

УДК 574.583(28)581

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Н. М. Минеева, А. М. Андреева, И. П. Рябцева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 11.08.14 г.

Содержание свободных нуклеотидов и хлорофилла в планктоне водохранилищ Верхней Волги. – Минеева Н. М., Андреева А. М., Рябцева И. П. – Изучено содержание и распределение хлорофилла (Хл) и свободных суммарных нуклеотидов (ССН) в планктоне Ивановского, Угличского (август 2005 г.), Рыбинского и Шекснинского (июль 2007 г.) водохранилищ. При среднем содержании Хл от 7.6 ± 1.5 до 13.1 ± 1.4 мкг/л и содержании ССН от 76 ± 8 до 138 ± 20 мкг/л максимальные величины получены в эвтрофном Ивановском водохранилище. Проанализирована связь Хл и ССН с факторами среды. Показано, что при стабильности внешних условий распределение планктона по акватории водохранилищ характеризуется умеренной изменчивостью. Сделано предположение, что характер связи между Хл и ССН отражает соотношение автотрофных организмов и всего планктона.

Ключевые слова: планктон, хлорофилл, нуклеотиды, водохранилища Верхней Волги.

Free nucleotides and chlorophyll contents in the plankton of the Upper Volga reservoirs. – Mineeva N. M., Andreeva A. M., and Ryabtseva I. P. – The content and distribution of chlorophyll (CHL) and free total nucleotides (FTN) in the plankton of the Ivankovo, Uglich (August 2005), Rybinsk and Sheksna (July 2007) reservoirs were studied. With the average CHL from 7.6 ± 1.5 to 13.1 ± 1.4 $\mu\text{g/L}$ and the average FTN content from 76 ± 8 to 138 ± 20 $\mu\text{g/L}$, the highest values were obtained in the eutrophic Ivankovo reservoir. The relation of CHL and FTN with environmental factors is analyzed. It has been shown that under stable external conditions, the plankton distribution over the reservoirs is characterized by moderate variability. A hypothesis is made of the nature of the relationship between chlorophyll and nucleotides reflecting the ratio of autotrophic organisms and total plankton.

Key words: plankton, chlorophyll, nucleotides, Upper Volga reservoirs.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-61-71

ВВЕДЕНИЕ

Индикаторной значимости биологических сообществ в последнее время уделяют пристальное внимание (Naselli-Flores, Varone, 2011). Интегральные количественные показатели состояния биологических сообществ необходимы при исследовании трансформации вещества и энергии в водных экосистемах. Одним из таких показателей служит содержание хлорофилла *a* – основного фотосинтетического пигмента зеленых растений, с помощью которого оценивают степень развития водорослей, интенсивность и масштабы автотрофных процессов (Винберг, 1960; Минеева, 2004; Сигарева, 2012; Cano et al., 2008; Carstensen, Henriksen, 2009 и др.). Наряду с хлорофиллом используют и другие биохимические маркеры, в частности,

показатель живой биомассы АТФ. Это соединение входит в состав аденилатного комплекса, который управляет потоками вещества и энергии в клетке, регулирует обменные процессы, обеспечивает связь между катаболизмом и анаболизмом. АТФ и восстановители расходуются при фотодыхании, псевдоциклическом электронном транспорте, окислительном фосфорилировании, в циклах углерода, азота и фосфора (Луста, Фихте, 1990; Сысоев, Сысоева, 2005; Forrest, 1965; Holm-Hansen, Booth, 1966; Holm-Hansen, 1970, 1973; Cavari, 1976; Pridmore, Hewitt, 1983; Beardall et al., 2001; Behrenfeld et al., 2004; Kroon, Thoms, 2006). Данные о содержании АТФ, полученные на океанических (Сысоев, Сысоева, 2005; Сысоев, 2014; Hunter, Laws, 1981) и пресноводных (Paerl et al., 1976; Noges, 1989) планктонных сообществах, свидетельствуют о высокой информативности этого показателя, которая возрастает при его рассмотрении вместе с содержанием хлорофилла (Минеева и др., 2014).

В клеточной энергетике, биосинтезе и метаболической регуляции велика роль суммарных нуклеотидов (Karl, Winn, 1984), в состав которых входит азотсодержащая основа (пурины или пиримидины), пентозосахара и связанная с сахарами фосфатная группа (Bianchi, Canuel, 2011). Однако экологическая значимость нуклеотидов, до сих пор не нашедших широкого распространения при оценке состояния водных экосистем, остается недостаточно изученной. Предварительные данные о содержании нуклеотидов в волжском планктоне получены нами ранее (Абрамова и др., 2004; Андреева и др., 2007; Минеева и др., 2007).

Цель настоящей работы – сопряженное исследование содержания свободных суммарных нуклеотидов и хлорофилла *a* в разных экологических условиях на примере планктона водохранилищ бассейна Верхней Волги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводили в разгар биологического лета на Иваньковском и Угличском (август 2005 г.), Шекснинском и Рыбинском (июль 2007 г.) водохранилищах. Пробы воды, отобранные метровым пластмассовым батометром с каждого метра от поверхности до дна, смешивали в общем объеме. Содержание хлорофилла (Хл *a*) определяли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975) на спектрофотометре Lambda25 (PerkinElmer). Содержание свободных суммарных нуклеотидов (ССН) в сестоне также определяли спектрофотометрически. Планктон концентрировали на мембранных фильтрах Владисарт с диаметр пор 0.4 мкм. Для экстракции нуклеотидов фильтры с осажженным планктоном помещали осадком вниз в стаканчик с 4 мл кипящего 20 мМ трис-НСl-буфера (pH 7.75) на 10 минут (Holm-Hansen, Booth, 1966). Оптическую плотность экстракта на длинах волн 260 и 290 нм измеряли на мобильном спектрофотометре Genesis 10UV (Thermo Spectronic). Для расчета нуклеотидов в полученных композитах использовали коэффициент молярной экстинкции аденина при 260 нм, равный $13.4 \cdot 10^3 \text{ M}^{-1} \text{ см}^{-1}$, ввиду максимального поглощения аденина среди азотистых оснований (Практикум..., 1989). Концентрацию ССН (мкг/л) рассчитывали по формуле

$$[\text{CCN}] = 38.81 \cdot 1000 \cdot (E_{260} - E_{290}) \cdot l \cdot V_1 / V_2,$$

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА

где 38.81 – коэффициент, рассчитанный для стандартных условий эксперимента на основе коэффициента молярной экстинкции аденина и молярной массы АТФ; E_{260} и E_{290} – оптическая плотность экстракта ССН при 260 и 290 нм; l – длина кюветы, см; V_1 – объем экстракта, мл; V_2 – объем исходной пробы, л.

При анализе данных использовали стандартные статистические программы. Тесноту связи между показателями оценивали с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена, рекомендуемого для малых выборок.

Исследованные водохранилища, относящиеся к бассейну Верхней Волги, – крупные мелководные водоёмы замедленного водообмена (от 0.96 до 1.9 год⁻¹) с невысокой прозрачностью и повышенной цветностью воды (табл. 1). Содержание основных биогенных элементов (общего фосфора и азота) не лимитирует развитие фитопланктона. В пределах Шекснинского, Ивановского и Рыбинского водохранилищ выделяют участки (плёсы), различающиеся морфометрическими и гидрологическими показателями (Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002). По содержанию хлорофилла Шекснинское и Угличское водохранилища характеризуются как мезотрофные, Рыбинское – как умеренно эвтрофное, Ивановское – эвтрофное (Минеева, 2004).

Таблица 1

Абиотические характеристики водной толщи водохранилищ в периоды исследования

Водохранилище	Площадь, км ² *	Средняя глубина, м *	Температура воды, °С		Прозрачность, м		Цветность, град.	
			1	2	1	2	1	2
Шекснинское								
Белое озеро	1284	5.5	20.3–22.5	21.1±0.2 (3)	1.0–1.8	1.2±0.1 (17)	35–150	63±8 (44)
Речная часть	381	3.9	20.7–22.8	21.8±0.2 (3)	0.5–1.5	1.0±0.1 (36)	60–75	70±2 (8)
Ивановское	327	3.4	18.9–27.8	20.3±0.6 (11)	0.4–1.4	0.9±0.1 (32)	45–110	60±4 (25)
Угличское	249	5.0	19.2–20.8	20.2±0.1 (2)	0.8–1.7	1.1±0.1 (23)	45–75	57±2 (12)
Рыбинское	4550	5.6	22.2–24.1	23.2±0.2 (3)	0.5–2.0	1.4±0.1 (28)	35–85	65±3 (19)

Примечание. * – по: Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; 1 – пределы; 2 – среднее со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение показателей летнего планктона представляет значительный интерес, так как именно в период летней стагнации в экосистеме водоёма наиболее четко проявляются негативные тенденции, вызванные эвтрофированием или изменениями климата. В разгар лета в функционировании планктона водохранилищ четко прослеживается автотрофная фаза – преобладание первичной продукции над деструкцией (Минеева, 1993).

Все исследования выполнены в разгар лета при максимальном прогреве водной толщи и благоприятной для вегетации фитопланктона продолжительной солнечной штилевой погоде. О стабильности внешних условий свидетельствуют низкие коэффициенты вариации абиотических характеристик: 2 – 11% для температуры воды, 8 – 44% для цветности, 17 – 36% для прозрачности (см. табл. 1). Прогрев воды во всех водохранилищах был выше среднего многолетнего для данного периода, при этом в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах – существенно

(Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002). При устойчивой штилевой погоде средние величины прозрачности были достаточно высокими для каждого водохранилища и составляли 0.9 – 1.4 м. В Белом озере прозрачность мало менялась по акватории, ее снижение до 40 – 80 см в основном отмечено на станциях с массовым развитием синезеленых водорослей. На мелководном и узком участке в истоке Шексны низкая прозрачность была обусловлена взмучиванием минеральной взвеси со дна проходящими судами. Цветность незначительно менялась на станциях Угличского водохранилища и в речной части Шекснинского. Ее локальное увеличение отмечено при поступлении окрашенных вод притоков (р. Ковжа в Белом озере, р. Созь в Ивановском водохранилище), а также в Моложском плёсе Рыбинского водохранилища.

На фоне стабильных внешних условий показатели планктона характеризовались средней и низкой вариабельностью. Диапазон их изменчивости связан с особенностями развития и пространственного распределения автотрофных и гетеротрофных сообществ в водохранилищах с различной морфометрией.

Содержание хлорофилла во всех водохранилищах изменялось в близких пределах. Минимальные (1 – 7 мкг/л) и максимальные (14 – 26 мкг/л) величины различались в 3.5 – 12 раз (табл. 2). В Ивановском водохранилище пониженное содержание пигмента отмечено в Волжском плёсе (станции 1, 2). На границе с Шопинским плёсом и в устьевом участке р. Созь (ст. 3, 4) оно увеличивалось незначительно, а в нижней части (ст. 5, 7) – существенно (рисунок, а). В Угличском водохранилище максимальная концентрация хлорофилла получена в устье р. Нерль (ст. 3), минимальная – перед плотиной на ст. 6 (рисунок, б). В Рыбинском водохранилище содержание хлорофилла было выше, и около половины величин составили 5 – 10 мкг/л. Повышенные концентрации отмечены в Шекснинском плёсе (ст. 10, 11) при высоком содержании биогенов, поступающих с череповецкими сточными водами, а также на границах Главного плеса с Моложским (ст. 6) и Волжским (ст. 2) (рисунок, в), которые можно рассматривать как экотоны. В Шекснинском водохранилище низкие показатели (менее 5 мкг/л) наблюдались в южной части Белого озера (ст. 8, 11) и в центре Сизьменского расширения (ст. 17), максимальные – в северо-восточной части озера (ст. 6) и в истоке р. Шексны (ст. 12). На большей части акватории диапазон концентраций составлял 5 – 12 мкг/л (рисунок, з).

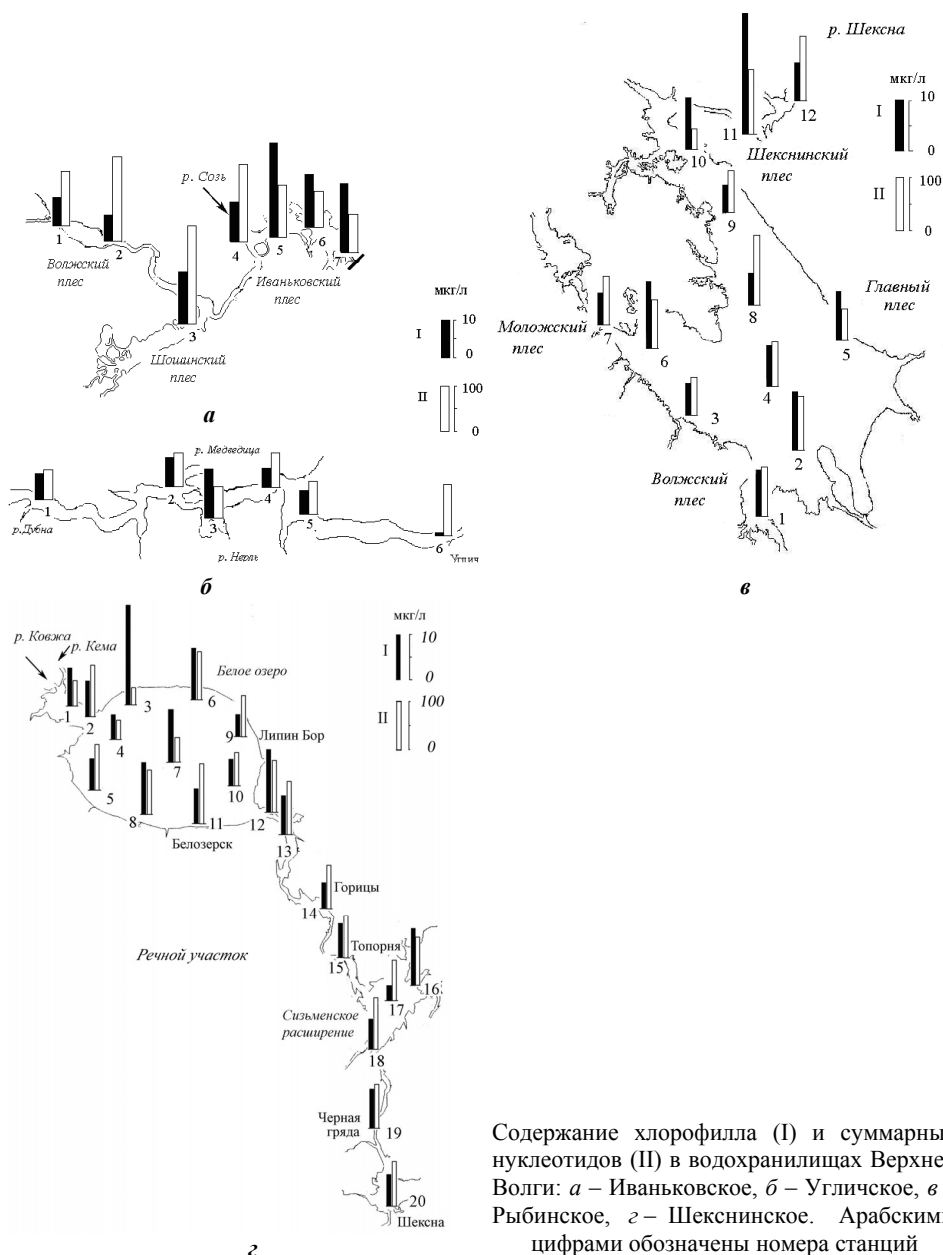
Таблица 2

Содержание хлорофилла и суммарных нуклеотидов (Хл *a* и ССН, мкг/л)
в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Хл <i>a</i>		ССН		ССН/Хл <i>a</i> *
	1	2	1	2	
Шекснинское					
Белое озеро	3.9–21.8	8.7±1.3 (55)	35–126	81±8 (35)	9.3
Речная часть	3.4–14.0	8.2±1.1 (40)	84–115	98±4 (11)	11.9
Иваньковское	7.2–25.0	13.1±1.4 (40)	78–216	138±20 (39)	10.5
Угличское	1.1–13.1	7.6±1.5 (69)	60–114	76±8 (25)	10.0
Рыбинское	5.4–26.1	11.5±1.7 (56)	38–205	99±11 (40)	8.6

Примечание. * – вычислено по средним; 1 – пределы; 2 – среднее со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации, %.

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА



Содержание хлорофилла (I) и суммарных нуклеотидов (II) в водохранилищах Верхней Волги: а – Иваньковское, б – Угличское, в – Рыбинское, г – Шекснинское. Арабскими цифрами обозначены номера станций

По содержанию хлорофилла в период исследований водохранилища соответствуют своему трофическому статусу. Средние показатели были ниже 10 мкг/л в

мезотрофных Шекснинском и Угличском водохранилищах, но выше этого значения в умеренно эвтрофном Рыбинском и эвтрофном Ивановском. Судя по коэффициентам вариации ($C_v = 40 - 69\%$), распределение фитопланктона по акватории водохранилищ характеризовалось умеренной изменчивостью (см. табл. 2).

Следует отметить, что, несмотря на интенсивный прогрев водной толщи и штиль, развитие фитопланктона не достигало обычных для летнего пика величин. Максимальные и средние концентрации хлорофилла были ниже по сравнению с данными других лет (Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; Минеева, 2004). По-видимому, это обусловлено ограничивающим влиянием высокой водности на развитие водорослей.

Содержание суммарных нуклеотидов может быть в равной мере связано с двумя стратегически различными механизмами: с метаболизмом клеток, зависящим от обеспеченности питательными веществами, а также с колебаниями численности и видового состава планктона в зависимости от фазы развития и физиологического состояния популяций. При близких температурных условиях размах колебаний ССН в каждом водохранилище был небольшим. Предельные концентрации ССН различались в 1.4 – 5.4 раза, т.е. в меньшей степени, чем хлорофилла. Минимальное содержание ССН составило 35 – 38 мкг/л в Белом озере и Угличском водохранилище, 60 – 84 мкг/л в остальных водоёмах. Максимальные величины достигали 114 – 126 мкг/л в Шекснинском и Угличском водохранилищах, а в Ивановском и Рыбинском они превышали 200 мкг/л. Средний показатель превосходил 100 мкг/л лишь в Ивановском водохранилище. Коэффициенты вариации ССН (11 – 40%) были ниже, чем для хлорофилла (см. табл. 2). По-видимому, распределение всего планктона по акватории водохранилищ характеризовалось меньшей дискретностью, чем распределение его автотрофного звена.

Высокое содержание ССН получено в эвтрофном Ивановском водохранилище, где снижение ССН происходит от верхних станций 1 – 5 к плотине (ст. 6, 7), а максимум отмечен на ст. 3 в нижней части высоко эвтрофного Шошинского плёса (см. рисунок, а). На большей части акватории Угличского водохранилища величины ССН были близкими (60 – 74 мкг/л), и лишь перед плотиной они превысили 100 мкг/л (см. рисунок, б). В Рыбинском водохранилище с его сложной морфометрией максимум ССН (более 200 мкг/л) зафиксирован в подверженной ветровому нагону открытой литорали наиболее эвтрофированного Шекснинского плёса, против ст. 9 (см. рисунок, в). Показатели, превышающие 100 мкг/л, отмечены в верхней части плёса (ст. 11, 12), а также на центральной ст. 8 и пограничном участке между Главным и Волжским плесами (ст. 2). Этот участок, расположенный в зоне смешения водных масс, традиционно характеризуется повышенной биологической продуктивностью (Минеева, 2004) и, по сути, является экотонном. В Шекснинском водохранилище самое низкое содержание ССН зафиксировано в северо-восточной части Белого озера (ст. 3, 4). Максимальные величины получены в устье р. Ковжа Белозерская (ст. 2), где высокая мутность отрицательно влияет на фито- и зоопланктон (Минеева, 2004; Лазарева и др., 2013), но способствует развитию микрофлоры (Антропогенное влияние..., 1981). Высокие концентрации ССН отмечены в северной (ст. 6) и южной части Белого озера (ст. 10, 11), на выходе из озера (ст. 12,

13), а также по периферии Сизьменского расширения (ст. 16, 18) (см. рисунок, з). Подъем ССН, вероятно, отражает высокий уровень обменных процессов в планктоне в условиях летнего прогрева водной толщи.

Ранее нами было установлено, что среднему содержанию ССН >100 мкг/л соответствуют высокие значения первичной продукции, ассимиляционных чисел, деструкции, развития зоо- и бактериопланктона. При ССН <100 мкг/л все показатели существенно ниже, причем численность и биомасса зоопланктона – на порядок (Минеева и др., 2007). Анализ ССН в разных размерных фракциях планктона позволил предположить, что пул ССН формируется двумя составляющими. Первая, преобладающая при высокой фотосинтетической активности водорослей, состоит из нуклеотидов световой фазы фотосинтеза; энергия их макроэргических связей используется в биосинтетических процессах темновой фазы. Вторая – цитоплазматическая, не имеет отношения к фотосинтетической активности клеток и формируется свободными нуклеотидами цитоплазмы.

Полученные данные позволяют проанализировать особенности распределения планктона по акватории водохранилищ, а также сравнить величины ССН и Хл *a* в водохранилищах разного трофического статуса. Распределение планктона в определенной степени связано с морфометрией водоёма и демонстрирует тенденцию к увеличению на мелководных участках (Сизьменский разлив Шекснинского водохранилища, побережье Шекснинского плёса Рыбинского). Известно, что прибрежные мелководья характеризуются неустойчивым температурным режимом, пониженной прозрачностью и более высоким, по сравнению с глубоководными акваториями, содержанием биогенных элементов (Минеева, 1999). Для распределения планктона в крупных озеровидных водоёмах важны направление и сила ветра, которые формируют систему течений, влияющих на образование локальных скоплений гидробионтов (Современное состояние..., 2002; Ривьер, Литвинов, 2006).

Суммарные нуклеотиды служат характеристикой всего планктонного сообщества, тогда как хлорофилл – лишь автотрофного звена. В зависимости от вклада последнего должен меняться характер связи и соотношение между содержанием Хл *a* и ССН. Умеренная достоверная связь между ними прослеживается только в Рыбинском водохранилище и в речной части Шекснинского: в первом случае отрицательная, во втором – положительная. Достоверные отрицательные коэффициенты корреляции с глубиной станций подтверждают, что на мелководных участках в Угличском и речной части Шекснинского водохранилищ увеличивается обилие фитопланктона, а в Рыбинском – всего планктона. На формирование подводных световых условий, интегральной характеристикой которых служит прозрачность воды, в Рыбинском водохранилище влияет общее обилие планктона, а в Угличском – его автотрофного звена (табл. 3).

Данные, полученные при близкой температуре, не позволяют проанализировать температурное влияние на функционирование планктона, которое, безусловно, существует. Так, сезонные изменения АТФ в Чебоксарском водохранилище характеризовались существенным понижением в осенний период при температуре воды ниже 10°C (Минеева и др., 2014).

Характер связи между Хл *a* и ССН меняется от водоёма к водоёму, что должно соответствовать соотношению показателей развития автотрофных организмов и всего планктона. В речной части Шекснинского водохранилища и в Ивановском получена слабая положительная зависимость между содержанием Хл *a* и ССН. Из литературы известно, что тесная корреляция между содержанием АТФ и Хл *a* свидетельствует о преобладании в планктоне водорослей (Ныгес, 1989; Noges, 1989).

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции содержания хлорофилла и ССН с глубиной станции (Гл), прозрачностью (Пр) и содержанием взвешенного вещества (ВВ)

Водохранилище	Хл <i>a</i>				ССН		
	ССН	Гл	Пр	ВВ	Гл	Пр	ВВ
Шекснинское							
Белое озеро	-0.28	0.17	0.38	-0.48	-0.19	-0.19	0.30
Речная часть	0.54	-0.60	0.01	0.33	-0.26	-0.27	0.33
Иваньковское	0.27	-0.06	-0.06	0.22	-0.30	0.19	0.38
Угличское	-0.14	-0.71	-0.99	–	0.43	0.09	–
Рыбинское	-0.61	0.22	0.25	–	-0.60	-0.72	–

Достоверная обратная зависимость между Хл *a* и ССН получена в Рыбинском водохранилище, а в Угличском водохранилище и в Белом озере она прослеживается лишь на уровне тенденции. Распределение ССН и Хл *a* нельзя в полной мере рассматривать как противоположное, однако рост ССН часто наблюдается на станциях с более низким развитием фитопланктона. Мощный июньский подъем АТФ был отмечен в Чебоксарском водохранилище (Минеева и др., 2014) и совпал с сезонной депрессией фитопланктона на фоне пика биомассы зоопланктона (Шурганова, Кузнецова, 1984). Вероятно, и в наших наблюдениях подъем ССН соответствовал увеличению обилия зоопланктона и потреблению водорослей, которые являются кормовой базой для фильтраторов. Корреляционные связи между разными трофическими группировками планктона в Ивановском и Угличском водохранилищах продемонстрированы ранее. В частности, была показана зависимость развития зоопланктона от пищевого ресурса (наличия водорослей и бактерий), а также – стимулирующее влияние животных на автотрофное сообщество за счет возможного рециклинга биогенных элементов. Содержание ССН положительно коррелировало с показателями продуктивности фитопланктона (пигменты, первичная продукция, ассимиляционные числа), деструкцией и развитием зоопланктона (Минеева и др., 2007).

Интересная картина получается при сопоставлении ССН и Хл *a*. В литературе рассматривают гетеротрофно-автотрофный индекс или отношение концентрации хлорофилла и АТФ (Ныгес, 1989; Paerl et al., 1976; Chianda, Pagnotta, 1978). По нему судят о соотношении автотрофных и гетеротрофных процессов, о вкладе автотрофных организмов в общую биомассу планктона. Если в качестве аналога рассматривать отношение ССН/Хл *a*, то в водохранилищах Верхней Волги величины ≤ 10 получены при отрицательной корреляцией между Хл *a* и ССН, а величины > 10 при положительной корреляции (см. табл. 2). В первом случае мы предполагаем

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА

достаточно высокий вклад зоопланктона в состав планктона и интенсивное потребление водорослей, во втором – более высокое участие фитопланктона в сложении общей биомассы планктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В разгар лета при максимальном прогреве водной толщи, преобладании штилевой погоды и стабильности фоновых характеристик распределение планктона, включая его автотрофное звено фитопланктон, по акватории водохранилищ Верхней Волги характеризуется умеренной изменчивостью. При среднем для водоёмов содержании хлорофилла от 7.6 ± 1.5 до 13.1 ± 1.4 мкг/л и содержании нуклеотидов от 76 ± 8 до 138 ± 20 мкг/л коэффициенты вариации этих показателей составили соответственно 40 – 69% и 11 – 40%, а максимум ССН зафиксирован в эвтрофном Ивановском водохранилище. Обилие планктона, распределение которого связано с морфометрией водоёма, увеличивается на мелководных участках. Характер связи между содержанием хлорофилла и ССН меняется от водоёма к водоёму, что должно соответствовать соотношению обилия автотрофных организмов и всего планктона. В речной части Шекснинского водохранилища и в Ивановском выявлена положительная зависимость между содержанием хлорофилла и ССН, что свидетельствует о преобладании в составе планктона водорослей. Обратная связь между Хл *a* и ССН, отмеченная в Белом озере, Рыбинском и Угличском водохранилищах, вероятно, отражает потребление водорослей зоопланктоном. Рост ССН наблюдается на станциях с более низким развитием фитопланктона. Таким образом, содержание ССН в планктоне в комплексе с традиционными показателями отражает особенности функционирования планктонных сообществ *in situ*. Исследование биохимических показателей позволило получить новые данные о развитии и распределении планктона четырех разнотипных водохранилищ Верхней Волги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Н. Н., Андреева А. М., Минеева Н. М. Об использовании биохимических маркеров при исследовании продукционно-деструкционных процессов // Первичная продукция водных экосистем : материалы междунар. конф. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2004. С. 3 – 5.

Андреева А. М., Минеева Н. М., Лаптева Н. А., Соколова Е. А., Рябцева И. П. Содержание некоторых внутриклеточных метаболитов как показатель состояния пресноводного планктона // Озерные экосистемы. Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : материалы 3 междунар. науч. конф. Минск : Изд. центр Белорусского гос. ун-та, 2007. С. 120 – 121.

Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 256 с.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск : Изд-во АН БССР, 1960. 328 с.

Лазарева В. И., Столбунова В. Н., Минеева Н. М., Жданова С. М. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2013. № 3. С. 46 – 55.

Луста К. А., Фихте Б. А. Методы определения жизнеспособности микроорганизмов / Ин-т биохимии и физиологии микроорганизмов АН СССР. Пушчино, 1990. 186 с.

Минеева Н. М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. С. 114 – 140.

Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона // Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1999. С. 149 – 189.

Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М. : Наука, 2004. 156 с.

Минеева Н. М., Абрамова Н. Н., Андреева А. М. Динамика хлорофилла и АТФ в планктоне крупного равнинного водохранилища в период вспышки трофии // Вода. Химия и экология. 2014. № 12. С. 26 – 34.

Минеева Н. М., Андреева А. М., Лаптева Н. А., Соколова Е. А., Ляшенко О. А., Рябцева И. П. Гидробиологическая и биохимическая индикация состояния пресноводных экосистем на примере водохранилищ Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб. : ЛЕМА, 2007. С. 57 – 61.

Ныгес Т. Х. Экологическое соотношение основных компонентов планктона в пелагиали Чудского озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Практикум по биохимии / под ред. С. Е. Северина, Г. А. Соловьевой. М. : Изд-во МГУ, 1989. 508 с.

Ривьер И. К., Литвинов А. С. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Водные ресурсы. 2006. Т. 33, № 4. С. 1 – 15.

Сигарева Л. Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 217 с.

Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2002. 368 с.

Сысоев А. А. Биохимические аспекты оценки стадий продукционно-деструкционной сукцессии микропланктона и физиологического состояния микроводорослей в культурах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2014. 23 с.

Сысоев А. А., Сысоева И. В. Биохимические основы оценки стадии продукционно-деструкционной сукцессии микропланктона вод пролива Брансфилда (Западная Антарктида) в ранне-осенний сезон 2002 г. // Украинский Антарктический журнал. 2005. № 3. С. 108 – 114.

Шурганова Г. В., Кузнецова М. А. Структура зоопланктона р. Волги на участке образования Чебоксарского водохранилища // Наземные и водные экосистемы. Горький : Изд-во Горьковск. гос. ун-та, 1984. С. 54 – 60

Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А. И. Копылова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2001. 427 с.

Beardall J., Young E., Roberts S. Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation // Aquatic Sciences. 2001. Vol. 63. P. 44 – 69.

Behrenfeld M. J., Prasil O., Babin M., Bruyant F. Review in search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis // J. of Phycology. 2004. Vol. 40, iss. 1. P. 4 – 25.

Bianchi T. S., Canuel E. A. Chemical Biomarkers in Aquatic Ecosystems. Princeton : Princeton University Press, 2011. 392 pp.

Cano M. G., Casco M. A., Solari L. C., Mac Donagh M. E., Gabellone N. A., Claps M. C. Implications of rapid changes in chlorophyll-a of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake : an interpretation in terms of a conceptual model // Hydrobiologia. 2008. Vol. 614, № 1. P. 33 – 45.

Carstensen J., Henriksen P. Phytoplankton biomass response to nitrogen inputs: a method for WFD boundary setting applied to Danish coastal waters // Hydrobiologia. 2009. Vol. 633, № 1. P. 137 – 149.

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА

Cavari B. ATP in Lake Kinneret: indicator of microbial biomass or of phosphorus deficiency // *Limnology and Oceanography*. 1976. Vol. 21, № 2. P. 231 – 236.

Chianda G., Pagnotta R. Ratio ATP/chlorophyll as an index of rivers water quality // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1978. Bd. 20, № 3. S. 1897 – 1901.

Forrest W. W. Adenosine-triphosphate pool during the growth cycle in *Streptococcus faecalis* // *J. Bacteriol.* 1965. Vol. 90, № 4. P. 1013 – 1018.

Holm-Hansen O. ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions // *Plant and Cell Physiol.* 1970. Vol. 11, № 4. P. 689 – 700.

Holm-Hansen O. The use of ATP determination in ecological studies // *Bull. Ecological Research Committee, Stockholm*. 1973. Vol. 17. P. 215 – 222.

Holm-Hansen O., Booth C. R. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance // *Limnology and Oceanography*. 1966. Vol. 17, № 4. P. 544 – 555.

Hunter B. L., Laws E. A. ATP and chlorophyll «a» as estimators of phytoplankton carbon biomass // *Limnology and Oceanography*. 1981. Vol. 26, № 5. P. 944 – 956.

Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanzen*. 1975. Bd. 167, h. 2. S. 191 – 194.

Karl D. M., Winn C. D. Adenine metabolism and nucleic acid synthesis: application to microbiological oceanography // *Heterotrophic Activity in the Sea*. New York : Plenum Press, 1984. P. 197 – 216.

Kroon B. M. A., Thoms S. From electron to biomass: a mechanistic model to describe phytoplankton photosynthesis and steady-state growth rate // *J. of Phycology*. 2006. Vol. 42, № 3. P. 593 – 609.

Naselli-Flores L., Barone R. Fight on plankton or phytoplankton shape and size as adaptive tools to get ahead in the struggle for life // *Cryptogamie, Algologie*. 2011. Vol. 32, № 2. P. 157 – 204.

Noges T. ATP as an index of phytoplankton productivity. The Chl *a*/ATP quotient // *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. 1989. Vol. 74, № 2. P. 121 – 133.

Paerl H. W., Tilzer M. M., Goldman C. R. Chlorophyll *a* versus adenosine triphosphate as algal biomass indicator on lakes // *J. of Phycology*. 1976. Vol. 12, № 2. P. 242 – 246.

Pridmore R. D., Hewitt J. E. ATP as short term bioassay response parameter for nitrogen deficiency in algae // *Water Research*. 1983. Vol. 17, № 9. P. 1189 – 1191.

SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. Montreux : UNESCO, 1966. P. 9 – 18.