

ПИГМЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАКРОФИТОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Л. Е. Сигарева^а, *, Н. А. Тимофеева^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: sigareva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 09.08.2022 г.

После доработки 31.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Получены первые данные о пигментных характеристиках высших водных растений в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга, РФ). Среднее содержание хлорофилла *a* в листьях составляет 7.5 ± 0.6 , стеблях — 4.0 ± 1.4 мг/г органического вещества или 6.1 ± 0.5 и 3.3 ± 1.2 мг/г сухой массы растительного материала соответственно. Среднее отношение углерод/хлорофилл *a* в листьях — 76 ± 6.2 , стеблях — 408 ± 150 . Гелофиты, преобладающие в водохранилище по биомассе и площади зарастания, выделяются рекордной концентрацией органического вещества ($90.2 \pm 0.8\%$). Концентрация хлорофилла *a* и относительное содержание каротиноидов зависят от условий среды и видовой принадлежности растений.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, органическое вещество, макрофиты, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965223030233, **EDN:** PPVRLV

Изучение растительных пигментов, прежде всего хлорофилла, — одно из направлений продукционных работ (Behrenfeld et al., 2005; Иванов и др., 2020; Сигарева и др., 2022). В современных гидробиологических исследованиях выявляют закономерности пространственно-временного распределения концентрации Хл как показателя биомассы, интенсивности фотосинтеза и первичной продукции ОВ фитопланктона, фитоперифитона, микрофитобентоса, макрофитов (Yasobi, Zohary, 2010; Структура..., 2018). Интерес к пигментам обусловлен также первостепенной ролью фотосинтетического аппарата водных и наземных растений в адаптации к условиям внешней среды (Попова и др., 1989; Ронжина и др., 2004; Шерстнева, 2004; Иванов и др., 2020; Maksimović et al., 2020).

Особый интерес представляют макрофиты водохранилищ — водоемов с существенной изменчивостью уровня и динамичным зарастанием акватории (Поддубный и др., 2017, 2022; Структура..., 2018). Макрофиты влияют на самоочищение, эвтрофирование и воспроизводство рыбных запасов. При этом значимость отдельных экологических групп высшей водной растительности (гидрофитов, гелофитов, гигрогелофитов и др.) в

формировании продуктивности водохранилищ и качества воды неодинакова. Литературные данные по функционированию фотосинтетического аппарата макрофитов в разных условиях обитания неоднозначны (Bianchi, Findlay, 1990; Новиковская, Дымова, 2012; Дымова, Далькэ, 2016). Чтобы оценить роль фотосинтетического аппарата водных и наземных растений в адаптации к условиям внешней среды, исследовали количественные характеристики пигментного комплекса разнотипных макрофитов в крупном неглубоком Рыбинском водохранилище, в котором доминируют гелофиты и гигрогелофиты.

Рыбинское водохранилище (создавали в 1941–1947 гг.) — третья ступень Волжского каскада, источник пресной воды РФ, транспортная артерия и зона рекреации. Площадь 4550 км^2 , средняя глубина 5.6 м. За годы наблюдений прослеживалось периодическое повышение продуктивности растительных сообществ и эвтрофирование на фоне потепления климата (Структура..., 2018). Зарастание мелководий в водохранилище было связано с их морфометрией, уровнем воды и водностью года (Поддубный и др., 2017, 2022). В разные годы макрофиты занимали от 2 до 3.2% всей площади. Многолетние флуктуации зарастания приводят к медленному сокращению акватории. Большая часть биомассы высшей водной растительности в Рыбинском водохранилище создается за счет ге-

Сокращения: Хл — хлорофилл *a*, ОВ — органическое вещество, С — углерод.

Таблица 1. Содержание органического вещества и пигментные характеристики листьев гидрофитов, гелофитов и гирогелофитов в Рыбинском водохранилище

Вид	ОВ, %	Хл		С/Хл	E_{480}/E_{665}
		мг/г сухой массы	мг/г ОВ		
Гидрофиты					
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	69.3 ± 5.1	5.4 ± 1.4	7.4 ± 1.4	81 ± 12	0.99 ± 0.06
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	86.1 ± 4.3	5.0 ± 0.3	5.8 ± 0.3	86 ± 4	0.70 ± 0.00
Среднее	71.4 ± 4.9	5.4 ± 1.2	7.2 ± 1.2	81 ± 11	0.96 ± 0.06
Гелофиты					
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	89.7 ± 0.5	6.6 ± 0.5	7.4 ± 0.6	70 ± 5	0.86 ± 0.03
<i>Sparganium erectum</i> L.	91.4 ± 2.6	4.7 ± 1.2	5.1 ± 1.3	112 ± 27	0.81 ± 0.03
Среднее	90.2 ± 0.8	6.1 ± 0.6	6.8 ± 0.6	82 ± 9	0.85 ± 0.02
Гирогелофиты					
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	81.9 ± 0.9	9.0 ± 1.8	11.0 ± 2.4	48 ± 10	0.68 ± 0.05
<i>Oenanthe aquatilis</i> (L.) Poir.	67.1 ± 9.8	6.4 ± 0.7	9.6 ± 0.4	52 ± 2	0.91 ± 0.07
Среднее	74.5 ± 5.9	7.7 ± 1.1	10.3 ± 1.0	50 ± 4	0.80 ± 0.07

Примечание. Даны среднее и ошибка среднего (число исследованных образцов (*n*) – 12 для каждого вида макрофитов).

лофитов и гирогелофитов, минимальная биомасса обусловлена развитием гидрофитов (Структура..., 2018).

Образцы растительного материала собирали в 2012 г. в литорали Волжского плеса Рыбинского вдхр. в период максимального развития макрофитов (июле и августе). Виды высших водных растений и их принадлежность к экотипам определяли по работе (Лисицына и др., 2009). Исследовали широко распространенные в водохранилище макрофиты: гидрофиты (рдест пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L., роголистник погруженный *Ceratophyllum demersum* L.), гелофиты (стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L., ежеголовник прямой *Sparganium erectum* L.), гирогелофиты (жерушник земноводный *Rorippa amphibia* (L.) Bess., омежник водный *Oenanthe aquatilis* (L.) Poir. Для анализа брали по три растения перечисленных видов каждые 2 нед. Хлорофилл определяли в 90%-ных ацетоновых экстрактах из свежего растительного материала на спектрофотометре Lambda 25 (Perkin Elmer, США) методом (Jeffrey, Humphrey, 1975). Соотношение между каротиноидами и Хл оценивали по отношению оптических плотностей экстрактов в максимумах поглощения на длинах волн 480 и 665 нм (индекс E_{480}/E_{665}) после вычитания неспецифического поглощения на длине волны 750 нм. Органическое вещество рассчитывали по потере сухой массы при прокаливании при температуре 600°C, органический углерод принимали равным 50% ОВ. Расчеты выполняли с помощью пакетов программ MS Excel и Statistica 8.0. Достоверность различий средних значений оценивали по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.05$).

Результаты работы показали, что содержание ОВ в макрофитах и его распределение по экологическим группам в литорали Рыбинского водохранилища было типичным для водохранилищ р. Волга. ОВ в макрофитах изменялось в пределах 51–95% сухой массы. Минимальный вклад ОВ отмечен в образцах растений с интенсивными обрастаниями. Листья и стебли существенно не различались по содержанию ОВ (табл. 1). Максимальное среднее значение ОВ в листьях гелофитов достоверно выше, чем у гидрофитов ($p < 0.05$). Аналогичный результат получен ранее в Ивановском, Угличском, Горьковском и Волгоградском водохранилищах (Довбня, 1979): пониженное содержание ОВ зафиксировано у свободноплавающих ($76.2 \pm 1.3\%$) и погруженных макрофитов ($80.4 \pm 1.2\%$), более высокое – у воздушно-водных ($90.3 \pm 0.7\%$).

Содержание Хл в листьях макрофитов Рыбинского вдхр. сопоставимо с таковым в других водоемах (Новаковская, Дымова, 2012; Дымова, Далькэ, 2016). Выявлена тенденция увеличения среднего содержания Хл от гидрофитов к гирогелофитам (табл. 1). Напротив, отношение органического углерода к Хл в листьях уменьшается от гидрофитов (81) к гирогелофитам (50). Листья заметно отличаются от стеблей по пигментным характеристикам. Среднее содержание Хл в листьях для всего массива данных (6.1 ± 0.5 мг/г сухой массы, 7.5 ± 0.6 мг/г ОВ) было в 1.8 раза больше, чем в стеблях (3.3 ± 1.2 мг/г сухой массы, 4.0 ± 1.4 мг/г ОВ) ($p < 0.05$). Отношение С/Хл для листьев (76 ± 6) в 5.4 раз меньше, чем для стеблей (408 ± 150) ($p < 0.05$).

Данные изучения пигментного аппарата растений при разной степени контакта с водной сре-

дой противоречивы. Так, в окрестностях г. Сыктывкара среднее содержание Хл в прибрежно-водных и типично водных растениях различалось незначительно и достигало 6.0 и 5.0 мг/г сухой массы (Дымова, Далькэ, 2016) или 6.1 и 5.9 мг/г сухой массы (Новаковская, Дымова, 2012) соответственно. В листьях отдельных прибрежно-водных растений может содержаться существенно больше фотосинтетических пигментов – хлорофиллов до 17.0 и каротиноидов до 3.5 мг/г сухой массы (Новаковская, Дымова, 2012). В то же время в работе (Ронжина и др., 2004) показано, что у растений с погруженными листьями (у гидрофитов) концентрация хлорофиллов значительно выше, чем у видов с надводными и плавающими листьями. Напротив, в р. Гудзон у погруженных макрофитов накопление Хл было выражено гораздо меньше, чем у видов с надводными частями (Bianchi, Findlay, 1990). В листьях рдестов содержание каротиноидов, хлорофиллов и соотношение между ними варьировали при изменении мутности воды (Шерстнева, 2004). Для наземных экосистем показано, что содержание Хл в лесных (теневыносливых) растениях (7.2 ± 0.7 мг/г сухой массы) заметно выше, чем в степных (3.5 ± 0.2 мг/г сухой массы) (Иванов и др., 2020).

Одним из проявлений зависимости фотосинтетического аппарата от окружающей среды может быть корреляция E_{480}/E_{665} с содержанием Хл и ОВ (рис. 1). Отрицательная нелинейная связь выявлена между индексом E_{480}/E_{665} и содержанием Хл, прямая положительная – между E_{480}/E_{665} и отношением С/Хл. Коэффициенты детерминации характеризуют эти связи как умеренные. Индекс E_{480}/E_{665} уменьшается от 0.96 до 0.80 от гидрофитов к гигрогелофитам на фоне тенденции увеличения концентрации Хл от 5.4 до 7.7 мг/г сухой массы (табл. 1). В целом, в листьях макрофитов Рыбинского вдхр. значения С/Хл сопоставимы с величинами для фитопланктона (Behrenfeld et al., 2005; Yasobi, Zohary, 2010), а также для наземной лесной растительности (Иванов и др., 2020), что характеризует все эти сообщества как теневыносливые.

Особый интерес представляет сравнение концентраций Хл в единицах сухой или сырой биомассы макрофитов и фитопланктона. Для Рыбинского вдхр. ранее получены уникальные данные о содержании Хл в единице сырой биомассы, рассчитанной по объему клеток планктонных водорослей в эвфотическом слое (0–2 м) (Елизарова, 1974). Показано, что Хл в период интенсивного развития диатомовых водорослей в фитопланктоне водохранилища достигает 0.17–0.37% сырой (Елизарова, 1974) или 0.65–1.42% сухой биомассы, если принять, что содержание сухого вещества водорослей 25.6% сырой биомассы (Behrendt, 1990). По данным нашей работы (табл. 1),

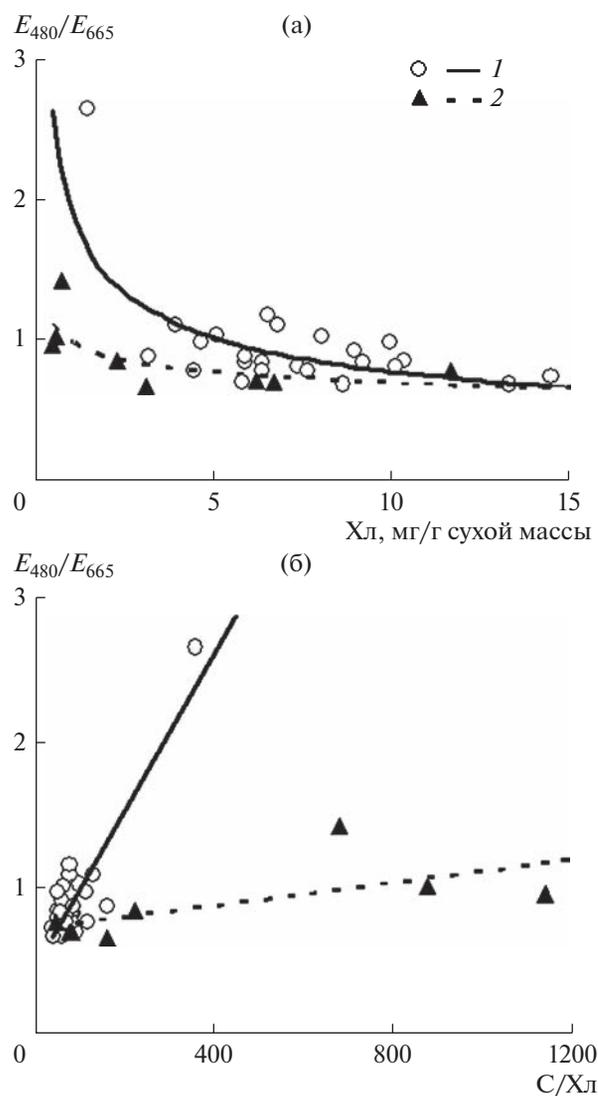


Рис. 1. Связь пигментного индекса E_{480}/E_{665} с содержанием Хл (а) и отношением С/Хл (б) в макрофитах Рыбинского вдхр.: а – листья ($R^2 = 0.50$) и стебли ($R^2 = 0.56$); б – листья ($R^2 = 0.78$) и стебли ($R^2 = 0.42$). 1 – листья; 2 – стебли. Даны средние значения показателей для трех экземпляров растений.

содержание Хл в листьях доминирующих видов макрофитов (рдест, стрелолист, жерушник) Рыбинского вдхр. варьирует от 0.54 до 0.90% (среднее 0.61%) сухой массы. Следовательно, содержание Хл в листьях макрофитов и фитопланктоне сходное.

Небольшая продуктивность гидрофитов в Рыбинском водохранилище по сравнению с воздушно-водными растениями может быть обусловлена сильным ослаблением фотосинтетически активной радиации в верхних слоях воды из-за высокой цветности (до 180 град) и небольшой прозрачности (~130 см) (Структура..., 2018). Одним из факторов доминирования гелофитов и гидро-

гелофитов может быть увеличение фотосинтетической активности этих экологических групп по сравнению с гидрофитами. Так, в водоемах Среднего Урала интенсивность фотосинтеза листьев погруженных макрофитов в 2–2.5 раза ниже, чем у видов с надводными и плавающими листьями (Ронжина и др., 2004).

Пигментные характеристики макрофитов могут применяться при математическом моделировании функционирования экосистем. Особый интерес представляет соотношение между Хл и биомассой растительных организмов для интерпретации полевых данных, полученных различными контактными и дистанционными методами, а также для мониторинга продуктивности водоемов.

Выводы. Получены новые данные о содержании фотосинтетических пигментов в макрофитах разных экологических групп в период современного эвтрофирования Рыбинского водохранилища. Гелофиты, доминирующие по биомассе и площади зарастания, характеризуются наибольшим содержанием ОВ. Выявлена тенденция возрастания содержания Хл от гидрофитов к гиргофелитам. Концентрация Хл и отношение С/Хл в листьях макрофитов Рыбинского водохранилища сопоставимы с таковыми фитопланктона. Изменчивость пигментных характеристик отдельных экологических групп макрофитов свидетельствует об адаптациях к условиям среды. Возрастание содержания хлорофилла у растений, занимающих большую часть акватории мелководной зоны, может рассматриваться как показатель эвтрофирования водоема за счет доминирующих групп макрофитов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Довбня И.В. 1979. Значение гидрофильной растительности волжских водохранилищ в круговороте веществ // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 42(45). С. 155.

Дымова О.В., Далькэ И.В. 2016. Фотосинтетические пигменты и СО₂-газообмен водных макрофитов в подзоне средней тайги // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. № 1(25). С. 37.

Елизарова В.А. 1974. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 28(31). С. 46.

Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К. и др. 2020. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиол. раст. Т. 67. № 3. С. 278.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. 2009. Флора водоемов Волжского бассейна. Определи-

тель сосудистых растений. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Новаковская Т.В., Дымова О.В. 2012. Видовое разнообразие и пигментный комплекс макрофитов водоемов окрестностей г. Сыктывкара (Республика Коми) // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. № 5(1). С. 127.

Поддубный С.А., Папченков В.Г., Чемерис Е.В., Бобров А.А. 2017. Зарастание защищенных мелководий верхневолжских водохранилищ в связи с их морфометрией // Биология внутр. вод. № 1. С. 65. <https://doi.org/0.7868/S0320965217010144>

Поддубный С.А., Чемерис Е.В., Кутузов А.В. и др. 2022. Динамика высшей водной растительности защищенного мелководья в связи с уровнем воды в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 136. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020085>

Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. 1989. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука. С. 115.

Ронжина Д.А., Некрасова Г.Ф., Пьянков В.И. 2004. Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиол. раст. Т. 51. № 1. С. 27.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. 2022. Растительные пигменты в кернах как показатели трофии крупных мелководных озер Воже и Лача (Северо-Запад России) // Биология внутр. вод. № 3. С. 256. <https://doi.org/S0320965222030159>

Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.

Шерстнева О.А. 2004. Пигментный комплекс подводных листьев некоторых видов Potamogeton (Potamogetonaceae) в разных условиях освещенности // Ботан. журн. Т. 89. № 5. С. 821.

Behrendt H. 1990. The chemical composition of phytoplankton and zooplankton in an eutrophic shallow lake // Arch. Hydrobiol. Bd. 118. № 2. P. 129. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/118/1990/129>

Behrenfeld M.J., Boss E., Siegel D.A., Shea D.M. 2005. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // Glob. Biogeochem. Cycles 19. GB1006. <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>

Bianchi T.S., Findlay S. 1990. Plant pigments as tracers of emergent and submergent macrophytes from the Hudson River // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 47. P. 492. <https://doi.org/10.1139/f90-054>

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. Physiol. Pflanz. V. 167. № 2. P. 191. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)

Maksimović T., Lolić S., Kukavica B. 2020. Seasonal changes in the content of photosynthetic pigments of dominant macrophytes in the Bardača fishpond area // Ekológia (Bratislava). V. 39. № 3. P. 201. <https://doi.org/10.2478/eko-2020-0015>

Yacobi Y.Z., Zohary T. 2010. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // Hydrobiologia. V. 639. P. 185. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-0023-3>

Pigment Characteristics of Macrophytes from the Rybinsk Reservoir

L. E. Sigareva¹, * and N. A. Timofeeva¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

**e-mail: sigareva@ibiw.ru*

The first data on the pigment characteristics of higher aquatic plants in the Rybinsk Reservoir (Upper Volga, Russia) are presented. The average content of chlorophyll *a* is 7.5 ± 0.6 mg/g organic matter in leaves, and 4.0 ± 1.4 mg/g organic matter in stems, or 6.1 ± 0.5 and 3.3 ± 1.2 mg/g dry plant material, respectively. The average carbon/chlorophyll *a* ratio is 76 ± 6.2 in leaves and 408 ± 150 in stems. Helophytes, which dominate in the reservoir in terms of biomass and overgrowth area, are distinguished by a record concentration of organic matter ($90.2 \pm 0.8\%$). The concentration of chlorophyll *a* and the relative content of carotenoids depend on environmental conditions and plant species.

Keywords: chlorophyll *a*, organic matter, macrophytes, Rybinsk reservoir