

Фотосинтетические пигменты

УДК: 574.583(28):581

СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (2015–2019 гг.)

Н. М. Минеева, И. В. Семадени

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: mineeva@ibiw.ru
Поступила в редакцию 31.08.2020

В мае–октябре 2015–2019 гг. получены новые данные о содержании хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища, продолжающие ряд многолетних наблюдений. В работе использован флуоресцентный метод, позволяющий определять суммарное количество пигмента ($\Sigma\text{Хл}$) по его содержанию у цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей (Хл_{Cyan} , $\text{Хл}_{\text{Вас}}$, Хл_{Chl} , соответственно). Эти таксоны вносят основной вклад в $\Sigma\text{Хл}$, который меняется в межгодовом и сезонном аспекте. В разные годы среднее содержание $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ составило 2.4–6.6 мкг/л или 24–50% фонда $\Sigma\text{Хл}$, Хл_{Cyan} – 3.1–10.9 мкг/л (50–70%), Хл_{Chl} – 0.3–1.2 мкг/л (3–12%). Распределение $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ в толще воды в основном равномерное, количество Хл_{Cyan} снижается с глубиной. При среднем за вегетационный сезон содержании $\Sigma\text{Хл}$ 14.8±1.0, 13.0±1.3, 7.8±0.6, 13.6±1.6 и 11.9±1.0 мкг/л соответственно в 2015–2019 гг. трофический статус водохранилища менялся от умеренно эвтрофного до мезотрофного.

Ключевые слова: хлорофилл, фитопланктон, флуоресцентный метод, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-11-27

ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтетические пигменты широко используют в продукционной гидробиологии при изучении автотрофного звена водных экосистем. Пигментные характеристики обладают высокой информативностью и считаются универсальными эколого-физиологическими показателями обилия и фотосинтетической активности альгоценозов, а также экологического статуса водных объектов. Определение пигментов признано полезным инструментом для исследования многолетних трендов в развитии фитопланктона и оценки состояния пресных, морских и океанических вод. Многолетние ряды получены для многих водоемов мира [Ruggiu et al., 1998; Kangur et al., 2002; Chen et al., 2003; Babanazarova, Lyashenko, 2007; Canfield et al., 2018; Lamont et al., 2019; Gao et al., 2020 и др.].

Исследования растительных пигментов в воде Рыбинского водохранилища проводятся в ИБВВ РАН с середины XX века. Многолетние данные, полученные спектрофотометрическим методом [SCOR-UNESCO, 1966], позволили подробно изучить сезонную и межгодовую динамику пигментов, ее связь с региональными и глобальными факторами среды [Фитопланктон..., 1999 (Fitoplankton..., 1999); Экологические..., 2001 (Ekologicheskiye...,

2001); Сигарева и др., 2016 (Sygaryova et al., 2016); Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)].

В 2009 г. мы начали дополнительно использовать флуоресцентный метод, позволяющий проводить определение хлорофилла непосредственно в природной воде, оценивать ряд характеристик фитопланктона без воздействия на его целостность и оперативно анализировать большой объем материала [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)]. На основе этих данных определен вклад основных отделов водорослей в суммарное содержание хлорофилла, выявлены особенности их распределения в толще воды, оценен интервал температуры, благоприятной для развития синезеленых (цианопрокариот) и диатомовых водорослей.

Исследования последних лет с контрастными гидроклиматическими условиями позволили получить новые данные о сезонной и межгодовой динамике хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища с оценкой вклада основных отделов водорослей в суммарное содержание пигмента. Анализ этих данных, которые продолжают и дополняют многолетний ряд наблюдений, является целью настоящей работы. При интерпретации данных мы будем придерживаться логики изложения предыдущей статьи [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран на шести стандартных станциях Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища (рис. 1) в июне–сентябре 2015 г. и мае–октябре/ноябре 2016–

2019 гг. с периодичностью 1–2 раза в месяц. Пробы отбирали метровым батометром Элгморка из трех слоев водной толщи: 0–2 м (фотическая зона), 2–6 м (до средней глубины во-

дохранилища), 6 м–дно (придонный слой). За период исследования выполнено 230 наблюдений на станциях водохранилища и собрано около 640 проб для анализа пигментов.

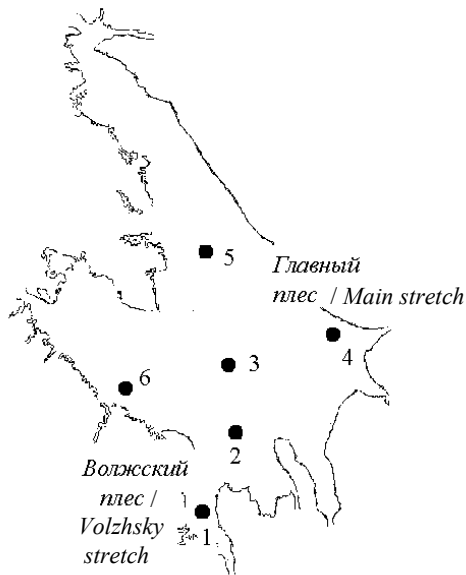


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением станций наблюдения. Цифры – номера станций: Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово – 1–6, соответственно.

Fig. 1. Schematic map of the Rybinsk Reservoir with the location of observation stations. Figures – station numbers: Koprino, Mologa, Navolok, Izmailovo, Sredny Dvor, Breitovo – 1–6, respectively.

Хлорофилл определяли в природной воде флуоресцентным методом, который позволяет оценивать суммарное количество пигмента ($\Sigma\text{Хл}$) по его содержанию у основных представителей пресноводного фитопланктона – синезеленых (цианопрокариот), диатомовых и зеленых водорослей ($\text{Хл}_{\text{Суан}}$, $\text{Хл}_{\text{Вас}}$, $\text{Хл}_{\text{Сhl}}$ соответственно) [Гольд и др., 1986 (Gol'd et al, 1986)]. Флуоресценцию хлорофилла измеряли на стационарном флуориметре ПФЛ-3004, изготовленном в Красноярском госуниверситете. Процедура анализа описана ранее [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)]. Флуоресцентное определение хлорофилла хорошо совпадает с результатами стандартного спектрофотометри-

ческого метода [Минеева, Мухутдинов, 2017 (Mineeva, Mukhutdinov, 2017)]. Концентрацию $\Sigma\text{Хл}$ в столбе воды рассчитывали как среднее арифметическое для трех слоев водной толщи, из которых отбирали пробы.

Расчет средних показателей, их погрешностей, коэффициентов корреляции и вариации, построение графиков выполнены с помощью стандартных программных пакетов для персонального компьютера. Различия средних величин оценивали по критерию Стьюдента и считали достоверными при его значениях, превосходящих табличные при 95%-ном уровне значимости.

Данные по температуре, прозрачности и цветности воды на станциях наблюдения любезно предоставлены сотрудниками лаб. гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН. Объемы притока и уровень водохранилища в период исследований рассчитаны нами по данным сайта РусГидро <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date>.

Рыбинское водохранилище (третья ступень волжского каскада) расположено в подзоне южной тайги ($58^{\circ}00'–59^{\circ}05'$ СШ, $37^{\circ}28'–39^{\circ}00'$ ВД) и относится к крупным относительно мелководным водоемам замедленного водообмена (площадь зеркала 4500 км^2 , средняя глубина 5.6 м, средний коэффициент условного водообмена 1.9 год^{-1}). Акваторию водохранилища подразделяют на четыре разнородных участка (плеса), занятых водными массами со специфическими гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками. Три плеса расположены по затопленным руслам основных притоков – рек Волга, Молога и Шексна, сток которых формируется под влиянием различающихся природно-климатических условий и освоенности водосборного бассейна. Речные воды постепенно трансформируются в водную массу собственно водохранилища, занимающую его обширную озеровидную центральную часть – Главный плес [Рыбинское..., 1972 (Rybinskoje..., 1972)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие фитопланктона в значительной степени зависит от гидрометеорологических условий. Годы наблюдения относятся к многоводным и в многолетнем ряду в целом характеризуются как теплые, однако вегетационные периоды различаются погодными особенностями [Доклад..., 2016–2020 (Doklad..., 2016–2020)]. К наиболее теплым относятся 2018 г., а также, несмотря на холодную осень, – 2015 и 2016 гг. с годовой суммой осадков близкой к норме. Наиболее холодным и дождливым

был 2017 г. Объем поверхностного притока за май–октябрь составил $14.2–29.9 \text{ км}^3$, средний уровень водохранилища – $100.32–101.63 \text{ м}$ БС при наибольших показателях в 2017 г. При увеличении продолжительности безледного периода в условиях глобального потепления [(Структура..., 2018 (Struktura..., 2018))] вскрытие водохранилища происходило раньше средних сроков в 2015 и 2019 гг., а наступление ледостава позже нормы в 2015, 2017 и 2019 гг.

Остальные даты начала и окончания безледного периода близки к средним. Прогрев водной толщи зависит от климатических условий. Температура воды в мае–октябре 2016–2019 гг. близка к средней многолетней (13.6°C), а в 2015 г. превышала ее. Максимальная летняя температура в основном составляла 19.6–23.5°C, а в 2018 г. достигала 25°C. Прозрач-

ность воды, которая служит показателем подводных световых условий, а также цветность характеризовались типичными для водохранилища величинами [Экологические..., 2001 (Ekologicheskiye..., 2001)]. Максимальная прозрачность отмечена в 2019 г., максимальная цветность – в дождливом 2017 г. (табл. 1).

Таблица 1. Температура, прозрачность и цветность воды на станциях Рыбинского водохранилища в период исследования

Table 1. Temperature, transparency, and color of water at the stations in the Rybinsk reservoir during the study period

Год, период наблюдения Year, observation period	Температура, °C Temperature, °C			Прозрачность, м Transparency, m		Цветность, град Color, degree	
	Пределы Limits	Средняя Mean		Пределы Limits	Средняя за V–X Mean for V–X	Пределы Limits	Средняя за V–X Mean for V–X
		VI–VIII	V–X				
2015, 17 V–17 IX	11.8–19.6	17.4±0.4	15.5±0.5	0.7–1.8	1.11±0.07	35–55	41±2
2016, 6 V–2 XI	1.1–23.5	21.2±0.5	13.9±0.9	0.7–2.1	1.12±0.04	40–140	57±3
2017, 12 V–10 X	4.4–20.6	17.7±0.4	13.4±0.6	0.8–1.7	1.20±0.03	60–140	84±2
2018, 18 V–9 XI	3.5–25.0	21.0±0.4	13.4±0.9	0.5–2.1	1.09±0.04	40–100	61±2
2019, 7 V–31 X	5.8–19.8	18.3±0.2	14.0±0.7	0.7–2.1	1.36±0.04	35–90	52±2

В период исследования содержание ΣХЛ изменялось в широких пределах. Минимальные величины (<1–3 мкг/л) составили ~20% общего числа наблюдений, максимальные, обычно отмечаемые в эвфотной зоне, в разные годы варьировали от 30 до >100 мкг/л. Высокие концентрации пигмента, которые в небольшом количестве регистрировались в водохранилище и раньше, единичны (<1% величин), а доля низких величин увеличилась. Наибольшей частотой встречаемости (73.6%) характеризовался диапазон концентраций 10–30 мкг/л (рис. 2), который в предыдущие годы составлял менее половины выборки [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)].

Сезонная динамика ΣХЛ, отражающая динамику биомассы фитопланктона, различалась в разные годы (рис. 3). В первой половине мая прогрев водной массы зависит от региональных погодных условий. В этот период снижается объем притока, завершается весеннее поступление аллохтонных веществ, но продолжается интенсивное поступление солнечной энергии. Согласно многолетним данным, весенний максимум хлорофилла в Волжском плесе формируется при более высокой температуре, чем в Главном [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)].

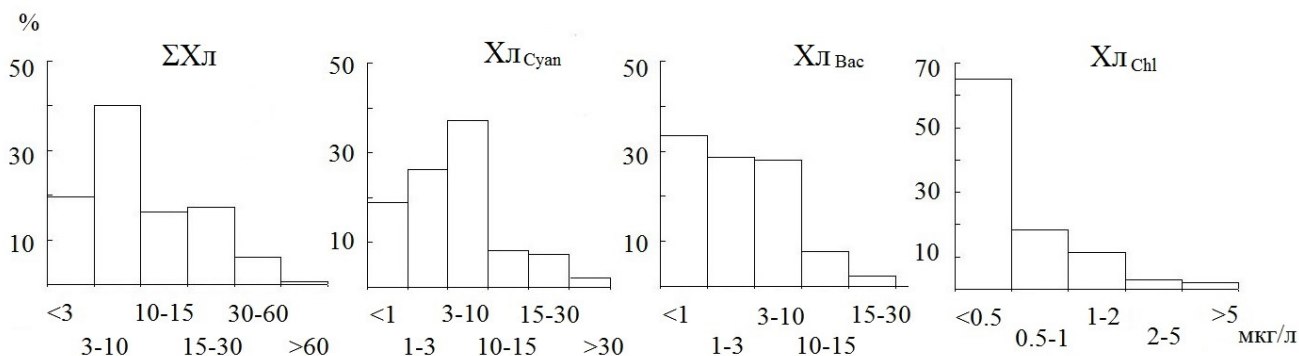


Рис. 2. Частота встречаемости концентраций ΣХЛ, ХЛ_{Сяан}, ХЛ_{Вас} и ХЛ_{СН} в Рыбинском водохранилище в 2015–2019 гг. (% общего числа наблюдений $n = 647$).

Fig. 2. Occurrence rate of ΣChl, Chl_{Cyan}, Chl_{Bac}, and Chl_{Chl} concentrations in the Rybinsk reservoir in 2015–2019 (% of the total observation number $n = 647$).

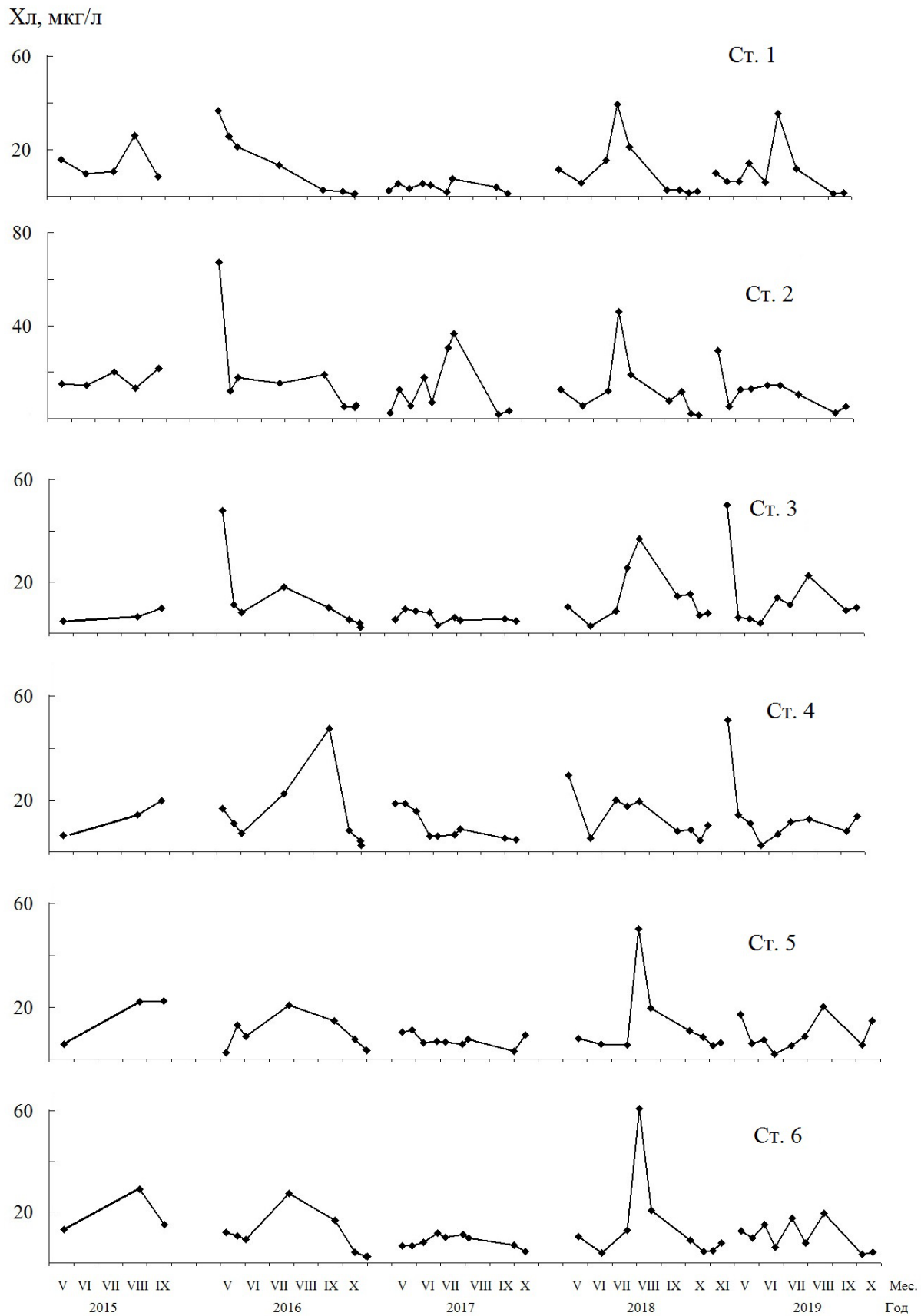


Рис. 3. Сезонная динамика Σ Хл на станциях 1–6 в 2015–2019 гг. (средние для водной толщи величины).

Fig. 3. Seasonal dynamics of Σ Chl at stations 1–6 in 2015–2019 (mean values for the water column).

В годы наблюдения в Волжском плесе температура воды менялась от 7–11°C в первой декаде мая (2016, 2017, 2019 гг.) до 13–16°C во второй декаде мая (2015, 2018 гг.). Высокое содержание ΣХл (30–67 мкг/л) отмечено на обеих станциях плеса в 2016 г. и на ст. 2 в 2019 г., более низкое (11–16 мкг/л) – в 2015 и 2018 гг., а в 2017 г. весенний максимум ΣХл не зафиксирован. В Главном плесе высокие концентрации пигмента (~50 мкг/л) получены при температуре 6–7°C в 2016 и 2019 гг., более низкие (15–30 мкг/л) при 10–12°C в 2016 и 2018 гг., а также при <5°C в 2017 г. На этом фоне выделяется ст. 6 в западной части водохранилища, где температурные характеристики и концентрация ΣХл (10–12 мкг/л) были такими же, как на станциях Волжского плеса.

Весенний максимум сменялся раннелетней депрессией (рис. 3), во время которой меняется видовой состав фитопланктона. В конце мая–июне температура воды на волжских станциях по-прежнему выше, чем в Главном плесе. При прогреве до 10–15°C содержание ΣХл в основном составляло 3–10 мкг/л. Такие же величины наблюдались в этот период и при температуре 16–19°C в начале июня 2016 и 2019 гг. Максимальные (>20 мкг/л) отмечены в 2016 г. на ст. 1, на которой в 2017 г. они оставались низкими до начала июля.

В разгар лета содержание ΣХл обычно достигает максимального и сохраняется высоким на протяжении длительного периода вегетации летнего фитопланктона [Минеева, 2004, 2016 (Mineeva, 2004, 2016)]. В Волжском плесе такие концентрации ΣХл отмечены в июле–августе, а в Главном плесе – и в сентябре (рис. 3). Летний сезон в годы исследования характеризовался контрастной температурой воды, которая только в 2016 и 2018 гг. превышала 20°C. Эти периоды характеризовались максимальным содержанием ΣХл в водной толще: 35–60 мкг/л на отдельных станциях, 20–40 мкг/л в среднем для водохранилища. В остальные годы при 16.6–19.9°C высокие концентрации ΣХл были единичными (на ст. 2 в 2017 г., на станциях 3, 5, 6 в 2019 г.), и средние изменялись в основном от 10 до 18 мкг/л.

В многолетней динамике фитопланктона, отражающей вариации трофического состояния водохранилища, меняется соотношение весенних и летних показателей [Минеева, 2004, 2016 (Mineeva, 2004, 2016)]. Продолжительный летний подъем ΣХл, при котором концентрации были выше весенних, отмечен на всех станциях только в 2018 г. В 2016 г. он наблюдался в Главном плесе (ст. 4–6), в 2017 г. – на ст. 2, в 2019 г. – на станциях 1 и 5. В ос-

тальных случаях летние величины были ниже, чем весной, а в 2017 г. на пяти из шести станций летний максимум не прослеживался (рис. 3).

В сентябре при температуре воды 13–15°C в 2015 и 2016 гг. сохранялись концентрации ΣХл характерные для летнего максимума (в среднем 16–18 мкг/л). В 2015 г. они мало менялись по акватории водохранилища, в 2016 г. снижались до 2 мкг/л на ст. 1, но достигали 48 мкг/л на ст. 4. В 2017 г. на всех станциях получены низкие величины (в среднем ~4 мкг/л). В первой и второй декаде октября при температуре воды 7–10°C среднее для водохранилища содержание ΣХл изменялось в пределах 5–8 мкг/л. Небольшой подъем до 10–15 мкг/л отмечен локально на станциях 3–5 в 2018 и 2019 гг. При дальнейшем снижении температуры воды до 2–5°C концентрация ΣХл в разные годы составляла 3–6 мкг/л, а в 2018 г. в Главном плесе достигала 7–10 мкг/л (рис. 3).

Сезонный ход среднего для водной толщи содержания ΣХл соответствует его динамике в отдельных слоях. Подтверждением служат высокие коэффициенты корреляции между этими показателями. Только в 2018 г. при обычном для летнего сезона развитии цианопрокариот, не наблюдавшемся в остальные годы, динамика ΣХл в придонной воде и фотической зоне связана слабее (табл. 2).

Обширная открытая акватория и небольшие глубины, способствующие частому ветровому перемешиванию и гомотермии, предполагают равномерное распределение водорослей в толще воды. Однако в действительности оно не всегда однородно, несмотря на тесную связь между содержанием хлорофилла в слоях водного столба. За весь пятилетний период концентрации ΣХл в эвфотной зоне (0–2 м) лишь в 64% из 230 наблюдений были такими же, как в слое 2–6 м и в 36% – как в слое 6 м–дно. Разница в 2–8 раз отмечена соответственно в 34 и 52% случаев, более высокая разница единична для двух верхних слоев и немногочисленна (8%) для фотического и придонного. Соотношение ΣХл в слоях 2–6 м и 6 м–дно аналогично: для половины наблюдений получены близкие величины, для 43% они различаются в 2–8 раз, для 7% – более существенно. При выявленных различиях происходит снижение содержания ΣХл с глубиной, хотя изредка в эвфотной зоне оно ниже, чем в более глубоких слоях. Такое же распределение хлорофилла наблюдалось ранее нами [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)] и И.Л. Пыриной [Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)].

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между содержанием хлорофилла в слоях водной толщи Рыбинского водохранилища в годы исследования**Table 2.** Correlation coefficients between chlorophyll content in the layers of water column in the Rybinsk reservoir during the study years

Год Year	Слой Layer	0–2 м 0–2 m	2–6 м 2–6 m	6 м–дно 6 m–bottom	Слой Layer	2–6 м 2–6 m	6 м–дно 6 m–bottom	Слой Layer	6 м–дно 6 m–bottom
2015		0.95	0.93	0.90		0.83	0.74		0.77
2016	0 м–дно 0 м– bottom	0.93	0.94	0.88	0–2 м 0–2 м	0.82	0.68	2–6 м 2–6 м	0.88
2017		0.93	0.96	0.91		0.85	0.74		0.85
2018		0.94	0.89	0.59		0.72	0.33		0.74
2019		0.89	0.95	0.91		0.77	0.63		0.92

В обобщенном виде эту тенденцию отражают среднегодовые концентрации $\Sigma\text{Хл}$ на станциях (табл. 3). Снижение $\Sigma\text{Хл}$ в слое 2–6 м более чем в 1.5 раза по сравнению с эвфотной зоной отмечено в 11 из 30 случаев. Во все годы выявлены различия $\Sigma\text{Хл}$ в фотическом и придонном слоях, наиболее существенные – в 2018 г. Разница между слоями 0–2 и 2–6 м статистически значима только на станциях 3 и 5 в 2017 г.; между слоями 2–6 м и 6 м–дно – на станциях 1, 6 (2017 г.) и ст. 2 (2018 г.); между слоями 0–2 м и 6 м–дно – чаще: на станциях 1, 5, 6 (2017, 2019 гг.),

на ст. 3 (2015, 2017, 2018 гг.). Анализ многолетних данных, выполненный И.Л. Пыриной [Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)], показал, что убывание содержания хлорофилла с глубиной, слабо выраженное в прохладные и отчетливо – в теплые годы, не зависит от термического состояния водной толщи. Автор связывает это с возникновением двухслойного противоположно направленного ветрового течения, смена вектора которого происходит на глубине 2–4 м [Буторин и др., 1982 (Butorin et al., 1982)].

Таблица 3. Содержание хлорофилла (мкг/л) основных отделов фитопланктона в слоях водной толщи на станциях Рыбинского водохранилища в годы наблюдения (средние со стандартной ошибкой, прочерк – отсутствие данных)**Table 3.** Chlorophyll content ($\mu\text{g/L}$) of the main phytoplankton divisions in the layers of the water column at the stations of the Rybinsk Reservoir in the years of observation (mean values with standard error, dash – no data)

Год	Слой, м	Хл _{Cyan}	Хл _{Bac}	Хл _{Chl}	$\Sigma\text{Хл}$	Хл _{Cyan}	Хл _{Bac}	Хл _{Chl}	$\Sigma\text{Хл}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		Ст. 1, Коприно				Ст. 2, Молога			
2015	0–2	7.9±2.5	9.3±4.0	0.4±0.1	17.6±4.2	10.6±4.9	8.8±2.0	0.3±0.1	19.7±3.4
	2–6	4.6±1.2	9.8±5.2	0.2±0.1	14.7±4.6	7.7±2.6	7.2±2.1	0.3±0.1	15.2±1.3
	6–дно	3.5±1.1	6.4±2.7	0.1±0.0	10.1±3.2	7.9±2.9	7.4±2.6	0.3±0.1	15.6±1.6
2016	0–2	6.6±2.8	13.7±6.7	1.5±0.8	21.9±9.8	8.9±2.0	12.0±2.3	0.4±0.2	21.3±4.1
	2–6	3.6±1.2	7.3±3.5	0.3±0.1	11.2±4.4	8.1±1.7	10.9±2.1	0.4±0.2	19.4±3.7
	6–дно	1.6±0.4	4.1±1.8	0.2±0.1	5.8±2.0	4.1±1.2	9.7±7.1	0.3±0.1	14.1±7.9
2017	0–2	2.8±0.5	2.1±0.7	0.2±0.0	5.1±1.1	3.6±1.6	10.4±4.8	0.5±0.2	14.6±4.8
	2–6	2.3±0.4	2.0±0.7	0.2±0.1	4.5±1.0	3.5±1.3	9.5±5.0	0.4±0.1	13.4±4.9
	6–дно	1.2±0.3	1.1±0.3	0.1±0.0	2.4±0.4	2.1±0.9	8.4±4.0	0.4±0.2	10.8±4.4
2018	0–2	11.6±7.2	3.1±2.0	0.8±0.3	15.5±7.8	17.0±11.6	3.3±1.3	0.9±0.3	21.2±11.9
	2–6	7.4±4.5	2.3±1.1	0.6±0.2	10.3±5.1	10.3±3.5	2.4±0.8	0.5±0.2	13.2±3.7
	6–дно	4.8±2.9	1.9±0.6	0.5±0.2	7.2±3.4	3.7±1.7	1.5±0.5	0.3±0.1	5.5±2.0
2019	0–2	8.4±3.4	6.5±3.4	1.5±0.4	16.4±4.9	4.1±1.2	8.4±3.2	1.8±0.4	14.3±3.7
	2–6	3.6±0.7	5.7±3.3	1.1±0.4	10.3±4.0	3.6±1.1	6.3±2.3	1.8±0.5	11.7±2.9
	6–дно	1.4±0.7	4.1±2.3	0.7±0.3	6.2±3.1	3.0±0.7	5.4±2.3	1.1±0.3	9.5±2.4
		Ст. 3, Наволок				Ст. 4, Измайлово			
2015	0–2	3.3±4.6	2.9±1.4	0.4±0.4	6.7±3.3	11.6±10.9	3.5±1.3	0.3±0.3	15.4±9.3
	2–6	3.5±3.4	3.6±1.5	0.4±0.4	7.5±2.0	7.4±6.3	3.6±1.9	0.3±0.3	11.4±4.3
2016	0–2	6.4±2.1	8.2±4.7	0.3±0.1	14.8±4.7	15.2±8.4	4.9±1.8	0.4±0.1	20.5±8.3
	2–6	4.3±1.1	8.6±5.9	0.2±0.1	13.2±5.7	5.9±2.3	4.2±1.3	0.2±0.1	10.3±2.3
	6–дно	3.4±0.8	9.3±6.1	0.3±0.2	13.0±6.2	–	–	–	–
2017	0–2	4.5±0.7	3.5±0.9	0.5±0.1	8.5±0.8	5.4±0.8	4.6±2.0	0.5±0.1	10.5±2.0
	2–6	1.2±0.3	2.7±0.8	0.2±0.1	4.2±0.7	3.6±0.6	5.4±2.2	0.3±0.1	9.4±2.4
2018	0–2	19.3±7.5	2.2±0.9	0.6±0.2	22.0±7.5	14.6±2.5	5.0±4.1	0.7±0.2	20.3±5.7
	2–6	9.3±4.7	2.6±0.8	0.3±0.1	12.3±4.5	7.9±2.0	2.8±2.0	0.4±0.1	11.0±2.6

Год	Слой, м	Хл _{Сyan}	Хл _{Вac}	Хл _{Chl}	ΣХл	Хл _{Сyan}	Хл _{Вac}	Хл _{Chl}	ΣХл	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2019	б-дно	6.6±2.9	1.3±0.6	0.2±0.0	7.6±2.8	–	–	–	–	
	0–2	9.0±3.0	5.8±3.7	2.1±1.0	16.9±4.8	8.4±1.6	5.9±5.0	1.3±0.5	15.5±4.9	
	2–6	6.0±1.2	6.7±5.6	1.2±0.4	13.9±5.8	6.2±1.5	6.2±4.7	1.1±0.4	13.5±5.4	
	б-дно	2.9±0.8	8.5±5.8	1.1±0.4	12.5±6.7	–	–	–	–	
2015	Ст. 5, Средний двор					Ст. 6, Брейтово				
	0–2	16.5±14.9	3.2±3.4	0.3±0.5	20.0±11.2	12.2±8.4	8.6±4.6	0.2±0.2	21.0±9.5	
	2–6	12.4±10.9	3.9±2.6	0.3±0.2	16.6±9.1	12.8±7.7	7.7±4.8	0.2±0.2	20.6±6.4	
	б-дно	11.5±10.3	1.9±0.5	0.1±0.1	13.5±10.0	8.4±8.5	7.4±3.9	0.1±0.1	15.9±11.2	
2016	0–2	7.6±2.1	2.7±1.2	0.4±0.1	10.7±2.9	7.8±2.5	5.4±2.1	0.3±0.1	13.5±4.3	
	2–6	5.6±2.0	3.2±1.7	0.3±0.1	9.1±2.9	6.9±2.4	3.9±1.6	0.3±0.1	11.1±3.1	
	б-дно	3.4±1.2	2.1±0.9	0.2±0.1	5.7±1.3	3.4±1.3	3.5±1.3	0.2±0.1	7.1±2.1	
2017	0–2	7.0±1.8	3.8±1.2	0.4±0.1	11.2±1.5	6.0±1.9	5.4±0.6	0.7±0.2	12.2±2.2	
	2–6	2.9±0.6	3.3±1.0	0.3±0.1	6.5±0.9	3.3±0.9	4.5±0.6	0.4±0.1	8.2±1.1	
	б-дно	1.1±0.3	3.2±1.2	0.2±0.1	4.5±1.1	0.8±0.2	4.1±0.8	0.2±0.0	5.1±0.8	
2018	0–2	19.2±12.2	2.3±1.1	0.7±0.3	22.2±12.8	22.7±14.2	1.6±0.6	0.7±0.2	25.0±14.4	
	2–6	10.7±4.2	1.4±0.5	0.4±0.1	12.5±4.0	11.0±3.7	1.8±0.7	0.5±0.1	13.2±4.4	
	б-дно	4.5±2.2	0.6±0.1	0.1±0.0	5.2±2.1	5.0±2.3	2.2±1.1	0.3±0.1	7.5±2.7	
2019	0–2	9.9±3.7	2.8±1.8	1.1±0.3	13.9±3.6	9.9±4.0	4.9±2.3	1.5±0.3	16.2±4.1	
	2–6	6.0±2.0	2.6±1.6	0.9±0.3	9.5±2.2	4.1±1.2	4.8±2.4	1.2±0.3	10.0±2.4	
	б-дно	3.5±1.4	2.4±1.1	0.5±0.2	6.3±1.7	2.2±0.4	2.9±0.9	1.3±0.6	6.3±1.2	

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между общим содержанием хлорофилла и его содержанием у водорослей трех отделов в годы наблюдения (n – число наблюдений)

Table 4. Correlation coefficients between the total chlorophyll content and its content in algae of three divisions during the observation years (n is the number of observations)

Год / Year	n	Хл _{Сyan} / Chl _{Сyan}	Хл _{Вac} / Chl _{Вac}	Хл _{Chl} / Chl _{Chl}
2015	61	0.76	0.41	0.23
2016	153	0.67	0.81	0.52
2017	270	0.39	0.89	0.70
2018	136	0.97	0.27	0.71
2019	163	0.47	0.82	0.71

Используемая нами модификация флуоресцентного метода позволяет определять содержание хлорофилла трех отделов водорослей, типичных для пресных водоемов. Эти данные не дают количественной оценки биомассы, но важны для сравнительного анализа динамики крупных таксономических групп фитопланктона.

Содержание Σ Хл связано с развитием водорослей всех трех отделов (табл. 4). В 2015 и 2018 гг., как и ранее [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)], оно в основном определялось количеством Хл_{Сyan}, в 2016, 2017 и 2019 гг. доминирующее влияние перешло к Хл_{Вac}, а в 2017–2019 гг. ощутимой стала роль Хл_{Chl}. Минимальные концентрации Хл_{Сyan}, Хл_{Вac} и Хл_{Chl} ниже 1 мкг/л.

Максимальное количество Хл_{Вac} (26–59 мкг/л) и диапазон преобладающих значений (рис. 2) не изменились по сравнению с предыдущими годами. В сезонной динамике Хл_{Вac} прослеживался весенний подъем с концентрациями от 10–15 до >50 мкг/л (рис. 4–9). Он отмечен на станциях Волжского плеса в 2015,

2016, 2019 гг., а также в центральной части водохранилища: значительный на ст. 3 и ст. 4 в 2016, 2018, 2019 гг., небольшой на ст. 5 в 2017–2019 гг. Экстремальный весенний всплеск зафиксирован на станциях 1–3 в 2016 и 2019 гг., на ст. 4 – в 2018 и 2019 гг. После непродолжительного спада следовал летний подъем Хл_{Вac}, который в предыдущие годы отмечался на всех станциях, а в период наблюдения – значительно реже. Летние концентрации могли быть выше весенних (ст. 1 в 2015 г., ст. 2 в 2017 г., ст. 6 в 2019 г.) или уступали им (ст. 3 в 2016 г., ст. 2 в 2019 г.), а на ст. 6 в 2015 и 2016 гг. они были соизмеримыми. Осенний подъем Хл_{Вac} зафиксирован лишь в октябре 2017 г. На ст. 2. Среднее за сезон содержание Хл_{Вac} в Волжском плесе было минимальным (1–3 мкг/л) в 2017 г. на ст. 1 и в 2018 г. – на обеих станциях, а в остальные годы – более высоким. В Главном плесе оно в основном ограничено 6 мкг/л, мало менялось в разные годы, а на ст. 3 (2016, 2019 гг.) и на ст. 6 (2015 г.) возрастало до 7–9 мкг/л (табл. 3).

Содержание $X_{L_{Cyan}}$ в единичных случаях превышало 100 мкг/л, а преобладающие значения (рис. 2) были ниже, чем в 2009–2014 гг. Заметные величины (12–20 мкг/л) наблюдались уже в мае (в 2016 г. на станциях 1 и 2; в 2018 г. на станциях 4 и 6), а также в июне (в 2017 г. на ст. 6, в 2019 г. на станциях 1, 4–6). Максимальные концентрации, которые значительно различались в годы исследования, зафиксированы в июле–августе (рис. 4–9). Большинство из них не превышало 20–30 мкг/л, самые низкие (<15 мкг/л) отмечены в 2017 г., а самые высокие (от 30–50 до 70–100 мкг/л) – в 2018 г. в фотическом слое на станциях 1–3, 5, 6. Летний максимум хлорофилла мог быть или одновыпешным, или состоять из чередующихся подъемов и спадов. Последнее отмечено на станциях 1 и 6 в 2019 г., когда между пиками $X_{L_{Cyan}}$ появился пик $X_{L_{Bac}}$ (рис. 4, 9). Концентрации $X_{L_{Cyan}}$ 10–30 мкг/л наблюдались в сентябре (в 2015 г. на станциях 2, 4, 5; в 2016 г. на ст. 2) и даже в октябре (ст. 5 в 2016 г., станции 2–6 в 2018 г., станции 4, 5 в 2019 г.), а в эвфотной зоне на ст. 4 в сентябре 2016 г. достигали 70 мкг/л. По данным И.Л. Пыриной [Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)] летний максимум хлорофилла при господстве цианопрокариот может захватывать период выхолаживания. Связано это с механизмом плавучести водорослей, которая регулируется с помощью газовых вакуолей под воздействием внешней среды. При благоприятных условиях в конце лета и осенью они

продолжают интенсивно развиваться в освещенном слое воды даже при умеренном ветровом перемешивании [Reynolds, 2006].

Среднее содержание $X_{L_{Cyan}}$ в Волжском плесе было минимальным (1–3 мкг/л) в 2017 г., достигало максимума (12–17 мкг/л в фотическом слое) в 2018 г. и занимало промежуточное положение в остальные годы. В Главном плесе получены более высокие величины. Максимальным количеством $X_{L_{Cyan}}$ также выделялся 2018 г., близкие значения отмечены на станциях 4–6 в 2015 г., на ст. 4 в 2016 г. и более низкие во всех остальных случаях (табл. 3).

Содержание $X_{L_{Chl}}$ в 84% общего числа наблюдений ограничено 2 мкг/л. Сезонные изменения $X_{L_{Chl}}$ не прослеживаются, но небольшие подъемы до 3–9 мкг/л отмечены в мае 2016 г. на ст. 1, а также в мае и июне 2019 г. На ст. 2 и в центре водохранилища (рис. 4–9).

Изменения $X_{L_{Bac}}$ в слоях водной толщи синхронны ($r = 0.74–0.96$), только в 2018 г. при высоких концентрациях $X_{L_{Cyan}}$ связь умеренная ($r = 0.57–0.67$). Динамика $X_{L_{Cyan}}$ в 2015 и 2016 гг. была сопряженной во всех слоях воды ($r = 0.66–0.82$), а в 2017–2019 гг. – только в двух соседних ($r = 0.51–0.74$) и независимой в фотической и придонной зонах ($r = 0.25–0.30$). При этом динамика $X_{L_{Bac}}$ и $X_{L_{Cyan}}$ в водной толще водохранилища не скоррелирована ($r < 0.20$), а в 2015 г. в верхних слоях воды разнонаправлена ($r = -0.34–-0.41$).

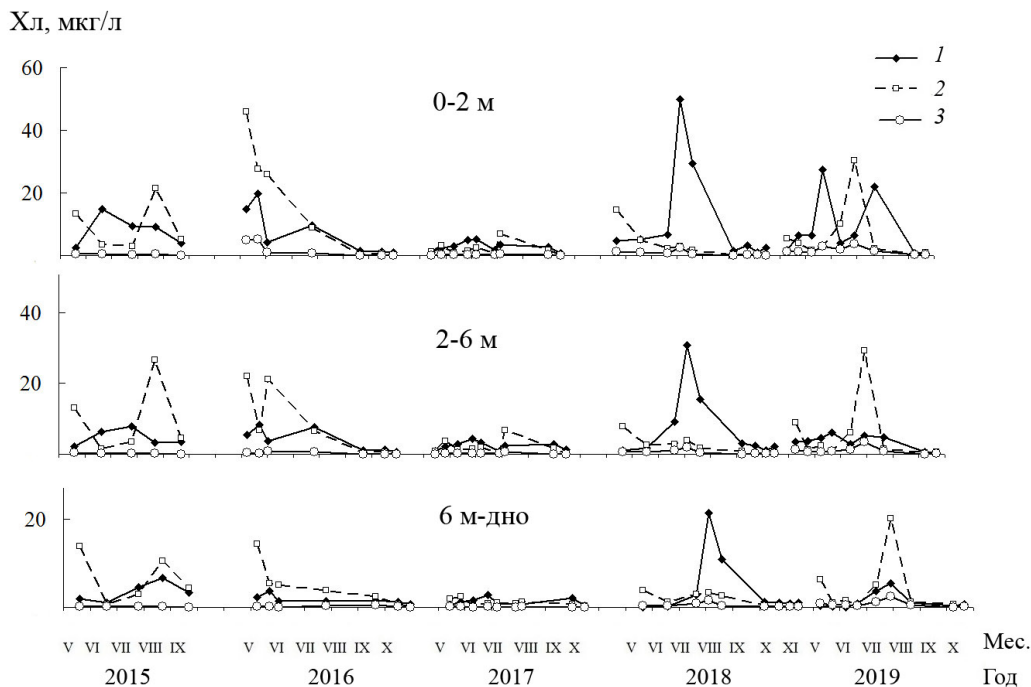


Рис. 4. Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на станции 1 в 2015–2019 гг. Здесь и на рис. 5–9: 1 – $X_{L_{Cyan}}$, 2 – $X_{L_{Bac}}$, 3 – $X_{L_{Chl}}$.

Fig. 4. Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 1 in 2015–2019. Here and in Fig. 5–9: 1 – $X_{L_{Cyan}}$, 2 – $X_{L_{Bac}}$, 3 – $X_{L_{Chl}}$.

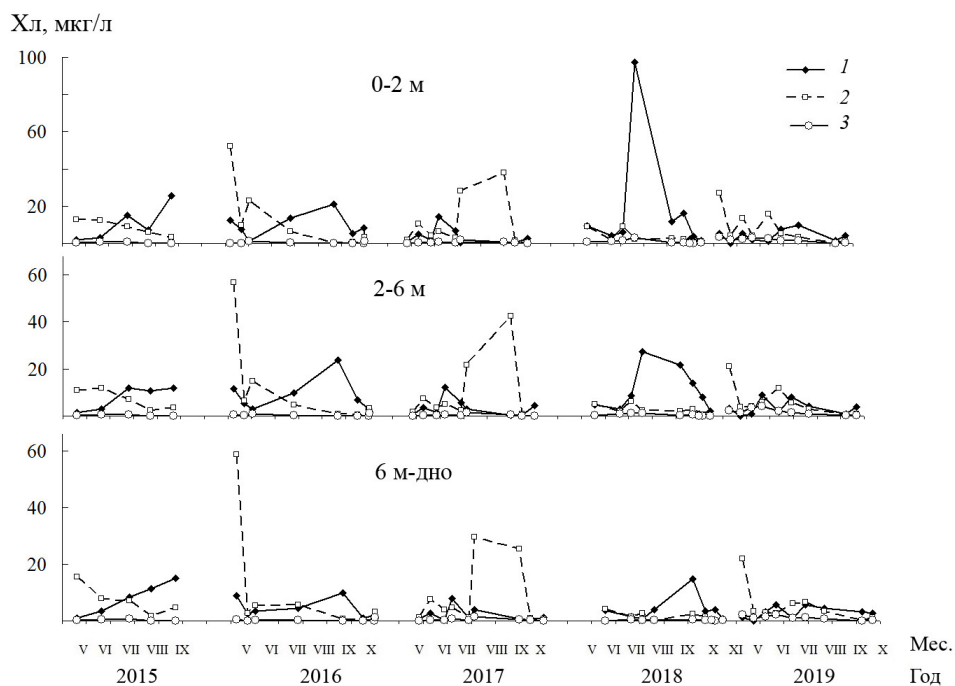


Рис. 5. Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на станции 2 в 2015–2019 гг.

Fig. 5. Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 2 in 2015–2019.

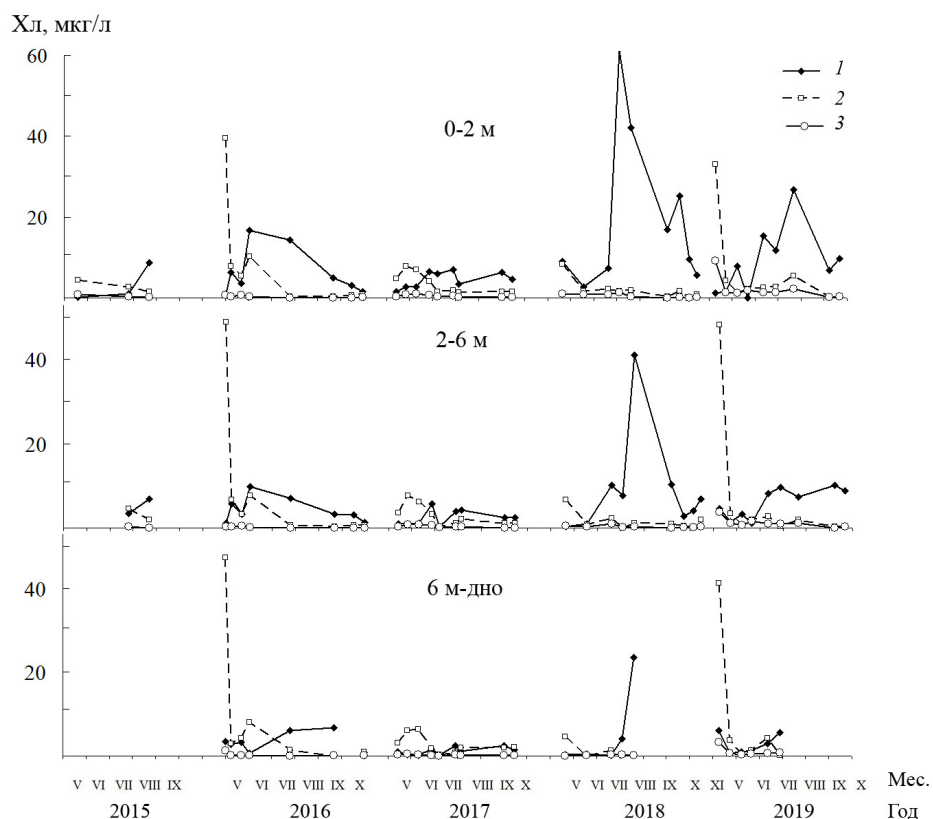


Рис. 6. Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на станции 3 в 2015–2019 гг.

Fig. 6. Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 3 in 2015–2019.

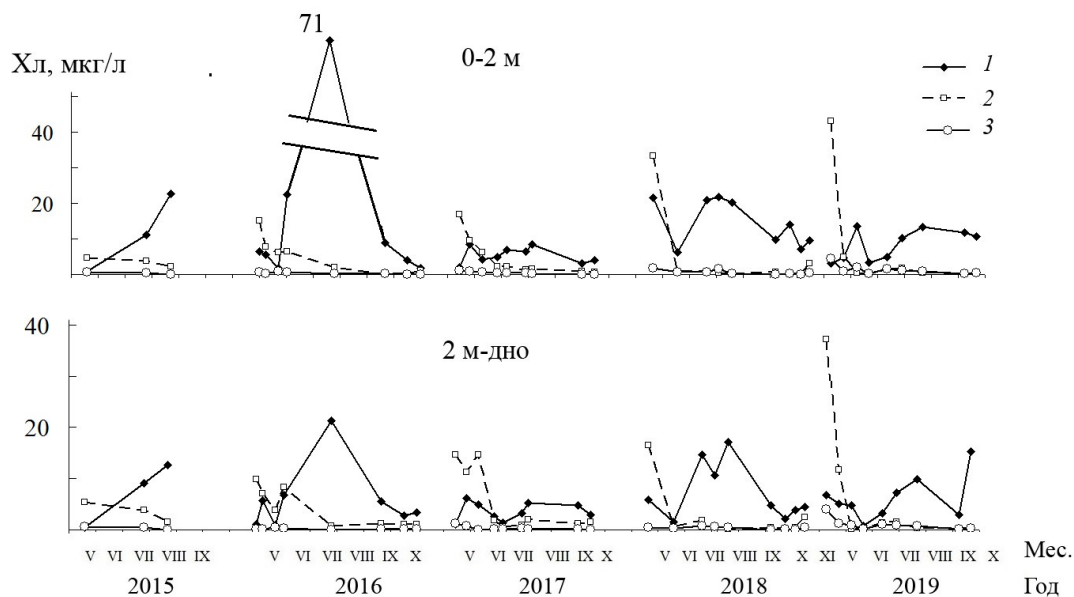


Рис. 7. Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на станции 4 в 2015–2019 гг.

Fig. 7. Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 4 in 2015–2019.

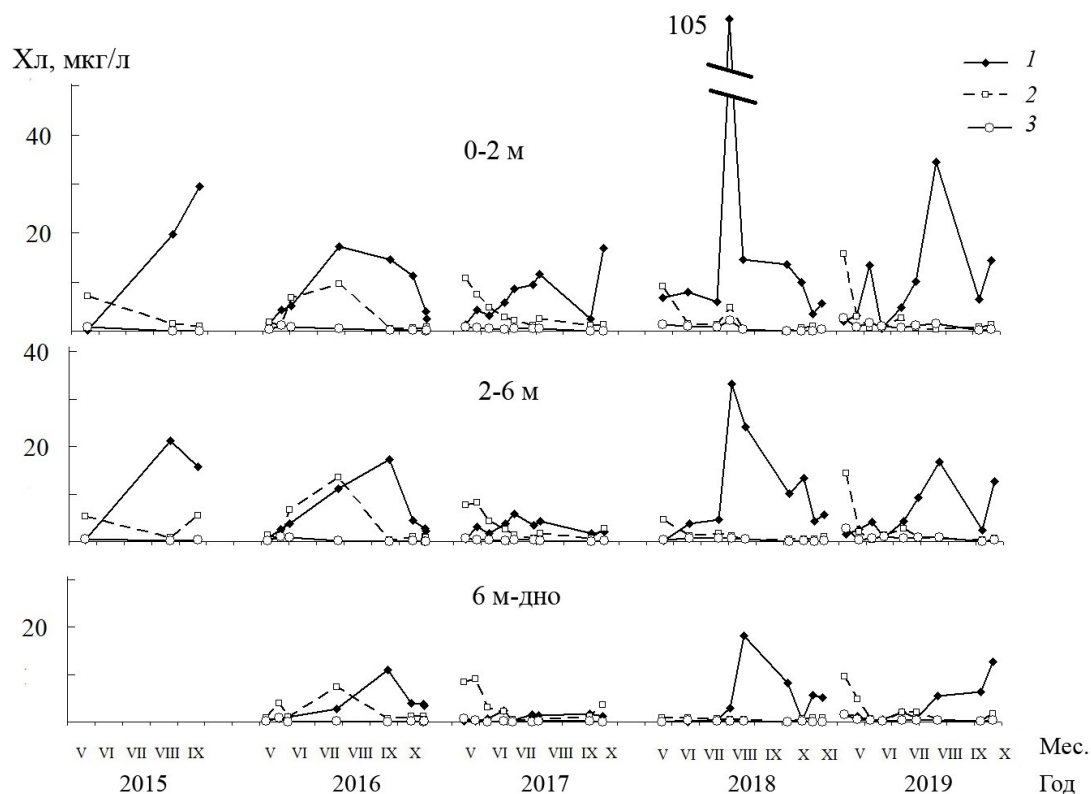


Рис. 8. Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на станции 5 в 2015–2019 гг.

Fig. 8. Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 5 in 2015–2019.

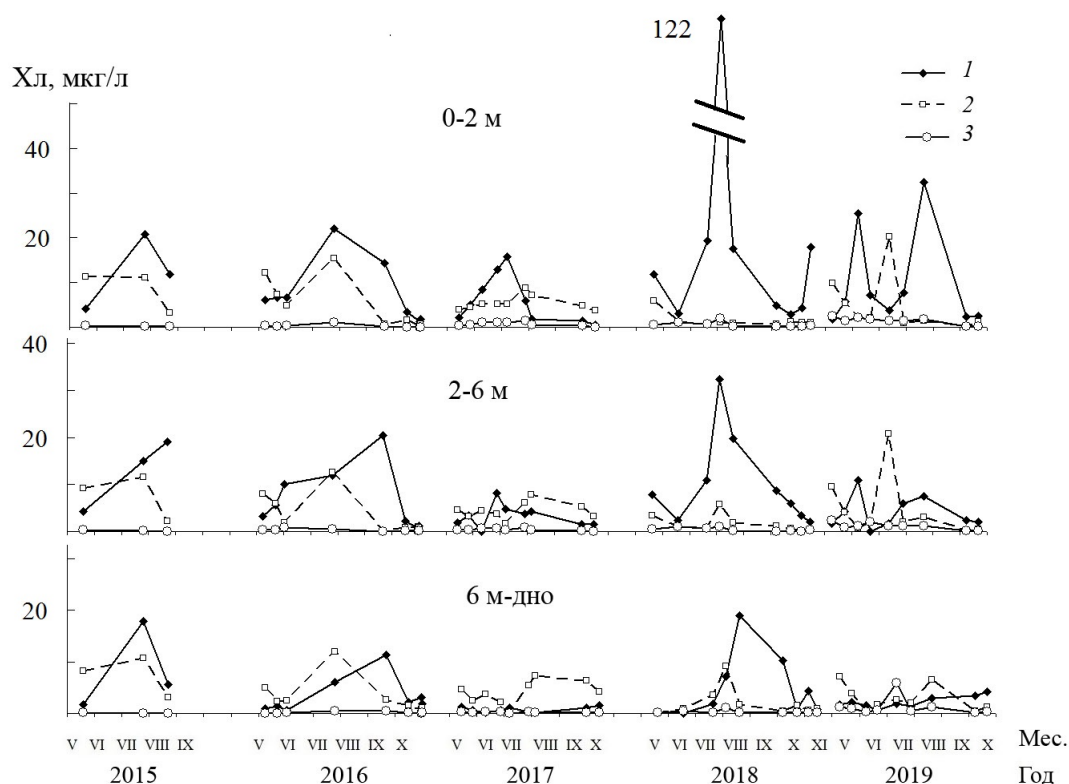


Рис. 9. Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на станции 6 в 2015–2019 гг.

Fig. 9. Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 6 in 2015–2019.

Средние за сезон показатели на станциях отражают преимущественно равномерное распределение $X_{L_{Bac}}$ в толще воды. В большинстве случаев его количество или не менялось с глубиной, или увеличивалось на 10–20%. Наиболее существенная разница $X_{L_{Bac}}$ в верхних и придонном слоях отмечена в 2018 г. Распределение $X_{L_{Cyan}}$ редко было равномерным, его количество, как правило, снижалось от верхнего к придонному слою в 2–6 раз. Изменений $X_{L_{Chl}}$ в толще воды не выявлено (табл. 3). Характер вертикального распределения $X_{L_{Bac}}$, $X_{L_{Cyan}}$ и $X_{L_{Chl}}$ зависит от состава сообществ, гидрометеорологических условий в конкретные периоды наблюдения и соответствует физиологическим особенностям водорослей. Диатомовые, обладающие отрицательной плавучестью, хорошо приспособлены к существованию в условиях перемешиваемого водного столба. Цианопрокариоты, которые обладают положительной плавучестью, активно регулируют свое положение, удерживаясь на плаву у поверхности даже при слабом или умеренном перемешивании. Зеленые водоросли характеризуются нейтральной плавучестью и имеют ряд приспособлений, позволяющих им предотвращать оседание [Moreno-Ostos et al., 2008].

При смешанном таксономическом составе фитопланктона, в котором чаще преобладают диатомовые водоросли и цианопрокариоты [Корнева, 2016 (Korneva, 2016)], $X_{L_{Bac}}$ и $X_{L_{Cyan}}$ вносят основной вклад в содержание ΣX_L . Этот вклад меняется в межгодовом и сезонном аспекте. Относительное количество $X_{L_{Bac}}$, $X_{L_{Cyan}}$, а также $X_{L_{Chl}}$ увеличивается пропорционально концентрации каждого из них ($r = 0.44–0.58$). В отдельные периоды существенную (>90%) часть фонда ΣX_L могут составлять и $X_{L_{Bac}}$, и $X_{L_{Cyan}}$: первый в основном весной и поздней осенью, второй – в летние месяцы и в начале осени. В Волжском плесе в 2015–2017 и 2019 гг. доля $X_{L_{Bac}}$ и $X_{L_{Cyan}}$ в суммарном фонде хлорофилла была близкой. С глубиной их соотношение мало менялось на ст. 1 и незначительно смещалось к преобладанию $X_{L_{Bac}}$ на ст. 2. В Главном плесе $X_{L_{Cyan}}$ формировал более половины фонда ΣX_L , с глубиной его доля снижалась, а доля $X_{L_{Bac}}$ увеличивалась. Абсолютное превалирование $X_{L_{Cyan}}$ (>80%) на всех станциях отмечено в 2018 г. Вклад $X_{L_{Chl}}$ в фонд ΣX_L невелик, но в среднем для лет наблюдения он увеличивался от 2.5–3.9% в 2015, 2016 гг. до 4.6–9.3% в 2017, 2018 гг. и до 11.6–12.7% в 2019 г.

Полученные результаты дополняют представления о многолетнем развитии фитопланктона Рыбинского водохранилища, которое служит характеристикой экологического состояния водоема. В этом контексте показательны сезонный ход хлорофилла, соотношение весенних и летних концентраций пигмента, частота их встречаемости, а также средние за вегетационный сезон величины.

Известно, что в водоемах с невысокой продуктивностью формируется несколько сезонных пиков биомассы фитопланктона, и весенний максимум превосходит летний. С ростом трофии количество пиков сокращается, и в сезонном цикле доминирует продолжительный летний максимум [Трифонова, 1990 (Trifonova, 1990)]. Все эти ситуации за многолетний период наблюдались в Рыбинском водохранилище [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)]. В годы наших исследований вспышка диатомовых водорослей обусловила высокие весенние концентрации $\Sigma\text{Хл}$, которые существенно превышали летние, в 2016 г. на станциях 1–3 и в 2019 г. на станциях 2 и 4. Весенние и летние величины незначительно различались в 2015 г. В Волжском плесе; в 2017 г. на пяти из шести станций при самом низком за 5-летний период обилии фитопланктона; в 2019 г. на станциях 5 и 6. Летний максимум доминировал в сезонном цикле в 2018 г. на всех станциях при высоком обилии цианопрокариот, а также в 2016 и 2019 гг. на трех станциях Главного плеса (рис. 4–9).

В мезотрофных и умеренно эвтрофных водах в течение вегетационного сезона, как правило, формируются два–три подъема биомассы фитопланктона (хлорофилла), наступление, длительность и величина которых ме-

няются при разных погодных условиях [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)]. В годы исследования выявлен именно такой тип сезонной динамики $\Sigma\text{Хл}$, отличающийся от монотонных одновершинных кривых, наблюдавшихся в 2010 и 2013 гг.

Еще одной характеристикой трофического статуса водохранилища служат наиболее часто встречаемые концентрации хлорофилла. Их диапазон существенно варьировал на протяжении полувекского периода наблюдений, дополняя картину многолетнего развития фитопланктона [Минеева, 2004, 2016 (Mineeva, 2004, 2016)]. Резкий подъем $\Sigma\text{Хл}$, стимулом для которого послужили условия аномально жаркого 2010 г., отмечен в 2011–2014 гг. при абсолютном (64–75% общей выборки) преобладании величин, свойственных эвтрофным и высоко эвтрофным водам. В многоводные 2015–2019 гг., при прохладной погоде и высоком уровне водохранилища частотное распределение $\Sigma\text{Хл}$ изменилась. В целом стали преобладать более низкие концентрации пигмента, характерные для вод мезотрофного типа (40% общего числа наблюдений). При этом вторую позицию в близкой пропорции занимали величины, отражающие как олиготрофное (19.6%), так и умеренно эвтрофное и эвтрофное состояние (16.2 и 17.3%). В 2016–2019 гг. преобладали показатели мезотрофных вод (от 37 до 49%), второе место в 2016 и 2017 гг. занимали показатели олиготрофных вод (30 и 21%). В 2015 и 2018 гг. на графиках выделился второй столбец, соответствующий показателям эвтрофной категории (43 и 22%), а в 2019 г. выросла доля умеренно эвтрофных величин (рис. 10).

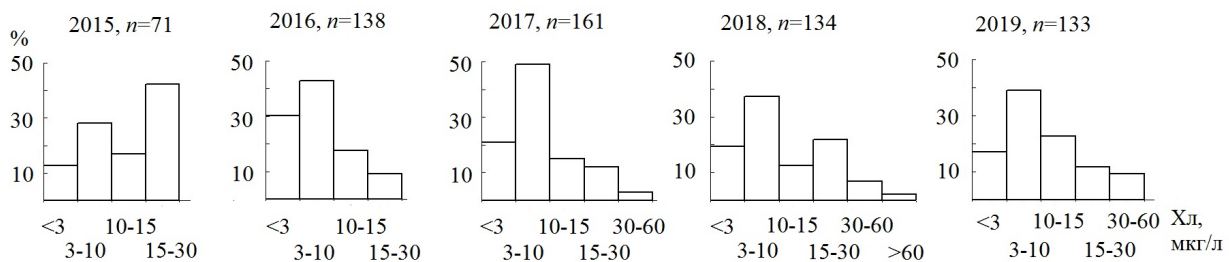


Рис. 10. Частота встречаемости концентраций $\Sigma\text{Хл}$ в Рыбинском водохранилище в годы исследования (% общего числа наблюдений n).

Fig. 10. Occurrence rate of ΣChl concentrations in the Rybinsk reservoir in study years (% of the total observation number n).

Средние за вегетационный сезон концентрации хлорофилла в 2015–2019 гг. составили соответственно 14.8 ± 1.0 , 13.0 ± 1.3 , 7.8 ± 0.6 , 13.6 ± 1.6 и 11.9 ± 1.0 мкг/л. Таким образом, трофический статус водохранилища в четырех из пяти случаев характеризуется как

умеренно эвтрофный, а в 2017 г. – как мезотрофный.

Полученные данные соответствуют заключению о циклическом характере многолетней динамики фитопланктона Рыбинского водохранилища, связанной с гидрокли-

матическими особенностями лет наблюдения и условиями водности [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004); Пырина и др., 2006 (Pyrina et al., 2006); Mineeva, Litvinov, 1998]. Хлорофилл как физиологический показатель отражает изменения внешней среды, реагируя на них быстрее, чем биомасса или видовой состав фитопланктона. В годы наблюдения, которые были многоводными и в основном характеризовались прохладной погодой, содержание хлорофилла снижалось по сравнению с предшествующим периодом. Трофический статус водохранилища менялся от умеренно эвтрофного до мезо-

трофного. Межгодовые вариации хлорофилла в зависимости от гидроклиматических условий выявлены для водоемов разных регионов. В высоко эвтрофном оз. Неро они не выходят за пределы гипертрофной категории [Babanzarova, Lyashenko, 2007]. В Псковско-Чудском озере в разные годы наблюдаются величины, присущие разным трофическим типам [Kangur et al., 2002]. В озере Лаго-Маджоре отмечено значительное снижение хлорофилла в аномально холодном 1984 г. и увеличение до прежнего уровня в последующие теплые года [Ruggiu et al., 1998].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период исследования 2015–2019 гг. содержание хлорофилла *a* в планктоне Рыбинского водохранилища, как и в предыдущие годы, изменялось в широких пределах. Наибольшей частотой встречаемости (73.6% общей выборки) характеризовался диапазон концентраций от 10 до 30 мкг/л. Суммарное содержание хлорофилла связано с развитием водорослей трех основных отделов фитопланктона. В 2015 и 2018 гг., оно в основном определялось количеством Хл_{С_{yan}}, в 2016, 2017 и 2019 гг. доминирующее влияние переходило к Хл_{В_{ac}}, а в 2017–2019 гг. ощутимой была также роль Хл_{С_{hl}}. Концентрация хлорофилла в отдельных слоях водной толщи изменялась сопряжено. При обширной открытой акватории Рыбинского водохранилища, небольших глубинах и частом ветро-волновом перемешивании, способствующем гомотермии, распределение Хл_{В_{ac}} в столбе воды, было преимущественно равномерным, а содержание Хл_{С_{yan}}, как правило, снижалось с глубиной. При сме-

шанном таксономическом составе фитопланктона Хл_{В_{ac}} и Хл_{С_{yan}} вносили сопоставимый вклад в суммарный фонд хлорофилла в 2015–2017 и 2019 гг., в 2018 г. отмечено абсолютное преобладание Хл_{С_{yan}} (>80%). В 2019 г. возростала роль зеленых водорослей. Сезонная динамика хлорофилла, отражающая динамику биомассы фитопланктона, характеризуется двумя–тремя подъемами, лишь в 2018 г. За счет Хл_{С_{yan}} доминирует летний максимум. Рост содержания хлорофилла, отмеченный после аномально жаркого лета 2010 г., в условиях прохладного многоводного периода наблюдения сменился снижением, отмеченным для максимальных, средних и наиболее часто встречаемых величин. Трофический статус водохранилища менялся от умеренно эвтрофного до мезотрофного. Полученные данные дополняют сведения о циклическом характере многолетней динамики фитопланктона Рыбинского водохранилища, связанной с гидроклиматическими условиями и водностью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Т.П. Зайкиной за сбор полевого материала.
Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118012690096-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. Горизонтальная циркуляция воды в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при переброске стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука. 1982. С. 150–167.
- Гольд В.М., Гаевский Н.А. Шатров И.Ю., Попельницкий В.А., Рыбцов С.А. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 3. С. 80–85.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. М.: Росгидромет. 2016. 68 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. М.: Росгидромет. 2017. 70 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. М.: Росгидромет. 2018. 69 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет. 2019. 79 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет. 2020. 97 с.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Дом печати. 2015. 284 с.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука. 2004. 158 с.
- Минеева Н.М. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Систематика, морфология и экология водных растений. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, вып. 76 (78). Ярославль: Филигрань. 2016. С. 75–93.

- Минеева Н.М., Мухутдинов В.Ф. Сравнительная оценка содержания хлорофилла в водохранилищах Верхней Волги по данным спектрофотометрического и флуоресцентного методов // *Вода: химия и экология*. 2017. № 4. С. 3–9.
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А., Рошупко В.Ф., Соколова Е.Н. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с действием климатических факторов // *Состояние и проблемы продукционной гидробиологии*. М.: КМК. 2006. С. 38–46.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин. Л.: Наука. 1972. 364 с.
- Сигарева Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. Межгодовая динамика хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // *Систематика, морфология и экология водных растений*. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, вып. 76 (78). Ярославль: Филигрань. 2016. С. 119–130.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: РАН. 2018. 456 с.
- Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука. 1990. 184 с.
- Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. В.Н. Паутова и Г.С. Розенберг. Тольятти: Самарский науч. центр РАН. 1999. 264 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: ЯГТУ. 2001. 427 с.
- Babanazarova O.V, Lyashenko O.A. Inferring long-term changes in the physical–chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // *J. Plankton Research*. 2007. Vol. 29. № 9. P. 747–756. DOI: 10.1093/plankt/fbm055.
- Canfield D.E., Bachmann R.W., Hoyer M.V. Long-term chlorophyll trends in Florida lakes // *J. Aquat. Plant Manage.* 2018. Vol. 56. P. 47–56.
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis* domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China // *J. Plankton Research*. 2003. Vol. 25. № 1. P. 445–453.
- Gao N., Ma Y., Zhao M., Zhang L., Zhan H., Cai S., He Q. Quantile Analysis of Long-Term Trends of Near-Surface Chlorophyll-a in the Pearl River Plume // *Water*. 2020. Vol. 12. 1662. DOI:10.3390/w12061662.
- Kangur K., Milius A., Mls T., Laugaste R., Haberman J. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade // *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 2002. Vol. 5. № 3. P. 363–377. DOI: 10.1080/14634980290001913
- Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. Long-Term Trends in Phytoplankton Chlorophyll a and Size Structure in the Benguela Upwelling System // *JGR Oceans*. 2019. Vol. 124. № 2. P. 1170–1195. DOI:10.1029/2018JC014334.
- Mineeva N.M., Litvinov A.S. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change*. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publisher, 1998. P. 159–183.
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. The spatial distribution of different phytoplankton functional groups in a Mediterranean reservoir // *Aquat. Ecol.* 2008. Vol. 42. P. 115–128.
- Reynolds C.S. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: University Press. 2006. 536 p.
- Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Pugnetti A. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the longterm oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 369/370. P.243–257.
- SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments // *Determination of photosynthetic pigments in sea water*. Monographs on oceanographic methodology. Montreux: UNESCO. 1966. P. 9–18.

REFERENCES

- Babanazarova O.V, Lyashenko O.A. 2007. Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // *J. Plankton Research*. Vol. 29. № 9. P. 747–756. doi: 10.1093/plankt/fbm055.
- Butorin N.V., Litvinov A.S., Fomichev I.F., Poddubny S.A. 1982. Gorizontaln'naya tsirkulyatsiya vody v Rybinskom vodokhranilishche i vozmozhnyye yeye izmeneniya pri perebroske stoka [Horizontal circulation of water in the Rybinsk reservoir and its possible changes during the transfer of runoff] // *Ekologicheskiye issledovaniya vodoyemov Volgo-Baltiyskoy i Severo-Dvinskoy vodnykh sistem*. L.: Nauka. S. 150–167. [In Russian]
- Canfield D.E., Bachmann R.W., Hoyer M.V. 2018. Long-term chlorophyll trends in Florida lakes // *J. Aquat. Plant Manage.* Vol. 56. P. 47–56.
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. 2003. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis* domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China // *J. Plankton Research*. Vol. 25. № 1. P. 445–453.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god. [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2015] M.: Rosgidromet. 2016. 68 s. [In Russian]
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god. [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2016] M.: Rosgidromet. 2017. 70 s. [In Russian]
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god. [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2017]. M.: Rosgidromet. 2018. 69 s. [In Russian]
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god. [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2018] M.: Rosgidromet. 2019. 79 s. [In Russian]
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god. [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2019], M.: Rosgidromet. 2020. 97 s. [In Russian]

- Ekologicheskie problemy Verhney Volgi [Ecological Problems of the Upper Volga] / Red. A.I. Kopylov. Yaroslavl: YaGTU. 2001. 427 s. [In Russian]
- Fitoplankton Volgi. Ekologiya fitoplanktona Rybinskogo vodohranilisha. [Phytoplankton of the Volga River. Ecology of Phytoplankton in the Rybinsk Reservoir] / Red. V.N. Pautova i G.S. Rozenberg. Tolyatti: Samarskiy nauch. tsentr RAN. 1999. 264 s. [In Russian]
- Gao N., Ma Y., Zhao M., Zhang L., Zhan H., Cai S., He Q. 2020. Quantile Analysis of Long-Term Trends of Near-Surface Chlorophyll-a in the Pearl River Plume // *Water*. Vol. 12. P. 1662. doi: 10.3390/w12061662
- Gol'd V.M., Gaevskiy N.A. Shatrov I.Yu., Popel'nitskiy V.A., Rybtsov S.A. 1986. Opyit ispolzovaniya fluorestsentsii dlya differentsialnoy otsenki sodержaniya khlorofilla a u planktonnykh vodorosley [Experience of using fluorescence for differential evaluation of chlorophyll contents in a planktonic algae] // *Hydrobiol. J. T.* 22. № 3. S. 80–85. [In Russian]
- Kangur K., Milius A., Mls T., Laugaste R., Haberman J. 2002. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade // *Aquatic Ecosystem Health & Management*. Vol. 5. № 3. P. 363–377. doi: 10.1080/14634980290001913
- Korneva L.G. 2015. Fitoplankton vodohranilish basseyyna Volgi [Phytoplankton of Volga River Basin Reservoirs]. Kostroma: Dom pechati. 284 s. [In Russian]
- Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. Long-Term Trends in Phytoplankton Chlorophyll a and Size Structure in the Benguela Upwelling System // *JGR Oceans*. 2019. Vol. 124. № 2. P. 1170–1195. DOI: 10.1029/2018JC014334
- Mineeva N.M. 2004. Rastitelnyye pigmenty v vode volzhskikh vodohranilish [Plant Pigments in the Waters of the Volga River Reservoirs]. M.: Nauka. 158 s. [In Russian]
- Mineeva N.M. 2016. Sezonnaya i mezhdogovaya dinamika khlorofilla v planktone Rybinskogo vodokhranilishcha po dannym fluorestsentnoy diagnostiki. [Seasonal and interannual dynamics of chlorophyll in plankton of the Rybinsk Reservoir according to the data of fluorescent diagnostics] // *Sistematika, morfologiya i ekologiya vodnykh rasteniy. Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I.D. Papanina RAN. Vyp. 76 (78). Yaroslavl': Filigran'. S. 75–93. [In Russian]*
- Mineeva N.M., Litvinov A.S. 1998. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change*. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publisher. P. 159–183.
- Mineeva N.M., Muhutdinov V.F. 2017. Sravnitel'naya otsenka sodержaniya khlorofilla v vodohranilishchah Verhney Volgi po dannym spektrofotometricheskogo i fluorestsentnogo metodov [Comparative evaluation of chlorophyll content in the Upper Volga reservoirs according to spectrophotometric and fluorescent methods] // *Voda: Himiya i Ekologiya. № 4. S. 3–9. [In Russian]*
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. 2008. The spatial distribution of different phytoplankton functional groups in a Mediterranean reservoir // *Aquat. Ecol.* Vol. 42. P. 115–128.
- Pyrina I.L., Litvinov A.S., Kuchay L.A., Roshchupko V.F., Sokolova E.N. 2006. Mnogoletnie izmeneniya pervichnoy produktsii fitoplanktona v Rybinskom vodohranilishche v svyazi s deystviem klimaticheskikh faktorov [Long-term changes of phytoplankton primary production in the Rybinsk reservoir due to the influence of climatic factors] // *Sostoyaniye i problemy produktzionnoy gidrobiologii. M.: KMK. S. 38–46. [In Russian]*
- Reynolds C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: University Press. 536 p.
- Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Pugnetti A. 1998. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the longterm oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) // *Hydrobiologia*. Vol. 369/370. P. 243–257.
- Rybinskoe vodohranilishche i ego zhizn. [Rybinsk Reservoir and its life]. / Red. B.S. Kuzin. L.: Nauka. 1972. 364 s. [In Russian]
- SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments // *Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology*. Montreux: UNESCO. 1966. P. 9–18.
- Sigareva L.E., Pyrina I.L., Timofeeva N.A. 2016. Mezhdogovaya dinamika khlorofilla v vode i donnykh otlozheniyah Rybinskogo vodohranilisha [Interannual chlorophyll dynamics in the water and sediments of the Rybinsk reservoir] // *Sistematika, morfologiya i ekologiya vodnykh rasteniy. Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I.D. Papanina RAN. Vyp. 76 (78). Yaroslavl': Filigran'. S. 119–130. [In Russian]*
- Struktura i funktsionirovaniye ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka [Structure and Functioning of the Ecosystem in the Rybinsk Reservoir at the Beginning of the 21st Century] / Red. V.I. Lazareva. M.: RAN. 2018. 456 s. [In Russian]
- Trifonova I.S. 1990. Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona [Ecology and Succession of Lacustrine Phytoplankton]. L.: Nauka. 184 s. [In Russian]

**SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL
IN PLANKTON OF THE RYBINSK RESERVOIR (2015–2019)**

N. M. Mineeva, I. V. Semadeny

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,
152742 Borok, Russia, e-mail: mineeva@ibiw.ru*

New data on chlorophyll content at standard stations in the Rybinsk reservoir, that continue series of long-term observations, were obtained in May–October 2015–2019. A fluorescent method is used in this study which makes it possible to determine the total amount of chlorophyll (ΣChl) by its content in cyanoprokaryotes, diatoms, and green algae (Chl_{Cyan} , Chl_{Bac} , Chl_{Chl} , respectively). These taxa are the main contributors to ΣChl which show interannual and seasonal variation. In different years, the average content of Chl_{Bac} makes 2.4–6.6 $\mu\text{g/L}$ or 24–50% of the ΣChl pool, Chl_{Cyan} – 3.1–10.9 $\mu\text{g/L}$ (50–70%), Chl_{Chl} – 0.3–1.2 $\mu\text{g/L}$ (3–12%). The distribution of Chl_{Bac} in the water column is generally uniform while the amount of Chl_{Cyan} decreases with depth. With the average ΣChl content for the growing season 14.8 ± 1.0 , 13.0 ± 1.3 , 7.8 ± 0.6 , 13.6 ± 1.6 , and 11.9 ± 1.0 $\mu\text{g/L}$ in 2015–2019, the trophic status of the reservoir varied from moderately eutrophic to mesotrophic.

Keywords: chlorophyll, phytoplankton, fluorescent method, Rybinsk reservoir