynthetic pigments // *Ibid.* — 2010. — Vol. 43, Iss. 4. — P. 771—786.
18. *Sadro S., Melack J. M., MacIntyre S.* Spatial and temporal variability in the ecosystem metabolism of a high-elevation lake: integrating benthic and pelagic habitats // *Ecosystems.* — 2011. — Vol. 14. — P. 1123—1140.
19. *Sigareva L.E., Zakonnov V.V., Timofeeva N.A., Kas'yanova V.V.* Sediment pigments and silting rate as indicators of the trophic condition of the Rybinsk Reservoir // *Water Resources.* — 2013. — Vol. 40, N 1. — P. 54—60.

Институт биологии внутренних вод РАН,
Борок, РФ

Поступила 07.03.18