



Научная статья

Пространственное распределение и фотосинтетическая активность фитопланктона Рыбинского водохранилища в летний период 2018–2020 гг.

И.В. Семадени 

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109

semadeni14@mail.ru

Поступила в редакцию: 14.04.2022

Доработана: 24.06.2022

Принята к печати: 01.07.2022

Опубликована онлайн: 12.04.2023

DOI: 10.23859/estr-220414

УДК 574.583(28):581

Аннотация. В июле–августе 2018–2020 гг. с использованием флуоресцентной диагностики исследовано пространственное распределение хлорофилла *a* (Хл *a*) и коэффициента фотосинтетической активности (КФА) фитопланктона Рыбинского водохранилища. При различных гидрометеорологических условиях содержание Хл *a* изменялось в диапазоне 0.26–116 мкг/л при средних значениях 16.7–21.2 мкг/л. Пространственное распределение Хл *a* в 2019 г. характеризовалось умеренной, в 2018, 2020 гг. – высокой неоднородностью при коэффициентах вариации $C_v = 69, 91$ и 140% соответственно. Величины КФА варьировали от 0.01 до 0.58 при средних значениях 0.30–0.42. В 8–47% случаев отмечены КФА ниже 0.3, отражающие развитие фитопланктона в стрессовых условиях. Пространственное распределение КФА более однородно, чем распределение Хл *a* ($C_v = 18–130\%$). Эмпирически выведена нелинейная зависимость КФА от содержания Хл *a* ($R^2 = 0.50$).

Ключевые слова: хлорофилл, КФА, квантовый выход, мониторинг, флуоресценция, Верхняя Волга, состояние альгоценоза, пигменты

Для цитирования. Семадени, И.В., 2023. Пространственное распределение и фотосинтетическая активность фитопланктона Рыбинского водохранилища в летний период 2018–2020 гг. *Трансформация экосистем* 6 (2), 19–32. <https://doi.org/10.23859/estr-220414>

Article

Spatial distribution and photosynthetic activity of phytoplankton in the Rybinsk Reservoir in the summer period of 2018–2020

Ivan V. Semadeni 

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

semadeni14@mail.ru

Received: 14.04.2022
Revised: 24.06.2022
Accepted: 01.07.2022
Published online: 12.04.2023

DOI: 10.23859/estr-220414
UDC 574.583(28):581

Translated by D.M. Martynova

Abstract. The spatial distribution of chlorophyll *a* (Chl *a*) and photosynthetic activity coefficient (PAC) of phytoplankton in the Rybinsk Reservoir was studied using fluorescent analysis in July–August 2018–2020. Under various hydrometeorological conditions, the content of Chl *a* varied as 0.26–116 µg/L, averaging 16.7–21.2 µg/L. The spatial distribution of Chl *a* in 2019 was characterized by moderate patchiness, in 2018 and 2020, by highly pronounced randomness (coefficients of variation $C_v = 69, 91, \text{ and } 140\%$, respectively). The PAC varied from 0.01 to 0.58, averaging 0.30–0.42. PAC below 0.3 were noted in 8–47% of cases, reflecting the development of phytoplankton under stressful conditions. The spatial distribution of PAC was more uniform than that of Chl *a* ($C_v = 18\text{--}130\%$). PAC depended on Chl *a* content non-linearly ($R^2 = 0.50$).

Key words: chlorophyll, PAC, quantum yield, monitoring, fluorescence, Upper Volga River, algocoenosis state, pigments

To cite this article. Semadeni, I.V., 2023. Spatial distribution and photosynthetic activity of phytoplankton in the Rybinsk Reservoir in the summer period of 2018–2020. *Ecosystem Transformation* 6 (2), 19–32. <https://doi.org/10.23859/estr-220414>

Введение

Рыбинское водохранилище является объектом многолетних гидроэкологических исследований (Структура и функционирование..., 2018). Водоросли планктона, продуцирующие основной запас органического вещества и осуществляющие в процессе фотосинтеза трансформацию входящей энергии солнечной радиации в упорядоченную энергию связей органических молекул (Тодоренко, 2016), чувствительны к внешним воздействиям (Елизарова, 1999; Suggett et al., 2010). Для оценки состояния альгоценозов используют различные показатели и методы: концентрацию хлорофилла *a*, первичную продукцию, численность и биомассу фитопланктона (Корнева, 2015; Методика изучения биогеоценозов... 1975; Мине-

ева, 2004, 2009, 2021; Сигарева, 2012). В современных исследованиях все большее распространение получают инструментальные, в том числе флуоресцентные методы, с помощью которых определяют концентрацию хлорофилла, а также его фотосинтетическую активность или эффективность квантового выхода фотосистемы II (Гавевский и др., 1993; Гольцев и др., 2014; Иванова и др., 2014; Маторин и Рубин, 2012; Попик, 2015).

Пространственная неоднородность среды является одним из важных стабилизирующих факторов функционирования экосистемы. При изучении крупных акваторий исследователи сталкиваются с гетерогенностью распределения фитопланктона (Корнева, 2017; Минеева, 2004; Piirsoo et al., 2008). Эта особенность связана с различными ги-

дродинамическими процессами, жизнедеятельностью гидробионтов, лимитированием биогенами и др. (Минеева, 2021; Экологические факторы..., 1993; Tesfay, 2007). Крупномасштабная гетерогенность фитопланктона обеспечивает ряд конкурентных преимуществ и характеризуется большим масштабом пространства и времени (дни и тысячи км). Данная работа продолжает цикл многолетних расширенных исследований по развитию фитопланктона Рыбинского водохранилища и его горизонтальному распределению (Структура и функционирование..., 2018).

Целью работы является оценка пространственной гетерогенности и фотосинтетической активности фитопланктона Рыбинского водохранилища в периоды с различными гидроклиматическими условиями.

Материалы и методы

Рыбинское водохранилище (N 58°22'30" E 38°25'04") расположено в подзоне южной тайги, характеризуется как крупное (площадь 4580 км²) и относительно мелководное (средняя глубина 5.6 м). Около 20% его общей площади занято мелководьями с глубинами до 2 м, около 25% – глубинами более 8 м. Водохранилище делится на четыре участка (Рыбинское водохранилище..., 1972): Волжский, Шекснинский, Моложский плесы, расположенные по затопленным руслам рек, и Главный плес, занимающий обширную центральную часть водохранилища (Рис. 1).

Материал собран на 30 глубоководных (русловых) и 17 мелководных (в устьях малых рек и в прибрежье) станциях (Рис. 1) в июле – августе 2018–2020 гг. в период максимального прогрева

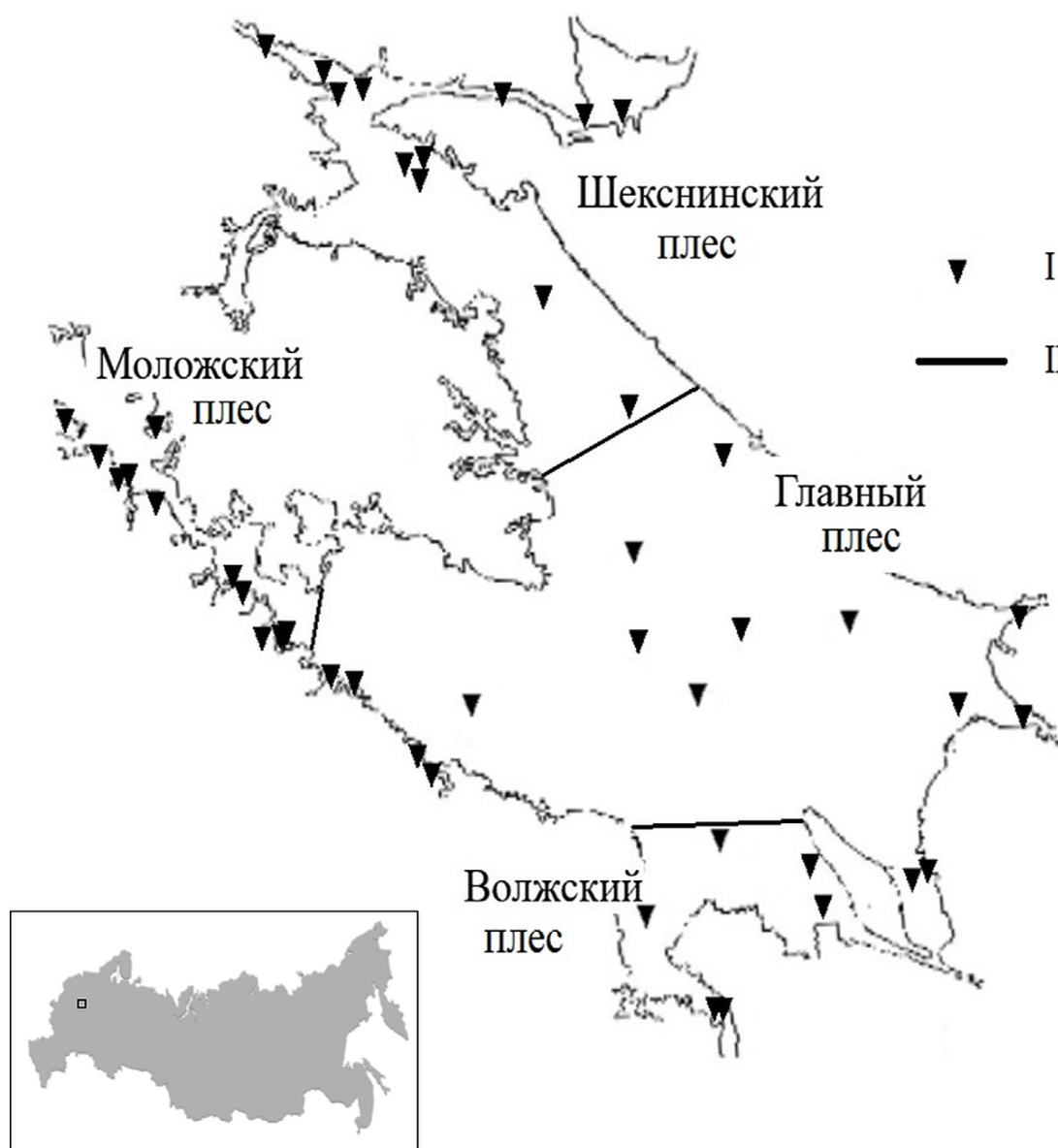


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением станций наблюдений. I – станции наблюдений, II – границы плесов.

Табл. 1. Метеорологические данные за неделю до сбора материала в 2018–2020 гг.

Год	Средняя скорость ветра (порывы), м/с	Облачность, %	Сумма осадков, мм	Доля штилевых дней, %	Средняя температура воздуха, °С
2018	2.2 (5)	50	12	17.2	18.4
2019	1.7 (5)	40	29	35.9	12.5
2020	3.1 (9)	60	78	12.5	17.0

воды. Пробы отбирали батометром конструкции Элгморка из эвфотической зоны (0–2 м).

Определяли содержание хлорофилла *a* (Хл *a*), равное его суммарному количеству у трех главных отделов пресноводных водорослей: синезеленых, диатомовых, зеленых (Хл_{Циан}, Хл_{Вас}, Хл_{Сп}), и коэффициент фотосинтетической активности (КФА), или эффективный квантовый выход фотосистемы II. Оба показателя получены с использованием флуориметра ПФЛ-3004 по методике, разработанной в Красноярском государственном университете (Gaevsky et al., 2005). Для определения Хл *a* измеряли выход флуоресценции в красной области (длина волны ~680 нм) при возбуждении природной воды светом с длиной волны 410, 490, 540 нм до и после добавления в пробу ингибитора электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) симазина. Концентрацию Хл *a* рассчитывали с использованием системы уравнений из работы В.М. Гольда с соавторами (1986). Для измерения КФА определяли выход флуоресценции природной воды при возбуждении белым светом с интенсивностью 150 Вт/м² до и после добавления симазина в кювету с пробой. КФА рассчитывали по формуле:

$$\text{КФА} = \frac{F'_{\max}}{F_{\max}} - F_t$$

где F'_{\max} – максимальная флуоресценция адаптированного к свету материала после добавления ингибитора, F_t – стационарная флуоресценция на свету (Гольд и др., 1986).

КФА – безразмерная величина, изменяющаяся в диапазоне 0–0.83 (максимально полученное значение для здоровой культуры) (Гольцев и др., 2014). При оценке фотосинтетической активности на основе КФА используются следующие диапазоны (Курочкина, 2019): 0–0.3 – низкая фотосинтетическая активность, при которой может наблюдаться ингибирование процессов усвоения солнечной энергии и нарушение целостности фотосистем; 0.3–0.5 – нормальная фотосинтетическая активность; 0.5 и выше – высокая фотосинтетическая активность, наблюдающаяся при оптимальных условиях, активном развитии водорослей.

Для статистической обработки данных использовали пакеты программ STATISTICA 10 (Statsoft, Россия), PAST 4.03 (Oyvind Hammer, Норвегия) и

Excel 2016 (Microsoft, США). Метеорологические данные (температура воздуха, скорость и направление ветра) взяты из архивов сайта www.rp5.ru для станции г. Череповец¹. Водные характеристики водохранилища (уровень, приток, расход) – с сайта РусГидро², а также из монографии под ред. В.И. Лазаревой (Структура и функционирование..., 2018).

Результаты и обсуждение

Вегетационные периоды 2018–2020 гг. характеризовались различающимися гидрометеорологическими условиями (Табл. 1). В каждом вегетационном сезоне доминировали ветра западного, северного и южного направлений, суммарная повторяемость которых в среднем достигала около 61–65%. Штилевые условия отмечены в 6–8% случаев. Реже всего фиксировались ветра восточного и северо-восточного направления. Для 2020 г. по сравнению с остальными рассматриваемыми годами характерна большая доля ветров южного направления (до 10%) и меньшая – западного. Средняя скорость ветра в каждый исследуемый год составила 2.7 м/с.

Вегетационный период 2018 г. характеризовался самой высокой средней температурой воздуха (12 °С). За неделю до отбора проб сохранялось преобладание ветров северных и северо-восточных направлений (> 52%) с долей штилевых явлений, составившей 17% (Рис. 2). 2019 г. был самым холодным (средняя температура воздуха вегетационного периода 10.6 °С), безветренным (средняя скорость ветра 2.3 м/с, 20% зарегистрированных штилевых значений от общего числа) и маловодным. За неделю до сбора материала сохранялось преобладание юго-западных ветров (27% случаев) с высокой долей штилей. В 2020 г. вегетационный период отличался более высокой скоростью ветра (2.9 м/с) и обильными осадками. Гидрометеорологическая обстановка в конце июля – начале августа была неблагоприятной для вегетации фитопланктона. Наблюдалась смена сезонных погодных условий с изменением главен-

¹ https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Череповце (дата обращения: 10.09.21)

² <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/> (дата обращения: 12.09.21)

ствующих ветров с западных на северные. Скорости ветра достигали 9 м/с, осадки наблюдались ежедневно в течение двух недель.

По полученным ранее данным (Семадени и Минеева, 2019), основная масса фитопланктона в дневное время сосредоточена в фотическом слое ($> 80\%$ зарегистрированных максимальных значений Хл *a* и КФА), который для Рыбинского водохранилища составляет 0–2 м. В условиях малых скоростей ветра повышенные концентрации Хл *a* приурочены к южной части водохранилища и зонам мелководий. При устойчиво направленных ветрах со скоростями выше 2 м/с фотический слой может подвергаться интенсивному ветровому воздействию, изменяя фотосинтетическую активность фитопланктона (Мошаров и Сергеева, 2018). В водохранилище отмечено горизонтальное смещение водорослей по направлению доминирующих ветров (Минеева, 2004).

В период исследований концентрации Хл *a* соответствовали типичным для разгара лета значениям (Структура и функционирование..., 2018). Летом 2018 г. содержание Хл *a* варьировало в пределах 4.5–80 мкг/л. При преобладании штилевой погоды и низких скоростей ветра (2.5 м/с) пространственное распределение Хл *a* было неоднородным ($C_v = 91\%$). Наибольшая концентрация Хл *a* отмечалась в центральной и южной части водоема (Рис. 3). Такая картина распределения пигментов в водохранилище типична для летнего периода максимального прогрева воды (Минеева, 2021). Высокие величины Хл *a* зафиксированы в южной части Главного плеса (> 60 мкг/л) в зоне местного экотона – месте слияния и перемешивания различных водных масс. В верховье Шекснинского плеса вблизи г. Череповца и в р. Шексне также отмечены повышенные значения Хл *a* (> 40 мкг/л). На остальной части водохранилища концентрации пигмента были значительно ниже с минимальными значениями в Моложском плесе (< 5 мкг/л).

Соотношение биомасс основных таксономических групп фитопланктона сходно с данными других исследователей (Корнева, 2015; Структура и функционирование..., 2018;): основной вклад в фонд Хл *a* вносили Хл_{Cyan} и Хл_{Bac}. В Волжском плесе вклад Хл_{Cyan} достигал 78%, вклад Хл_{Bac} был наименьшим. В Главном и Моложском плесах вклад Хл_{Cyan} и Хл_{Bac} близок к среднему (63–67% и 24–31% соответственно) (Табл. 2). В Шекснинском плесе Хл *a* более чем на половину состоял из Хл_{Bac} (57%) и лишь на 32% из Хл_{Cyan}. Вклад Хл_{Chl} был невысоким и варьировал от 5% в Волжском до 10% в Шекснинском плесе. Среднее относительное содержание Хл_{Cyan} и Хл_{Bac} для водоема равнялось 62 и 31% соответственно.

Наибольшие средние концентрации Хл *a* (28 мкг/л) отмечены в Волжском и Шекснинском плесах. В Главном – 18 мкг/л. Подобные величины характерны для вод эвтрофного типа. В Моложском плесе содержание Хл *a* близко к величинам мезотрофной категории (10.1 мкг/л) (Табл. 2). Для всего водоема среднее значение (21.2 мкг/л) было самым высоким за три года наблюдений. Это обусловлено слабым перемешиванием водной толщи и подъемом синезеленых водорослей в поверхностный горизонт.

В 2019 г. распределение Хл *a* по акватории водохранилища было умеренно неоднородным ($C_v = 69\%$). Диапазон значений смещен к меньшим величинам по сравнению с 2018 г. (2.2–68 мкг/л). Активная вегетация фитопланктона отмечена в северной части Главного и в Шекснинском плесе, а также в юго-восточной части водохранилища. Максимальные значения Хл *a* (35–68 мкг/л) приурочены к Главному плесу. Концентрации Хл *a* в трех других плесах не превышали 24 мкг/л. Минимальные значения (< 5 мкг/л) были отмечены в Моложском плесе и восточной части Главного (Рис. 3).

Соотношение хлорофиллов основных отделов водорослей отличалось от величин, полученных в 2018 г. В Главном и Шекснинском плесах отмечено преобладание Хл_{Cyan} (50–56%) и снижение доли Хл_{Bac} до 35%, в Волжском и Моложском плесах – увеличение доли Хл_{Bac} до 44–51% по сравнению с предыдущим годом. Относительное содержание Хл_{Chl} в Главном и Волжском плесах составляло 15–22% и было наибольшим за исследуемый период. Среднее относительное содержание Хл_{Cyan} и Хл_{Bac} в водохранилище равнялось 47 и 40% соответственно.

Средние концентрации Хл *a* в Волжском, Главном и Шекснинском плесах составляли 18.4, 19.2, 20.3 мкг/л и соответствовали водам эвтрофной категории. В Моложском плесе значение этого показателя было почти в два раза ниже (11 мкг/л) и соответствовало умеренно эвтрофным водам (Табл. 2). Средняя концентрация Хл *a* для всего водохранилища была меньше, чем в 2018 г. (17.6 мкг/л). В прибрежной зоне Шекснинского плеса концентрации Хл *a* на 36% выше, чем на глубоководных станциях, в Моложском плесе близ берега они снижаются на 15%. В двух других плесах значимые различия не выявлены.

Для 2020 г. характерен самый широкий диапазон значений (от 0.26 до 116 мкг/л) и наиболее неоднородное пространственное распределение Хл *a* ($C_v = 140\%$). Максимальные концентрации Хл *a* отмечались в южной части Волжского и в Шекснинском плесе (116 и 91 мкг/л соответственно). Повышенные величины также получены для западной части Моложского плеса (66 мкг/л). На

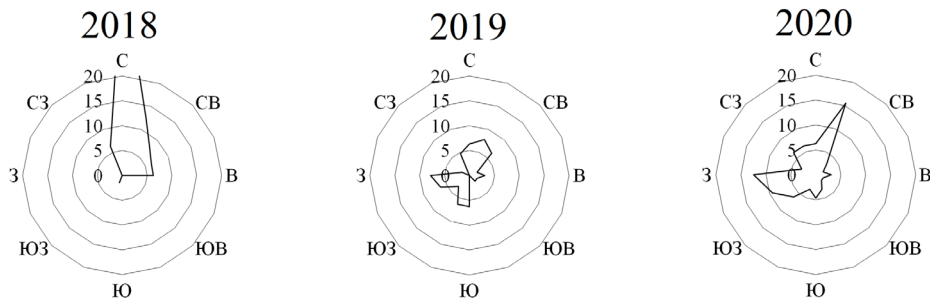


Рис. 2. Роза ветров, преобладающих за неделю до отбора проб в 2018–2020 гг.

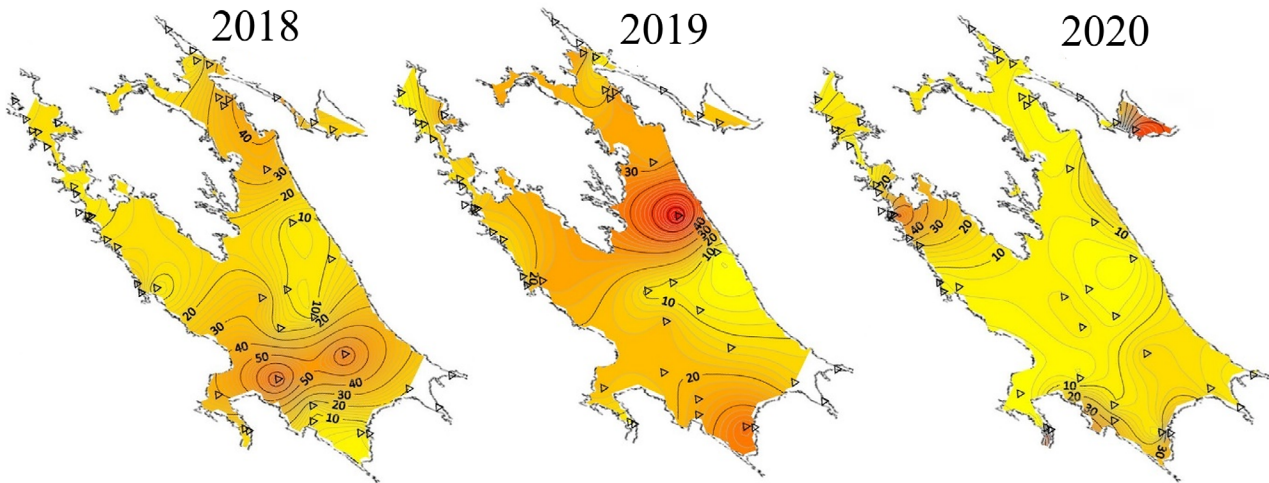


Рис. 3. Пространственное распределение Хл а (мкг/л) в Рыбинском водохранилище в летний период 2018–2020 гг.

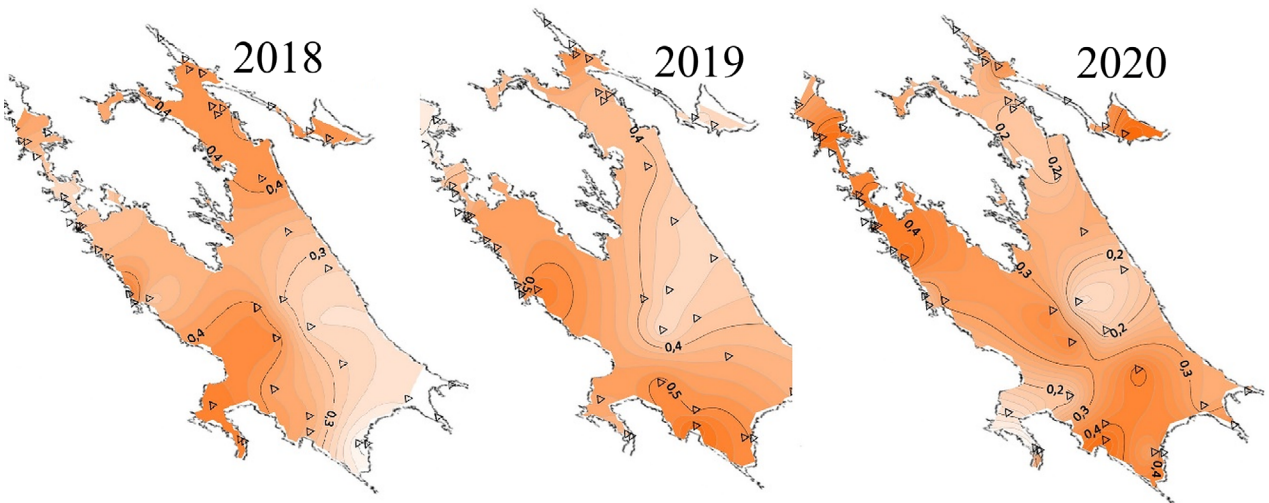


Рис. 4. Пространственное распределение КФА в Рыбинском водохранилище в летний период 2018–2020 гг.

Табл. 2. Среднее содержание хлорофилла Хл а и доля хлорофилла основных отделов водорослей. Хл_{С_уа_н} – хлорофилл синезеленых; Хл_{В_ас} – хлорофилл диатомовых; Хл_{С_н} – хлорофилл зеленых. Среднее содержание хлорофилла Хл а и доля хлорофилла основных отделов водорослей. Хл_{С_уа_н} – хлорофилл синезеленых; Хл_{В_ас} – хлорофилл диатомовых; Хл_{С_н} – хлорофилл зеленых.

Год	Плес	Хл а, мкг/л	Хл _{С_уа_н} , %	Хл _{В_ас} , %	Хл _{С_н} , %
2018	Волжский	28.5 ± 12.2	78	17	5
	Главный	18.9 ± 5.1	67	24	9
	Моложский	27.9 ± 7.1	63	31	6
	Шекснинский	10.1 ± 1.4	33	57	10
	В целом по водохранилищу	21.2 ± 3.51	62	30	8
2019	Волжский	18.4 ± 3.2	34	44	22
	Главный	19.2 ± 4.5	50	35	15
	Моложский	20.2 ± 3.4	42	51	7
	Шекснинский	11.1 ± 2.6	56	35	9
	В целом по водохранилищу	17.6 ± 2.03	47	40	13
2020	Волжский	25.2 ± 9.9	59	34	7
	Главный	12.4 ± 2.4	53	37	10
	Моложский	15.6 ± 0.9	15	81	4
	Шекснинский	18.3 ± 7.2	40	50	10
	В целом по водохранилищу	16.7 ± 3.4	43	48	9

открытых участках крупные скопления водорослей отсутствовали: наименьшие концентрации Хл а (< 5 мкг/л) регистрировались в центре водохранилища (Рис. 3).

В фонде Хл а в Моложском и Шекснинском плесах преобладал Хл_{В_ас} (81% и 50%), в Главном и Волжском – Хл_{С_уа_н} (53% и 59%). Вклад Хл_{С_н} был невысоким (5–10%). Среднее относительное содержание Хл_{С_уа_н} и Хл_{В_ас} в отличие от двух предыдущих лет характеризовалось увеличением доли последнего до 48%.

Средние концентрации Хл а в Волжском, Шекснинском и Моложском плесах (25, 15.6, 18.3 мкг/л) соответствуют водам эвтрофной категории, в Главном плесе (12.4 мкг/л) – умеренно эвтрофной (Табл. 2). Пониженная температура воды, постоянная ветровая активность с обильными осадками приводят к снижению фотосинтетической активности из-за конкурентного преимущества мелкокоразмерных водорослей с меньшей продуктивностью (Winder and Sommer, 2012). Это выражается в снижении средней концентрации Хл а до 16.7 мкг/л – самой низкой для всего водохранилища за исследуемый период. В таких условиях вегетация водорослей в закрытых частях водохранилища происходит интенсивнее (Пырина и др., 1976). Отмечено значительное различие содержания Хл а на глубоководных и мелководных

прибрежных станциях каждого плеса: на мелководьях показатели были в 2–4 раза выше, чем в открытой части водохранилища.

Одним из параметров оценки состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона является эффективный квантовый выход флуоресценции (Гольцев и Каладжи, 2016; Мошаров и Сергеева, 2018; Hartig et al., 1998). Коэффициент фотосинтетической активности (КФА) характеризует долю квантов света, использованных в фотосинтетических реакциях ФСII (Maxwell and Johnson, 2000), и отражает эффективность усвоения солнечной энергии.

В 2018 г. величины КФА в Рыбинском водохранилище изменялись от 0.19 до 0.51 с коэффициентом вариации $C_v = 22\%$. Характер распределения КФА (Рис. 4) был сходен с распределением концентрации Хл а (Рис. 3). Значения КФА выше 0.40 отмечены в северной части акватории в Шекснинском плесе (КФА_{ср} = 0.41) и р. Шексне, а также в Волжском плесе (КФА_{ср} = 0.38). Низкие КФА (меньше 0.30) в единичных количествах наблюдались в Моложском плесе и восточной части водохранилища. Преобладание того или иного отдела водорослей не влияло на общую фотосинтетическую активность. Так, в Моложском, Главном и Волжском плесах в фонде Хл а преобладал Хл_{С_уа_н}, в Шекснинском плесе – Хл_{В_ас}

Табл. 3. Частота встречаемости значений КФА в Рыбинском водохранилище в 2018–2020 гг.

Год	КФА		
	< 0.3	0.3–0.5	0.5–0.7
2018	23%	71%	3%
2019	8%	76%	16%
2020	47%	53%	0%
За весь период	26%	67%	6%

Табл. 4. Величины КФА (среднее \pm ошибка среднего) в плесах Рыбинского водохранилища.

Плес	Год		
	2018	2019	2020
Волжский	0.39 \pm 0.03	0.49 \pm 0.03	0.23 \pm 0.06
Главный	0.33 \pm 0.06	0.42 \pm 0.02	0.30 \pm 0.03
Моложский	0.33 \pm 0.07	0.36 \pm 0.02	0.41 \pm 0.02
Шекснинский	0.41 \pm 0.06	0.43 \pm 0.02	0.27 \pm 0.04

при приблизительно равных значениях КФА. На 7 станций отмечены значения КФА < 0.3, что свидетельствует об угнетении фотосинтетических процессов (Рубин, 2005). Только на одной станции отмечено КФА > 0.50 (Табл. 3). Можно заключить, что массовое развитие фитопланктонных организмов приводит к их конкурированию между собой за свет и биогенные элементы, что выражается падением уровня эффективности усвоения солнечной энергии при концентрациях хлорофилла более 40 мкг/л. Средние величины КФА в Главном и Моложском плесах (0.33) близки к критическому низкому значению, в Шекснинском и Волжском плесах они выше (0.41 и 0.39 соответственно) и соответствуют нормальному функционированию фитопланктона (Табл. 4). Среднее значение КФА для всего водохранилища составило 0.36.

В 2019 г. получен диапазон значений КФА, близкий к таковому в 2018 г. (0.26–0.58), с низкой вариабельностью ($C_v = 18\%$). Пространственное распределение КФА также мало отличалось от его распределения в 2018 г. (Рис. 4), но не совпадало с распределением Хл *a* (Рис. 3). Высокие значения КФА (> 0.50) отмечены на разных участках Волжского, Главного и Шекснинского плесов, а минимальные (< 0.30) – в Моложском плесе. Максимальное среднее значение КФА (0.49) получено в Волжском плесе, где доля Хл_{Вас} достигала 72% в пуле Хл *a*, а также была повышенной доля Хл_{Сн} (25%) что схоже с полученными данными других

исследователей (Darchambeau et al., 2014; Rattan, 2017). Там же отмечено самое высокое среднее значение КФА – 0.46. В Главном, Шекснинском и Моложском плесах получены более низкие средние величины (0.42, 0.43 и 0.36 соответственно). Для первых двух характерно типичное для летнего периода соотношение Хл_{Сн} и Хл_{Вас} (~60% и ~30%), в Моложском плесе более половины фонда Хл *a* составлял Хл_{Вас}. Фотосинтетическая активность водорослей глубоководных и мелководных станций в большинстве случаев различалась незначительно; в Моложском плесе среднее значение КФА на русловых станциях выше на 11%. В 8% случаев величины КФА были ниже 0.30, а в 16% – выше 0.5. По сравнению с 2018 г. фитопланктон вегетировал в более благоприятных условиях. Среднее значение КФА для всего водохранилища равно 0.41.

В 2020 г. при нестабильных гидрометеорологических условиях диапазон КФА был наиболее широким (0.02–0.47), а пространственное распределение характеризовалось самой высокой для всех рассматриваемых лет неоднородностью ($C_v = 143\%$). Повышенные значения КФА (> 0.40) отмечены локально во всех плесах водохранилища (Рис. 5). Минимальные величины (< 0.30) получены на открытых участках Главного и Волжского плесов. В этих зонах в фонде Хл *a* отмечено преобладание Хл_{Сн} (53–58%). В закрытой части водохранилища зарегистрирована более высокая

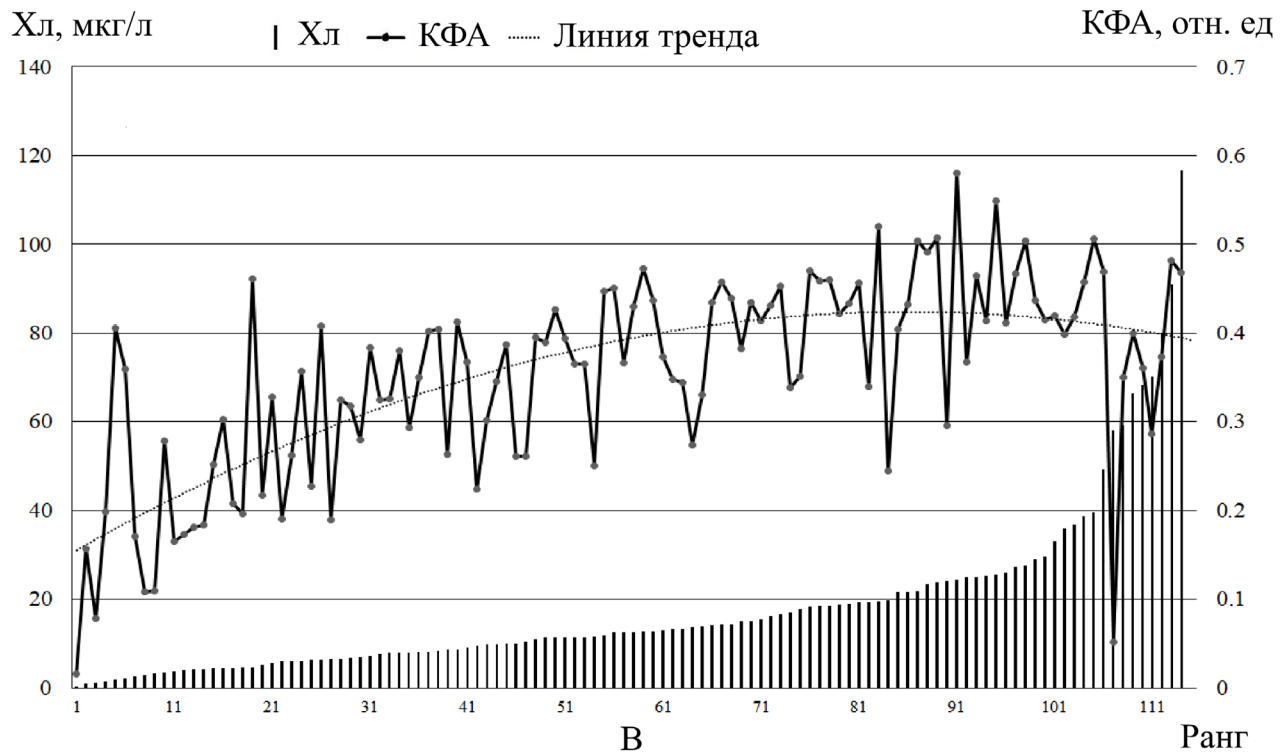
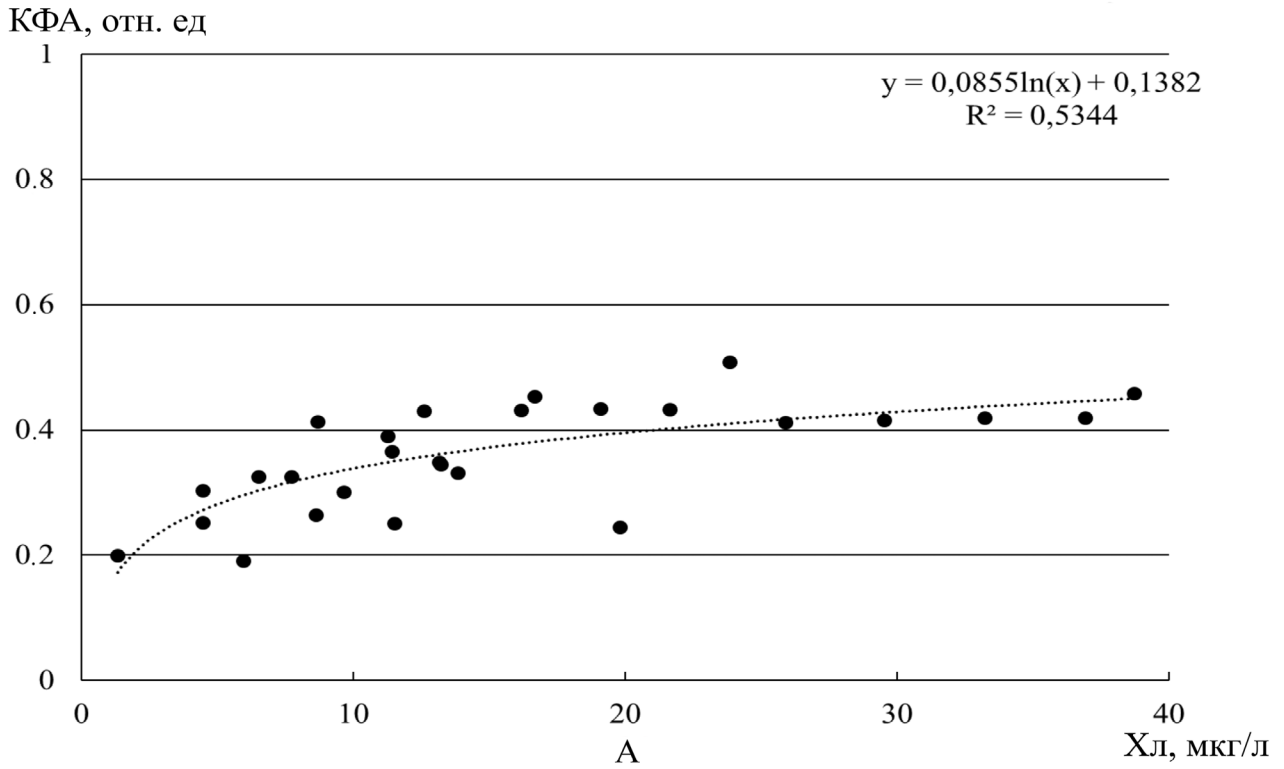


Рис. 5. Зависимость КФА от содержания Хл а в 2018 г. (А) и в 2018–2020 гг. (В).

концентрация $Xл_{\text{вас}}$. Средние значения КФА (0.23, 0.27, 0.30) отражали развитие фитопланктона в стрессовых условиях в Волжском, Шекснинском и Главном плесах. В закрытом Моложском плесе $КФА_{\text{ср}} = 0.41$. Максимальные значения КФА были получены на мелководных закрытых участках водохранилища и в устьях рек. Величины КФА в прибрежной зоне были выше, чем на русловых станциях: в Волжском плесе на 36%, в Моложском – на 6%. КФА < 0.3 отмечались в 47% случаев, значения выше 0.5 не регистрировались. Среднее $КФА_{\text{ср}}$ для всего водохранилища равнялось 0.30, являясь наименьшим за весь период исследования.

Содержание $Xл\ a$ считается универсальной эколого-физиологической характеристикой фотосинтетической активности водорослей; этот показатель отражает количество синтезированной биомассы при сложившихся условиях среды и физиологическом состоянии организмов. В естественных, антропогенно не нарушенных экосистемах связь между квантовым выходом и $Xл\ a$ чаще всего положительная (Мошаров и Сергеева, 2018; Попик, 2015). В Рыбинском водохранилище в 2018 г. связь КФА с $Xл\ a$ была умеренной ($r = 0.55$), связь с относительным количеством $Xл_{\text{вас}}$ и $Xл_{\text{chl}}$ более тесной ($r = 0.66$ и 0.76 соответственно). В 2019 г. значимая связь прослеживалась только с долей $Xл_{\text{chl}}$ ($r = 0.59$). В 2020 г. получена самая тесная корреляция КФА с $Xл\ a$ ($r = 0.78$) и менее выраженная – с долями $Xл_{\text{вас}}$ и $Xл_{\text{chl}}$ ($r = 0.61$ и 0.66 соответственно). Для всего периода исследований (2018–2020 гг.) связь КФА с $Xл\ a$ характеризовалась умеренной теснотой ($r = 0.64$). При исключении из ряда данных концентраций $Xл\ a > 40$ мкг/л, свойственных эвтрофным и гиперэвтрофным водоемам, коэффициент корреляции увеличивается ($r = 0.73$).

В целом содержание $Xл\ a$ нелинейно связано с КФА. При ранжировании значений КФА по содержанию хлорофилла получено уравнение аппроксимации с высоким коэффициентом детерминации как для конкретных лет (Рис. 5А), так и для всего ряда наблюдений (Рис. 5В):

$$КФА = -0.00005 \times Xл^2 + Xл + 0.148 \\ (n = 114, R^2 = 0.50).$$

Для всего ряда данных связь нелинейная, логарифмический рост значений КФА до 0.5 происходит при увеличении концентраций $Xл\ a$ до 40 мкг/л. Максимальная активность фотосинтетического аппарата (КФА = 0.58) наблюдалась в диапазоне концентраций хлорофилла от 20 до 40 мкг/л. С дальнейшим ростом содержания $Xл\ a$ величины КФА снижаются (Рис. 5). Для 2018 г. при исключении двух станций со значениями $Xл\ a$ выше 40 мкг/л связь выражена логарифмической кривой.

Выводы

Пространственное распределение хлорофилла в Рыбинском водохранилище в летний период характеризуется высокой степенью неоднородности с коэффициентами вариации от 69% при преобладании штилевой погоды и низкой скорости ветра до 140% при сильных ветрах и обильных осадках. Концентрации хлорофилла в прибрежье и на закрытых мелководных участках, как правило, выше, чем на глубоких русловых станциях.

КФА, впервые определенные для фитопланктона Рыбинского водохранилища, в 66% случаев находятся в диапазоне 0.3–0.5, что свидетельствует о нормальном физиологическом состоянии водорослей. Значения КФА меньше 0.3 составляют значительную долю при нестабильной гидрометеорологической обстановке.

Пространственные распределения КФА и $Xл\ a$ не повторяют друг друга. Высокие значения КФА наблюдаются по всей акватории водохранилища в зависимости от условий года, чаще всего в южной и северной части водохранилища. В 2018 и 2019 гг. наблюдалось горизонтальное смещение водорослей по направлению ветра, не влияющее на КФА. Связь КФА и $Xл\ a$ не линейна. Максимальная активность фотосинтетического аппарата наблюдалась в диапазоне концентраций хлорофилла от 20 до 40 мкг/л. При значениях $Xл\ a$ выше 40 мкг/л значения КФА снижались.

ORCID

И.В. Семадени  [0000-0003-2381-4587](https://orcid.org/0000-0003-2381-4587)

Список литературы

- Гаевский, Н.А., Шатров, И.Ю., Гольд, В.М., 1993. Флуоресцентный анализ пигментов фитопланктона. В: Пырина, И.Л. (ред.), *Методические вопросы изучения первичной продукции внутренних водоемов*. Гидрометеоиздат, СПб, Россия, 101–109.
- Гольд, В.М., Гаевский, Н.А., Шатров, И.Ю., 1986. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла у планктонных водорослей. *Гидробиологический журнал* **22** (3), 80–85.
- Гольцев, В.Н., Каладжи, Х.М., 2016. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений. *Физиология растений* **63** (6), 881–907.
- Гольцев, В.Н., Каладжи, М.Х., Кузманова, М.А., Аллахвердиев, С.И., 2014. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. Институт

- компьютерных исследований, Москва – Ижевск, Россия, 220 с.
- Елизарова, В.А., 1999. Популяционный рост водорослей в водоеме. В: Паутова, В.Н., Розенберг, Г.С. (ред.), *Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища*. Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия, 51–68.
- Иванова, Е.А., Анищенко, О.В., Гаевский, Н.А., Глущенко, Л.А., Колмаков, В.И., 2014. Вклад разных групп автотрофов в первичную продукцию горного озера Ойское. *Сибирский экологический журнал* 4, 531–546.
- Коренева, Т.Г., 2017. Оценка экологического состояния залива Анива (Охотское море) по фитопигментным характеристикам. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Южно-Сахалинск, Россия, 24 с.
- Корнева, Л.Г., 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Костромской печатный дом, Кострома, Россия, 284 с.
- Курочкина, В.А., 2019. Внутривидовая изменчивость функциональных и морфологических параметров водорослей *Conticribra weissflogii* и *Attheya ussurensis* при осмотическом стрессе. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Москва, Россия, 26 с.
- Маторин, Д.Н., Рубин, А.Б., 2012. Флуоресценция хлорофилла высших растений и водорослей. Институт компьютерных исследований, Москва, Россия, 256 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.). Наука, Москва, СССР, 240 с.
- Минеева, Н.М., 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Наука, Москва, Россия, 156 с.
- Минеева, Н.М., 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Принтхаус, Ярославль, Россия, 279 с.
- Минеева, Н.М., 2021. Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища. *Биология внутренних вод* 6, 574–585.
- Мошаров, С.А., Сергеева, В.М., 2018. Оценка функционального состояния морского фитопланктона по флуоресцентным показателям и соотношению концентраций феофитина и хлорофилла *a*. *Вопросы современной альгологии* 1 (16).
- Попик, А.Ю., 2015. Динамика спектров лазерной индуцированной флуоресценции хлорофилла *a* фитопланктона в условиях меняющихся параметров внешней среды. *Диссертация на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук*. Владивосток, Россия, 145 с.
- Пырина, И.Л., Башкатова, Е.Л., Сигарева, Л.Е., 1976. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971–1972 г. В: Буторин, Н.В. (ред.), *Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ*. ИБВВ, Ярославль, Россия, 106–132.
- Рубин, А.Б., 2005. Биофизика фотосинтеза и методы экологического мониторинга. *Технологии живых систем* 1 (2), 425–453.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972. Кузин, Б.С. (ред.). Наука, Ленинград, СССР, 364 с.
- Семадени, И.В., Минеева, Н.М., 2019. Содержание хлорофилла как показатель качества воды водохранилищ Верхней Волги в годы с различными гидроклиматическими условиями. *Материалы II Международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения»*. Ч. 2, Казань, Россия, 327–331.
- Сигарева, Л.Е., 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 217 с.
- Структура и функционирование экосистем Рыбинского водохранилища в начале XXI века, 2018. Лазарева, В.И. (ред.). РАН, Москва, Россия, 457 с.
- Тодоренко, Д.А., 2016. Характеристики световых реакций фотосинтеза при воздействии токсических веществ. *Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Москва, Россия, 129 с.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов,

1993. Поддубный, А.Г. (ред.). Гидрометеоздат, СПб., Россия, 333 с.

Darchambeau, F., Sarmiento, H., Descy, J.-P., 2014. Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. *Science of the Total Environment* **1** (473–474), 178–188. <http://www.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.12.036>

Gaevsky, N.A., Kolmakov, V.I., Anischenko, O.V., Gorbaneva, T.B., 2005. Using DCMU-fluorescence method for identification of dominating phytoplankton groups. *Journal of Applied Phycology* **17** (6), 483–494. <http://www.doi.org/10.1007/s10811-005-2903-x>

Hartig, P., Wolfstein, K., Lippemeier, S., Colijn, F., 1998. Photosynthetic activity of natural microphytobenthos populations measured by fluorescence (PAM) and ¹⁴C-tracer methods: a comparison. *Marine Ecology Progress Series* **166**, 53–62. <http://www.doi.org/10.3354/meps166053>

Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51** (345), 659–668. <http://www.doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

Piirsoo, K., Pall, P., Tuvikene, A., Viik, M., 2008. Temporal and spatial patterns of phytoplankton in a temperate lowland river (Emajõgi, Estonia). *Journal of Plankton Research* **30** (11), 1285–1295. <http://www.doi.org/10.1093/plankt/fbn082>

Rattan, K.J., 2017. Comparative analyses of physiological assays and chlorophyll a variable fluorescence parameter: investigating the importance of phosphorus availability in oligotrophic and eutrophic freshwater systems. *Aquatic Ecology* **51** (3), 359–375. <https://doi.org/10.1007/s10452-017-9622-7>

Suggett, D.J., Moore, C.M., Geider, R.J., 2010. Estimating aquatic productivity from active fluorescence measurements. In: Suggett, D.J., Borowitzka, M.A., Prášil, O. (eds.), *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications*, 103–127. http://www.doi.org/10.1007/978-90-481-9268-7_6

Tesfay, H., 2007. Spatio-temporal variations of the biomass and primary production of phytoplankton in Koka Reservoir. *Candidate of Biological Sciences thesis*. Addis Ababa, Ethiopia, 92 p.

Winder, M., Sommer, U., 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*

698, 5–16. <http://www.doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>

References

Darchambeau, F., Sarmiento, H., Descy, J.-P., 2014. Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. *Science of the Total Environment* **1** (473–474), 178–188. <http://www.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.12.036>

Elizarova, V.A., 1999. Populyatsionnyi rost vodoroslei v vodoeme [Population growth of algae in a pond]. In: Pautova, V.N., Rozenberg, G.S. (eds.), *Ekologiya fitoplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha* [Ecology of phytoplankton in the Rybinsk Reservoir]. Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Tol'yatti, Russia, 51–68. (In Russian).

Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. *Science of the Total Environment* **1** (473–474), 178–188. <http://www.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.12.036>

Gaevsky, N.A., Kolmakov, V.I., Anischenko, O.V., Gorbaneva, T.B., 2005. Using DCMU-fluorescence method for identification of dominating phytoplankton groups. *Journal of Applied Phycology* **17** (6), 483–494. <http://www.doi.org/10.1007/s10811-005-2903-x>

Gaevsky, N.A., Shatrov, I.Yu., Gol'd, V.M., 1993. Fluorescentnyy analiz pigmentov fitoplanktona [Fluorescent analysis of phytoplankton pigments]. In: Pyrina, I.L. (ed.), *Metodicheskie voprosy izucheniya pervichnoi produktsii vnutrennikh vodoemov* [Methodological issues of studying the primary production of inland water bodies]. Gidrometeoizdat, St. Petersburg, Russia, 101–109. (In Russian).

Gol'tsev, V.N., Kaladzhi, H.M., 2016. Ispol'zovanie peremennoi fluoresentsii khlorofilla dlya otsenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rastenii [Use of variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants]. *Fiziologiya rastenii [Plant Physiology]* **63**(6), 881–907. (In Russian).

Gol'tsev, V.N., Kaladzhi, M.H., Kuzmanova, M.A., Allakhverdiev, S.I., 2014. Peremennaya i zamedlennaya fluoresentsiya khlorofilla a – teoreticheskie osnovy i prakticheskoe prilozhenie v issledovanii rastenii [Variable and delayed fluorescence of chlorophyll a – theoretical

- foundations and practical application in plant research]. Institute of Computer Studies, Moscow – Izhevsk, Russia, 220 p. (In Russian).
- Gol'd, V.M., Gaevsky, N.A., Shatrov, I.Yu., 1986. Opyt ispol'zovaniya fluorestsentsii dlya differentsial'noi otsenki sodержaniya khlorofilla u planktonnykh vodoroslei [Experience in using fluorescence for differential assessment of chlorophyll content in planktonic algae]. *Gidrobiologicheskii zhurnal [Hydrobiological Journal]* **22** (3), 80–85. (In Russian).
- Hartig, P., Wolfstein, K., Lippemeier, S., Colijn, F., 1998. Photosynthetic activity of natural microphytobenthos populations measured by fluorescence (PAM) and ¹⁴C–tracer methods: a comparison. *Marine Ecology Progress Series* **166**, 53–62. <http://www.doi.org/10.3354/meps166053>
- Ivanova, E.A., Anishhenko, O.V., Gaevsky, N.A., Glushhenko, L.A., Kolmakov, V.I., 2014. Vklad raznykh grupp avtotrofov v pervichnyu produktsiyu gornogo ozera Oiskoe [The contribution of different groups of autotrophs to the primary production of the mountain lake Oiskoe]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal [Siberian Ecological Journal]* **4**, 531–546. (In Russian).
- Ekologicheskie faktory prostranstvennogo raspredeleniya i peremeshcheniya gidrobiontov [Ecological factors of spatial distribution and movement of hydrobionts], 1993. Poddubny, A.G. (ed.). Gidrometeoizdat, St. Petersburg, Russia, 333 p. (In Russian).
- Koreneva, T.G., 2017. Otsenka ekologicheskogo sostoyaniya zaliva Aniva (Okhotskoe more) po fitopigmentnym kharakteristikam [Assessment of the ecological state of the Aniva Bay (Sea of Okhotsk) according to phytopigment characteristics]. Biological sciences PhD thesis abstract. Yuzhno-Sakhalinsk, Russia, 24 p. (In Russian).
- Korneva, L.G., 2015. Fitoplankton vodokhranilishch basseina Volgi [Phytoplankton of reservoirs of the Volga River basin]. Kostroma Printing House, Kostroma, Russia, 284 p. (In Russian).
- Kurochkina, V.A., 2019. Intrapopulation variability of functional and morphological parameters of algae *Conticribra weissflogii* and *Attheya ussurensis* under osmotic stress. Biological sciences PhD thesis abstract. Moscow, Russia, 26 p. (In Russian).
- Matorin, D.N., Rubin, A.B., 2012. Fluorestsentsiya khlorofilla vysshikh rastenii i vodoroslei [Fluorescence of chlorophyll in higher plants and algae]. Institute of Computer Studies, Moscow, Russia, 256 p. (In Russian).
- Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51** (345), 659–668. <http://www.doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies], 1975. Mordukhai-Boltovskoy, F.D. (ed.). Nauka, Moscow, USSR, 240 p. (In Russian).
- Mineeva, N.M., 2004. Rastitel'nye pigmenty v vode volzhskikh vodokhranilishch [Plant pigments in the water of the Volga reservoirs]. Nauka, Moscow, Russia, 156 p. (In Russian).
- Mineeva, N.M., 2009. Pervichnaya produktsiya planktona v vodokhranilishchakh Volgi [Primary production of plankton in the reservoirs of the Volga River]. Prinhaus, Yaroslavl', Russia, 279 p. (In Russian).
- Mineeva, N.M., 2021. Mnogoletnyaya dinamika khlorofilla v planktone razlichnykh uchastkov krupnogo ravninnogo vodokhranilishcha [Long-term dynamics of chlorophyll in plankton in various parts of a large lowland reservoir]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]* **6**, 574–585. (In Russian).
- Mosharov, S.A., Sergeeva, V.M., 2018. Otsenka funktsional'nogo sostoyaniya morskogo fitoplanktona po fluorestsentsnym pokazatelyam i sootnosheniyu kontsentratsii feofitina i khlorofilla a [Assessment of the functional state of marine phytoplankton by fluorescent indicators and the ratio of the concentrations of pheophytin and chlorophyll a]. *Voprosy sovremennoj al'gologii [Issues of Modern Algology]* **1** (16). (In Russian).
- Piirsoo, K., Pall, P., Tuvikene, A., Viik, M., 2008. Temporal and spatial patterns of phytoplankton in a temperate lowland river (Emajõgi, Estonia). *Journal of Plankton Research* **30** (11), 1285–1295. <http://www.doi.org/10.1093/plankt/fbn082>
- Popik, A.Ju., 2015. Dinamika spektrov lazernoi indutsirovannoi fluorestsentsii khlorofilla a fitoplanktona v usloviyakh menyayushchikhsya parametrov vneshnei sredy [Dynamics of the laser-induced fluorescence spectra of phytoplankton chlorophyll a under changing environmental parameters]. Physical and Mathematical Sciences PhD thesis abstract. Vladivostok, Russia, 145 p. (In Russian).

- Pyrina, I.L., Bashkatova, E.L., Sigareva, L.E., 1976. Pervichnaya produktsiya fitoplanktona v melkovodnoi zone Rybinskogo vodokhranilishcha v 1971–1972 gg. [Primary production of phytoplankton in the shallow waters of the Rybinsk Reservoir in 1971–1972]. In: Butorin, N.V (ed.), *Gidrobiologicheskii rezhim pribrezhnykh melkovodii verkhne-volzhskikh vodokhranilishch [The hydrobiological regime of the coastal shallow waters of the upper Volga River reservoirs]*. Institute for Biology of Inland Waters, Yaroslavl, Russia, p. 106–132. (In Russian).
- Rattan, K.J., 2017. Comparative analyses of physiological assays and chlorophyll a variable fluorescence parameter: investigating the
- Rubin, A.B., 2005. Biofizika fotosinteza i metody ekologicheskogo monitoringa [Biophysics of photosynthesis and methods of ecological monitoring]. *Tehnologii zhivyykh system [Technologies of Living Systems]* 1 (2), 425–453. (In Russian).
- Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn' [Rybinsk reservoir and its life] 1972. Kuzin, B.S. (ed.). Nauka, Leningrad, USSR, 364 p. (In Russian).
- Semadeni, I.V., Mineeva, N.M., 2019. Soderzhanie khlorofilla kak pokazatel' kachestva vody vodokhranilishch Verkhnei Volgi v gody s razlichnymi gidroklimaticheskimi usloviyami [Chlorophyll content as an indicator of water quality in reservoirs of the Upper Volga in years with different hydroclimatic conditions]. *Materialy II Mezhdunarodnoi konferentsii "Ozera Evrazii: Problemy i puti ikh resheniya". Ch. 2 [Materials of the 2nd International conference "Lakes of Eurasia: Problems and ways to solve them". P. 2]*. Kazan', Russia, 327–331. (In Russian).
- Sigareva, L.E., 2012. Chlorophyll v donnykh otlozheniyakh volzhskikh vodoemov [Chlorophyll in the bottom sediments of the Volga River reservoirs]. KMK, Moscow, Russia, 217 p. (In Russian).
- Struktura i funktsionirovanie ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka [Structure and functioning of the ecosystem of the Rybinsk Reservoir at the beginning of the XXI century], 2018. Lazareva, V.I. (ed.). Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 457 p. (In Russian).
- Suggett, D.J., Moore, C.M., Geider, R.J., 2010. Estimating aquatic productivity from active fluorescence measurements. In: Suggett, D.J., Borowitzka, M.A., Prášil, O. (eds.), *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications*, 103–127. http://www.doi.org/10.1007/978-90-481-9268-7_6
- Tesfay, H., 2007. Spatio-temporal variations of the biomass and primary production of phytoplankton in Koka Reservoir. *Candidate of Biological Sciences thesis*. Addis Ababa, Ethiopia, 92 p.
- Todorenko, D.A., 2016. Kharakteristiki svetovykh reaktsii fotosinteza pri vozdeistvii toksicheskikh veshchestv [Characteristics of light reactions of photosynthesis under the influence of toxic substances.]. Biological Sciences PhD thesis abstract. Moscow, Russia, 129 p. (In Russian).
- Winder, M., Sommer, U., 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698, 5–16. <http://www.doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>