*Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 53. С. 151–168*

УДК 574.583(28):581
doi: 10.17223/19988591/53/8

**Н.М. Минеева**

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Россия*

# Оценка связи содержания хлорофилла и биогенных элементов в крупных равнинных водохранилищах

Исследование выполнено в рамках государственного задания No. АААА-А18-118012690096-1.

*Приведены новые данные о соотношении содержания хлорофилла, общего фосфора и общего азота (откликах фитопланктона, $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$) в водохранилищах Верхней Волги, полученные при проведении полевых исследований в летний период 2015–2018 гг. Установлено, что в Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах средние величины $Chl/P_{tot}$ составляют 0,48±0,06, 0,42±0,04 и 0,38±0,07, $Chl/N_{tot}$ – 31,8±3,5, 31,4±2,8 и 24,9±2,7 соответственно. Показано, что $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$, тесно связаны между собой ($R^2$=0,67), с содержанием хлорофилла ($R^2$ = 0,72 и 0,80) и меняются в водах разной трофии, достигая максимальных значений в эвтрофных и высоко эвтрофных условиях. Отклики в незначительной степени зависят от гидрологических факторов, а также от содержания $P_{tot}$ и $N_{tot}$, но закономерно изменяются по градиенту $N_{tot}/P_{tot}$. Ретроспективный анализ демонстрирует увеличение $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ в Иваньковском и Угличском водохранилищах и значительные межгодовые колебания в Рыбинском водохранилище. Полученные результаты позволяют проанализировать связь развития фитопланктона с содержанием биогенных элементов, оценить эффективность их использования и обеспеченность ими клеток водорослей, сделать заключение, что фитопланктон Верхней Волги менее чувствителен к наличию азота и в большей степени зависим от присутствия соединений фосфора.*

**Ключевые слова:** *фитопланктон; хлорофилл; общий азот; общий фосфор; водохранилища Верхней Волги.*

**Сокращения.** Chl *a* – хлорофилл *a*, мкг/л [Chlorophyll *a*]; $Chl_{Cyan}$ – хлорофилл *a* цианопрокариот, мкг/л [Chlorophyll *a* of cyanoprokaryotes]; $Chl_{Bac}$ – хлорофилл *a* диатомовых водорослей, мкг/л [Chlorophyll *a* of diatoms]; $Chl_{Chl}$ – хлорофилл *a* зеленых водорослей, мкг/л [Chlorophyll *a* of green algae]; БЭ – биогенные элементы [Biogenic elements]; $N_{tot}$ – общий азот, мг/л [Total nitrogen]; $P_{tot}$ – общий фосфор, мкг/л [Total phosphorus]; *Cv* – коэффициент вариации [the coefficient of variation]; *r* – коэффициент корреляции [correlation coefficient]; $R^2$ – коэффициент детерминации [Coefficient of determination].

**Для цитирования:** Минеева Н.М. Оценка связи содержания хлорофилла и биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 53. С. 151–168. doi: 10.17223/19988591/53/8

## Введение

Водоросли планктона продуцируют основной фонд автохтонного органического вещества, играя ключевую роль в трансформации вещества и энергии в экосистеме водохранилищ Верхней Волги, которые являются объектами многолетних экологических исследований [1]. К главным факторам развития и функционирования фитопланктона относится обеспеченность клеток минеральным питанием. Вместе с содержанием фотосинтетических пигментов БЭ служат маркерами трофического статуса водоемов (см. сводку [2]). Многочисленные исследования влияния соединений азота и фосфора на фитопланктон проводились во второй половине XX в. при возросших темпах эвтрофирования водоемов. В результате получены необходимые для оценки состояния и прогноза изменений озерных экосистем универсальные количественные соотношения между содержанием БЭ и основного пигмента зеленых растений Chl *a* – показателя биомассы фитопланктона и трофического статуса водоемов [3, 4]. В последние годы на фоне процессов, происходящих в водных экосистемах в условиях глобального потепления, отмечен новый всплеск интереса к влиянию элементов минерального питания на развитие водорослей [5–9]. Большинство этих публикаций, как и ранее, посвящено озерам, данных для водохранилищ значительно меньше. Однако выявленные для озер зависимости и соотношения не всегда соблюдаются в водохранилищах – молодых импульсно-стабилизированных системах с высокой антропогенной нагрузкой, искусственным регулированием стока и своеобразием гидрологических условий [10].

Нашими исследованиями на водохранилищах Волги показано, что содержание Chl *a* редко и при невысоких коэффициентах корреляции связано с содержанием $N_{tot}$ и $P_{общ}$, а также их минеральных форм [11, 12], что свидетельствует о сложном и многокомпонентном характере влияния БЭ на водоросли. В этих условиях более успешной оказалась попытка косвенной оценки этой связи через соотношение концентраций $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$, названное «отклик фитопланктона» [13] и соответствующее термину «efficiency» [14]. Эти показатели, отражающие обеспеченность водорослей БЭ и эффективность использования последних [15], представляются полезными для получения количественных зависимостей при анализе состояния водоемов и прогнозировании изменений их трофического статуса. Первые сведения о соотношениях $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ в водохранилищах Верхней Волги, относящиеся к 1980–1990 гг., приведены в наших публикациях [11, 12, 16]. К настоящему времени получены новые данные по содержанию хлорофилла и БЭ, позволившие проследить многолетние тенденции в развитии фитопланктона и вариации трофического статуса водохранилищ [17, 18].

Цель работы – проанализировать современные данные о соотношении хлорофилла и БЭ в водохранилищах Верхней Волги, оценить на их основе связь развития фитопланктона с содержанием БЭ и эффективность их использования в зависимости от факторов среды.

## Материалы и методики исследования

Материалом работы послужили 104 пробы, отобранные на 26 станциях Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ в августе 2015–2018 гг. Водохранилища Верхней Волги, крупные относительно мелководные водоемы (средняя глубина 3,4–5,6 м), расположены между 56°51' и 58°22' N, 35°55' и 38°25' E в лесной зоне в подзонах от хвойно-широколиственных лесов до южной тайги. Русловые Иваньковское и Угличское водохранилища характеризуются сезонным регулированием стока и высокой интенсивностью водообмена (10,6 и 10,1 год$^{-1}$), озеровидное Рыбинское – многолетним регулированием стока и замедленным водообменном (1,9 год$^{-1}$) [1]. Водохранилища существенно различаются по степени зарастания высшей водной растительностью, занимающей 7,4 % акватории в Угличском водохранилище, 4,1 % – в Рыбинском и 29,2 % – в Иваньковском (персональное сообщение В.Г. Папченкова).

Годы наблюдения в многолетнем ряду характеризовались как теплые. Температура воды, превышавшая средние многолетние показатели для августа [1], составляла 19,9–23,7 °С, и только в Рыбинском водохранилище в 2015 и 2017 гг. снижалась до 16,6 и 17,7 °С. При этом прохладный и дождливый летний сезон 2017 г. выделялся низкой средней температурой воздуха (12,1 против 13,5–14,6 °С в остальные годы). Средние величины прозрачности (0,8–1,1 м) и цветности воды (40–60 град.) типичны для водохранилищ, лишь в дождливом 2017 г. цветность увеличивалась до 70 град.

Анализ Chl *a* выполнен флуоресцентным методом [19] в интегральных пробах, для получения которых смешивали равные объемы воды, отобранной батометром Элгморка из каждого метра водной толщи от поверхности до дна. Метод позволяет определять суммарное количество Chl *a* непосредственно в природной воде по его содержанию у основных представителей пресноводного фитопланктона – синезеленых (цианопрокариот), диатомовых и зеленых водорослей ($Chl_{Cyan}$, $Chl_{Bac}$, $Chl_{Chl}$ соответственно). Данные по содержанию БЭ, полученные в те же сроки на тех же станциях И.Э. Степановой, приведены в совместной публикации [18]. При статистической обработке материала (расчете средних показателей, их погрешностей, коэффициентов корреляции и вариации, уравнений регрессии и построения графиков) использованы стандартные программные пакеты MS Excel и StatSoft STATISTICA. Для оценки тесноты связи показателей использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Различия средних величин оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента и считали статистически значимыми при его значениях, превосходящих табличные при 95%-ном уровне значимости ($p < 0,05$).

## Результаты исследования и обсуждение

Гидрохимический режим в каскаде водохранилищ, образованных на реках, текущих в меридиональном направлении и пересекающих различные природные зоны, формируется при взаимодействии зональных и азональ-

ных факторов. Водохранилища Верхней Волги характеризуются высоким содержанием БЭ [1]. В годы исследования оно изменялось в близких пределах при одинаковом соотношении $N_{tot}/P_{tot}$ и снижении средних величин $P_{tot}$ и $N_{tot}$ в Рыбинском водохранилище на 11 и 42 % соответственно (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**Предельные (1) и средние (2) значения исследованных показателей в водохранилищах Верхней Волги (2015–2018 гг.)**
**[The limit (1) and mean ($M \pm m_M$) (2) values of the studied parameters in the Upper Volga reservoirs (2015-2018)]**

| Показатель [Parameters] | Иваньковское вдхр. [Ivankovo Reservoir] | | Угличское вдхр. [Uglich Reservoir] | | Рыбинское вдхр. [Rybinsk Reservoir] | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Chl *a*, μg/L | 7,5–172 | 41,7±5,4 | 11,9–96,7 | 38,5±3,6 | 2,7–46,5 | 23,0±2,6 |
| $Chl_{Cyan}$, μg/L | 0,5–137 | 26,2±4,4 | 4,0–82,1 | 27,4±3,0 | <1–42,1 | 16,4±2,3 |
| $Chl_{Bac}$, μg/L | 0,5–71,0 | 13,3±1,9 | <1–53,8 | 9,7±1,6 | <1–28,1 | 6,2±1,6 |
| $Chl_{Chl}$, μg/L L | 0,3–8,5 | 2,2±0,2 | <1–3,8 | 1,4±0,1 | <1–1,8 | 0,6±0,1 |
| $P_{tot}$, μg/L | 31–153 | 90±3,0 | 63–124 | 93±3 | 31–165 | 84±9,0 |
| $N_{tot}$, mg/L | 0,69–1,90 | 1,34±0,08 | 0,59–1,93 | 1,27±0,05 | 0,52–1,42 | 0,94±0,05 |
| $N_{tot}/P_{tot}$ | 8–57 | 16±1,0 | 8–30 | 14±1,0 | 5–36 | 14±2,0 |
| $Chl/P_{tot}$ | 0,07–2,13 | 0,48±0,06 (0,33) | 0,13–1,17 | 0,42±0,04 (0,41) | 0,03–1,13 | 0,38±0,07 (0,23) |
| $Chl/N_{tot}$ | 3–123 | 31,8±3,5 (23,1) | 8–79 | 31,4±2,8 (31,0) | 4–49 | 24,9±2,7 (24,7) |

Концентрация $P_{tot}$ незначительно менялась в Иваньковском и Угличском водохранилищах, в Рыбинском она увеличивалась в 2015 г. и снижалась в 2016 г. Более стабильное количество $N_{tot}$ повсеместно снижалось в прохладном 2017 г. Содержание хлорофилла (рис. 1) типично для летнего максимума в сезонном цикле фитопланктона водохранилищ Верхней Волги [12].

Основной вклад в фонд Chl *a* вносит $Chl_{Cyan}$ (53–92% в Рыбинском водохранилище, 40–85 % в Угличском и 28–67 % в Иваньковском), вторую позицию занимает $Chl_{Bac}$ (6–40, 10–55 и 25–60 % соответственно), что согласуется с составом летних альгоценозов [20]. Минимальное содержание $Chl_{Cyan}$ и максимум $Chl_{Bac}$ повсеместно отмечены летом 2017 г. Межгодовые различия в развитии фитопланктона водохранилищ обусловлены гидрометеорологическими особенностями лет наблюдения и локальными погодными условиями [12, 17, 18]. Концентрации Chl *a* 20–30 мкг/л, полученные в Рыбинском водохранилище в 2015 и 2018 гг., в Угличском – в 2017 г., в Иваньковском – в 2015 г., соответствуют эвтрофной категории; 35–52 мкг/л (Рыбинское водохранилище в 2016 г., Угличское – в 2015, 2016, 2018 гг., Иваньковское – в 2016–2018 гг.) – гипертрофной, и только в 2017 г. в Рыбинском водохранилище они снижались до умеренно эвтрофного уровня –13 мкг/л (рис. 1).

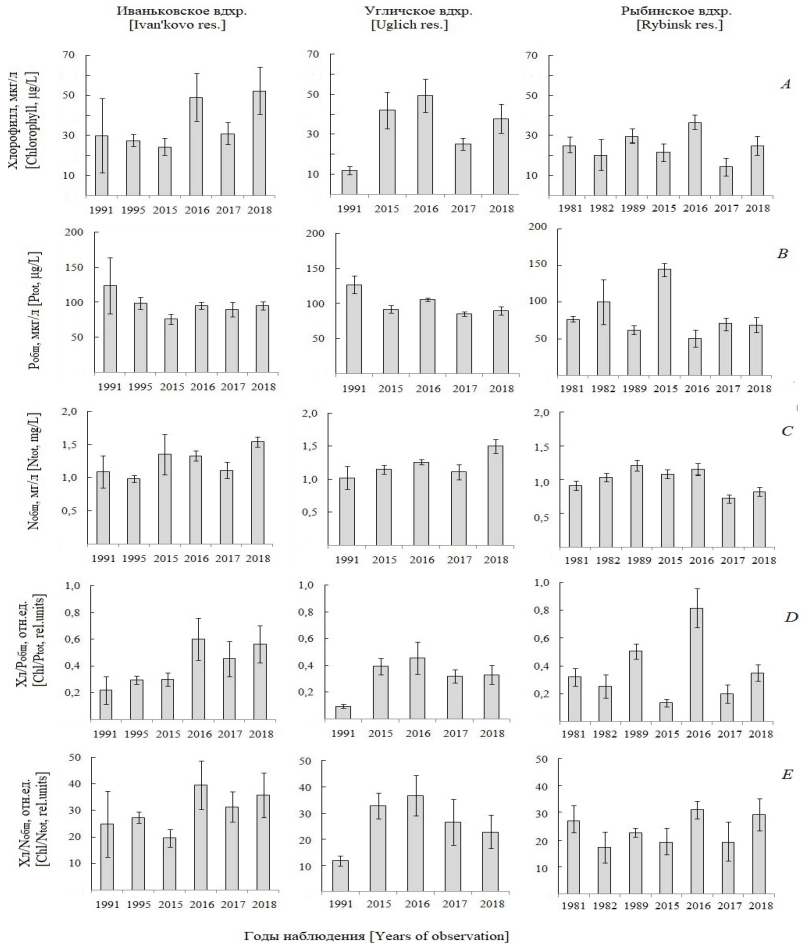


**Рис. 1.** Многолетние изменения исследованных показателей в водохранилищах Верхней Волги (($M \pm m_M$); данные 1981–1995 гг. приведены по [11, 12])
[**Fig. 1.** Long-term changes of the studied parameters in the Upper Volga reservoirs (($M \pm m_M$); data for 1981-1995 are given in [11, 12])]
*A* – Chl *a*, *B* – $P_{tot}$, *C* – $N_{tot}$, *D* – $Chl/P_{tot}$, *E* – $Chl/N_{tot}$

На этом фоне содержание Chl *a* на единицу общего фосфора и общего азота изменяется в широком диапазоне: $Chl/P_{tot}$ – от 0,03 до 2,13, $Chl/N_{tot}$ – от 2,55 до 123 при максимальных в высоко эвтрофном Шошинском плесе Иваньковского водохранилища (август 2018 г.). Среднее для всего массива данных отношение $Chl/P_{tot}$ составляет 0,43±0,03, $Chl/N_{tot}$ – 29,8±1,9 с коэффициентами вариации 77,0 и 63,9%. Преобладающие значения обоих индексов ограничены более узкими пределами: $Chl/P_{tot}$ – 0,10–0,50 (67% величин), $Chl/N_{tot}$ – 10–40 (51%) (табл. 2). Эти показатели сопоставимы с полученными в водохранилищах Днепра [21], озерах Великобритании [15] и США [13], водохранилищах Миссури [22], озерах Флориды [23].

Таблица 2 [Table 2]

**Частота встречаемости (% общего числа наблюдений *n*) $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ в водохранилищах Верхней Волги (2015–2018 гг.)**
**[Occurrence rate (% of total observations *n*) of $Chl/P_{tot}$ and $Chl/N_{tot}$ in the Upper Volga reservoirs (2015-2018)]**

| Показатель [Parameters] | Интервал [Limits] | Иваньковское вдхр. [Ivankovo Reservoir] | Угличское вдхр. [Uglich Reservoir] | Рыбинское вдхр. [Rybinsk Reservoir] |
|---|---|---|---|---|
| *n* | – | 44 | 36 | 24 |
| $Chl/P_{tot}$ | <0,2 | 18,0 | 14,0 | 42,0 |
| | 0,2–0,5 | 48,0 | 64,0 | 33,0 |
| | 0,5–1 | 25,0 | 19,0 | 21,0 |
| | >1 | 9,0 | 3,0 | 4,0 |
| $Chl/N_{tot}$ | <20 | 9,0 | 3,0 | 8,0 |
| | 20–50 | 73,0 | 19,0 | 33,0 |
| | 50–100 | 16,0 | 67,0 | 47,0 |
| | >100 | 2,0 | 11,0 | 12,0 |

Осредненное за четыре года наблюдение $Chl/N_{tot}$, мало различается в Иваньковском и Угличском водохранилищах, но увеличивается в Рыбинском; $Chl/P_{tot}$ убывает в ряду Иваньковское, Угличское, Рыбинское водохранилища (см. табл. 1). Средние значения обоих откликов в Угличском водохранилище и $Chl/N_{tot}$ в Рыбинском равны своей медиане и характеризуются умеренной степенью изменчивости (*Cv* ~50%). Оба средних показателя в Иваньковском и $Chl/P_{tot}$ в Рыбинском водохранилище более вариабельны (*Cv* = 76–89%) и выше, чем их медианы, что свидетельствует о значительном разбросе данных под воздействием неконтролируемых или неучтенных факторов.

В каждом водохранилище прослеживаются межгодовые изменения $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ (см. рис. 1). Все максимальные показатели получены в 2016 г., а минимальные в Иваньковском водохранилище – в 2015 г., в Рыбинском – в 2015 и 2017 гг., в Угличском – в 2017 и 2018 гг. Средние величины откликов различаются в 1,4–2 раза и только $Chl/P_{tot}$ в Рыбинском водохранилище – шестикратно. Эти различия статистически значимы в Иваньковском и Рыбинском водохранилищах, но не значимы в Угличском водохранилище. Существенная вариабельность $Chl/P_{tot}$ в Рыбинском водохранилище может быть обусловлена его неустойчивым гидрологическим режимом – частым ветровым перемешиванием обширной мелководной акватории, меняющим внутреннюю фосфорную нагрузку.

Корреляционный анализ показывает, что $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ тесно связаны между собой (рис. 2). Коэффициенты корреляции составляют 0,73 в Рыбинском водохранилище, 0,91 – в Угличском, и 0,92 – в Иваньковском, а для трех водохранилищ в каждый год наблюдения (2015–2018) – соответственно 0,79, 0,76, 0,87 и 0,81. Оба отклика зависят от содержания хлорофилла – показателя развития фитопланктона, что объясняет их временные (межгодовые) и пространственные (по акватории каждого водохранилища) различия. Наиболее тесно $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ связаны с суммарным количеством Chl *a* и с

$Chl_{Cyan}$, при этом коэффициенты корреляции в Рыбинском и Угличском водохранилищах выше, чем в Иваньковском (табл. 3). В этом водоеме обильно развиваются макрофиты, которые могут конкурировать с водорослями за БЭ (влияние зарастаний на отклики установлено для датских озер [24]). Теснота связи не меняется в годы наблюдения, хотя в прохладном 2017 г. снижается содержание $Chl_{Cyan}$ (обилие цианопрокариот) и увеличивается доля $Chl_{Bac}$ (обилие диатомовых). Последний лишь умеренно коррелирует с обоими откликами, а коэффициенты регрессии для зависимости $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ от $Chl_{Bac}$ выше, чем от $Chl_{Cyan}$ (рис. 3). Это свидетельствует о более интенсивном потреблении БЭ диатомовым комплексом или более высоком выходе биомассы диатомей (хлорофилла) на единицу БЭ, особенно заметном для азота. Данная тенденция находит объяснение в экспериментах с культурами, показавших различную потребность в источниках минерального питания диатомовых водорослей и цианопрокариот [25] и более низкое поглощение азота на единицу биомассы последних [26]. Известно, что цианопрокариоты могут преодолевать дефицит азота за счет развития азотфиксирующих видов, а также характеризуются меньшей, по сравнению с диатомеями, потребностью в соединениях фосфора [27].

Из связи с хлорофиллом следует, что $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ меняются в водах разной трофии, которую считают важным фактором изменчивости откликов [28, 29]. Изменение откликов по трофическому градиенту установлено для водохранилищ Миссури [30]. Известно, что речные системы не испытывают дефицита БЭ [31], и водохранилища, созданные на крупных реках, сохраняют эту особенность. За счет значительной внешней и внутренней нагрузки волжские водохранилища характеризуются высоким содержанием БЭ, с которым редко коррелируют показатели развития фитопланктона, в частности содержание хлорофилла [11, 12, 18].

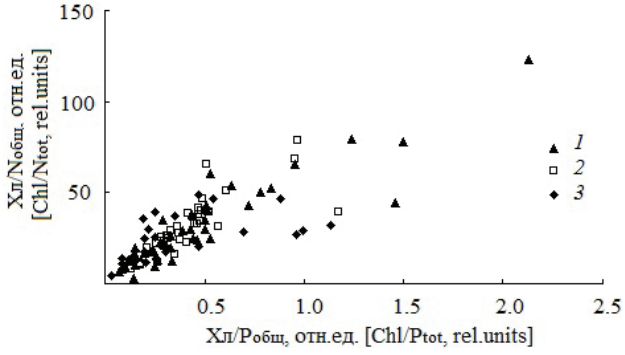


**Рис. 2.** Взаимосвязь $Chl/P_{tot}$ и $Chl/P_{tot}$ в водохранилищах Верхней Волги (*1* – Иваньковское, *2* – Угличское, *3* – Рыбинское. $R^2 = 0{,}67$)
[**Fig. 2**. Correlation between $Chl/P_{tot}$ and $Chl/P_{tot}$ in the Upper Volga reservoirs (*1* – Ivankovo Reservoir, *2* – Uglich Reservoir, *3* – Rybinsk Reservoir. $R^2 = 0{,}67$)]

Таблица 3 [Table 3]

**Коэффициенты ранговой корреляции $Chl/P_{tot}$ (над чертой) и $Chl/P_{tot}$ (под чертой) с факторами среды в водохранилищах Верхней Волги**
**[Rank correlation coefficients of $Chl/P_{tot}$ (above the line) and $Chl/P_{tot}$ (under the line) with environmental factors in the Upper Volga reservoirs]**

| Показатель [Parameters] | Водохранилище [Reservoir] | | | Все водохранилища [All three reservoirs] | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Иваньковское [Ivankovo] | Угличское [Uglich] | Рыбинское [Rybinsk] | | | | |
| Годы [Years] | 2015–2018 | | | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 |
| *n* | 44 | 36 | 24 | 26 | 26 | 26 | 26 |
| $r_{0,05}$ | 0,30 | 0,35 | 0,38 | 0,37 | 0,37 | 0,37 | 0,37 |
| Chl *a* | 0,45<br>0,44 | 0,68<br>0,73 | 0,81<br>0,87 | 0,83<br>0,97 | 0,76<br>0,98 | 0,93<br>0,88 | 0,83<br>0,80 |
| $P_{tot}$ | –0,17<br>0,05 | 0,07<br>0,21 | –0,75<br>–0,20 | –0,43<br>0,13 | –0,60<br>–0,19 | –0,26<br>–0,12 | –0,01<br>0,17 |
| $N_{tot}$ | 0,21<br>0,05 | –0,12<br>–0,27 | 0,23<br>–0,09 | 0,34<br>0,20 | 0,25<br>0,17 | 0,11<br>–0,23 | 0,07<br>–0,22 |
| $N_{tot}/P_{tot}$ | 0,36<br>0,05 | –0,04<br>–0,39 | 0,72<br>0,11 | 0,51<br>–0,04 | 0,79<br>0,31 | 0,29<br>–0,14 | 0,16<br>–0,35 |
| Глубина [Depth] | 0,40<br>0,31 | 0,18<br>0,14 | 0,18<br>0,01 | 0,23<br>0,12 | 0,21<br>0,26 | 0,35<br>0,23 | 0,08<br>–0,21 |
| Температура [Temperature] | 0,19<br>0,13 | 0,29<br>0,33 | 0,75<br>0,39 | 0,50<br>0,28 | 0,08<br>0,30 | 0,60<br>0,56 | 0,23<br>0,14 |
| Прозрачность [Transparency] | –0,13<br>–0,19 | –0,33<br>–0,31 | 0,04<br>–0,16 | –0,02<br>–0,38 | 0,14<br>–0,12 | –0,44<br>–0,37 | –0,38<br>–0,29 |
| Цветность [Color] | –0,17<br>–0,13 | –0,13<br>–0,17 | –0,10<br>–0,18 | 0,01<br>0,07 | –0,28<br>–0,46 | –0,44<br>–0,43 | 0,02<br>0,09 |

*Примечание. n* – число наблюдений, $r_{0,05}$ – табличное значение коэффициента корреляции ($p < 0,05$).
[*Note*. *n* - Number of observations, $r_{0,05}$ - Tabular value of the correlation coefficient ($p < 0.05$)].

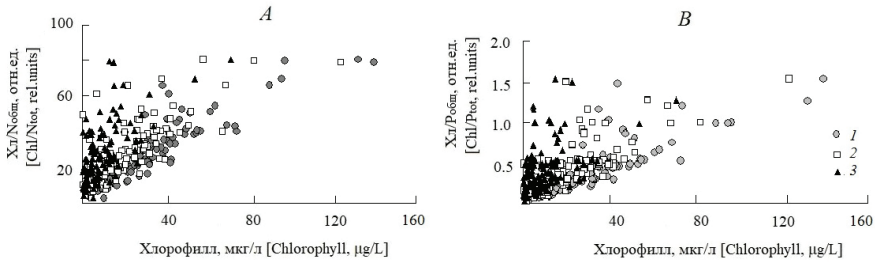


**Рис. 3.** Связь $Chl/N_{tot}$ (*A*) и $Chl/P_{tot}$ (*B*) с суммарным содержанием Chl *a* (*1*), $Chl_{Cyan}$ (*2*) и $Chl_{Bac}$ (*3*) в водохранилищах Верхней Волги в 2015–2018 гг. ($n = 104$).
[**Fig. 3**. Relation of $Chl/N_{tot}$ (*A*) and $Chl/P_{tot}$ (*B*) to the total Chl content (*1*), $Chl_{Cyan}$(*2*), and $Chl_{Bac}$ (*3*) in the Upper Volga reservoirs in 2015–2018 ($n = 104$)

$Chl/N_{tot} = 7,28 + 0,63\ Chl$ ($R^2 = 0,80$)
$Chl/N_{tot} = 13,3 + 0,69\ Chl_{Cyan}$ ($R^2 = 0,64$)
$Chl/N_{tot} = 19,3 + 1,04\ Chl_{Bac}$ ($R^2 = 0,38$)

$Chl/P_{tot} = 0,059 + 0,010\ Chl$ ($R^2 = 0,72$)
$Chl/P_{tot} = 0,142 + 0,012\ Chl_{Cyan}$ ($R^2 = 0,64$)
$Chl/P_{tot} = 0,290 + 0,014\ Chl_{Bac}$ ($R^2 = 0,21$)

В этих условиях именно хлорофилл адекватно отражает трофический статус водоемов и служит его маркером.

В водохранилищах Верхней Волги, как и в предыдущие годы [12], величины $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ увеличиваются с ростом трофии (табл. 4). Оба показателя статистически значимо не различаются в мезотрофных и умеренно эвтрофных водах, но становятся существенно выше в эвтрофных и высоко эвтрофных, свидетельствуя о более эффективном использовании БЭ. Можно предположить, что количество последних не ограничивает рост фитопланктона при его невысоком (<15 мкг/л Chl *a*) обилии, т.е. в мезотрофных и умеренно эвтрофных условиях, но усиливает конкуренцию за минеральное питание при интенсивном развитии водорослей, соответствующем эвтрофным и высоко эвтрофным условиям. При этом само содержание БЭ мало меняется по градиенту трофии: для общего азота в гипертрофных водах оно увеличивается на 9 %, в политрофных – еще на 19 %, а общего фосфора – на 10% и только в политрофных условиях (табл. 4). Известно, что в водах с разным трофическим статусом меняются трофические взаимодействия, которые также влияют на изменение откликов. Более низкие коэффициенты корреляции откликов с Chl *a* получены нами для Иваньковского водохранилища, где обильно развивается высшая водная растительность. Верхний порог $Chl/N_{tot}$ отражает вариации биомассы фитопланктона [29], высокие $Chl/P_{tot}$ наблюдают при «цветении» водоемов и увеличении обилия нитчатых цианопрокариот, а также при снижении пресса зоопланктона [15, 23].

Таблица 4 [Table 4]

**Изменение исследованных показателей в водах разной трофии, оцененной по Chl *a***
**[Changes in the studied parameters in waters of different trophy estimated by Chl *a*]**

| Трофический статус [Trophic state] | Chl *a*, μg/L | $Chl/P_{tot}$ | $Chl/N_{tot}$ | $P_{tot}$, μg/L | $N_{tot}$, mg/L | $N_{tot}/P_{tot}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Мезотрофный [Mesotrophic] | <10 | 0,15±0,02 | 11,1±1,3 | 79±6 | 1,19±0,22 | 16±3 |
| Умеренно эвтрофный [Moderate eutrophic] | 10–15 | 0,19±0,02 | 14,5±1,8 | 90±10 | 1,19±0,10 | 13±2 |
| Эвтрофный [Eutrophic] | 15–30 | 0,36±0,02 | 25,8±1,4 | 87±4 | 1,16±0,04 | 15±1 |
| Гипертрофный [Hypertrophic] | 30–60 | 0,53±0,03 | 35,7±1,5 | 91±5 | 1,29±0,06 | 15±1 |
| Политрофный [Polytrophic] | >60 | 1,03±0,12 | 66,2±6,0 | 100±13 | 1,54±0,12 | 17±3 |

При значительном диапазоне $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ их максимальные значения должны отмечаться при повышенном содержании фосфора (по данным [22], $Chl/P_{tot}$ >1 в основном при $P_{tot}$>150 мкг/л). В этой ситуации ведущей становится роль других лимитирующих факторов [23], в частности обеспеченность азотом или световые условия [29]. Однако в водохранилищах Верх-

ней Волги в реальном диапазоне $P_{tot}$, треть концентраций которого превышает 100 мкг/л, максимальные $Chl/P_{tot}$ получены при $P_{tot}$<50 мкг/л. С ростом последнего до 100 мкг/л величины $Chl/P_{tot}$ снижаются вдвое, а выше 100 мкг/л – еще на 20% (табл. 5). Такая тенденция естественным образом вытекает из способа расчета $N_{tot}/P_{tot}$.

К важным фактором изменчивости $Chl/P_{tot}$ относят и содержание общего азота [23]. Но наши результаты указывают лишь на незначительное увеличение $Chl/P_{tot}$ с ростом $N_{tot}$: в 1,3 раза при 1,0–1,5 мг/л и еще на 11% при более высоких концентрациях. Интересно отметить, что $Chl/N_{tot}$ не меняется во всем диапазоне $P_{tot}$ и $N_{tot}$. В то же время оба отклика демонстрируют выраженные изменения по градиенту $N_{tot}/P_{tot}$, который служит не только показателем биогенного лимитирования фитопланктона [32, 33], но и самостоятельным фактором, регулирующим развитие водорослей [34]. Несмотря на высокие концентрации $N_{tot}$ и $P_{tot}$ в водохранилищах Волги, рост водорослей может быть ограничен наличием доступных форм БЭ. Минимальная величина $Chl/P_{tot}$ отмечена при вероятном азотном лимитировании ($Chl/P_{tot}$<10 по массе), а максимум $Chl/P_{tot}$ и минимум $Chl/N_{tot}$ – при дефиците фосфора ($N_{tot}/P_{tot}$ >15) (табл. 5). Следовательно, эффективность использования БЭ определяется обеспеченностью ими клеток водорослей. При этом фитопланктон Верхней Волги, вероятно, менее чувствителен к наличию азота и в большей степени зависим от соединений фосфора.

Таблица 5 [Table 5]

**Изменение $Chl/P_{tot}$ и $Chl/P_{tot}$ по градиенту общего азота, общего фосфора и их соотношения**
**[Changes in $Chl/P_{tot}$ and $Chl/P_{tot}$ along the gradient of total nitrogen, total phosphorus and their ratio]**

| $N_{tot}$, mg/L | $Chl/P_{tot}$ | $Chl/N_{tot}$ | $P_{tot}$, μg/L | $Chl/P_{tot}$ | $Chl/N_{tot}$ | $N_{tot}/P_{tot}$ | $Chl/P_{tot}$ | $Chl/N_{tot}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <1 | 0,26± 0,03 | 24,2± 3,0 | <50 | 0,76± 0,12 | 24,3±2,6 | <10 | 0,20±0,03 | 24,4±3,8 |
| 1–1,5 | 0,35± 0,04 | 23,3± 2,2 | 50–100 | 0,34± 0,04 | 23,0±2,4 | 10–15 | 0,29±0,02 | 22,9±1,8 |
| >1,5 | 0,39± 0,07 | 21,2± 4,0 | >100 | 0,27± 0,03 | 23,0±2,3 | 15–20 | 0,45±0,10 | 25,9±6,1 |
| | | | | | | >20 | 0,52±0,10 | 18,5±2,8 |

От обобщенной картины отличается ситуация как в отдельных водоемах, так и во всех трех в разные годы наблюдения (см. табл. 3). В Рыбинском водохранилище $Chl/P_{tot}$ тесно связан с содержанием $P_{tot}$ и соотношением $N_{tot}/P_{tot}$; в Угличском и Иваньковском водохранилищах от $N_{tot}/P_{tot}$ статистически значимо зависят соответственно $Chl/N_{tot}$ и $Chl/P_{tot}$. В межгодовом аспекте статистически значимая связь $Chl/P_{tot}$ с $P_{tot}$ и $N_{tot}/P_{tot}$ выявлена в 2015 и 2016 гг., тогда как влияние $N_{tot}$ на оба отклика не прослеживается. Корреляция откликов между собой и в ряде случаев с $N_{tot}/P_{tot}$ подтверждает предположение

об их зависимости от обеспеченности водорослей биогенным питанием. В богатых фосфором озерах и водохранилищах низкие $Chl/P_{tot}$ и высокие $Chl/N_{tot}$ могут быть обусловлены также наличием минеральной взвеси, азотным лимитированием или трофическими взаимодействиями [15, 22]. При высоком содержании БЭ фитопланктон может не реагировать на их изменение и в большей степени испытывать влияние других факторов [35], однако таких сведений немного. Отклики могут зависеть от морфометрических показателей – глубины и площади водоемов, седиментационной нагрузки, от световых и температурных условий, цветности [15, 22, 36]. В водохранилищах Верхней Волги оба отклика в незначительной степени связаны с гидрологическими факторами (см. табл. 3). Эта тенденция прослеживается по 4-летним данным для каждого водохранилища, а также в межгодовом аспекте – по данным, объединенным для трех водохранилищ по годам наблюдения. Умеренная отрицательная корреляция с глубиной, отражающей условия перемешивания, для обоих показателей получена в Иваньковском водохранилище. От температуры они зависят только в Рыбинском водохранилище ($Chl/P_{tot}$ – тесно, $Chl/N_{tot}$ – умеренно), прозрачность и цветность на отклики не влияют. В межгодовом аспекте ситуация меняется. В 2015, 2016 и 2018 гг. получены отдельные статистически значимые коэффициенты корреляции $Chl/P_{tot}$ с температурой и прозрачностью воды, $Chl/N_{tot}$ – с прозрачностью и цветностью. В 2017 г. при прохладной погоде, большом количестве осадков и повышенной цветности воды [18] оба отклика зависят от температурных и подводных световых условий.

Ретроспективный анализ (см. рис. 1) показывает, что в Иваньковском водохранилище в 2015 г. оба отклика сравнимы с показателями предыдущих лет, а в 2016–2018 гг. стали существенно выше. По-видимому, более высокая интенсивность потребления БЭ фитопланктоном водохранилища в последние годы связана с возросшей конкуренцией с макрофитами. В Угличском водохранилище оба отклика, как и содержание хлорофилла [17], значительно выросли за 25-летний период, что соответствует повышению трофического статуса и переходу мезотрофного ранее водохранилища в разряд эвтрофных [12]. В Рыбинском водохранилище средние величины $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ сопоставимы с данными предыдущих лет [11] и лишь максимальные в 2016 г. превосходят их. Значительные межгодовые колебания откликов в этом водоеме обусловлены чередованием периодов с разными погодными условиями. Повышенная гидродинамическая активность, характерная для многоводных лет с преобладанием циклональной погоды, приводит к поступлению БЭ из донных отложений, тогда как при преобладании штилевых условий в жаркие маловодные годы их запас в толще воды может быть исчерпан.

## Заключение

В водохранилищах, созданных на крупных реках и не испытывающих биогенного дефицита, не всегда прослеживается непосредственная связь

между развитием фитопланктона (содержанием хлорофилла) и БЭ, что свидетельствует о сложном и многокомпонентном характере их влияния на водоросли. В этих условиях полезным инструментом для получения количественных зависимостей между Chl *a* и БЭ при анализе состояния водоемов и прогнозировании изменений их трофического статуса служат «отклики фитопланктона» – отношение концентраций $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$. В Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах (Верхняя Волга) при широком диапазоне обоих показателей средние значения $Chl/P_{tot}$ составляют 0,48±0,06; 0,42±0,04 и 0,38±0,07, $Chl/N_{tot}$ – 31,8±3,5; 31,4±2,8 и 24,9±2,7 соответственно. В каждом водохранилище прослеживаются межгодовые изменения $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$, тесно связанных между собой ($R^2 = 0,67$), а также с содержанием Chl *a* ($R^2 = 0,72$ и 0,80). Из связи с хлорофиллом следует, что отношения $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ меняются в водах разной трофии. Статистически значимо не различаясь в мезотрофных и умеренно эвтрофных условиях, отклики становятся существенно выше в эвтрофных и высоко эвтрофных, свидетельствуя о более эффективном использовании БЭ с ростом трофического статуса. Оба отклика в незначительной степени зависят от гидрологических факторов, а также от содержания $P_{tot}$ и $N_{tot}$, но демонстрируют выраженные изменения по градиенту $N_{tot}/P_{tot}$, который служит показателем биогенного лимитирования фитопланктона и фактором, регулирующим развитие водорослей. Ретроспективный анализ демонстрирует увеличение в последние годы $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ в двух русловых водохранилищах, что свидетельствует о возросшей интенсивности потребления БЭ фитопланктоном при конкуренции с макрофитами в Иваньковском водохранилище и сопровождает повышение трофического статуса Угличского водохранилища, перешедшего из мезотрофного состояния в эвтрофное. Значительные межгодовые колебания откликов в озеровидном Рыбинском водохранилище обусловлены его неустойчивым гидрологическим режимом при чередовании периодов с разными погодными условиями, что приводит к поступлению БЭ из донных отложений при ветровом перемешивании и исчерпанию их запаса в толще воды при штилях. Таким образом, отношения $Chl/P_{tot}$ и $Chl/N_{tot}$ позволяют проанализировать связь развития фитопланктона с содержанием БЭ, оценить эффективность их использования и обеспеченность ими клеток водорослей, а также заключить, что фитопланктон Верхней Волги менее чувствителен к наличию азота и в большей степени зависим от соединений фосфора.

### *Литература*

1. Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А.И. Копылова. Ярославль : ЯрГТУ, 2001. 427 с.
2. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2007. 394 с.
3. Vollenweider R.A. Das Nachrstoffbelastungskonzept als Grundlage fur den externen in den Eutrophierungsprozess stehender Gewasser und Talsperren // Z. Wasser und Abwasser Forsch. 1979. Bd. 12 (2). SS. 46–56.

4. Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. Paris : OECD, 1982. 155 p.
5. Havens K.E., Anneville O., Carvalho L., Coveney M.F., Deneke R, Dokulil M.T., Foy B., Gerdeaux D., Hampton S.E., Hilt S., Kangur K., Köhler J., Lammens E.H.H.R., Lauridsen T.L., Manca M., Miracle M.R., Moss B., Nõges P., Persson G., Phillips G., Portielje R., Romo S., Schelske C.L., Straile D., Tatrai I., Willén E., Winder M. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // Freshwater Biol. 2005.Vol. 50, No. 9. PP. 1747–1771. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x
6. Zhukova T.V. Long-term dynamics of phosphorus in the Narochanskie Lakes and factors determining it // Water Resourses. 2013. Vol. 40, No. 5. PP. 510–517. doi: 10.1134/S0097807813050072
7. Hao Y., Yu R., Zhang U., Yanget H. The relationship of chlorophyll-*a*, total nitrogen and total phosphorus in Wuliangsuhai Lake // Advanced Materials Research. 2014. Vols. 955–959. PP. 1393–1396. doi: 10.4028/www.scientific.net/AMR.955-959.1393
8. Burson A., Stomp M., Greenwell E., Grosse J., Huisman J. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community // Ecology. 2018. Vol. 99, No. 5. PP. 1108–1118. doi: 10.1002/ecy.2187
9. Xiao W., Liu X., Irwin A.J., Laws E.A., Wang L., Chen B., Zeng Y., Huang B. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates // Water Research. 2018. Vol. 128, No. 1. PP. 206–216. doi: 10.1016/j.watres.2017.10.051
10. Одум Ю. Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.
11. Минеева Н.М., Разгулин С.М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, No. 2. С. 218–223.
12. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М. : Наука, 2004. 156 с.
13. Винберг Г.Г. Сравнительные биолимнологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Л. : Гидрометеоиздат, 1986. С. 4–18.
14. Kalff J., Knoechel R. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1978. Vol. 9. PP. 475–495. doi: 10.1146/annurev.es.09.110178.002355
15. Spears B.M., Carvalho L., Dudley B., May L. Variation in chlorophyll to total phosphorus ratio across 94 UK and Irish lakes: implications for lake management // J. Environmental Management. 2013. Vol. 115. PP. 287–294. doi: 10.1016/j.jenvman.2012.10.011
16. Mineeva N.M. Evaluation of nutrient-chlorophyll relationships in the Rybinsk Reservoir // Water Sci. Technol. 1993. Vol. 28, No. 6. PP. 25–28. doi: 10.2166/wst.1993.0125
17. Mineeva N.M. Content of photosynthetic pigments in the upper Volga reservoirs (2005–2016) // Inland Water Biology. 2019. Vol. 12, No. 2. PP. 161–169. doi: 10.1134/S199508291902010X
18. Mineeva N.M., Stepanova I.E., Semadeni I.V. Biogenic elements and their significance in the development of phytoplankton in reservoirs of the Upper Volga // Inland Water Biology. 2021. No. 14 (1). PP. 32–42. doi: 10.1134/S1995082921010089
19. Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю., Попельницкий В.А., Рыбцов С.А. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла у планктонных водорослей // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22, No. 3. С. 80–85.
20. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома : Костромской печатный дом; 2015. 284 с.
21. Kureyshevich A.V., Medved' V.A. Assessment of relationship between the content of chlorophyll *a* and the content of phosphorus in the water of the Dnieper reservoirs // Hydrobiol. Journ. 2006. Vol. 42, No. 3. PP. 33–43. doi: 10.1615/HydrobJ.v42.i3.30
22. Jones J.R., Obrecht D.V., Perkins B.D., Knowlton M.F., Thorpe A.P., Watanabe S., Bacon R.R. Nutrients, seston and transparency of Missouri reservoirs and oxbow lakes: an

analysis of regional limnology // Lake Reserv. Manage. 2008. Vol. 24, No. 6. PP. 155–180. doi: 10.1080/07438140809354058
23. Brown C.D., Hoyer M.V., Bachmann R.W., Canfield D.E. Nutrient-chlorophyll relationships: an evaluation of empirical nutrient-chlorophyll models using Florida and north-temperate lake data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. Vol. 57. PP. 1574–1583. doi: 10.1139/f00-090
24. Søndergaard M., Lauridsen T.L., Johansson L.S., Jeppesen E. Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover // Hydrobiologia. 2017. Vol. 795. PP. 35–48. doi: 10.1007/s10750-017-3110-x
25. Domingues R.B., Barbosa A.B., Sommer U., Galvao H.M. Ammonium, nitrate and phytoplankton interactions in a freshwater tidal estuarine zone: potential effects of cultural eutrophication // Aquat Sci. 2011. Vol. 73, No. 3. PP. 331–343. doi: 10.1007/s00027-011-0180-0
26. Marinho M.M., de Oliveira e Azevedo S.M.F. Influence of N/P ratio on competitive abilities for nitrogen and phosphorus by Microcystis aeruginosa and Aulacoseira distans // Aquat. Ecol. 2007. Vol. 41. PP. 525–533. doi: 10.1007/s10452-007-9118-y
27. Suttle C.A., Harrison P.J. Ammonium and phosphate uptake rates, N : P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33, No. 2. PP. 186–202. doi: 10.4319/lo.1988.33.2.0186
28. Seip K.L., Jeppesen E., Jensen J.P., Faafeng B. Is trophic state or regional location the strongest determinant for Chl-a/TP relationships in lakes? // Aquat. Sci. 2000. Vol. 62. PP. 195–204. doi: 10.1007/PL00001331
29. Filstrup C.T., Downing J.A. Relationship of chlorophyll to phosphorus and nitrogen in nutrient-rich lakes // Inland Waters. 2017. Vol. 7, No. 4. PP. 385–400. doi: 10.1080/20442041.2017.1375176
30. Jones J.R., Obrecht D.V., Thorpe A.P. Chlorophyll maxima and chlorophyll: total phosphorus ratios in Missouri reservoirs // Lake Reserv. Manage. 2011. Vol. 27. PP. 321–328. doi: 10.1080/07438141.2011.627625
31. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Auqat. Sci. 1980. Vol. 37, No. 1. PP. 130–137. doi: 10.1139/f80-017
32. Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // Arch. Hydrobiol. 1966. Vol. 62, No. 1. PP. 1–28. doi: 10.1371/journal.pone.0095757
33. Claesson A. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients // Acta University Uppsala. 1978. No. 61. PP. 1–7.
34. Булгаков Н.Г., Левич А.П. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: соотношение азота и фосфора как самостоятельный фактор регулирования структуры альгоценоза // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115, No. 1. С. 13–23.
35. Seip K.L., Sas H., Vermij S. Nutrient-chlorophyll trajectories across trophic gradient // Aquatic Sci. 1992. Vol. 54, No. 1. PP. 58–76.
36. Havens K.E., Nürnberg G.K. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes: potential influences of color and mixing regime // Lake and Reservoir Management. 2004. Vol. 20, No. 3. PP. 188–196. doi: 10.1080/07438140409354243

*Поступила в редакцию 06.06.2020 г.; повторно 01.12.2020 г.;*
*принята 21.01.2021 г.; опубликована 31.03.2021 г.*

**Авторский коллектив:**
**Минеева Наталья Михайловна**, д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории альгологии, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109).
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-4009-6217
E-mail: mineeva@ibiw.ru

**For citation:** Mineeva NM. Assessment of the relationship between chlorophyll content and biogenic elements in large lowland resevoirs. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;53:151-168. doi: 10.17223/19988591/53/8 In Russian, English Summary

**Natalya M. Mineeva**

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation*

## Assessment of the relationship between chlorophyll content and biogenic elements in large lowland resevoirs

In the second half of the 20th century, with increased rates of eutrophication, universal quantitative relationships between the content of biogenic elements and chlorophyll (Chl) were obtained, which serves as a marker of algae biomass, as well as an indicator of the trophic status of water bodies. Most of these studies were performed on lakes, however, the patterns and ratios found for lakes were not always observed in reservoirs, young ecosystems with high development dynamics. Long-term studies of phytoplankton productivity are carried out in the reservoirs of the Upper Volga. These studies have shown that a direct relationship of Chl with total nitrogen ($N_{tot}$) and phosphorus ($P_{tot}$) is rarely found and is at low correlation coefficients. A more successful attempt was to indirectly assess this relationship using the ratios of Chl/$P_{tot}$ and Chl/$N_{tot}$, which was named "phytoplankton response" (Vinberg, 1987) corresponding to the term "efficiency" (Kalf, Knoechel, 1978). Our first data on Chl/$P_{tot}$ and Chl/$N_{tot}$ in the Upper Volga reservoirs refer to 1980-1990 (Mineeva and Razgulin, 1995; Mineeva, 1993; Mineeva, 2004). At present, new data have been obtained, which have made it possible to follow long-term trends in the development of phytoplankton in the reservoirs of the Upper Volga in connection with the availability of biogenic elements under variations in the trophic status of the reservoirs.

Samples were collected in August 2015-2018 at 26 stations in three large reservoirs of the Upper Volga (56°51'-58°22'N, 35°55'-38°25'E): Ivankovo, Uglich and Rybinsk reservoirs. Chlorophyll content was determined by the fluorescence method (Gol'd et al., 1986) in integral water samples taken from the surface to the bottom. Data on biogenic elements obtained at the same time by Dr Irina Stepanova are given in our joint publication (Mineeva et al., 2021). The standard software packages for a personal computer were used for statistical processing (calculation of mean values and standard error of the mean ($M \pm m_M$), correlation and variation coefficients, regression equations and graphing).

In this research, we revealed that nutrient content in the Upper Volga reservoirs varied within similar limits, the average $N_{tot}/P_{tot}$ ratio was the same, and the average values of $P_{tot}$ and $N_{tot}$ decreased in Rybinsk reservoir. Chl content was typical of the summer phytoplankton maximum in the Upper Volga reservoirs (*See Table 1*). $P_{tot}$ content did not change much in Ivankovo and Uglich reservoirs, but in Rybinsk reservoir it increased in 2015 and decreased in 2016. The more stable content of $N_{tot}$ decreased a little in the cool 2017. Chl concentrations of 20-30 μg/L obtained in Rybinsk reservoir in 2015 and 2018, in Uglich reservoir in 2017 and in Ivankovo reservoir in 2015 correspond to the eutrophic category; concentrations of 35-52 μg/L (Rybinsk reservoir in 2016, Uglich reservoir in 2015, 2016 and 2018, Ivankovo reservoir in 2016-2018) - to hypertrophic category, and only in 2017 in Rybinsk reservoir did they decrease to a moderately eutrophic level of 13 μg/L (*See Fig. 1*). It was found out that under these conditions Chl content per unit of biogenic elements varied in a wide range:

Chl/$P_{tot}$ from 0,03 to 2,13, Chl/$N_{tot}$ from 2,55 to 123, with maximum values in the highly eutrophic Shosha reach in Ivankovo reservoir (August 2018). Chl/$N_{tot}$ slightly differed in Ivankovo and Uglich reservoirs, but increased in Rybinsk reservoir; Chl/$P_{tot}$ decreased in the range of Ivankovo, Uglich and Rybinsk reservoirs (*See Table 1*). Most of both ratios belong to narrower limits: 0.10-0.50 for Chl/$P_{tot}$ (67% of all values) and 10–40 for Chl/$N_{tot}$ (51%) (*See Table 2*). The average Chl/$P_{tot}$ ratio for the entire data set is 0.43±0.03, and Chl/$N_{tot}$ is 29.8±1.9 with variation coefficients of 77.0 and 63.9%. The interannual changes (*See Fig. 1*) show that all the maximum ratios were obtained in 2016, while the minimum in Ivankovo reservoir was in 2015, in Rybinsk reservoir in 2015 and 2017 and in Uglich reservoir in 2017 and 2018. Our results demonstrate that both ratios correlate with each other (*See Fig. 2*), as well as with the Chl content (*See Fig. 3*). The correlation of both ratios with Chl weakens in Ivankovo reservoir, probably due to the abundant development of macrophytes. We can observe the same in all reservoirs in the cool 2017 with a decrease in $Chl_{Cyan}$ (the abundance of cyanoprokaryotes) and an increase in the proportion of $Chl_{Bac}$ (the abundance of diatoms). Both ratios are insignificantly dependent on hydrological factors as well as on $P_{tot}$ and $N_{tot}$ content, but the situation can change in individual reservoirs and in different years of observation (*See Table 3*). As it was demonstrated, both ratios increase with the growth of trophy estimated by Chl. They do not significantly differ in mesotrophic and moderately eutrophic waters, but become much higher in eutrophic and highly eutrophic waters, indicating a more efficient consumption of nutrients in the latter. At the same time, $P_{tot}$ and $N_{tot}$ change little along the Chl gradient (*See Table 4*). Chl/$P_{tot}$ decreases with the increase in $P_{tot}$ and grows slightly with the increase in $N_{tot}$; Chl/$N_{tot}$ does not change over the entire range of $P_{tot}$ and $N_{tot}$; but both ratios vary along the gradient of $N_{tot}/P_{tot}$ (*See Table 5*) that serves as an indicator of the biogenic limitation of phytoplankton and a factor regulating the development of algae. A retrospective analysis shows significant interannual fluctuations of both ratios in Rybinsk reservoir and a tendency to increase them in Uglich and Ivankovo reservoirs (*See Fig. 1*).

Thus, Chl/$P_{tot}$ and Chl/$N_{tot}$ ratios are useful for analyzing the relationship between the development of phytoplankton and nutrient supply that is necessary in order to assess the efficiency of their use and their availability to algae cells. The results obtained allow us to conclude that phytoplankton in the Upper Volga reservoirs is less sensitive to the presence of nitrogen and more dependent on phosphorus.

*The paper contains 3 Figures, 5 Tables and 31 References.*

**Key words**: phytoplankton; chlorophyll; total nitrogen; total phosphorus; Chl/$P_{tot}$ and Chl/$N_{tot}$ ratios; reservoirs of the Upper Volga.

**Funding**: The work was carried out in the framework of the state task No. AAAA-A18-118012690096-1.

*The Author declares no conflict of interest.*

### *References*

1. *Ekologicheskie problemyi Verhney Volgi* [Ecological Problems of the Upper Volga]. Kopylov AI, editor. Yaroslavl: YaGTU Publ.; 2001. 427 p. In Russian
2. Kitaev SP. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ixtiologov [Basics of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists]. Petrozavodsk: Karelskiy nauchniy centr RAN; 2007. 394 p. In Russian
3. Vollenweider RA. Das Nachrstoffbelastungskonzept als Grundlage fur den externen in den Eutrophierungsprozess stehender Gewasser und Talsperren. *Z. Wasser und Abwasser Forsch.* 1979;12(2):46-56.
4. *Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control*. Paris: OECD Publ.; 1982. 155 p.

5. Jeppesen E, Sondergaard M, Jensen JP, Havens KE, Anneville O, Carvalho L, Coveney MF, Deneke R, Dokulil MT, Foy B, Gerdeaux D, Hampton SE, Hilt S, Kangur K, Köhler J, Lammens EHHR, Lauridsen TL, Manca M, Miracle MR, Moss B, Nõges P, Persson G, Phillips G, Portielje R, Romo S, Schelske CL, Straile D, Tatrai I, Willén E, Winder M. Lake responses to reduced nutrient loading - an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biol.* 2005;50(9):1747-1771. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x
6. Zhukova TV. Long-term dynamics of phosphorus in the Narochanskie Lakes and factors determining it. *Water Resourses*. 2013;40(5):510-517. doi: 10.1134/S0097807813050072
7. Hao Y, Yu R, Zhang U, Yanget H. The relationship of chlorophyll-a, total nitrogen and total phosphorus in Wuliangsuhai Lake. *Advanced Materials Research*. 2014;955-959:1393-1396. doi: 10.4028/www.scientific.net/AMR.955-959.1393
8. Burson A, Stomp M, Greenwell E, Grosse J, Huisman J. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community. *Ecology*. 2018;99(5):1108-1118. doi: 10.1002/ecy.2187
9. Xiao W, Liu X, Irwin AJ, Laws EA, Wang L, Chen B, Zeng Y, Huang B. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates. *Water Research*. 2018;128(1):206-216. doi: 10.1016/j.watres.2017.10.051
10. Odum Yu. Osnovy ekologii [Fundamentals of Ecology]. Moscow: Mir Publ.; 1975. 740 p. In Russian
11. Mineeva NM, Razgulin SM. O vliyanii biogennyh elementov na soderzhanie hlorofilla v Rybinskom vodohranilishche [On the effect of nutrients on the content of chlorophyll in Rybinsk reservoir]. *Vodnye resursy.* 1995;22(2):218-223. In Russian
12. Mineeva NM. Rastitelnyie pigmentyi v vode volzhskih vodohranilisch [Plant pigments in the waters of the Volga River Reservoirs] Moscow: Nauka Publ.; 2004. 158 p. In Russian
13. Vinberg GG. Sravnitel'nye biolimnologicheskie issledovaniya, ih vozmozhnosti i ogranicheniya [Comparative biolimnological studies, their possibilities and limitations]. In: *Produkcionno-gidrobiologicheskie issledovaniya na vnutrennih vodoemah* [Production and hydrobiological studies in inland waters]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1986. pp. 4-18. In Russian
14. Kalff J, Knoechel R. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1978;9:475-495. doi: 10.1146/annurev.es.09.110178.002355
15. Spears BM, Carvalho L, Dudley B, May L. Variation in chlorophyll to total phosphorus ratio across 94 UK and Irish lakes: implications for lake management. *J Environmental Management.* 2013;115:287-294. doi: 10.1016/j.jenvman.2012.10.011
16. Mineeva NM. Evaluation of nutrient-chlorophyll relationships in the Rybinsk Reservoir. *Water Sci Technol.* 1993;28(6):25-28. doi: 10.2166/wst.1993.0125
17. Mineeva NM. Content of Photosynthetic Pigments in the Upper Volga Reservoirs (2005-2016). *Inland Water Biology.* 2019;12(2):161-169. doi: 10.1134/S199508291902010X
18. Mineeva NM, Stepanova IE, Semadeni IV. Biogenic elements and their significance in the development of phytoplankton in reservoirs of the Upper Volga. Inland Water Biology. 2021;14(1):32-42. doi: 10.1134/S1995082921010089
19. Gold VM, Gaevskiy NA, Shatrov IYu, Popel'nickiy VA, Rybtsov SA. Opyit ispolzovaniya fluorestsentsii dlya differentsialnoy otsenki soderzhaniya khlorofilla a u planktonnyikh vodorosley [Experience of using fluorescence for differential evaluation of chlorophyll contents in planktonic algae]. *Gidrobiologicheskiy zhurnal = Hydrobiological J.*1986;22(3):80-85. In Russian
20. Korneva LG. Fitoplankton vodohranilisch basseyna Volgi [Phytoplankton of the Volga River Basin Reservoirs]. Kostroma: Dom pechati Publ.; 2015. 284 p. In Russian
21. Kureyshevich AV, Medved' VA. Assessment of relationship between the content of chlorophyll *a* and the content of phosphorus in the water of the Dnieper reservoirs. *Hydrobiological J.* 2006;42(3):33-43. doi: 10.1615/HydrobJ.v42.i3.30
22. Jones JR, Obrecht DV, Perkins BD, Knowlton MF, Thorpe AP, Watanabe S, Bacon RR. Nutrients, seston and transparency of Missouri reservoirs and oxbow lakes: An

analysis of regional limnology. *Lake Reserv Manage*. 2008;24(6):155-180. doi: 10.1080/07438140809354058
23. Brown CD, Hoyer MV, Bachmann RW, Canfield DE. Nutrient-chlorophyll relationships: an evaluation of empirical nutrient-chlorophyll models using Florida and north-temperate lake data. *Can J Fish Aquat. Sci*. 2000;57:1574-1583. doi: 10.1139/f00-090
24. Søndergaard M, Lauridsen TL, Johansson LS, Jeppesen E. Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover. *Hydrobiologia.* 2017;795:35-48. doi: 10.1007/s10750-017-3110-x
25. Domingues RB, Barbosa AB, Sommer U, Galvao HM. Ammonium, nitrate and phytoplankton interactions in a freshwater tidal estuarine zone: potential effects of cultural eutrophication. *Aquat Sci.* 2011;73(3):331-343. doi: 10.1007/s00027-011-0180-0
26. Marinho MM, de Oliveira e Azevedo SMF. Influence of N/P ratio on competitive abilities for nitrogen and phosphorus by *Microcystis aeruginosa* and *Aulacoseira distans*. *Aquat Ecol.* 2007;41:525-533. doi: 10.1007/s10452-007-9118-y
27. Suttle CA, Harrison PJ. Ammonium and phosphate uptake rates, N : P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 1988;33(2):186-202. doi: 10.4319/lo.1988.33.2.0186
28. Seip KL, Jeppesen E, Jensen J, Faafeng B. Is trophic state or regional location the strongest determinant for Chl-a/TP relationships in lakes? *Aquat Sci.* 2000;62:195-204. doi: 10.1007/PL00001331
29. Filstrup CT, Downing JA. Relationship of chlorophyll to phosphorus and nitrogen in nutrient-rich lakes. *Inland Waters.* 2017;7(4):385-400. doi: 10.1080/20442041.2017.1375176
30. Jones JR, Obrecht DV, Thorpe AP. Chlorophyll maxima and chlorophyll: total phosphorus ratios in Missouri reservoirs. *Lake Reserv Manage.* 2011;27:321-328. doi: 10.1080/07438141.2011.627625
31. Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing E. The river continuum concept. *Can J Fish. Auqat Sci*. 1980;37(1):130–137. doi: 10.1139/f80-017
32. Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol*. 1966;62(1):1-28. doi: 10.1371/journal.pone.0095757
33. Claesson A. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients. *Acta University Uppsala.* 1978;61:1-7.
34. Bulgakov NG, Levich AP. Biogennye elementy v srede i fitoplankton: sootnoshenie azota i fosfora kak samostoyatel'nyj faktor regulirovaniya struktury al'gocenoza [Biogenic elements in the environment and phytoplankton: The ratio of nitrogen and phosphorus as an independent factor in regulating the structure of algocenosis]. *Uspekhi Sovremennoj Biologii = Biology Bulletin Reviews.* 1995;115(1):13-23. In Russian
35. Seip KL, Sas H, Vermij S. Nutrient-chlorophyll trajectories across trophic gradient. *Aquatic Sci.* 1992;54(1):58-76.
36. Havens KE, Nürnberg GK. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes: Potential influences of color and mixing regime. *Lake and Reservoir Management.* 2004;20(3):188-196. doi: 10.1080/07438140409354243

*Received June 03, 2020; Revised December 01, 2020;*
*Accepted January 21, 2021; Published March 31, 2021*

**Author info:**
**Mineeva Natalya M**, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher of the Laboratory of Algology, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 109, Borok 152742, Nekouz region, Yaroslavl obl., Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-4009-6217
E-mail: mineeva@ibiw.ru