

УДК 574.583(285.2):581

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

Учреждение РАН, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина,

п. Борок, 152742 Ярославская обл., Россия

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

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА *a* В ЕДИНИЦЕ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА (РОССИЯ)

Выполнен анализ содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона (хл. *a/B*) и определяющих его факторов в водохранилищах Волги. Выявлена тесная ($r^2 = 0,73$) линейная зависимость между биомассой (*B*) и содержанием хл. *a*, на основе которой получено уравнение для расчета биомассы: $B = (0,225 \pm 0,010)$ хл. *a*. Показана связь хл. *a/B* с абиотическими характеристиками водной толщи, таксономическим и размерным составом фитопланктона, отражающая сезонные изменения в отдельных водохранилищах и зональные изменения в каскаде.

Ключевые слова: фитопланктон, биомасса, хлорофилл *a*, хл. *a/B*, факторы среды, водохранилища Волги.

Введение

В гидроэкологических исследованиях биомассу фитопланктона определяют прямым микроскопическим подсчетом клеток или косвенно по содержанию фотосинтетических пигментов — хл. *a* или каротиноидов (Butterwick et al., 1982; Фоу, 1987). Использование разных методических подходов обуславливает необходимость получения переходных коэффициентов между рассматриваемыми показателями. Это объясняет интерес исследователей к изучению соотношения хл. *a* и биомассы водорослей. Несмотря на большое количество публикаций по содержанию хл. *a* в единице биомассы фитопланктона разнотипных водоемов (Минеева, Щур, 2012), для водохранилищ Волги такие данные немногочисленны. Они получены для Иваньковского и Куйбышевского водохранилищ (Пырина, 1966), для Куйбышевского (Экология ..., 1989) и Рыбинского водохранилищ (Елизарова, 1974), для Средней и Нижней Волги (Михеева, Бусько, 1975), но не охватывают волжский каскад целиком. В данной работе проведен сравнительный анализ содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона и определяющих его факторов в разных экологических условиях на примере водохранилищ Волги.

Материалы и методы

В работе использованы данные полевых наблюдений, полученные в водохранилищах Волги в июне 1990 и 1991 гг., августе 1989–1991 гг. и октябре 1990 г. Подробные сведения по Рыбинскому водхр., а также методика сбора и обработки данных опубликованы ранее (Минеева и др., 2013).

© Н.М. Минеева, Л.Г. Корнева, В.В. Соловьева, 2014

Отношение хл./Б (% сырой биомассы) рассчитывали по биомассе фитопланктона (Б) и содержанию хл. а (хл.), которые определяли в одной и той же пробе воды. Для статистической обработки использованы стандартные компьютерные программы. Достоверность различий хл./Б в зависимости от изменения факторов среды оценивали по критерию Стьюдента t , считая различия значимыми при $t > 1,96$ ($P < 0,05$).

Бассейн крупнейшей реки Европы Волги, протяженность которой составляет более 3530 км, расположен в различных природно-климатических зонах от южной тайги на севере до полупустыни на юге. В настоящее время река представляет собой каскад из восьми крупных относительно мелководных водохранилищ замедленного водообмена с площадью зеркала от 249 (Угличское) до 6150 км² (Куйбышевское). Средняя глубина водохранилищ с севера на юг увеличивается от 3,4 до 10 м. От Верхней к Нижней Волге также увеличиваются прозрачность (0,9–1,5 м) и общая сумма ионов (180–260 мг/л), а цветность воды снижается от 60 до 30 градусов (Волга ..., 1978; Litvinov et al., 2009). Волжские воды характеризуются достаточным для развития фитопланктона содержанием биогенных веществ (в среднем 0,88–1,32 мг/л общего азота, 70–140 мкг/л общего фосфора). Трофический статус водохранилищ в период исследований, оцененный по среднему содержанию хл. а, соответствовал мезотрофному для Угличского, Саратовского и Волгоградского (<10 мкг/л) водохранилищ, умеренно эвтрофному для Куйбышевского (10–15 мкг/л) и эвтрофному для Иваньковского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ (>15 мкг/л) (Минеева, 2004).

Результаты и обсуждение

Биомасса фитопланктона и содержание хл. а в водохранилищах Волги изменяются в широком диапазоне. Минимальная биомасса в период исследований составляла 0,19–0,46 мг/л, максимальная – от 5,7 (Волгоградское) до 15,5 мг/л (Чебоксарское). Основной вклад в биомассу в среднем для водоемов в начале лета и осенью вносили *Bacillariophyta* (от 66 до 97 %). В разгар лета их доля снижалась и 30–81 % суммарной биомассы составляли *Cyanophyta*. В ряде случаев при сохранении лидирующих позиций диатомовых (русловые Угличское и Саратовское водохранилища в 1989 и 1991 гг.) и/или при увеличении доли *Chlorophyta* более 10 % (Иваньковское, Угличское) относительное количество *Cyanophyta* в разгар лета не превышало 20 %. В самом южном Волгоградском водохр. вклад *Cyanophyta* оставался высоким и в октябре. В отдельные сроки отмечалось заметное обилие криптофитовых и динофитовых водорослей. Их средняя для водоема биомасса в сумме составляла 7–13 % в Угличском (август 1989 г.), Горьковском (июнь 1991 г.), Куйбышевском (август 1990 г., июнь 1991 г.), Саратовском и Волгоградском (август 1990 г.) водохранилищах (табл. 1), а на отдельных станциях достигала 30–40 %.

Содержание хл. *a* варьировало от минимальных 1,5–4,5 мкг/л до максимальных 15–30 мкг/л показателей в мезотрофных Угличском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах и до 77–150 мкг/л – в остальных. Средние для водоемов величины в начале июня составили 4,4–11,4 мкг/л, а в октябре 10,3–12,6 мкг/л в водохранилищах Средней Волги и менее 2 мкг/л на Нижней Волге. В августе средние показатели изменялись в более широких пределах: 5,7–14,5 мкг/л в Угличском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах; 18,2–33,6 мкг/л в Ивановском и Горьковском; 9,4–27,9 мкг/л в Чебоксарском и Куйбышевском (см. табл. 1). Диапазон наиболее часто встречаемых величин (42–47 % общего числа наблюдений) составил 1–5 мг/л для биомассы и 10–30 мкг/л для концентрации хл. *a*.

Содержание хл. *a* в единице биомассы изменялось от минимальных 0,05–0,28 до максимальных 1,25–5,19 величин. Около половины (48 %) всех значений хл./*B* находились в диапазоне 0,1–0,5 и 30 % величин в диапазоне 0,50–1,0. Предыдущими исследователями (Пырина, 1966; Елизарова, 1974; Михеева, Бусько, 1975; Экология ..., 1989) получены более низкие величины хл./*B*, максимальные показатели – 0,53–1,79. Это свидетельствует о наметившейся тенденции к росту величин хл./*B* волжского фитопланктона. Причиной может быть как изменение баланса крупно- и мелкоклеточных форм в сторону увеличения последних, так и наличие заметного количества зеленых водорослей (Корнева, 2009), характеризующихся повышенным клеточным содержанием хл. *a*. *Chlorophyta* – постоянный компонент фитопланктона Волги (см. табл. 1), их доля в суммарной биомассе фитопланктона на отдельных участках достигает 20–50 %. Рост величин хл./*B* на фоне многолетней изменчивости биомассы и концентрации хл. *a* четко прослеживается в Рыбинском вдхр. (Минеева и др., 2013).

В сезонном цикле пониженным содержанием хл. *a* в единице биомассы (средние для водохранилищ 0,05–0,11) характеризовался фитопланктон в начале июня в период интенсивного прогрева водной толщи и сезонной смены сообществ. В разгар лета диапазон величин хл./*B* был наиболее широким: средние величины изменялись от 0,16–0,29 до 0,64–0,93, осенние оставались высокими (0,33–0,85), но были более стабильными (см. табл. 1).

Между биомассой фитопланктона (*B*, мг/л) и содержанием хл. (мкг/л) в волжских водохранилищах прослеживается тесная линейная зависимость (см. рисунок), которая для всех данных ($n = 190$) аппроксимируется уравнением:

$$\text{хл.} = (3,23 \pm 0,14) B, r^2 = 0,73, F = 497. (1)$$

За пределы 95 %-ного доверительного интервала на графике выходят лишь пять из 190 точек. Они относятся к летнему периоду, объединяют станции с биомассой от 5,8 до 14,8 мг/л и высоким (от 53 до 84 мкг/л) содержанием хл. *a*. Линейная зависимость между хл. *a* и биомассой получена для многих пресноводных водоемов (Минеева, Щур, 2012) и, в частности, для сезонных изменений хл. *a* и биомассы в Рыбинском

Таблица 1

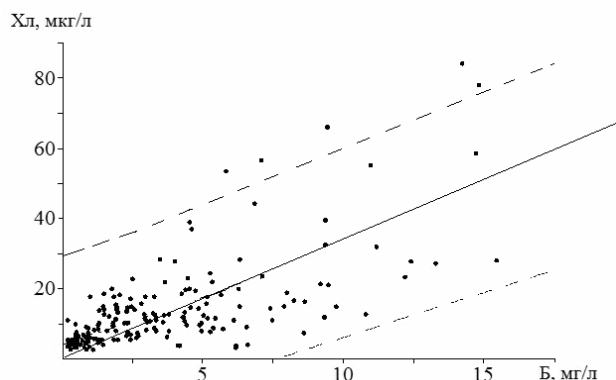
Содержание хлорофилла *a* и биомасса фитопланктона в водохранилищах волжского каскада

Водохранилище	Год, месяц	хл. <i>a</i> , мкг/л	Общая, мг/л	Биомасса					хл. <i>a</i> /Б, %
				<i>Vasillariophyta</i> , %	<i>Suaporhuta</i> , %	<i>Chlorophyta</i> , %	<i>Dinophyta</i> + <i>Striarophyta</i> , %	8	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Верхняя Волга									
Иваньковское ($r^2 = 0,60^*$)	1989, VIII	21,0 ± 11,7	5,62 ± 2,14	40,7 ± 11,4	37,6 ± 13,9	12,5 ± 7,1	3,4 ± 0,8	0,64 ± 0,32	
	1991, VIII	24,5 ± 10,5	5,33 ± 2,21	42,9 ± 8,3	21,6 ± 11,2	26,5 ± 7,7	3,6 ± 2,3	0,47 ± 0,04	
	1989, VIII	5,7 ± 1,5	1,00 ± 0,40	53,7 ± 11,0	7,3 ± 3,3	23,5 ± 7,1	7,4 ± 3,8	0,29 ± 0,15	
	1991, VIII	14,5 ± 5,1	3,97 ± 2,04	71,8 ± 5,2	10,8 ± 4,7	11,6 ± 3,7	2,6 ± 1,6	0,54 ± 0,05	
Средняя Волга									
Горьковское ($r^2 = 0,58$)	1990, VI	6,0 ± 1,2	1,14 ± 0,52	81,3 ± 5,6	2,0 ± 1,4	14,6 ± 5,4	0,2 ± 0,2	0,11 ± 0,02	
	VIII	18,2 ± 3,1	3,70 ± 1,07	19,4 ± 5,8	76,1 ± 7,0	2,8 ± 1,1	0,8 ± 0,5	0,55 ± 0,09	
	X	12,6 ± 1,6	4,73 ± 0,71	91,3 ± 1,5	7,9 ± 1,4	0,7 ± 0,3	0,0	0,33 ± 0,05	
	1991, VI	5,5 ± 0,3	0,89 ± 0,27	69,6 ± 7,2	1,3 ± 0,6	5,3 ± 1,2	11,6 ± 5,6	0,09 ± 0,01	
	VIII	31,9 ± 9,2	5,67 ± 0,82	17,0 ± 6,5	81,5 ± 6,6	1,3 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,34 ± 0,03	
	1989, VIII	27,9 ± 6,8	5,12 ± 1,44	46,2 ± 5,1	52,2 ± 5,5	1,2 ± 0,4	0,2 ± 0,1	0,61 ± 0,10	
Чебоксарское ($r^2 = 0,58$)	1990, VI	8,2 ± 1,6	2,55 ± 0,89	95,9 ± 2,4	0,1 ± 0,0	1,7 ± 0,5	1,1 ± 2,5	0,10 ± 0,03	
	VIII	10,1 ± 2,2	2,25 ± 0,75	66,3 ± 12,2	17,4 ± 13,6	10,5 ± 3,6	2,4 ± 1,4	0,58 ± 0,07	
	X	10,9 ± 1,2	3,91 ± 0,88	92,9 ± 1,4	5,9 ± 1,0	1,0 ± 0,5	0,0	0,37 ± 0,08	
	1991, VI	11,4 ± 3,1	2,53 ± 0,58	93,2 ± 1,2	0,1 ± 0,1	2,0 ± 0,6	2,2 ± 1,0	0,07 ± 0,02	
	VIII	24,7 ± 9,3	7,48 ± 2,35	56,3 ± 12,7	39,6 ± 13,2	3,3 ± 0,9	0,3 ± 0,3	0,37 ± 0,05	

Куйбышевское ($r^2 = 0,40$)	1989, VIII	16,6 ± 2,3	5,79 ± 0,97	66,6 ± 4,3	30,7 ± 4,6	1,2 ± 0,3	0,6 ± 0,2	0,32 ± 0,03
	1990, VI	6,5 ± 1,4	0,81 ± 0,21	96,6 ± 0,9	0,0	2,3 ± 0,5	0,4 ± 0,4	0,08 ± 0,01
	VIII	26,0 ± 11,5	1,41 ± 0,55	37,3 ± 10,6	37,9 ± 11,0	7,2 ± 1,5	8,5 ± 3,4	0,93 ± 0,16
	X	10,3 ± 2,5	2,38 ± 0,83	89,8 ± 2,6	9,0 ± 2,4	1,0 ± 0,3	0,0	0,45 ± 0,10
	1991, VI	4,4 ± 1,0	0,82 ± 0,15	65,6 ± 9,9	0,5 ± 0,2	6,9 ± 2,4	13,2 ± 6,4	0,05 ± 0,01
	VIII	9,4 ± 1,4	4,36 ± 0,48	64,7 ± 5,8	33,2 ± 5,8	0,9 ± 0,2	0,5 ± 0,3	0,26 ± 0,03
Нижняя Волга								
Саратовское ($r^2 = 0,40$)	1989, VIII	8,8 ± 0,9	3,82 ± 0,87	74,1 ± 7,9	22,3 ± 7,1	1,5 ± 0,4	0,9 ± 0,3	0,27 ± 0,04
	1990, VIII	13,4 ± 7,2	1,08 ± 0,18	16,4 ± 3,3	60,9 ± 7,4	7,0 ± 2,6	7,3 ± 3,2	0,59 ± 0,07
	X	1,6 ± 0,1	0,32 ± 0,04	84,3 ± 5,5	12,8 ± 4,3	1,7 ± 0,5	0,2 ± 0,2	0,55 ± 0,09
	1991, VIII	10,4 ± 2,0	7,66 ± 1,05	85,2 ± 4,5	13,6 ± 4,4	0,8 ± 0,3	0,2 ± 0,1	0,16 ± 0,02
Волгоградское ($r^2 = 0,67$)	1989, VIII	10,6 ± 1,8	2,76 ± 0,61	22,7 ± 6,0	70,1 ± 7,4	2,4 ± 0,7	2,2 ± 0,7	0,31 ± 0,04
	1990, VIII	10,0 ± 1,2	0,99 ± 0,30	28,9 ± 7,8	45,9 ± 11,8	5,4 ± 1,8	9,3 ± 6,9	0,72 ± 0,07
	X	1,4 ± 0,1	0,18 ± 0,02	52,6 ± 7,3	45,9 ± 7,7	1,4 ± 0,8	0,0	0,85 ± 0,16
1991, VIII	6,9 ± 1,9	3,18 ± 1,03	44,9 ± 8,2	52,2 ± 8,3	1,6 ± 0,4	0,6 ± 0,5	0,22 ± 0,01	

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 приведены средние со стандартной ошибкой значения; r^2 – коэффициент детерминации между биомассой и хлорофиллом.

и Шекснинском водохранилищах (Минеева и др., 2013). Коэффициенты детерминации между биомассой и хл. *a* (r^2) достоверны во всех водохранилищах волжского каскада (см. табл. 1).



Зависимость между содержанием хл. *a* и биомассой фитопланктона (*B*) в водохранилищах волжского каскада (пунктир – 95 %-ный доверительный интервал)

Основываясь на полученной зависимости (1), для ориентировочной оценки биомассы можно использовать уравнение (2). При концентрации хлорофилла от 1 до 100 мкг/л относительная погрешность расчета биомассы составляет $\pm 4,4$ %.

$$B = (0,225 \pm 0,010) \text{ хл.}, n = 190, r^2 = 0,73, F = 497. (2)$$

Вариабельность хл. *a/B* в природных условиях связывают с факторами среды и составом сообществ. Большинство факторов неотделимо друг от друга, что затрудняет оценку их воздействия на хл./*B*. Так, поступление солнечной радиации и, соответственно, температура воды меняются в течение суток. Они напрямую связаны с сезоном года, а более масштабно – с географической широтой. Анализ влияния внешних условий на фитопланктон Волги представляет особенный интерес, поскольку формирование среды обитания альгоценозов в волжском каскаде в значительной степени определяется географической зональностью.

Связь хл. *a/B* с температурными и световыми условиями, биомассой и составом фитопланктона, как и для их сезонных изменений в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах (Минеева и др., 2013), с определенными вариациями проявляется в масштабах всего каскада. Как и в отдельных водохранилищах, минимальные показатели хл. *a/B* получены при температуре ниже 10 °С, максимальные – в интервале 10–15 °С, а выше 15 °С величины хл. *a/B* снижаются (табл. 2). Эти изменения достоверны по критерию Стьюдента, однако они могут быть связаны не только с непосредственным температурным влиянием, но и с особенностями состава сообществ.

Таблица 2

Изменение отношения хл. *a/B* по градиенту абиотических факторов, концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона

Фактор	Пределы	хл./Б, %	Фактор	Интервал	хл./Б, %
Температура, °С	5–10	0,32 ± 0,04	Общая биомасса, мг/л	<0,5	1,17 ± 0,10
	10–15	0,90 ± 0,08		0,5–1	0,66 ± 0,05
	15–20	0,51 ± 0,05		1–3	0,51 ± 0,03
	>20	0,52 ± 0,04		3–5	0,38 ± 0,04
Прозрачность, м	0,5–1,0	0,55 ± 0,12	<i>Baillariophyta</i> , % общей биомассы	5–10	0,27 ± 0,02
	1,0–1,5	0,65 ± 0,10		>10	0,21 ± 0,04
	1,5–2,0	0,47 ± 0,06		<10	0,47 ± 0,06
	>2	0,56 ± 0,11		10–50	0,59 ± 0,04
Цветность, град.	<50	0,52 ± 0,07	50–70	50–70	0,50 ± 0,05
	50–100	0,76 ± 0,08		70–90	0,57 ± 0,08
				>90	0,54 ± 0,07
				<10	0,62 ± 0,05
Электропроводность, мСим/см	<200	0,62 ± 0,07	<i>Cyanophyta</i> , % общей биомассы	10–50	0,52 ± 0,05
	200–250	0,83 ± 0,11		50–90	0,49 ± 0,04
	250–300	0,51 ± 0,05		>90	0,35 ± 0,07
	>300	0,45 ± 0,10		1–5	0,36 ± 0,03
Общий азот, мг/л	0,7–1,0	0,27 ± 0,06	<i>Chlorophyta</i> , % общей биомассы	5–10	0,60 ± 0,04
	1,0–1,2	0,48 ± 0,08		10–20	0,82 ± 0,10
	1,2–1,5	0,57 ± 0,08		>20	0,81 ± 0,10
	>1,5	0,84 ± 0,22		<1	0,37 ± 0,03
Общий фосфор, мкг/л	50–100	0,43 ± 0,07	<i>Cryptophyta</i> + <i>Dinophyta</i> , % общей биомассы	1–5	0,46 ± 0,03
	100–150	0,52 ± 0,07		5–10	0,79 ± 0,09
	150–200	0,73 ± 0,21		10–20	0,84 ± 0,08
				>20	0,93 ± 0,09
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	<5	0,73 ± 0,06	<i>N/B*</i> , отн. ед.	<1	0,32 ± 0,06
	5–10	0,56 ± 0,07		1–5	0,57 ± 0,05
	10–20	0,51 ± 0,10		5–10	0,58 ± 0,07
	20–50	0,40 ± 0,03		10–20	0,67 ± 0,08
				>20	0,70 ± 0,22

* *N/B* – соотношение численность/биомасса.

Характеристиками подводных световых условий служат прозрачность и цветность воды. Максимальные значения хл. *a/B* получены при показателях прозрачности 1,0–1,5 м, близких к средним для водохранилищ, что может соответствовать области светового насыщения. При более низкой, как и при более высокой прозрачности, отмечается незначительное снижение значения хл. *a/B*. Однако изменения показателей отношения хл. *a/B* с ростом прозрачности не являются значимыми, в отличие от изменений, связанных с цветностью. В мезозумных водах при цветности выше 50 градусов отмечается рост величин хл. *a/B* по сравнению с таковыми в менее окрашенных водах (см. табл. 2). Это подтверждает двойное воздействие на фитопланктон

гуминовых соединений, которые не только ухудшают подводные световые условия, меняя спектральный состав света и уменьшая глубину трофогенного слоя, но и стимулируют развитие растительных клеток (Guminski, 1983). Значимое снижение показателей хл. a/B происходит с ростом минерализации при электропроводности выше 250 мкСим/см. В волжском каскаде рассмотренные показатели, во многом определяющие условия развития фитопланктона, четко меняются с севера на юг в зависимости от особенностей водосбора водохранилищ и объема боковой приточности. Исходя из этого, можно предположить, что изменения отношения хл./ B , имеющие тенденцию к снижению в водах с более высокой прозрачностью, более низкой цветностью и повышенной минерализацией, в определенной степени связаны с географической зональностью и формированием стока Волги.

Положительное влияние биогенов на отношение хл. a/B , отмеченное исследователями (Трифонова, 1979; Ahlgren, 1970), в волжском каскаде, на первый взгляд, проявляется достаточно четко: хл. a/B увеличивается с ростом и общего азота, и общего фосфора (см. табл. 2). Однако эти изменения значимы лишь при росте $N_{\text{общ}}$ до 1 мг/л и недостоверны во всех остальных случаях, что, вероятно, обусловлено высоким, не лимитирующим развитие фитопланктона, содержанием биогенов в водохранилищах Волги (Минеева, 2004), что считается типичным для речных систем (Vannote et al., 1980)

Анализ связи с развитием фитопланктона показывает, что хл. a/B плавно снижается с ростом биомассы и изменения достоверны в интервале от 1 до 10 мг/л (см. табл. 2). Уменьшение значения хл. a/B при высокой биомассе отмечено для озера Красного (Трифонова, 1976), для Рыбинского (Елизарова, 1974) и Братского (Первичная ..., 1983) водохранилищ. Максимальные показатели отношения хл. a/B соответствуют биомассе менее 0,5 мг/л, отражая влияние таксономической и размерной структуры сообществ. Отмечается также снижение этого показателя с ростом концентрации хлорофилла, но оно незначимо во всем диапазоне.

Состав фитопланктона в водоемах умеренной зоны, по мнению многих авторов, не оказывает существенного влияния на хл. a/B (Елизарова, 1974; Трифонова 1979; Курейшевич, 1983; Ahlgren, 1970; Nicholls, Dillon, 1978; Desortova, 1981). Однако в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах нами выявлено достоверное снижение показателя хл. a/B с ростом вклада в суммарную биомассу водорослей одного из доминирующих отделов (*Bacillariophyta* или *Cyanophyta*), которые также являются основными доминантами всего волжского фитопланктона. В масштабах каскада при разнообразии внешних условий получается несколько иная ситуация. Показатели хл. a/B мало меняются во всем диапазоне относительной биомассы диатомей, но достоверно снижаются с ростом относительного обилия *Cyanophyta*. Значимый рост отношения хл. a/B , что соответствует также данным других авторов

(Елизарова, 1974; Курейшевич, 1983; Курейшевич, Пахомова, 1989; Щур, 2006), прослеживается с увеличением биомассы зеленых водорослей более 5 % общей биомассы, что обусловлено повышенным содержанием пигмента в их клетках. Аналогичными изменениями этого отношения сопровождается также рост относительного обилия динофитовых и криптофитовых водорослей от 5 % и выше. Изменения отношения хл. *a/B* с увеличением доли каждого из этих отделов однотипны, поэтому в табл. 2 приведены средние показатели. Данные об изменчивости отношения хл. *a/B* этих таксономических групп противоречивы (Ahlgren, 1970; Moustaka-Gouni, 1989; Felip, Catalan, 2000; Vuchasa et al., 2005), что, вероятно, связано с вариабельностью их размерного состава.

Известно, что отношение хл. *a/B* у мелких форм выше, чем у крупных, и разница может достигать двух порядков (Щур, 2006). Для волжского фитопланктона (Корнева, 1993) с ростом размера клеток четко прослеживается снижение отношения хл. *a/B* как для непосредственного показателя размерной структуры – среднеценотического объема, так и для косвенного – отношения численность/биомасса (*N/B*). Максимальное содержание хлорофилла в единице биомассы получено для альгоценоза со средним размером клеток менее 1000 мкм³, минимальное – более 3000 мкм³ или при отношении *N/B*, соответственно, более 20 и менее 1 (табл. 2, 3).

Таблица 3

Условия развития разноразмерного фитопланктона в водохранилищах Волги

Показатель	Размерная фракция, мкм ³			
	< 1000	1000–2000	2000–3000	3000–6000
хл. <i>a/B</i> , %	0,95 ± 0,12	0,74 ± 0,06	0,33 ± 0,04	0,26 ± 0,04
Температура °С	17,1 ± 0,7	18,4 ± 0,3	18,3 ± 0,4	18,5 ± 0,4
Прозрачность, м	1,1 ± 0,0	1,1 ± 0,0	1,2 ± 0,1	1,3 ± 0,1
Цветность, градусы	56 ± 2	52 ± 1	48 ± 3	39 ± 1
Электропроводность, мкСим/см	216 ± 9	242 ± 6	266 ± 11	290 ± 7
Общий азот, мг/л	1,28 ± 0,09	1,10 ± 0,03	0,91 ± 0,05	0,78 ± 0,08
Общий фосфор, мкг/л	140 ± 12	116 ± 4	104 ± 4	105 ± 9

Анализ условий, при которых предпочтительно развивается та или иная размерная группа, показывает, что мелкоклеточный фитопланктон с более высоким показателем отношения хл. *a/B* тяготеет к менее минерализованным окрашенным водам с повышенным содержанием органических (цветностью) и биогенных веществ. Фактически это соответствует как сезонным изменениям гидрохимического режима водохранилищ, так и зональным изменениям цветности и электропроводности в волжском каскаде (Litvinov et al., 2009). Различия

температурных условий и прозрачности для размерных групп незначительны (табл. 3).

Выводы

Сопряженный анализ биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла в планктоне водохранилищ Волги показал тесную линейную связь между этими показателями. Средние показатели для водохранилищ хл. a/B сопоставимы с данными 1960-х 1970-х гг., а более высокие максимальные величины свидетельствуют о наметившемся росте отношения хл. a/B волжского фитопланктона. Снижение этого показателя прослеживается в водах с более высокой прозрачностью, более низкой цветностью и повышенной минерализацией, что соответствует изменчивости абиотических условий в каскаде, связанной с географической зональностью. По отношению к таксономическому составу выявлено снижение хл. a/B при высоком относительном обилии *Cyanophyta* и увеличение хл. a/B с ростом относительной биомассы *Chlorophyta*, *Dinophyta* и *Cryptophyta*. По отношению к размерному составу прослеживается снижение показателей хл. a/B с увеличением среднеценотического размера клеток. Максимальными показателями отношения хл./ B характеризуется мелкоклеточная (менее 1000 мкм³) фракция фитопланктона при отношении N/B более 20, которая предпочитает менее минерализованные окрашенные воды с повышенным содержанием органических (цветностью) и биогенных веществ, что соответствует как сезонным изменениям гидрохимических характеристик в водохранилищах, так и их зональным изменениям в каскаде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волга и ее жизнь / Под ред. Н.В. Буторина, Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – Л.: Наука, 1978. – 348 с.
- Елизарова В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. – Рыбинск: ИБВВ РАН, 1974. – С. 46–66.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. – С.Пб.: Гидрометеоздат, 1993. – С. 50–113.
- Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – С.Пб.: Ин-т озероведения РАН, 2009. – 48 с.
- Курейшевич А.В. Пигменты фитопланктона и факторы, влияющие на их содержание в водоеме (на примере днепровских водохранилищ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев: Ин-т гидробиологии АН УССР, 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.

- Минеева Н.М.* Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. — М.: Наука, 2004. — 156 с.
- Минеева Н.М., Щур Л.А.* Содержание хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона (Обзор) // Альгология. — 2012. — **22**(4). — С. 441–456.
- Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Соловьева В.В.* Сезонная и многолетняя динамика содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона Шекснинского и Рыбинского водохранилищ (Россия) // Там же. — 2013. — **23**(2). — С. 150–166.
- Михеева Т.М., Бусько С.А.* К изучению фитопланктона Волги и его продукционных особенностей // Вод. рес. — 1975. — (1). — С. 101–109.
- 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 // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. — М.; Л.: Наука, 1966. — С. 249–270.
- Трифонова И.С.* Фитопланктон и его продукция // Биологическая продуктивность озера Красного. — Л.: Наука, 1976. — С. 69–104.
- Трифонова И.С.* Состав и продуктивности фитопланктона озер Карельского перешейка. — Л.: Наука, 1979. — 168 с.
- Щур Л.А.* Структура и функциональные характеристики бактерио- и фитопланктона в экосистемах водоемов разного типа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Красноярск: Гос. аграр. ун-т, 2006. — 31 с.
- 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**(2). — P. 353–396.
- 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**(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**(1). — P. 69–79.
- Desortova B.* Relationship between chlorophyll-*a* concentration and phytoplankton biomass in several reservoir in Czechoslovakia // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. — 1981. — **66**(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**(1). — P. 91–105.
- Foy R.H.* A comparison of chlorophyll-*a* and carotenoid concentrations as indicator of algal volume // Freshwat. Biol. — 1987. — **17**(2). — P. 237–250.
- Guminski S.* Outline of the history of studies of the effect of humic compounds on algae // Oceanologia. — 1983. — **17**. — P. 9–18.

- Litvinov A.S., Mineeva N.M., Papchenkov V.G. et al.* Volga River Basin // Rivers Europe. – Amsterdam: Elsevier, 2009. – P. 23–57.
- Moustaka-Gouni M.* Temporal and spatial distribution of chlorophyll *a* in Lake Volvi, Greece // Arch. Hydrobiol. Suppl. – 1989. – **82**(4). – P. 47–185.
- Nicholls K.H., Dillon P.J.* An evaluation of phosphorus – chlorophyll – phytoplankton relationship for lakes // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. – 1978. – **63**(2). – P. 141–154.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1980. – **37**(1). – P. 130–137.

Поступила 24 мая 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,
Settle of Borok, Nekouz District, 152742 Yaroslavl Region, Russia
e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru, korneva@ ibiw.yaroslavl.ru

CHLOROPHYLL CONTENT PER UNIT OF PHYTOPLANKTON BIOMASS IN THE VOLGA RIVER RESERVOIRS

A comparative analysis of chlorophyll *a* content per phytoplankton biomass unit (chl. *a/B*) and the factors that influence it in reservoirs of the Volga River was made. The close linear relationship between biomass and chl. *a* ($r^2 = 0.73$) provides an equation for estimating biomass: $B = (0.225 \pm 0.010)$ chl. *a*. Dependence on abiotic characteristics of waterbody, the taxonomic and size composition of phytoplankton, testify the seasonal changes of chl. *a/B* in reservoirs and zonal changes in the cascade.

К e y w o r d s : phytoplankton, biomass, chlorophyll, chl. *a/B*, environmental factors, Volga River reservoirs.