

УДК 579.817.76:578.736

## Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера

Сергей И. Сиделев\*, Ольга В. Бабаназарова

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова  
проезд Матросова, 9, Ярославль, Россия<sup>1</sup>

Received 2.06.2008, received in revised form 25.08.2008, accepted 27.08.2008

*На примере высокоэвтрофного озера (оз. Неро, Ярославская область) с преобладанием в фитопланктоне синезеленых водорослей планктотрихетового типа проанализирована связь между пигментными и структурными характеристиками фитопланктона. Между содержанием хлорофилла "а" в сестоне и биомассой фитопланктона отмечается сильная положительная корреляция в конкретные годы. При сравнительном анализе связи хлорофилл-биомасса с предыдущими исследованиями (1987-1989 гг.) были получены линии регрессии с разными углами наклона, что не позволяет даже на основе многолетних наблюдений установить переходный коэффициент между общей биомассой водорослей и количеством хлорофилла в отдельно взятом водоеме. Отмечена широкая вариабельность удельного содержания хлорофилла "а" в единице сырой биомассы фитопланктона (0.05-3.97 %). Обсуждаются причины колебаний относительного содержания хлорофилла в фитопланктоне. Из всех рассматриваемых в работе пигментных показателей фитопланктона (хлорофиллы "b" и "c", индексы E480/E664, E430/E664, E450/E480, каротиноиды, феопигменты) тесные и значимые связи структурных характеристик фитопланктона обнаружены лишь с пигментным индексом E450/E480. Предлагается использовать данный индекс как показатель соотношения определенных таксономических групп фитопланктона.*

*Ключевые слова:* хлорофиллы, биомасса фитопланктона, каротиноиды, пигментные индексы.

### Введение

При экологическом мониторинге пресноводных водоемов большое внимание уделяется обилию фитопланктона – основного продуцента первичного органического вещества. При развитии водорослей до степени "цветения" воды оценка обилия фитопланктона становится особенно актуальной. Однако исследования структуры фитопланктона сопряжены с трудностями количественного и качественного учета водорослей, требующего больших

затрат времени и хороших знаний таксономии. Применение косвенных методов оценки развития фитопланктона, в частности спектрофотометрического определения пигментов в сестоне, получило широкое распространение с середины прошлого столетия. Исследователей привлекает доступность и быстрота определения пигментов, поэтому во многих гидробиологических работах принято выражать обилие водорослей количеством хлорофилла "а" (на-

\* Corresponding author E-mail address: sidelev@mail.ru

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

пример, Бульон, 1983; Минеева, 2004; Foy, 1987; Kalchev et al., 1996; Yacobi et al., 1996).

Удельное содержание хлорофилла “а” в сырой биомассе фитопланктона значительно варьирует в зависимости от многих факторов, что не позволяет вывести общий переходный коэффициент между концентрацией хлорофилла и биомассой, пригодный для водоумов разного типа (Елизарова, 1993; Трифонова и Десортова, 1983; Riemann et al., 1989; Nicholls and Dillon, 1978). Зависимость содержания хлорофилла “а” от биомассы фитопланктона широко обсуждается в литературе для конкретных водоемов разного трофического статуса (Елизарова, 1974; Измestьева, 1989; Canfield et al., 1985; Desortova, 1981; Felip and Catalan, 2000; Granberg and Harjula, 1982; Hallegraeff, 1977; Javornicky, 1974; Kalchev et al., 1996; Tolstoy, 1979; Voros and Padisak, 1991). В подобных исследованиях наблюдается как линейная (Трифопова и Десортова, 1983; Hallegraeff, 1977; Tolstoy, 1979), так и нелинейная связь хлорофилла и общей биомассы водорослей (Ляшенко, 2004; Felip and Catalan, 2000; Kalchev et al., 1996; Voros and Padisak, 1991). Значительно варьируют и получаемые коэффициенты корреляции между данными параметрами. В большинстве работ связь хлорофилл-биомасса изучается в кратковременном аспекте (Ляшенко, 2004; Desortova, 1981; Felip and Catalan, 2000; Voros and Padisak, 1991). Однако отмечается, что переходный коэффициент между данными параметрами может быть получен для водоема лишь при многолетних наблюдениях (Трифопова, 1979; Трифонова и Десортова, 1983).

Кроме того, в отечественных работах часто используются такие пигментные характеристики фитопланктона, как концентрации хлорофиллов “b” и “c”, феопигментов и каротиноидов, пигментные индексы (Бульон, 1983; Елизарова, 1974; Ермолаев, 1989; Ляшенко, 2004; Ляшенко и др., 2001; Пырина, 1992; Си-

гарева и Ляшенко, 2004; Трифонова, 1979). Колебания значений этих пигментных показателей принято объяснять соответствующими изменениями в составе, обилии или “физиологическом” состоянии фитопланктона. Так, вариабельность концентраций хлорофиллов “b” и “c” и их соотношение с концентрацией хлорофилла “a” ( $X_{л\text{ }b}/X_{л\text{ }a}$ ;  $X_{л\text{ }c}/X_{л\text{ }a}$ ) связывают, как правило, с изменениями в составе и обилии водорослей, содержащих данные пигменты (Ляшенко и др., 2001; Минеева, 2004; Сигарева и Ляшенко, 1991). Значения пигментных индексов (E480/E664, E430/E664) и доля феопигментов от суммы с “чистым” хлорофиллом “a” используются как показатели “физиологического” состояния водорослей (Бульон, 1983; Ермолаев, 1989; Минеева, 2004, 2006; Сигарева и Ляшенко, 1991). При этом подчеркивается, что изменение пигментных индексов и содержания феопигментов соответствует степени развития фитопланктона: при высоком обилии водорослей значения пигментных индексов и относительное содержание феопигментов снижаются за счёт присутствия в фитопланктоне жизнеспособных активных клеток (Минеева, 2004; Сигарева и Ляшенко, 2004). Однако непосредственная статистическая связь данных пигментных показателей со структурными характеристиками фитопланктона практически не рассматривается.

Для высокоэвтрофного озера Неро исследования фитопланктона и его пигментных характеристик проводились в 1987-1989 гг. Институтом биологии внутренних вод им. Папанина (Сигарева и Ляшенко, 1991). В настоящее время наличие многолетних данных по биомассе, составу и пигментам фитопланктона, полученных в ЯрГУ им. П.Г. Демидова (Бабаназарова, 2003; Бабаназарова и др., 2004; Сиделев и Бабаназарова, 2005), а также сравнение с исследованиями 80-х годов позволяют

уточнить и обобщить характер взаимосвязей этих параметров в озере Неро.

Цель работы – оценить с использованием многолетних данных значимость пигментных характеристик водорослей (хлорофиллы “а”, “б”, “с”, их соотношение, каротиноиды, пигментные индексы, феопигменты) как показателей состава и обилия фитопланктона в озере Неро.

### Материалы и методы исследования

В работе используются материалы по биомассе, таксономическому составу и пигментным показателям фитопланктона, полученные при исследовании озера Неро с 2000 по 2005 гг. (за исключением 2001 г.). Погодные условия значительно различались по годам наблюдений. Антициклональный тип погоды с засушливым и теплым летом был характерен для 2000, 2002 и первой половины лета 2005 гг., а циклональный с прохладным и дождливым летом – для 2003 и 2004 гг.

Озеро Неро – самое большое в Ярославской области (площадь около 58 км<sup>2</sup>), озеро мелководное (средняя глубина 1.6 м, максимальная – 4.7 м) и слабопроточное с большими запасами сапропеля на дне. Высокая зарастаемость макрофитами характерна для южной части водоема (Бикбулатов и др., 2003; Довбня, 1991).

Отбор проб воды для анализа пигментов и биомассы водорослей производился из поверхностного 0.25-метрового слоя воды ведром. При изучении в 2005 г. распределения водорослей по отдельным слоям водной толщи пробы воды отбирали батометром Руттнера с поверхности и у дна на каждой станции. Наблюдения проводили ежемесячно с марта по октябрь на пяти стандартных станциях (№ 3,4,5,7,8) в северной и центральной частях озера (рис. 1). В июле, как правило, обследовалась вся акватория водоема на 14 станциях.

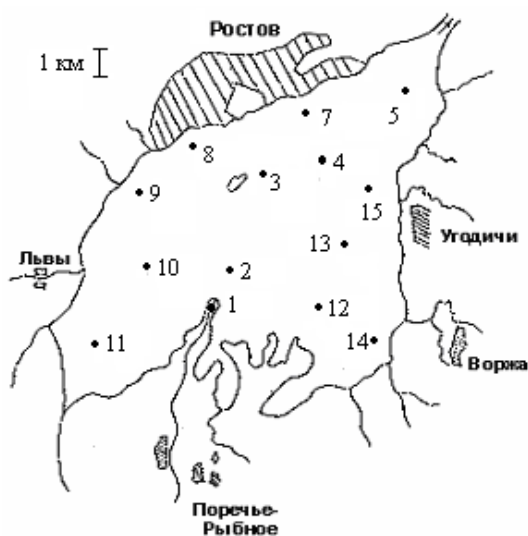


Рис.1. Карта-схема расположения станций отбора проб в озере Неро

Фитопланктон концентрировали осадочным методом из объема 0.5 л. Подсчет и определение водорослей проводили в камере Нажотта, приравнивая форму клеток к известным геометрическим фигурам (Hillebrand et al., 1999). Биомассу водорослей определяли счетно-объемным методом (Кузьмин, 1975). Рассчитывали энтропийный индекс Шеннона по формуле

$$H_b = -\sum (bi/B) * \log_2(bi/B),$$

где  $bi$  – биомасса  $i$ -го вида,  $B$  – суммарная биомасса всего сообщества.

Для определения пигментов сестона использовали стандартный спектрофотометрический метод (Сигарева, 1993b; SCOR-UNESCO, 1966). Фитопланктон концентрировали на мембранных фильтрах МФАС-М-3 с последующей их экстракцией в 90 %-ном ацетоне. Процедура приготовления экстрактов значительно не отличалась от таковой, описанной в работе (Сигарева и Ляшенко, 1991). Концентрацию хлорофиллов “а”, “б”, “с” определяли по уравнениям Джеффри и Хамффри (Jeffrey and Humphrey, 1975). Содержание продуктов рас-

пада хлорофилла "а" (феопигментов) рассчитывали по уравнениям Лоренцена (Lorenzen, 1967). Концентрацию каротиноидов оценивали по формуле Парсонса и Стрикленда для диатомового планктона (Parsons and Strickland, 1963) с введением поправки на присутствие синезеленых и зеленых водорослей (коэффициент 2,5) в периоды их массового развития в озере.

Пигментные индексы (E480/E664, E450/E480, E430/E664) рассчитывали исходя из оптических плотностей ацетонового экстракта пигментов в областях длинно- и коротковолнового максимумов поглощения света хлорофиллом "а" (664 нм и 430 нм) и коротковолновых максимумов для каротиноидов (430 нм, 450 нм, 480 нм).

Отношения оптических плотностей экстрактов, косвенно отражающие соотношения концентраций пигментов, могут служить показателями физиологического состояния, структуры и разнообразия фитопланктонного сообщества. В данном исследовании используются три пигментных индекса:

Индекс E480/E664 и индекс Маргалефа (E430/E664) характеризуют соотношение общих каротиноидов и хлорофилла "а". Считается, что повышение этих индексов свидетельствует об ухудшении "физиологического" состояния фитопланктона и увеличении его пигментного разнообразия (Бульон, 1983; Ермолаев, 1989; Минеева, 2004).

Индекс E450/E480 характеризуется максимальными величинами (1.14-14.6) для дополнительных хлорофиллов и каротиноидов диатомовых и зеленых водорослей. Минимальные значения (близкие к 1.0) характерны для желтых пигментов синезеленых водорослей (Сигарева, 1993а; Сигарева и Ляшенко, 2004).

## Результаты и обсуждение

Количественные показатели развития фитопланктона значительно варьировали в период наблюдений (средневегетационная биомасса изменялась от 14.6 до 28.1 мг/л), в то же время, находясь в пределах значений, отмеченных в 1987-1989 гг. (Ляшенко, 1991; Babanazarova and Lyashenko, 2007). Сезонная динамика развития фитопланктона характеризовалась одним летне-осенним пиком в 1987-89, 1999, 2003-2004 гг. В 2005 г. обилие фитопланктона резко возросло в июне - июле и снижалось уже к августу, а в сентябре было невысоко. Несколько пиков отмечалось летом-осенью 2000 г. и летняя депрессия в развитии фитопланктона в 2002 г. (рис. 2). В целом, в многолетней динамике показана более широкая сезонная вариабельность количественного развития фитопланктона относительно предшествующих наблюдений. Ранее упоминалось, что в структуре сообщества 1999-2003 гг. на уровне количественного соотношения различных отделов значимо, в два раза, уменьшился вклад зеленых водорослей относительно 1987-1989 гг. (Бабаназарова и др., 2004). Основной тенденцией в 2000-2005 гг. было увеличение развития тенеадаптированных синезеленых водорослей планктотрихетового (осцилляториевого) типа. Как правило, уже с июня синезеленые занимают главенствующие позиции с неизменным доминированием тонкой нитчатой *Limnotherix redekei* (Van Goog) Meffert., составляющей более половины биомассы в ценозах июля-августа и часто вегетирующей вплоть до октября. В марте 2003 г. отмечалось массовое развитие *Limnotherix redekei* подо льдом. Как правило, сопутствует ей *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom. - доминант 1987-89 гг. (Ляшенко, 1991). Все чаще на позиции доминанта и часто встречаемого вида выходит *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn.

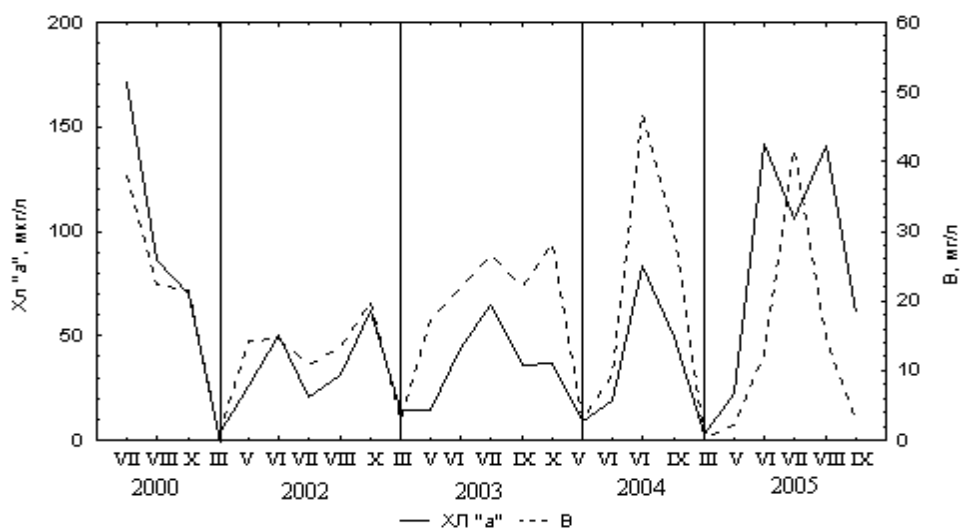


Рис. 2. Сезонная динамика концентраций хлорофилла Хл "а" (мкг/л) и биомассы фитопланктона В (мг/л) в озере Неро

et. Kom., в июле 2005 г. этот вид являлся одним из доминантов ценоза. Доминанты конца 80-х *Aphanizomenon gracile* (Lemm.) Lemm. и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. в настоящий период также время от времени достигают доминантных позиций, остаются часто встречаемыми, но все же значение их в ценозах несколько меньше (Babanazarova and Lyashenko, 2007).

Вклад других отделов водорослей в основном имеет большее значение весной и ранним летом. Так, в мае, как правило, доминирует *Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim., сопутствуют ей другие диатомовые водоросли *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., виды родов *Synedra* и *Nitzschia*. В 2004 г. в начале мая пик обилия создавали мелкоклеточные центрические диатомеи *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cleve et. Möller и *Stephanodiscus hantzschii* Grun. Крптофитовые водоросли имели значительный вклад в биомассу фитопланктона осенью 2002 и летом 2005 г. Эвгленовые водоросли преимущественно развивались в подледных ценозах и летом 1999-2000 г. (Бабаназарова, 2003).

Основным фактором, определяющим сезонное развитие структурообразующих видов, выделенных в соответствии с функциональной классификацией К. Рейнольдса и др. (Reynolds et al., 2002), является низкая освещенность (Babanazarova and Lyashenko, 2007).

При сохранении достаточно высокого богатства видов (до 70-75 в пробе) отмечено значимое уменьшение индексов разнообразия Шеннона. Средние значения индексов Шеннона в 2000–2005 гг. варьировали от 2.33 до 3.11 бит/ед. биомассы. В 1987-1988 гг. индексы Шеннона были выше - от 3.62 до 3.85 бит/ед. биомассы (Ляшенко, 1991). Таким образом, в 2000-2005 гг. происходило постепенное возрастание доминирования водорослей планктотрихетового типа, что характеризует водоем как находящийся на конечной стадии фитопланктонной сукцессии в ряду мелководных высокоэвтрофных систем (Reynolds et al., 2002).

Сопряженный анализ данных по биомассе фитопланктона и содержанию хлорофилла "а" в сестоне (Хл "а") выявил сходство кривых сезонной динамики обоих показателей в раз-

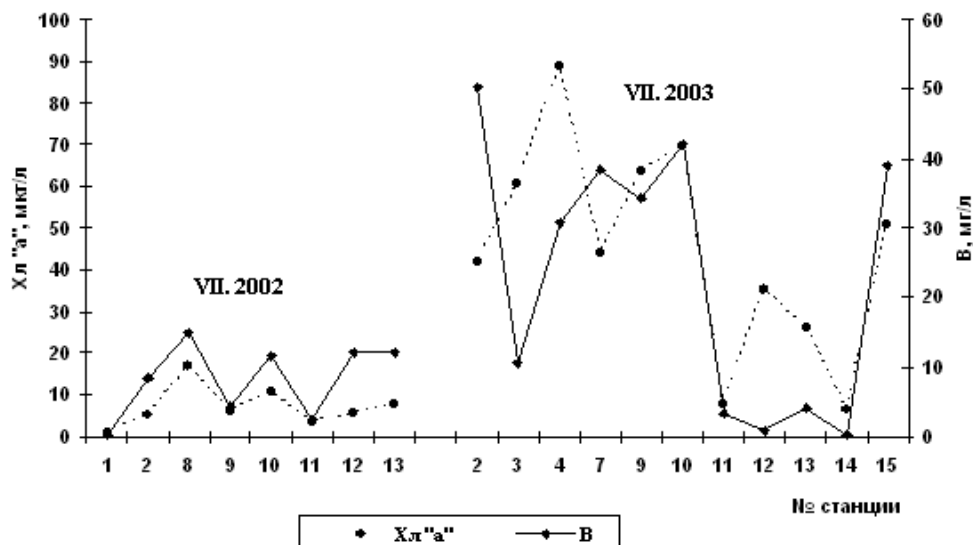


Рис. 3. Пространственное распределение концентраций хлорофилла Хл "а" (мкг/л) и биомассы фитопланктона В (мг/л) в июле 2002-2003 гг., озеро Неро

ные годы (рис. 2). При анализе пространственного распределения изучаемых параметров по всей акватории озера наблюдалось хорошее совпадение концентраций Хл "а" и биомассы водорослей в июле 2002 года и некоторое расхождение в июле 2003 г. (рис.3).

В 2005 г. впервые для озера Неро были получены данные по распределению изучаемых параметров в поверхностном и придонных слоях водной толщи. Концентрации Хл "а" практически не различались у поверхности и у дна в течение всего года. Более высокие значения биомассы фитопланктона, как правило, фиксировали в поверхностном слое воды. В связи с этим содержание Хл "а" зачастую не адекватно отражало обилие фитопланктона в озере на разных горизонтах. Как тенденцию можно отметить повышение содержания хлорофилла в единице биомассы у дна (табл. 1).

При корреляционном анализе неусредненных данных для отдельных лет наблюдения были получены тесные и высоко значимые положительные корреляции между Хл "а" и биомассой фитопланктона. При этом коэффициент корреляции варьировал для раз-

ных лет от 0.72 до 0.97, что гораздо выше его значений, полученных в исследованиях 80-х годов ( $r$  составлял от 0.55 до 0.73) (Сигарева и Ляшенко, 1991).

Показательно, что анализ связи абсолютных концентраций Хл "а" с биомассами отдельных групп водорослей в озере в 2000-2005 гг. выявил более высокие коэффициенты корреляции между хлорофиллом и биомассой синезеленых ( $r=0.79$ ;  $p<0.001$ ) по сравнению с зелеными ( $r=0.51$ ;  $p<0.001$ ) и диатомовыми ( $r=0.063$ ;  $p>0.05$ ) водорослями. Обусловлено это доминированием в фитопланктоне озера большую часть вегетационного сезона именно нитчатых синезеленых водорослей. Значительное ежегодное увеличение количества Хл "а" летом и осенью определяется приростом биомассы доминирующих в озере видов синезеленых водорослей в эти периоды.

В настоящем исследовании установлено, что связь Хл "а" и биомассы фитопланктона лучше всего описывается уравнением степенной функции с коэффициентом корреляции 0.79 ( $n=57$ ) (рис. 4), что согласуется с данными О.А. Ляшенко (2004).

Таблица 1. Содержание хлорофилла “а” в сестоне (Хл “а”), биомасса фитопланктона (В) и удельное содержание хлорофилла в сырой биомассе водорослей (Хл/В) в поверхностном и придонном слоях воды озера Неро в 2005 г. (станция № 4)

Месяц	Горизонт отбора проб					
	Поверхность			Дно		
	Хл “а”, мкг/л	В, мг/л	Хл/В, %	Хл “а”, мкг/л	В, мг/л	Хл/В, %
март	2.53	0.27	0.94	3.46	0.07	4.74
май	22.63	2.12	1.06	20.92	0.96	2.18
июнь	142.11	12.31	1.15	156.23	7.22	2.16
август	155.27	14.52	1.07	153.31	12.01	1.27
сентябрь	58.01	2.72	2.13	71.21	5.26	1.35

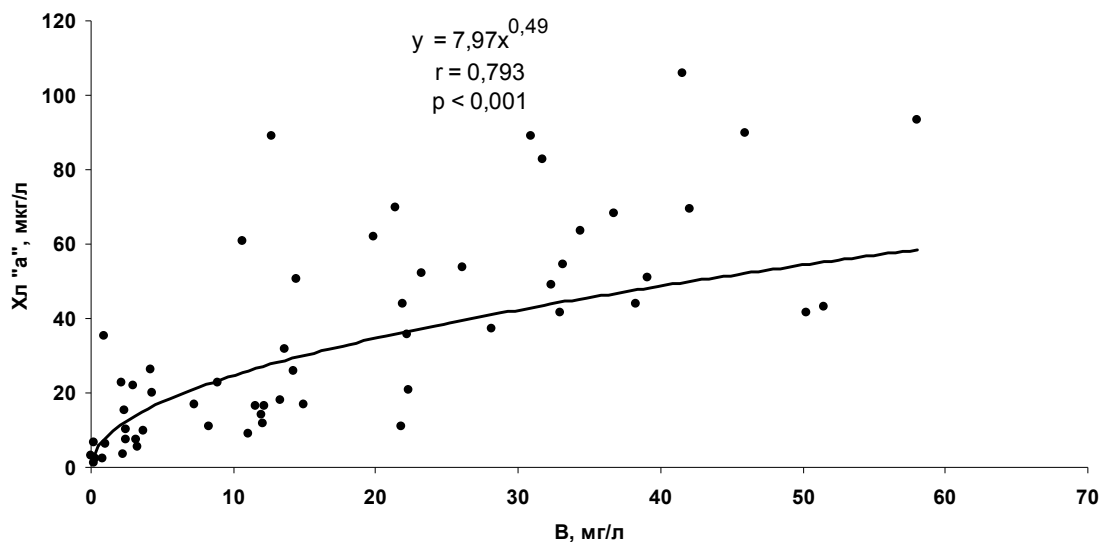


Рис. 4. Связь концентраций хлорофилла Хл “а” (мкг/л) и биомассы фитопланктона В (мг/л) в 2000-2005 гг., озеро Неро

В работе О.А. Ляшенко (2004) для исследований 1987-1989 гг. приводится уравнение регрессии (1) между концентрацией Хл “а” и биомассой фитопланктона в логарифмической форме:

$$\lg y = 1.03 + 0.67 \lg x, \quad (1)$$

где  $y$  – концентрация Хл “а”, мкг/л,  $x$  – биомасса фитопланктона, мг/л.

По нашим результатам логарифмическое уравнение (2) исследуемых параметров имеет вид

$$\lg y = 0.9 + 0.49 \lg x. \quad (2)$$

Более высокий коэффициент регрессии (0.67) в исследованиях 80-х годов по сравнению с периодом 2000-2005 гг. (0.49) свидетельствует о более высоком содержании Хл “а” в единице биомассы фитопланктона.

Удельное содержание Хл “а” в сырой биомассе фитопланктона (Хл/В) за 2000-2005 гг. значительно варьировало как в течение сезонов в северной части озера (0.05-2.13 %), так и по всей акватории водоёма летом (0.08-3.97 %). Полученные нами величины укладываются в пределы известных из литературы значений для других водоемов (0.08-9.7 %) (Трифорова

и Десортова, 1983; Nicholls and Dillon, 1978). Для озера Неро в 1987-1989 гг. отмечались значения 0.05-1.7 % (Ляшенко, 2004). Средние в межгодовой динамике (0.51-0.6 %) величины Хл/В в 1987-1989 гг. статистически значимо превышали наблюдаемые среднегодовые значения этого показателя за 2000-2004 гг. (0.18-0.43 %). Лишь в 2005 г. удельное содержание Хл “а” в единице биомассы фитопланктона было выше по сравнению с 1987-1989 гг. – 1.1 %.

К основным причинам и факторам, определяющим вариабельность удельного содержания хлорофилла “а”, наряду с ограниченностью применяемых методов, относятся свет, биогенные элементы и таксономический состав фитопланктона (Елизарова, 1993; Трифонова и Десортова, 1983; Desortova, 1981; Felip and Catalan, 2002; Foy, 1987; Nicholls and Dillon, 1978; Riemann et al., 1989).

Некоторые исследователи отмечают, что на связь Хл “а” и биомассы фитопланктона значительное влияние могут оказывать продукты распада хлорофилла (феопигменты), недоучет которых приводит к завышению концентраций Хл “а” и, соответственно, к ошибкам при расчете показателя Хл/В. Так, для Рыбинского водохранилища была установлена более тесная связь биомассы водорослей с чистым Хл “а” в разные сезоны года по сравнению с концентрациями общего хлорофилла (без учета феопигментов) (Елизарова, 1974). Влияние продуктов распада Хл “а” на его удельное содержание в биомассе фитопланктона озера Неро было выявлено в 2002 г., в период летней депрессии в развитии фитопланктона, когда содержание феопигментов достигало 80 % от суммы с чистым Хл “а”. При учете феопигментов коэффициент корреляции между Хл “а” и биомассой водорослей в целом увеличился с 0.87

до 0.94 (n=15), а в пространственном аспекте в июле 2002 г. с 0.64 до 0.82 (n=8).

Зависимость Хл/В от некоторых биотических и абиотических факторов среды в озере Неро подробно рассматривается в работе О.А. Ляшенко (2004). Отмечается наличие достоверных связей Хл/В с таксономическим составом и биомассой фитопланктона и отсутствие корреляций с биогенными элементами и прозрачностью воды (табл. 2).

В наших исследованиях также не наблюдалось значимых связей между Хл/В и основными абиотическими факторами – температурой и прозрачностью воды, концентрациями азота и фосфора (табл. 2).

Влияние таксономического состава фитопланктона на Хл/В хорошо прослеживается на культурах водорослей. Установлено, что минимальные значения Хл/В наблюдаются у синезеленых и диатомовых водорослей, зеленые же водоросли значительно богаче по содержанию хлорофилла “а” (Пырина и Елизарова, 1971). В природных сообществах это выражено нечетко: одни исследователи отмечают зависимость показателя Хл/В от таксономического состава фитопланктона (Felip and Catalan, 2000; Tolstoy, 1979), другие – не обнаруживают значимых связей (Елизарова, 1974; Desortova, 1981; Nicholls and Dillon, 1978; Voros and Padisak, 1991). В наблюдениях 80-х годов в озере Неро была выявлена слабая отрицательная корреляция показателя Хл/В с долей синезеленых водорослей, и положительная связь с долей зеленых водорослей от общей биомассы (табл. 2).

В озере Неро в период исследований 2000-2005 гг. не удалось установить достоверных связей Хл/В от таксономического состава фитопланктона при корреляционном анализе данных, хотя направления связей соответствовали ранее выявленным (табл. 2). Как и в 80-х годах, основу фитопланктона слагали синезе-



Таблица 2. Коэффициенты корреляции между удельным содержанием хлорофилла “а” (%) и некоторыми биотическими и абиотическими факторами

Фактор	Годы	
	1987-1989*	2000-2005
Прозрачность по диску Секки, м	0.16	0.32
Температура, °С	0.02	0.19
Общий фосфор, мг/л	-0.11	-0.09
Общий азот, мг/л	-0.18	-
Фосфатный фосфор, мг/л	-.***	0.11
Аммонийный азот, мг/л	-	0.08
Нитратный азот, мг/л	-	-0.14
Биомасса, мг/л	-0.68**	-0.52**
% синезеленых	-0.39**	-0.24
% диатомовых	0.07	0.09
% зеленых	0.48**	0.18

\* - данные по (Ляшенко, 2004), \*\* - коэффициенты корреляции достоверны при  $p < 0.05$ , \*\*\* – отсутствие данных.

ленные, диатомовые и зеленые водоросли. При этом в большинстве проб отмечалось доминирование синезеленых водорослей. Для оценки зависимости процентного содержания хлорофилла в биомассе от состава фитопланктона из всего массива данных были выбраны те, в которых биомасса синезеленых или в сумме диатомовых и зеленых водорослей составляла 70 % и более от общей биомассы. При этом различия показателя Хл/В при доминировании двух выделенных групп водорослей оказались статистически незначимыми (0.34 % и 0.3 % соответственно для синезеленых водорослей и диатомовых с зелеными). По-видимому, отсутствие корреляций в наших исследованиях может объясняться произошедшими за период с конца 80-х годов изменениями в составе фитопланктона. Статистически достоверно уменьшился вклад в общую биомассу фитопланктона зеленых водорослей, содержащих наибольшее количество Хл “а” в единице биомассы.

Как и в исследованиях 80-х годов, обнаружена достоверная обратная зависимость про-

центного содержания Хл “а” от биомассы фитопланктона (табл. 2). Подобная зависимость отмечается в водоемах разного типа многими исследователями (Елизарова, 1993; Измestьева, 1989; Desortova, 1981; Voros and Padisak, 1991). Обратный характер связи показывает, что увеличение биомассы фитопланктона, как правило, не ведет к пропорциональному возрастанию концентраций Хл “а”. Одни исследователи объясняют эту зависимость ухудшением “физиологического” состояния доминирующих популяций водорослей в процессе их нарастания (Елизарова, 1993). Другие, отмечая прямую корреляцию между биомассой фитопланктона и объемом клеток водорослей, считают, что данная связь опосредована влиянием размеров клеток водорослей на удельное содержание хлорофилла в биомассе (Felip and Catalan, 2000; Kalchev et al., 1996; Voros and Padisak, 1991).

Наряду с содержанием хлорофилла “а” в фитопланктоне, в отечественных работах широко используются другие пигментные характеристики водорослей (Бульон, 1983; Ми-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции пигментных и структурных характеристик фитопланктона озера Неро. Car – концентрация общих каротиноидов; Фео % - процентное содержание феопигментов от суммы с “чистым” Хл “а”; b/a и c/a – соотношение хлорофиллов “b” и “c” к Хл “а” соответственно; a % - процентное содержание Хл “а” от суммы хлорофиллов (a+b+c); Вобщ – общая биомасса фитопланктона; Вc-з, Вд, Вз – биомасса синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей соответственно; Вc-з/Вобщ, Вд/Вобщ, Вз/Вобщ – доля синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей от общей биомассы фитопланктона соответственно; Вд+з/Вc-з – соотношения суммарной биомассы диатомовых и зеленых к биомассе синезеленых водорослей; Нв – индекс Шеннона

Показатель	E480/E664	E430/E664	E450/E480	Car	Фео %	b/a	c/a	a %
Вобщ	-0.35	-0.16	-0.62	0.47*	-0.25	-0.29*	-0.43*	0.45*
В c-з	-0.39*	-0.15	0.68*	0.16	-0.22	-0.33*	-0.36*	0.45*
В д	0.25	-0.03	0.16	0.77*	-0.27	0.08	-0.27*	0.15
В з	-0.21	-0.25	-0.28	0.16	-0.15	-0.24	-0.44*	0.44*
Вc-з/Вобщ	-0.36	0.42	-0.85*	-0.13	0.05	-0.11	0.01	0.09
Вд/Вобщ	0.42*	0.33	0.44*	0.48*	-0.13	0.16	-0.07	-0.05
Вз/Вобщ	-0.17	-0.17	0.73*	-0.47*	0.11	-0.15	-0.25	0.29*
Вд+з/Вc-з	0.37	0.02	0.80*	0.09	0.02	0.10	-0.06	-0.03
Нв	-0.31	0.14	-0.03	0.11	0.05	0.11	-0.37	0.12

\* - коэффициенты корреляции достоверны при  $p < 0.05$ .

неева, 2004; Сигарева, 1993а; Сигарева и Ляшенко, 2004).

Изучение содержания каротиноидов в растительном планктоне не менее важно, чем определение хлорофиллов. Известны работы, где рассматривается связь биомассы фитопланктона не только с хлорофиллом “а”, но и с содержанием каротиноидов (Елизарова, 1974; Ляшенко, 2004; Foy, 1987; Lehmann, 1981; Yasobi et al., 1996). Некоторые исследователи на основе высоких коэффициентов корреляции между суммарным содержанием каротиноидов, полученных спектрофотометрически, и биомассой фитопланктона ( $r = 0.89-0.91$ ) рекомендуют оценивать биомассу водорослей именно по количеству растительных каротиноидов (Foy, 1987). В других работах показано отсутствие преимуществ каротиноидов над хлорофиллом “а” в оценке биомассы фитопланктона (Ляшенко, 2004), в том числе и при применении высокочувствительных хроматографических методов разделения отдельных желтых пигментов (Lehmann, 1981).

Данные о суммарном содержании каротиноидов в планктоне озера Неро, полученные в 2000–2005 гг., также не выявили преимуществ в использовании каротиноидов как индикаторов биомассы водорослей по сравнению с хлорофиллом “а” (табл. 3). Следует отметить, что спектрофотометрический метод определения каротиноидов предоставляет лишь ориентировочные данные об общем количестве желтых пигментов, зависящие от таксономического состава фитопланктона. Методические трудности оценки каротиноидов в общем экстракте из смешанного фитопланктона не позволяют использовать их содержание в качестве надежного показателя биомассы и других структурных характеристик водорослей.

Между концентрациями хлорофилла “с” и биомассами диатомовых, золотистых, криптофитовых и динофитовых водорослей, содержащих данный пигмент, значимых корреляций обнаружено не было. Между содержанием хлорофилла “b” и биомассой зеленых водорослей наблюдалась умеренная положительная связь

( $r=0.36$ ;  $p<0.05$ ). Слабая связь данных показателей объясняется как значительными ошибками спектрофотометрического определения дополнительных хлорофиллов, так и ошибками при расчете биомасс данных водорослей из-за достаточно низкого их обилия в пробах. Это свидетельствует об ограниченности использования концентраций хлорофиллов “b” и “c”, полученных спектрофотометрически.

Связь пигментных отношений хлорофиллов (b/a, c/a, a %), а также относительного количества феопигментов с общей биомассой фитопланктона и соотношением биомасс определенных отделов водорослей либо отсутствовала, либо характеризовалась невысокими коэффициентами корреляции (табл. 3).

Не обнаружено значимых связей пигментного индекса E480/E664 и индекса Маргалефа (E430/E664) со структурными показателями фитопланктона в озере Неро (табл. 3). Отсутствие корреляций может объясняться разнонаправленным влиянием на данные индексы состава и обилия фитопланктона (Сигарева и Ляшенко, 2004).

Другой пигментный показатель – индекс E450/E480 – относительно недавно стал использоваться в гидроэкологических исследованиях (Сигарева, 1993а; Сигарева и Ляшенко, 2004). На основе высоких коэффициентов корреляции E450/E480 с долей синезеленых водорослей в общей биомассе предлагается использовать индекс для выявления начальных этапов цветения водоёма этой группой водорослей. Наши данные по озеру подтвердили возможность применения индекса E450/E480 в качестве показателя развития синезеленых водорослей.

Коэффициент корреляции между индексом E450/E480 и долей синезеленых водорослей от общей биомассы ( $V_{c-3}/V_{общ}$ ) составил  $r = -0.85$  (рис. 5).

Проведенный корреляционный анализ данных по индексу E450/E480 и структурным характеристикам фитопланктона в озере Неро позволил расширить интерпретацию этого пигментного показателя (табл. 3).

Наряду с сильной отрицательной связью индекса E450/E480 с долей синезеленых водорослей в общей биомассе наблюдается по-

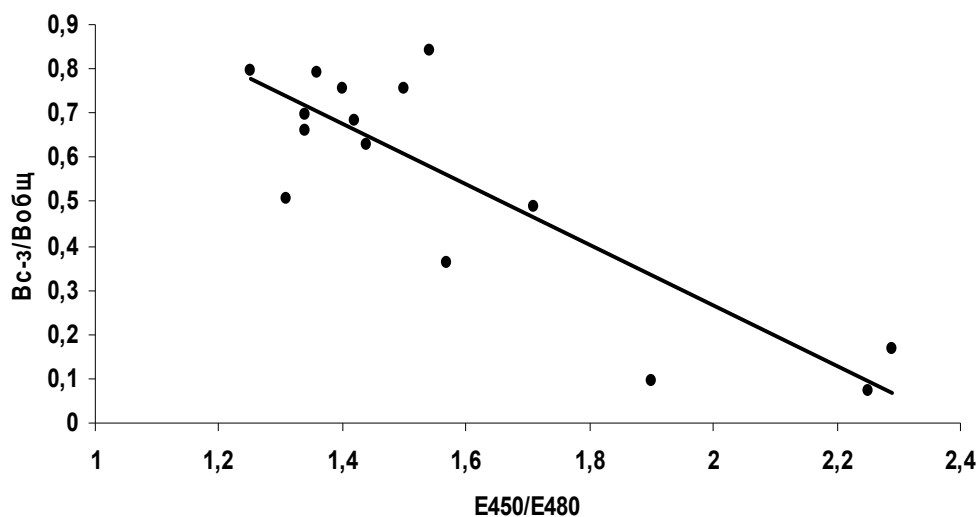


Рис. 5. Связь пигментного индекса E450/E480 с долей синезеленых водорослей в общей биомассе фитопланктона ( $V_{c-3}/V_{общ}$ ) в озере Неро

ложительная корреляция с долей зеленых (Вз/Вобщ) и диатомовых (Вд/Вобщ) водорослей. Кроме того, обнаружена тесная связь индекса с отношением биомасс зеленых и диатомовых водорослей к биомассе синезеленых (Вд+з/Вс-з) (табл. 3). Направленность выявленных связей свидетельствует об уменьшении значений индекса при возрастании степени доминирования синезеленых водорослей. Повышенные же величины E450/E480 свидетельствуют о смешанном составе фитопланктона в данный период времени и значительном участии в биомассе диатомовых и зеленых водорослей. Это подтверждает данные о минимальных значениях индекса E450/E480 (около 1) для пигментов синезеленых водорослей и повышенные величины данного индекса для пигментов зеленых и диатомовых (Сигарева, 1993а).

На основании этого предварительного анализа можно выдвинуть предположение об использовании индекса E450/E480 как показателя не только степени развития синезеленых водорослей, но и вклада в биомассу других отделов водорослей (диатомовых и зеленых). Дальнейшее накопление сведений об изменениях индекса E450/E480 при различном составе фитопланктона позволит, возможно, выделить границы значений индекса, соответствующие конкретным величинам количественного соотношения водорослей на уровне крупных таксонов.

### Заключение

При высоких средневегетационных показателях обилия фитопланктона сезонная динамика биомассы и численности характеризуется минимальными значениями подо льдом, быстрым нарастанием биомассы весной, доминированием нитчатых синезеленых водорослей планктотрихетового типа с начала июня, значительной вариабельностью летнего хода биомассы и высокими значениями осенью.

Планктотрихетовый комплекс в 2000-2005 гг. характеризовался доминированием *Limnothrix redekei*, субдоминированием *Pseudanabaena limnetica*, появлением и высоким развитием в последние годы *Planktothrix agardhii*.

Проведенный анализ данных по содержанию Хл “а” и биомассе фитопланктона за 2000-2005 гг. показал наличие тесных прямых корреляций между данными показателями в конкретные годы. Изменения концентраций хлорофилла хорошо отражают сезонную динамику обилия фитопланктона в озере Неро; меньшая сопряженность наблюдается в пространственном распределении обоих параметров, а также на разных горизонтах водной толщи.

Показано отсутствие значимых корреляций удельного содержания Хл “а” с абиотическими факторами и таксономическим составом фитопланктона в условиях мелководного высокоэвтрофного водоема с преобладанием в фитопланктоне синезеленых водорослей планктотрихетового типа.

Установлено, что при высоком содержании в пробах феопигментов наиболее показателен в оценке обилия фитопланктона “чистый” хлорофилл “а”.

Значительная вариабельность показателя Хл/В не позволяет вывести общее уравнение связи между содержанием Хл “а” и биомассой фитопланктона на основе многолетних исследований даже в одном конкретном водоеме. Для разных периодов исследования озера получены линии регрессии с разным углом наклона. Содержание хлорофилла “а” в планктоне следует рассматривать в качестве самостоятельного экологического показателя, отражающего скорее продукционные возможности фитопланктона, чем реализованную биомассу водорослей.

Из всех рассматриваемых в работе пигментных показателей (хлорофиллы “b” и “c”,

индексы E480/E664, E430/E664, E450/E480, каротиноиды и феопигменты) тесные и значимые связи структурных характеристик фитопланктона обнаружены с индексом E450/E480. Предлагается использовать данный индекс не только как показатель развития синезеленых водорослей, но и как показатель соотношения определенных таксономических групп фитопланктона.

### Список литературы

Бабаназарова О.В. (2003) Структура фитопланктона и динамика содержания биогенных элементов в озере Неро. Биология внутренних вод. 1: 33-39

Бабаназарова О.В., Ляшенко О.А., Лазарева В.И., Сигарева Л.Е., Зубишина А.А., Холт Д., Смирнова С.М., Сиделев С.И., Калинина О.Е. (2004) Результаты мониторинга планктонного сообщества озера Неро. В: Казин В.Н. (ред.) Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Ярославль, ЯрГУ, с. 88-98

Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А. (2003) Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск, Изд-во ОАО "Рыбинский Дом печати", 192 с.

Бульон В.В. (1983) Первичная продукция планктона внутренних водоёмов. Л., Наука, 150 с.

Довбня И.В. (1991) Высшая водная растительность озера Неро. В: Ривьер И. К. (ред.) Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск, ИБВВ АН СССР, с. 62-73

Елизарова В.А. (1974) Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. В: Экзерцев В.А. (ред.) Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, ИБВВ АН СССР, с. 46-66

Елизарова В.А. (1993) Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона. В: Пырина И.Л. (ред.) Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоёмов. Спб., Гидрометеоздат, с. 126-131

Ермолаев В.И. (1989) Фитопланктон водоёмов бассейна озера Сартлан. Новосибирск, Наука, 96 с.

Изместьева Л.Р. (1989) Связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла. В: Коновалов С.М. (ред.) Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л., Наука, с. 199-202

Кузьмин Г.В. (1975) Фитопланктон. Видовой состав и обилие. В: Мордухай-Болтовский Ф.Д. (ред.) Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М., Наука, с. 73-87

Ляшенко О.А. (1991) Фитопланктон озера Неро. В: Ривьер И. К. (ред.) Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск, ИБВВ АН СССР, с. 10-32

Ляшенко О.А. (2004) Растительные пигменты как показатели биомассы фитопланктона в мелководном эвтрофном озере. Проблемы региональной экологии. 5: 6-14

Ляшенко О.А., Минеева Н.М., Метелева Н.Ю., Соловьева В.В. (2001) Пигментные характеристики фитопланктона Угличского водохранилища. Биология внутренних вод. 2: 77-84

Минеева Н.М. (2004) Растительные пигменты в воде Волжских водохранилищ. М., Наука, 156 с.

Минеева Н.М. (2006) Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги (1994-2003 гг.). Биология внутренних вод. 1: 31-40

Пырина И.Л. (1992) Содержание хлорофилла и продуктивность фитопланктона озера Плещеево. В: Семерной В.П. (ред.) Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль, ЯрГУ, с. 18-28

Пырина И.Л., Елизарова В.А. (1971) Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей. В: Штегман Б.К. (ред.) Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., Наука, с. 56-65

Сигарева Л.Е., Ляшенко О.А. (1991) Пигментные характеристики фитопланктона озера Неро. В: Ривьер И. К. (ред.) Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск, ИБВВ АН СССР, с. 32-53

Сигарева Л.Е. (1993а) Пигментная модель фитопланктона и её использование. В: Пырина И.Л. (ред.) Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоёмов. СПб., Гидрометеиздат, с. 120-125

Сигарева Л.Е. (1993b) Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте. В: Пырина И.Л. (ред.) Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоёмов. СПб., Гидрометеиздат, с. 75-85

Сигарева Л.Е., Ляшенко О.А. (2004) Значимость пигментных характеристик фитопланктона при оценке качества воды. Водные ресурсы. 4: 475-480

Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. (2005) Зависимость сезонной динамики хлорофилла "а" от некоторых факторов водной среды в северной части озера Неро. В: Казин В.Н. (ред.) Современные проблемы биологии, экологии, химии. Ярославль, ЯрГУ, с. 137-142

Трифонова И.С. (1979) Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озёр Карельского перешейка. Л., Наука, 168 с.

Трифонова И.С., Десортова Б. (1983) Хлорофилл как мера биомассы фитопланктона в водоёмах разного типа. Гидробиологические процессы в водоемах. Л., Наука, с. 58-80

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 Res. 9: 747-756

Canfield D.E.Jr., Linda S.B., Hodgson L.M. (1985) Chlorophyll-biomass-nutrient relationships for natural assemblages of Florida phytoplankton. J. AWRA. 3: 381-391

Desortova B. (1981) Relationship between chlorophyll-a concentration and phytoplankton biomass in several reservoirs in Czechoslovakia. Int. Revue ges. Hydrobiol. 2: 153-169

Felip M., Catalan J. (2000) The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. J. Plankton Res. 1: 91-106

Foy R.H. (1987) A comparison of chlorophyll-a and carotenoid concentrations as indicators of algal volume. Freshwater Biology. 17: 237-250

Granberg K., Harjula H. (1982) On the relation of chlorophyll-a to phytoplankton biomass in some Finnish freshwater lakes. Arch. Hydrobiol. Beih. 16: 63-75

Hallegraeff G.M. (1977) A comparison of different methods used for the quantitative evaluation of biomass of freshwater phytoplankton. Hydrobiologia. 55: 145-165

Hillebrand H., Durselen C-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. (1999) Biovolum calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 35: 403-424

Javornicky P. (1974) The relationship between productivity and biomass of phytoplankton in some oligotrophic waterbodies in the German Democratic Republic. *Limnologica* 9: 181-195

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants algae and natural phytoplankton. *Biochem. Phys. Pflanz.* 2: 191-194

Kalchev R.K., Beshkova M.B., Boumbarova C.S., Tsvetkova R.L., Sais D. (1996) Some allometric and non-allometric relationship between chlorophyll-a and abundance variables of phytoplankton. *Hydrobiologia.* 341: 235-245

Lehmann P.W. (1981) Comparison of chlorophyll a and carotenoid pigments as predictors of phytoplankton biomass. *Marine Biology.* 65: 237-244

Lorenzen G.J. (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography.* 2: 343-346

Nicholls K.H., Dillon P.J. (1978) An evaluation of phosphorus-chlorophyll-phytoplankton relationships for lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 2: 141-154

Parsons T.R., Strickland J.D.H. (1963) Discussion on spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Marine Res.* 3: 155-163

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.* 5: 417-428

Riemann B., Simonsen P., Stensgaard L. (1989) The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes. *J. Plankton Res.* 5: 1037-1045

SCOR-UNESCO (1966) Working Group N 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water. *Monographs on oceanographic methodology.* Paris, UNESCO, p. 9-18

Tolstoy A. (1979) Chlorophyll a in relation to phytoplankton volume in some Swedish lakes. *Arch. Hydrobiol.* 2: 133-151

Voros L., Padisak J. (1991) Phytoplankton biomass and chlorophyll-a in some shallow lakes in central Europe. *Hydrobiologia.* 215: 111-119

Yacobi Y.Z., Pollinger U., Gonen Y., Gerhardt V., Sukenik A. (1996) HPLC analysis of phytoplankton pigments from Lake Kinneret with special reference to the bloom-forming dinoflagellate *Peridinium gatunense* (Dinophyceae) and chlorophyll degradation products. *J. Plankton Res.* 10: 1781-1796.

## The Link Analysis of the Pigmentary and Structural Characteristics of the High-Eutrophic Lake Phytoplankton

**Sergey I. Sidelev and Olga V. Babanazarova**

*Yaroslavl Demidov State University,  
9 Matrosova, Yaroslavl, 150000 Russia*

---

*The relation between pigmentary and structural characteristics of phytoplankton is analyzed by the example of a high-eutrophic lake (Lake Nero, Yaroslavl area) where grey-blue algae of planktotrichetic type prevail in phytoplankton. Strong positive correlation between chlorophyll "a" content in seston and phytoplankton biomass is noticed in concrete years. The regression lines with different tilt angles have been obtained at the comparative analysis of a chlorophyll - biomass relation with the previous researches (1987-1989) and it does not allow to determine a transitive factor between the total algae biomass and chlorophyll amount in a separately taken reservoir even on the basis of a long-term supervision. Wide variability of the specific chlorophyll "a" content in a unit of raw phytoplankton biomass (0.05-3.97 %) is marked. The reasons of chlorophyll abundance fluctuations in phytoplankton are discussed. Of all the phytoplankton pigmentary parameters considered in this work (chlorophylls "b" and "c", indexes E480/E664, E430/E664, E450/E480, carotenoids, pheopigments) the close and significant links of phytoplankton structural characteristics are found out only with pigmentary index E450/E480. This index is proposed to be used as a ratio parameter of certain phytoplankton taxonomic groups.*

*Key words: chlorophylls, phytoplankton biomass, carotenoids, pigment indexes.*

---