

ФИТОПЛАНКТОН ВОЛГИ



ЭКОЛОГИЯ ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА



РФФИ
проекты:
93-04-20886
95-04-11871
98-05-64839
98-04-03231
ГНТП "Биологическое
разнообразие"
Вып. 5

Russian Academy of Sciences
Institute of Inland Water's Biology
Samara Science Center
Institute of Ecology of the Volga River Basin

Российская Академия Наук
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Самарский научный центр
Институт экологии Волжского бассейна

ECOLOGY OF PHYTOPLANKTON FROM THE RYBINSK RESERVOIR

ЭКОЛОГИЯ ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Edited by

V.N. Pautova, G.S. Rozenberg

Под редакцией

В.Н. Паутовой, Г.С. Розенберга

Togliatti
1999

Тольятти
1999

УДК 582.526.325 (282.247.41)

Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища (Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Елизарова В.А., Пырина И.Л., Сигарева А.Е., Генкал С.И., Митропольская И.В., Литвинов А.С., Шарапова Н.А.). – Тольятти, 1999. – 264 с.

Книга посвящена экологии фитопланктона Рыбинского водохранилища – третьего по величине водоема в каскаде водохранилищ Волги. Рассмотрены лимнологические особенности водохранилища, проанализированы параметры фотосинтезирующей зоны в открытой части водоема. Представлены новые сведения о структурно-функциональных характеристиках фитопланктона и факторах, обуславливающих их развитие и взаимодействие. Проанализирован таксономический состав фитопланктона. Приведены оригинальные микрофотографии и краткие диагнозы 24 массовых и редких центрических диатомовых. Представлен список полной флоры водорослей по данным за 1953-1995 гг. Дана характеристика сезонной и многолетней (1954-1981 гг.) сукцессии фитопланктона и факторам ее определяющим. Выявлена общая направленность развития фитопланктона водохранилища. Проанализированы особенности структуры и сезонной динамики пелагического фитопланктона в 1982-1985 и 1989 гг. Изучено содержание мертвых клеток в зависимости от состава, сезонной динамики и фазы развития водорослей. Обсуждаются вопросы влияния зоопланктона на уровень биомассы, разнообразие и состав планктонных сообществ водорослей. Представлены новые данные о составе, содержании фотосинтетических пигментов и первичной продукции фитопланктона прибрежной зоны водохранилища. Дан анализ различным пигментным характеристикам донных отложений.

Для экологов, гидробиологов, альгологов и работников рыбного хозяйства.
Библиогр. – 343 назв. Ил. – 42. Табл. – 50.

Рецензенты: В.Г. Девяткин, И.С. Трифонова

ISBN 5-93424-007-4

UDK 582.526.325 (282.247.41)

Ecology of phytoplankton from the Rybinsk reservoir (Korneva L.G., Mineeva N.M., Elizarova V.A., Pyrina I.L., Sigareva A.E., Genkal S.I., Mitropolskaia I.V., Litvinov A.S., Sharapova N.A.). – Togliatti, 1999. – 264 p.

The book is deals with to phytoplankton ecology in the Rybinsk reservoir. The Rybinsk reservoir is the third largest reservoir in a cascade of the Volga reservoir. Limnological features of the reservoir are considered and parameters of photosynthesizing zone in the open part of the reservoir are analyzed. New data on structural and functional characteristics of phytoplankton and factors responsible for their development and interaction are presented. Analysis is given of phytoplankton taxonomical composition. Original microphotos and brief diagnosis of 24 mass and rare centric diatoms are included into the book. The complete list of the algae flora is presented according to the data of 1953-1995. Seasonal and long-term (1954-1981) succession of phytoplankton and factors responsible for it are characterized. General trend has been found in phytoplankton development in the reservoir. Structure and seasonal dynamics of pelagic phytoplankton has been studied for 1982-1985 and 1989. Depending on composition, seasonal dynamics and phase of algae development the content of dead cells was investigated. The discussion is presented of the effect of zooplankton on biomass level, diversity and composition of planktonic algae communities. New data on composition, content of photosynthetic pigments and phytoplankton primary production in the littoral of the reservoir are given. Different pigment characteristics of sediments are analyzed.

The book is intended as an aid for ecologists, hydrobiologists, algologists and practitioners in fishery.

ISBN N 5-93424 008-0

Утверждено к печати

Институтом экологии Волжского бассейна РАН

445003 Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10, тел.: 48-93-97

© ИЗВБ РАН, 1999

ВВЕДЕНИЕ

Одно из самых крупных водохранилищ Волжского каскада – Рыбинское существует более 50 лет (с 1941 г.). На протяжении 40 из них изучаются альгоценозы этого водоема. Наиболее пристальное внимание постоянно уделялось водорослям планктона, которые продуцируют основной фонд органического вещества в больших озерных экосистемах.

С 50-х годов в лаборатории альгологии Института биологии внутренних вод РАН (до 1962 г. – Институт биологии водохранилищ, до 1956 г. – Биологическая станция "Борок") ведутся систематические исследования фитопланктона водохранилища. Эти работы весьма разносторонни и охватывают обширный круг проблем, связанных со структурой и функционированием планктонных сообществ. В настоящее время накоплен огромный фактический материал по таксономическому составу, обилию, первичной продукции фитопланктона, экологии его массовых видов. Составлены и уточнены систематические списки водорослей. Проанализировано и оценено влияние факторов среды на развитие фитопланктона.

В настоящей книге обобщены, по возможности, все последние результаты исследований автотрофной составляющей биоты Рыбинского водохранилища, которые позволят по-новому подойти к решению проблемы сукцессии и эволюции экосистемы водоема в целом. Регулярные сезонные наблюдения проводились в период открытой воды с мая по октябрь на 6 постоянных (стандартных) станциях, расположенных в Волжском и Главном плесах. В отдельные годы сетка станций распространялась на Моложский и Шекснинский плесы и прибрежное мелководье. В литорали Волжского плеса вблизи п. Борок осуществлялись специальные натурные эксперименты по оценке доли мертвых клеток и влияния зоопланктона на состав планктонных водорослей. Подробное описание организации исследований, сбора и обработки материалов дается в каждой главе.

Книгу завершает список полной флоры водорослей, зарегистрированных в фитопланктоне водохранилища за весь период исследований, который включает 1049 видов, разновидностей и форм (875 видов).

Список переработан согласно последним флористическим сводкам и пополнен рядом новых таксонов диатомовых и золотистых водорослей, идентифицированных в электронном микроскопе.

Настоящая книга является первой попыткой коллективного осмысления и обобщения результатов изучения разносторонних аспектов экологии фитопланктона Рыбинского водохранилища. Большинство разделов написано сотрудниками лаборатории альгологии ИБВВ РАН.

Авторы благодарят директора ИБВВ РАН Г.С. Розенберга за предоставленную возможность опубликовать данные материалы, В.Я. Костяева за участие в написании заключительной части книги, В.Г. Девяткина и И.С. Трифонову за советы и замечания, высказанные при рецензировании книги, а также В.И. Номоконову за участие в подготовке ее к печати. Особую признательность авторы выражают В.Н. Паутовой за большую работу по компоновке и редактированию рукописи.

Г л а в а 1

ЛИМНИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩА¹

Рыбинское водохранилище, являющееся третьим звеном волжского каскада, создано в 1941 г. в результате перекрытия плотинами русел рек Волги и Шексны в районе г. Рыбинска. Заполнение водохранилища до проектной отметки завершено в 1947 г. Это водоем многоцелевого назначения, который используется для энергетики, судоходства, водоснабжения, рекреации, а также как рыбохозяйственное угодье.

Конфигурация Рыбинского водохранилища определяется основными формами рельефа Молого-Шекснинской низины, вытянутой с северо-запада на юго-восток (рис. 1). Ниже приводятся основные морфометрические характеристики водохранилища (при НПУ) и его водосборной территории по данным, опубликованным в книгах: Гидрометеорологический режим... 1975; Рыбинское водохранилище... 1972:

Площадь бассейна	150 500 км ²
Коэффициент озерности	5.5%
Коэффициент заболоченности	9.5%
Коэффициент лесистости	52%
Нормальный подпорный уровень (НПУ)	102 м БС
Площадь зеркала водохранилища	4550 км ²
Площадь мелководий	915 км ²
Длина береговой линии	2150 км
Объем	25.420 км ³
Средняя глубина	5.6 м
Максимальная глубина	30.4 м
Длина от Угличской до Шекснинской плотины	250 км
Длина озеровидной части	150 км
Наибольшая ширина	70 км

¹ Раздел написан А.С. Литвиновым при участии И.Л. Пыриной, Н.И. Минеевой и Л.Г. Корневой

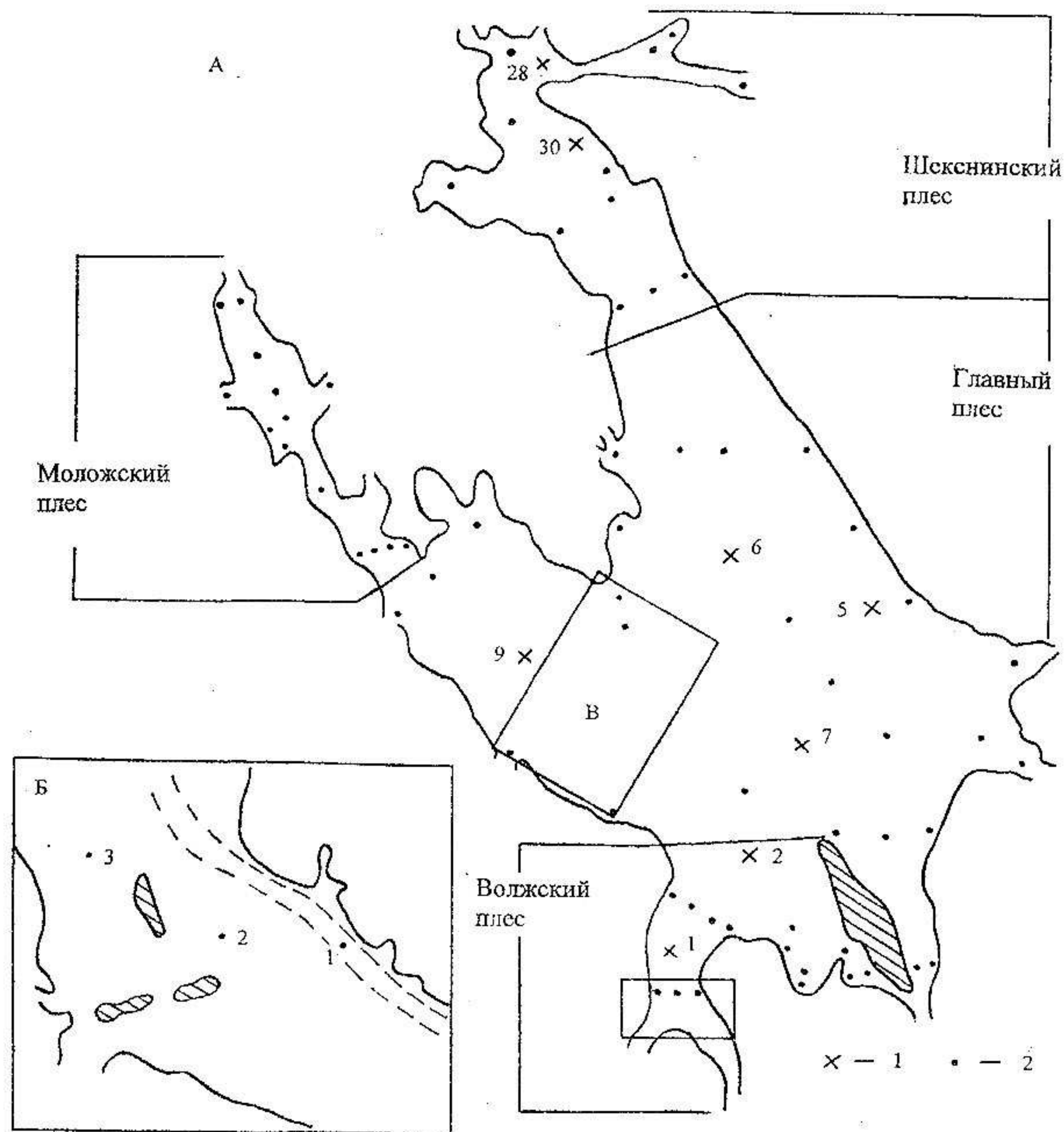


Рис. 1. Карта Рыбинского водохранилища со схемой расположения станций.

А: 1 – стандартные станции многолетних наблюдений (нумерация, принятая в ИВВВ РАН), 2 – расположение станций летом 1989 г. (гл. 5); Б: район исследований прибрежных мелководий Волжского плеса (гл. 4, 5); В: район наблюдений 1987 г. (полигон). Линии – границы плесов.

По распределению глубин и морфологическим особенностям ложа в водохранилище выделяются четыре основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный (Фортунов, 1959). Первые три плеса располагаются по долинам соответствующих рек и представляют собой вытянутые сравнительно узкие участки (рис. 1).

Мелководные участки с глубинами до 2 м занимают около 21% площади водохранилища, глубины до 6 м – более половины ее, свыше 8 м – 27%. По затопленным руслам рек Волги, Мологи и Шексны глубина колеблется в пределах 11–30 м.

В водохранилище впадают 64 реки длиной более 10 км, при этом бассейны трёх основных притоков – Волги (60000 км²), Мологи (29000 км²) и Шексны (19000 км²) – составляют в сумме 72% всей площади водосбора.

Рыбинское водохранилище и большая часть его водосборной территории расположены в подзоне южной тайги. Естественные ландшафты Ярославского Поволжья были сильно видоизменены человеком еще задолго до заполнения водохранилища. В связи с этим значительную часть бассейна занимают ландшафты "ополья", т.е. искусственные лесостепи с преобладанием распаханых угодий. По геологическому строению данная местность относится к глубокой части Московской синеклизы. Наиболее древние осадочные породы, выступающие на поверхность – нижнетриасовые континентальные отложения – представлены пестроцветными глинами и мергелями. Коренные породы в пределах всего бассейна перекрыты мощной толщей четвертичных, преимущественно ледниковых и водно-ледниковых отложений. Почвы побережья водохранилища в основном дерново-подзолистые с преобладанием средних и легких суглинков. Рельеф побережья плоский, слабо расчлененный. Наиболее возвышенные, достигающие абсолютной высоты 221 м участки находятся на восточном побережье.

В климатическом отношении район водохранилища характеризуется умеренно теплым летом и умеренно холодной зимой, а также достаточным увлажнением. Для этого района типично преобладание широтной зональной циркуляции атмосферы с плавными переходами сезонных показателей температуры воздуха. Годы преобладания меридианальной циркуляции повторяются реже (Рыбинское водохранилище..., 1972). Для значительной части побережья и акватории водохранилища характерно преобладание ветров юго-западного и западного направлений. В годы преобладания меридианальной циркуляции значительно увеличивается роль ветров северной четверти. Средние скорости ветра над зеркалом водохранилища на 20–30% выше, чем над побережьем.

Число дней со штормовым ветром скоростью свыше 8 м/с и более в среднем составляет 203 в год.

Основной приходной составляющей водного баланса водохранилища является речной сток, равный в среднем 32.6 км³ (94% от суммарного поступления воды), 2/3 которого дают реки Волга, Молога и Шексна. В расходной части баланса главную роль играет сброс через Рыбинский гидроузел. Сток из водохранилища равен 30.6 км³ – 90% суммы расходных составляющих. Приток воды в водохранилище и сброс из него могут существенно отличаться в различные по водности годы (табл. 1). Такие значительные различия обусловлены внутривековыми циклами в колебаниях общей увлажненности, период которых составляет 25–33 года. Каждый из таких циклов включает многоводную и маловодную фазы (Шнитников, 1969). За рассматриваемый период (1947–1990 гг.) в бассейне Рыбинского водохранилища отмечалось три фазы различной водности – две многоводных (1951–1962, 1976–1990 гг.) и маловодная (1963–1975 гг.). В период многоводных фаз объем притока и сброса воды из водохранилища в подавляющем большинстве лет превышал среднюю многолетнюю величину, а в период маловодной был ниже средней многолетней. За 1980–1990 гг., которые приходятся на многоводную фазу, практически все составляющие водного баланса превышали среднюю многолетнюю величину, а 1990 г. был самым многоводным за весь период существования водохранилища (табл. 2).

Внутригодовое распределение объема поступления в водохранилище неравномерно. Наибольший поверхностный приток наблюдается в апреле (порядка 30% годовой величины) и в мае (19%). В июне среднемесячное поступление воды резко сокращается и на протяжении летних месяцев не превышает 4.2–7.9% среднегодового. Незначительное увеличение притока в октябре–ноябре, вызываемое осенними паводками, сменяется дальнейшим сокращением объема поступления в зимние месяцы. Максимальный средний месячный приход превышает минимальный более чем в 9 раз. В расходной части водного баланса это соотношение снижается до 2.1, что свидетельствует о большой регулирующей способности водохранилища.

Средний многолетний коэффициент условного водообмена водохранилища равен 1.86, что соответствует периоду водообмена, равному 6.4 месяца. Многолетняя динамика коэффициента условного водообмена согласуется с кривой изменения величины годового притока. Изменения его в различные по водности периоды весьма существенны (табл. 3). Так, в многоводном 1955 г. коэффициент водообмена сос-

Т а б л и ц а 1

Средний многолетний годовой водный баланс Рыбинского водохранилища. 1947–1990 гг.

Элементы водного баланса	Средние значения, км ³	Пределы колебаний годовых величин, км ³
Приход:		
приток	32.64	15.87 – 53.39
осадки	2.23	1.28 – 3.25
суммарный приход	34.87	17.15 – 55.64
Расход:		
сброс через Рыбинский гидроузел	30.60	14.59 – 48.17
испарение	2.06	1.28 – 3.36
суммарный расход	32.66	15.87 – 51.53
Невязка баланса, км ³	2.21	–
то же, %	6.3	–

тавил 2.99, а в маловодном 1973 г. – 1.24. Время смены годовых объемов соответственно было равно 4.0 и 9.7 месяца (Фомичев, Литвинов, 1980). В течении года максимальный коэффициент водообмена отмечается в апреле и мае, минимальный – в июле и августе (табл. 4).

Уровень Рыбинского водохранилища и характер его изменения (в том числе и во внутригодовых циклах) определяется водностью года и режимом регулирования стока. При этом средняя многолетняя амплитуда сезонных изменений уровня водохранилища – 3.37, а в отдельные годы более 5 м (Буторин, 1963, 1969) – значительно выше, чем среднегодовых величин за 1954–1990 гг. – 2.2 м (табл. 3) (Фомичев, Литвинов, 1980).

В сезонном ходе уровня максимум наблюдается в конце весеннего наполнения (табл. 4). Однако его величина существенно зависит от объема половодья и отметки зимней сработки. При сильной зимней сработке и сравнительно небольшом объеме весеннего половодья уровень водохранилища к концу наполнения может быть значительно ниже НПУ. В летне-осенний период при постепенном снижении уровня колебания его средних величин редко превышают 5 см/сут. В годы, по водности близкие к многоводным, это понижение составляло

Т а б л и ц а 2

Водный баланс водохранилища (км³) за 1980-1990 гг.

Элементы водного баланса	Год										
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Приход:											
приток	32.9	35.6	34.7	36.1	33.9	33.2	38.0	36.5	30.3	34.1	53.4
осадки	2.4	2.3	2.3	3.2	2.3	2.3	2.4	2.8	2.7	2.0	3.2
суммарный приход	35.3	38.0	37.0	39.3	36.2	35.6	40.5	39.4	32.9	36.1	56.6
Расход:											
сброс через Рыбинский гидроузел	27.0	37.3	31.7	31.7	31.7	31.9	32.5	37.5	32.7	29.5	42.1
испарение	1.9	1.9	1.8	2.1	2.1	1.4	1.7	1.6	2.1	1.9	1.7
суммарный расход	29.1	39.2	33.5	33.8	33.8	33.4	34.2	39.2	34.9	31.4	43.9
Навязка баланса, км ³	2.1	1.3	1.8	3.3	1.9	4.2	3.6	3.7	0.3	2.0	6.6
то же, %	6.0	3.2	4.9	8.3	5.3	11.1	8.8	8.6	0.9	5.6	11.6

0.24-0.59 м. В средние по водности и маловодные годы понижение уровня за летне-осенний период может достигать 1.5 м. С началом зимнего периода интенсивность понижения уровня водохранилища увеличивается. За период с 1947 по 1981 гг. величина зимней сработки колебалась от 0.19 до 3.84 м и составляла в среднем 2.13 м.

Т а б л и ц а 3

Средние значения некоторых показателей водного режима водохранилища в различные по водности периоды

Показатели	Период, годы	Средние много- летние значения	Пределы колебания средних величин за год
Коэффициент водообмена, год ⁻¹	Многоводный		
	1954-1962	2.06	1.77-2.99
	1976-1990	1.91	1.70-2.46
	Маловодный		
	1963-1975	1.52	1.24-2.50
Уровень, м БС	Многоводный		
	1954-1962	100.38	99.41-100.98
	1976-1990	100.12	99.48-100.99
	Маловодный		
	1963-1975	99.81	98.72-100.43

Наряду с колебаниями, связанными с изменением запасов воды, в водохранилище наблюдаются сгонно-нагонные деинвеляции уровня, которые могут достигать 1 м в зависимости от скорости и направления ветра. Вследствие мелководности водохранилища с колебаниями уровня тесно связаны изменения его площади и объема (табл. 4).

Средняя продолжительность безледного периода на водохранилище составляет 210 дней. Раннее вскрытие происходит 18-29 апреля, позднее - 30 апреля - 8 мая. Средняя многолетняя дата начала ледостава в Главном плесе - 20 ноября, ранняя - 8 ноября, поздняя - 3 декабря.

После полного очищения ото льда, обычно в первой половине мая, начинается интенсивный прогрев водной массы. Ранней весной разность температур воды у кромки льда и на свободных ото льда участках иногда достигает 10°. В это время наиболее теплые воды

Т а б л и ц а 4

Некоторые морфометрические и гидрологические характеристики
Рыбинского водохранилища

Месяц	Уровень, м БС		Площадь, км ²		Объем, км ³		K _{вод} , год ⁻¹
	1	2	1	2	1	2	2
I	97.80-101.13	99.53	2632-4115	3338	10.52-21.68	15.71	0.14
II	97.35-100.54	99.02	2474-3843	3159	9.38-19.36	13.90	0.14
III	97.23-100.70	98.70	2431-3915	3016	9.08-19.97	13.04	0.17
IV	97.39-101.85	99.50	2488-4475	3375	9.48-24.77	15.61	0.36
V	99.59-102.51	101.44	3415-4830	4270	15.91-27.88	23.01	0.18
VI	100.15-102.61	101.69	3667-4885	4395	17.87-28.36	24.09	0.10
VII	99.65-102.52	101.47	3442-4836	4285	16.12-27.93	23.14	0.09
VIII	99.13-102.27	101.12	3208-4698	4110	14.35-26.72	21.64	0.09
IX	98.72-102.2	100.75	3025-4682	3937	13.10-26.58	20.16	0.12
X	98.50-101.88	100.46	2926-4490	3807	12.46-24.90	19.06	0.12
XI	98.35-102.01	100.35	2859-4555	3757	12.02-25.47	18.64	0.13
XII	98.56-101.75	100.07	2953-4425	3631	12.64-24.34	17.57	0.13
Год		100.34		3757		18.80	1.78

П р и м е ч а н и е. 1 - пределы изменения среднемесячных величин, 2 - средние значения; K_{вод} - коэффициент условного водообмена.

половодья заполняют речные участки водохранилища. Главный плес водоема ранней весной занят холодными зимними водами. Во фронтальных зонах при смещении теплых вод половодья и холодных зимних горизонтальные градиенты температуры достигают 1-9° С на 1 км. В процессе прогрева водохранилища возникает термическое расслоение его водной толщи. При относительно тихой погоде оно отчетливо прослеживается по всему водоему. В Главном плесе разность между температурами воды на поверхности и у дна может достигать 10°, а в отдельных случаях - и 15°. В речных плесах, как правило, наблюдается более плавное понижение температуры от поверхности до дна, что обусловлено вертикальным турбулентным обменом за счет стоковых течений. Наиболее резкое температурное расслоение обычно наблюдается с середины мая до середины июня. В летний период темпе-

ратура верхнего 2-х метрового слоя колеблется от 20 до 23°, в придонных горизонтах - от 18 до 22°. Максимальные температуры отмечаются в речных участках вблизи мелководий. Время их наступления колеблется от конца июня до первой половины августа. Анализ распределения температуры в поверхностном слое в весенне-летний период выявляет достаточно широкий спектр макро- и мезомасштабных неоднородностей. Размеры их изменяются от 2 до 11 км в меридиальном направлении и от 1.5 до 3.5 км по параллели. Градиенты температуры в этих неоднородностях, как правило, составляют 0.3-1.0° С на 1 км, но в отдельных случаях, могут, как и во фронтальных зонах, достигать 2° С на 1 км (Литвинов, 1985).

Во второй половине августа начинается интенсивное охлаждение водохранилища. В среднем падение температуры на поверхности составляет 0.2° за сутки, в отдельных случаях - 0.5°. В зависимости от конкретных гидрометеорологических условий года средняя за вегетационный период температура поверхностного слоя водной массы водохранилища (как и других гидрометеорологических характеристик) может существенно изменяться (рис. 2).

Характер распределения температуры по акватории перед замерзанием определяется гидрометеорологическими условиями. Обычно температура воды Главного и Волжского плесов на 1-2.5° выше, чем на остальных участках. Зимой наиболее низкая температура наблюдается в речных плесах, где она составляет 0.1-0.5°. По акватории Главного плеса температура воды неоднородна и сильно колеблется по годам. В отдельные годы в придонных горизонтах к концу зимы она превышает 4° (Буторин и др., 1982).

В водохранилищах существуют две генетически отличающиеся разновидности вод - речные и воды собственно водохранилища. На их границах - зоны трансформации речных вод в водную массу водохранилища (Буторин, 1969). В Рыбинском водохранилище выделяются водные массы Волги, Мологи, Шексны и центральной части. Они занимают вполне определенные участки водоема, но границы их расположения по сезонам года могут существенно изменяться в зависимости от его водности и режима сработки.

Весной вся южная часть водохранилища заполнена волжской водной массой, глубоко вклинивающейся в воды Главного плеса. Моложская водная масса, граница которой с водной массой Главного плеса весьма устойчива по годам, располагается в западной части водоема вдоль затопленного русла р. Мологи. Шексинская водная масса занимает северную часть. Большая часть водохранилища занята водной

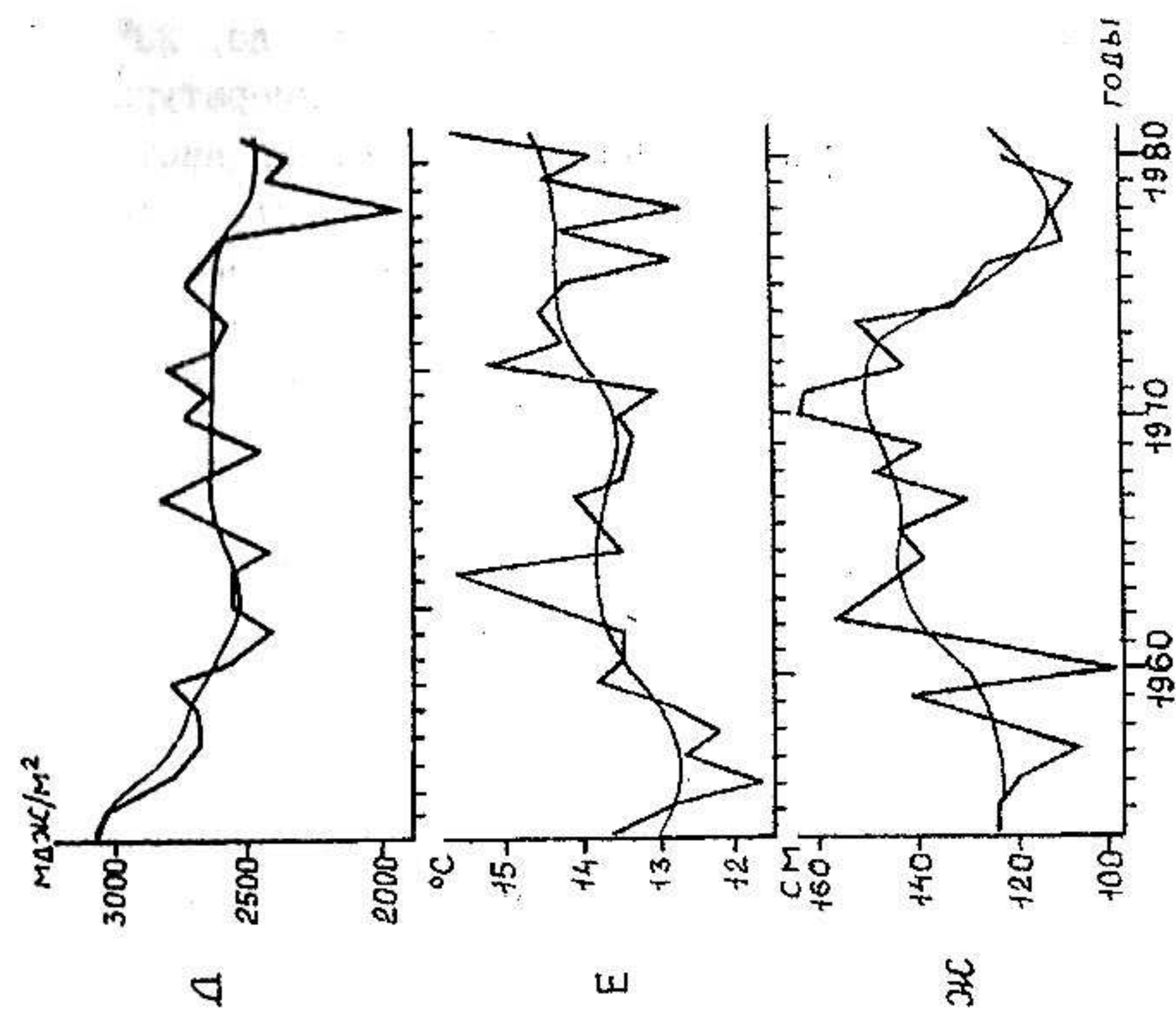
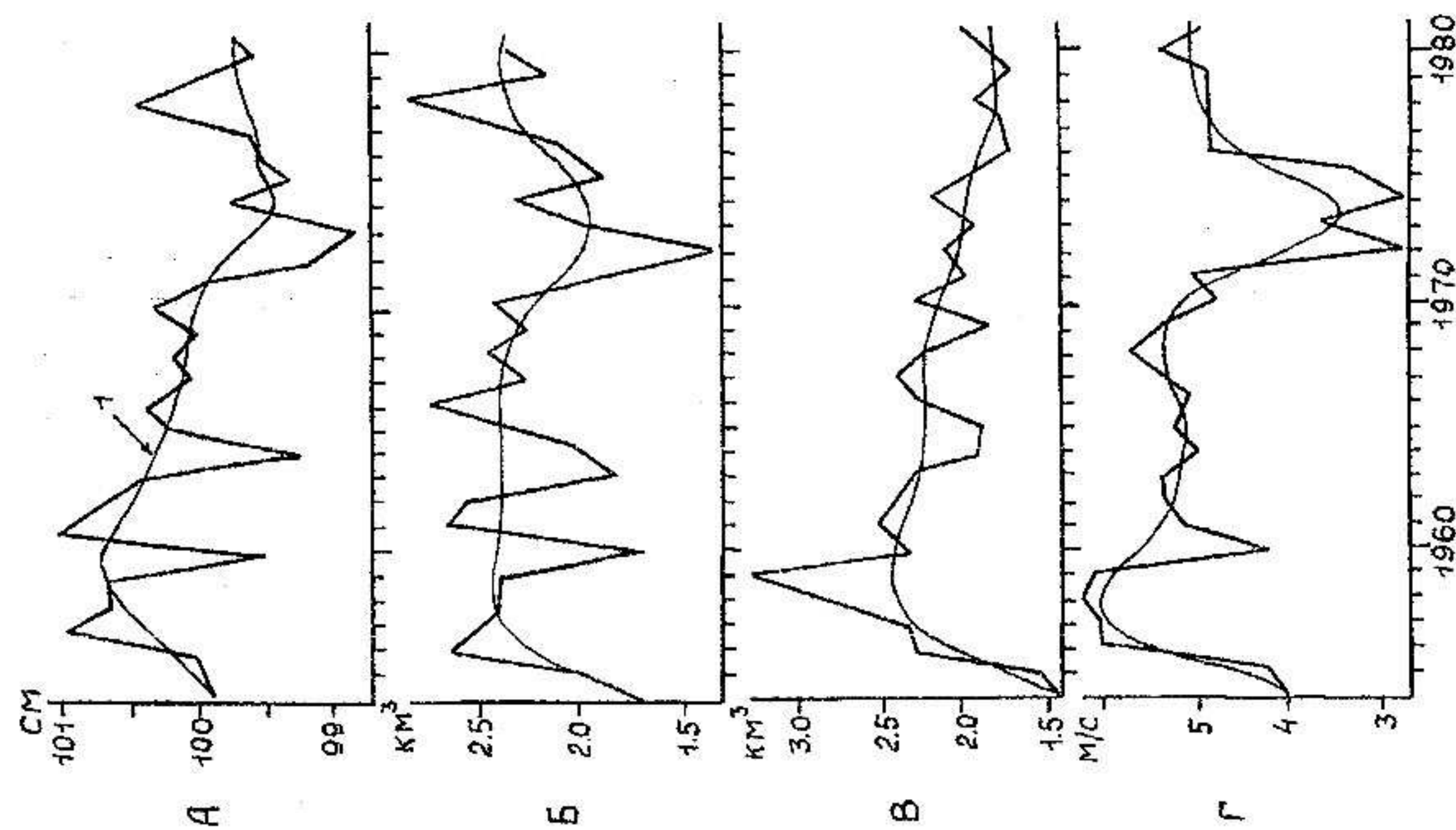


Рис. 2. Многолетняя динамика гидрометеорологических факторов.

А - уровень воды, Б - осадки, В - испарение, Г - скорость ветра, Д - суммарная падающая радиация, Е - температура воды, Ж - прозрачность воды. 1 - средняя сглаженная.

массой Главного плеса, представляющей собой трансформированные осенне-зимние речные воды. В приустьевых участках крупных рек иногда прослеживаются местные воды. Летом акватории, занимаемые речными водными массами значительно сокращаются за счет уменьшения объема стока основных рек. Исключение составляет Шекснинская водная масса, занимающая в летние месяцы большую площадь, чем весной. Некоторые характеристики водных масс Рыбинского водохранилища в различные годы приведены в таблице 5.

Одним из основных показателей водных масс волжских водохранилищ служит электропроводность воды, которая (вместе с такими характеристиками как прозрачность, цветность, температура) меняется в широком диапазоне в зависимости от водности года и сезона. По данным Н.В. Буторина (1969) пределы ее колебаний в волжских водах составляют 109-440, в моложских - 88-325, в шекснинских - 84-275 и в водах Главного плеса - 136-284 мкСм/см.

Речные водные массы характеризуются минимальными значениями электропроводности и прозрачности, а также повышенными величинами цветности и температуры в весенний период. Во время половодья и далее от лета к осени - их электропроводность постепенно возрастает, достигая максимальных значений зимой. Цветность речных вод в течение летне-осеннего периода понижается, а прозрачность увеличивается.

Воды собственно водохранилища характеризуются максимальными значениями электропроводности и прозрачности при минимальной цветности и температуре весной. Затем электропроводность водной массы Главного плеса постепенно снижается, достигая самых низких величин в осенний период, а цветность несколько увеличивается. Величина прозрачности снижается летом, но во многом зависит от ветровой активности (Буторин, 1969).

Несмотря на высокую гидродинамическую активность вод в летне-осенний период, полного смешения разных водных масс не происходит, но наблюдается дальнейшее сокращение площадей, занимаемых речными водными массами. В зимний период в связи с возрастающей сработкой водохранилища, которая в большинстве своем происходит за счет водной массы Главного плеса, площади, занятые речными водными массами вновь увеличиваются.

Интенсивность трансформации и динамики водных масс в водохранилище во многом определяется общей циркуляцией вод. Для речных участков преобладающими являются стоковые течения, которые обусловлены поступлением вод из Угличского и Шекснинского водохрани-

лищ, стоком р. Мологи и сбросом вод через гидротехнические сооружения Рыбинского гидроузла. Каждый из основных притоков образует в водохранилище свособразный поток, режим которого определяется сезонными изменениями стока, степенью и характером зарегулированности реки, а также водностью года. Наиболее мощным является поток волжских вод. На режим стоковых течений также существенное влияние оказывает внутримесячная и суточная неравномерность поступления вод через гидротехнические сооружения. Наиболее отчетливо они выражены зимой, когда водная поверхность изолирована от действия ветра (Литвинов, 1977).

В период открытой воды на всей акватории Главного плеса преобладает ветровая циркуляция вод, которая может быть представлена четырьмя типами. Первый тип горизонтальной циркуляции характеризуется двумя антициклоническими круговоротами, расположенными в западной и северо-восточной частях водоема, и обширным циклоническим круговоротом, вытянутым вдоль продольной оси водохранилища и занимающим его центральную и южную части. Второй тип характеризуется антициклоническим круговоротом, занимающим центральную, южную и северную части водоема, а циклонические вихри располагаются в его западном и северо-восточном секторах. Третий и четвертый типы циркуляции характеризуются обширным циклоническим или антициклоническим круговоротом, охватывающим практически всю центральную часть водохранилища, и локальными вихрями в северной части водоема. Как показывают расчеты и наблюдения, в водохранилище по ветру перемещается верхний 2-3-х метровый слой воды. Ниже этого слоя течение обычно направлено или под большим углом к ветру (в результате взаимодействия с остаточными течениями, вызванными предыдущими ветрами), или в сторону, противоположную ветру (Буторин и др., 1982).

Вследствие частого ветрового перемешивания воды Рыбинского водохранилища отличаются повышенным содержанием взвешенного вещества терригенной природы (Зиминова, 1963). Источниками его поступления служат взвешенные наносы рек, размыв торфяных сплавин, берегов и дна. Роль биотической компоненты (животные и растительные организмы планктона и бентоса) невелика: доля фитопланктона в общем содержании взвешенного органического вещества не превышает 10-20% (Ларионов, Скопинцев, 1980). Однако это количество может увеличиваться в придонных слоях речных плесов весной, а также в поверхностных слоях в периоды массового развития фитопланктона.

Максимальное количество взвесей наблюдается весной в речных

плесах: в Волжском плесе оно может достигать 95 мг/л, в Моложском - 20, в Шекснинском - 10 мг/л. В Главном плесе распределение взвесей в этот период зависит от степени проникновения речных вод. Летом среднее содержание взвесей в речных плесах составляет 5-7 мг/л при общей тенденции постепенного увеличения к концу лета - началу осени, а в центральной части Главного плеса - 2-4 мг/л. К концу лета в результате массового развития фитопланктона и усиления ветровой активности оно может увеличиваться до 6-8 мг/л. Зимой наблюдается минимальное содержание взвесей и относительно однородное распределение их по всей акватории водохранилища. После наступления ледостава содержание взвешенных веществ в Главном плесе составляет 2-3 мг/л и уменьшается в течение зимы до 1-2 мг/л. Распределение взвесей по глубине в большинстве случаев равномерное.

Большая часть взвешенного вещества, поступающего в водохранилище и образующегося в нем, аккумулируется на дне и формирует вторичные донные отложения, которые являются составной частью грунтового комплекса. Кроме вторичных донных отложений грунтовой комплекс включает первичные грунты - сохранившиеся после затопления незаиленные почвы - и трансформированные грунты - почвы, подвергшиеся в условиях затопления существенным изменениям. Состав грунтов в различных частях водохранилища неоднороден. В речных плесах преобладают пески разной крупности, в нижних участках плесов получают развитие песчанистые серые и серые илы аллювиального происхождения. В Главном плесе на глубинах 0-4 м находятся пески, 4-6 м - пылеватый песок, серый песчанистый ил, 6-10 м - серый песчанистый ил и глубже 10 м - серый ил, переходный ил, торфянистый ил (Зиминова, Законнов, 1982).

Повышенное содержание взвеси, а также гуминовых веществ, поступающих с заболоченных территорий, отрицательно влияют на условия подводного светового режима принципиально важные для развития фитопланктона. Прозрачность воды в водохранилище невелика и в большинстве случаев не превышает 1.5-2 м. Минимальные величины отмечаются в период штормов (0.3-0.4 м в центральной части), а также при массовом развитии сине-зеленых водорослей (0.2 м в Моложском плесе). Пониженными значениями прозрачности характеризуются речные плесы (самыми низкими - Шекснинский) (табл. 5).

Вода водохранилища имеет повышенную цветность в связи с присутствием гумусовых органических веществ, среди которых преобладают фульвокислоты. Средние многолетние значения цветности сос

тавляют в Волжском и Главном плесах около 40-50, в Шекснинском - около 70, в Моложском - 85 градусов хромово-кобальтовой шкалы (табл. 5). Высокая цветность моложских и шекснинских вод обусловлена поступлением относительно большого объема малотрансформированных болотных вод и замедленным водообменом плеса с остальной частью водохранилища (Фортунов, 1959; Литвинов, Рощинко, 1993).

Т а б л и ц а 5

Средние значения некоторых показателей водных масс в разных плесах Рыбинского водохранилища

Показатель	Год, месяц	Плес			
		Волжский	Главный	Моложский	Шекснинский
Прозрачность, м	1960-1964, V-X	1.20	1.50	1.10	1.0
		0.6-2.5	0.3-2.5	0.6-2.0	0.6-1.7
	1972-1973, V-X	1.20	1.60	1.35	1.10
	1981-1982, V-X	1.15	1.15	1.25	0.85
		0.5-1.5	0.5-2.0	0.2-2.0	0.4-1.6
Цветность, град	1989, V-X	1.3	1.4	-	-
		0.9-1.6	0.6-2.0		
	1960-1964, V-X	44	41	60	56
		год	50	41	64
	1981-1982, V-X	54	57	86	71
Температура, °C	1960-1964, V-X	40-65	40-100	45-130	50-120
		год	44	48	114
	1989, V-X	30-50	40-60		
		год	14.6	13.6	15.1
	1989, V-X	8.1	7.5	9.1	9.2

П р и м е ч а н и е. Под чертой - пределы средних за сезон значений. При составлении таблицы использованы данные, опубликованные в книге "Гидрометеорологический режим..." (1975) - за 1960-1964 гг., И.Л. Пыриной и др. (1976) - соответственно 1972-1973 гг., А.С. Литвиновым, В.Ф. Рощинко (1993) - 1989 г. Прозрачность и цветность воды в 1981-1982 гг. дана по персональному сообщению Н.М. Минеевой.

Многолетние изменения прозрачности и цветности в водохранилище происходят в соответствии с фазами водности (табл. 6, рис. 2). В многоводные годы при увеличении объема поступления и усиленном ветровом перемешивании прозрачность воды снижается, а цветность возрастает, в маловодные годы наблюдается противоположная тенденция.

Т а б л и ц а 6

Многолетние изменения прозрачности и цветности воды в Рыбинском водохранилище (средние за май-октябрь)

Показатель	Период	Средняя	Пределы	Источник сведений
Главный плес				
Прозрач- ность, м	1954-1968	1.29	0.98-1.56	Романенко, 1985
	1969-1975	1.48	1.30-1.63	
	1976-1984	1.17	1.07-1.25	
Цветность, град.	1970-1971	51	45-57	Данные лаборатории гидрологии ИБВВ РАН
	1981-1982	57	40-100	
	1986-1995	57	45-67	
Моложский плес				
Цветность, град.	1966-1968	90	84-97	Данные лаборатории гидрохимии ДГЗ ¹
	1969-1975	69	53-94	
	1976-1990	100	68-143	

П р и м е ч а н и е. ¹ - Наблюдения в районе Дарвинского государственного заповедника (ДГЗ).

В таких условиях глубина проникновения в водоем солнечной радиации не велика. На глубине 2-3 м остается всего лишь несколько процентов от энергии радиации, вошедшей в воду, на 5-метровой глубине - десятые доли процента. При этом в мутных водах проникающая радиация убывает особенно быстро, при достаточно равномерном ослаблении по всему спектру. В сильно окрашенных водах в первую очередь затухают лучи синей области спектра с длинами волн менее 480 нм, что и приводит к увеличению в поверхностном слое доли красного излучения, придающего воде бурый оттенок. Наиболее глубоко проникает излучение зеленой области спектра с длинами волн 500-600 нм (Пырина, 1975). Более подробно закономерности проникновения света в толщу воды обсуждаются в следующем разделе главы.

Формирование основной части стока в зоне избыточного увлажнения обусловило невысокое содержание солей в водохранилище, редко превышающее 200 мг/л; среднегодовая величина общей минерализации составляет 162 мг/л. Вода водохранилища относится к гидрокарбонатному типу, кальциевой группе с нейтральной или слабощелочной реакцией среды. В Шекснинском плесе отмечено несколько большее количество сульфатов, что связано с повышенным содержанием гипса в почвообразующих породах и значительной заболоченностью водосбора. В Волжском плесе, подвергающемся заметному воздействию сточных вод, наблюдаются относительно более высокие концентрации щелочных металлов и хлоридов, в Моложском – ионов магния, особенно в осенне-зимний период (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978).

Кислородный режим в водохранилище вполне удовлетворительный. Минимальные концентрации кислорода, отмечаемые в конце марта перед вскрытием водохранилища, даже в придонных горизонтах обычно составляют несколько миллиграммов на литр. Исключением являются небольшие участки над бывшими руслами рек, озерами и другими углублениями, где количество кислорода в придонном слое в конце зимы может снижаться до десятых миллиграммов в литре. В период открытой воды, когда концентрации кислорода составляют 8–13 мг/л (при наибольших значениях весной и осенью), различия между поверхностными и придонными слоями редко превышают 2–3 мг O_2 /л. Этому способствует повышенная ветровая активность над акваторией водохранилища, препятствующая сохранению стратификации водных масс. Насыщенность воды кислородом в безледный период составляет в среднем 85–99%, минимум насыщения приходится на лето (Волга и ее жизнь, 1978).

Рыбинское водохранилище характеризуется довольно высокими, типичными для эвтрофных вод, концентрациями биогенных элементов. В разные годы содержание общего фосфора в среднем для плесов составило 30–97 мкг/л, общего азота – 0.7–1.7 мг/л, при наиболее высоких значениях в Волжском и Шекснинском плесах (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978; Разгулин и др., 1982; Былинкина, 1993; Минеева, Разгулин, 1995). Существенных изменений по годам не выявляется. Заметное возрастание концентраций биогенных элементов за последние 20 лет наблюдается лишь в Шекснинском плесе, получающем промышленно-бытовые стоки г. Череповца, и отмечается главным образом вблизи города (Былинкина, 1993). Биогенная нагрузка на водоем, по данным 1980–1981 гг., составляет

общего азота – 14.3–17.5 г/м² в год, общего фосфора – 1.4–1.5 г/м² в год (Галеева и др., 1983). Основная часть биогенных веществ поступает с речным стоком (73% общего азота и 38% общего фосфора) и сточными водами г. Череповца (8% азота и 3.3% фосфора), а дополнительным источником общего фосфора служит размыв берегов и дна (45% всего поступления) (Разгулин и др., 1982). Некоторый вклад в запас общего азота (5%) дают процессы азотфиксации, масштабы которой в Рыбинском водохранилище оцениваются в 3.3–4.8 тыс. т азота в год. Половину этого количества поставляют сине-зеленые водоросли из родов *Aphanizomenon* и *Microcystis* (Саралов, 1978).

Проникновение солнечной радиации и параметры зоны фотосинтеза фитопланктона¹

В исследованиях продуктивности фитопланктона все большее распространение получают расчетные методы определения первичной продукции. Расчеты базируются на моделях подводного фотосинтеза, включающих, помимо показателей продукционной способности и световой зависимости фитопланктона, характеристики проникновения солнечной радиации в глубь водоема. При этом широко используются расчетные методы определения энергетической освещенности на исследуемых глубинах по данным о поступлении солнечной радиации в водоем и относительной прозрачности воды по диску Секки (Арэ, Толстяков, 1969; Ларин, 1973; Довгий, 1977). Такие данные могут быть получены достаточно простыми наблюдениями, в том числе дистанционными, или предоставлены Гидрометеослужбой.

При хорошей адекватности используемых моделей подобный подход позволяет довольно полно оценивать масштабы фотосинтезирующей деятельности фитопланктона в разнообразных условиях водоема. Таким путем могут быть установлены характерные глубины зоны фотосинтеза, соответствующие его максимальной интенсивности и полному прекращению, которые не удастся найти экспериментально из-за дискретности исследуемых горизонтов. Сведения об этих основных параметрах фотосинтезирующей зоны важны для понимания механизмов формирования первичной продукции в водоеме. Они необходимы и при практическом ее определении – вычислении интегральных величин

¹ Раздел написан И. Л. Пыриной и Н. М. Минеевой

первичной продукции в столбе воды под 1 м², когда требуется учитывать глубину для нулевого значения интенсивности фотосинтеза.

Однако практика расчетов показывает, что в зависимости от типа вод вычисленные значения энергии радиации и связанных с ней показателей распределения интенсивности фотосинтеза по глубине в той или иной степени отличаются от фактических. Чтобы скорректировать эти отклонения для конкретных условий, необходимы специальные исследования. Подобная работа, направленная на анализ расчетных и реальных величин проникающей в воду солнечной радиации, была выполнена и при изучении параметров фотосинтезирующей зоны Рыбинского водохранилища. Проводилась она весной 1987 г. на экспериментальном полигоне из 30 станций, охватывающем участок размером 14 x 23 км с глубинами более 6 м в западном районе Главного плеса против пос. Брейтово (рис. 1).

В расчетах интенсивности подводной солнечной радиации опирались на широко известную формулу П. Бугера:

$$I_z = I_0 e^{-\alpha z} \quad (1)$$

модифицированную Ф.Э. Арэ и Д.Н. Толстяковым (1969):

$$I_z = I_0 e^{-\alpha z^{0.5}} \quad (2)$$

где I_z – интенсивность радиации (общий спектр) на глубине Z (м); I_0 – вошедшая в воду радиация, т.е. интенсивность приходящей радиации I_0 с поправкой на альбедо (А, %) поверхности воды, $I_0 = I_0^1 - 0.01A$; α – показатель вертикального ослабления проникающей радиации, связанный с прозрачностью воды по диску Секки (Z_c) экспериментально найденной зависимостью (Арэ, Толстяков, 1969):

$$\alpha = 2.39 Z_c^{-0.5} + 2.38 \quad (3)$$

Альбедо определяли по высоте Солнца над горизонтом во время измерений приходящей радиации, пользуясь эмпирической зависимостью между этими показателями (без поправок на волнение и облачность), описанной в работе Т.В. Кирилловой (1970).

Напомним, что вычисление интенсивности спектрально сложного потока солнечной радиации, проникающей в воду, по классической формуле Бугера (1) не вполне правомерно. Эта формула справедлива лишь в случае монохроматического излучения, ослабляемого водой

равномерно на единицу пройденного пути, т.е. при постоянном показателе ослабления (α), на что неоднократно обращалось внимание в литературе (Розенберг, 1967; Арэ, Толстяков, 1969; Szumiec, 1975; Довгий, 1977; Смирнова, 1986; Пырина, 1989). Поскольку излучение различных длин волн ослабляется водой неодинаково – в первую очередь негасаются и рассеиваются крайние коротковолновые и длинноволновые лучи, спектральный состав солнечной радиации меняется по глубине. Соответственно изменяется показатель вертикального ослабления радиации, который из-за быстрого затухания излучения крайних участков спектра в верхних слоях воды выше, чем в нижних. Модифицированная формула (2) позволяет описывать проникновение солнечной радиации общего спектра с учетом изменения по глубине показателя вертикального ослабления. Здесь использована спектральная функция пропускания, предложенная для описания хода немонхроматического излучения в водной среде Г.В. Розенбергом (1967), которая реализуется путем введения величины Z с показателем степени $n = 0.5$ (вместо принятого в классической формуле (1) $n = 1$). Умножением на величину $Z^{0.5}$ компенсируется снижение с глубиной показателя вертикального ослабления проникающей радиации (α), что позволяет применять в расчетах единую его величину для всего столба воды. Удовлетворительное аппроксимирование формулой (2) проникновения в воду общей солнечной радиации показано на большом массиве экспериментальных данных для разнообразных водоемов (Арэ, Толстяков, 1969), в том числе Рыбинского водохранилища (Ларин, 1973).

Измерения интенсивности солнечной радиации выполняли подводным фотоинтегратором (Пырина, 1965), регистрирующим суммированную во времени энергию полусферической облученности в видимой области спектра ($\lambda = 380-800$ нм) при равномерной чувствительности к излучению этого диапазона длин волн. Прибор отградуирован в единицах энергетической освещенности (Вт/м², шкала МРЭ) на основании актиметрических методов (Березкин, 1932; Пырина, 1993). Использование в данной работе прибора с такой спектральной характеристикой представлялось допустимым, поскольку в спектре проникающей в водоем солнечной радиации после прохождения сравнительно небольшого слоя воды остается, в основном, видимое излучение (Довгий, 1993). Вместе с тем благодаря высокой пороговой чувствительности прибора (0.1 Вт/м²) оно могло быть прослежено в глубину до минимальных значений, представляющих специальный интерес в связи с определением нижней границы фотосинтезирующей зоны.

Измерения проводили в приполуденное время (высота Солнца над горизонтом $h_0 = 51-54$ градуса) при ясном небе или легкой дымке на 9-10 горизонтах до глубины, пока пороговая чувствительность прибора позволяла получать достоверные показания. На каждом горизонте измерения делали дважды - при опускании и поднимании датчика, полученные результаты осредняли. Датчик опускали на лебедке, снабженной выносом, с южной стороны судна. Синхронно с измерениями в воде таким же датчиком регистрировали приходящую на поверхность водоема радиацию, колебания которой, учитывали в расчетах энергии облученности на исследуемых глубинах.

Было выполнено 3 серии измерений на разных станциях полигона при различном сочетании прозрачности воды по диску Секки (Z_c , м), цветности (ЦВ в градусах платиново-кобальтовой шкалы) и средней за время измерений интенсивности радиации над поверхностью водоема (I^1_0 , Вт/м²):

	дата	время (местное)	h_0	Z_c	ЦВ	$I^1_0(380-800)$	$I^1_0(общ)$
Ст. 27	13.VI	10 - 12	51°	2.1	45	416	756
Ст. 23	14.VI	12 ³⁰ - 14 ³⁰	51°	2.0	55	416	756
Ст. 5	15.VI	12 - 13	54°	2.0	75	519	944

Среднюю величину интенсивности радиации находили по показаниям фотоинтегратора на воздухе в начале и в конце каждой серии. Для перехода к радиации общего спектра, вводимой в расчеты по формулам (1, 2), данные фотоинтегратора умножали на коэффициент 1.82, установленный экспериментально (Пырина, 1985).

На рис. 3 приведены экспериментальные (1-3) и расчетные (4-7) кривые ослабления проникающей в воду солнечной радиации. Результаты измерений показывают, что при интенсивном поступлении солнечной энергии на поверхность водохранилища (400-500 Вт/м², $\lambda=380-800$ нм) и достаточно высокой для него прозрачности воды (2.0-2.1 м) световая энергия в количестве 0.5-1.0 Вт/м² доходит до глубины 4-5 м. Убывание радиации по вертикали происходит постепенно, что характерно для оптически однородных вод. Однако в верхнем слое толщиной до 2 м степень ее ослабления несколько больше по сравнению с более глубокими слоями, особенно при повышенной цветности воды (кривая 3). Выражается это в отклонении построенных в полулогарифмическом масштабе экспериментальных кривых (1-3) от прямой линии, которой при таком построении должен

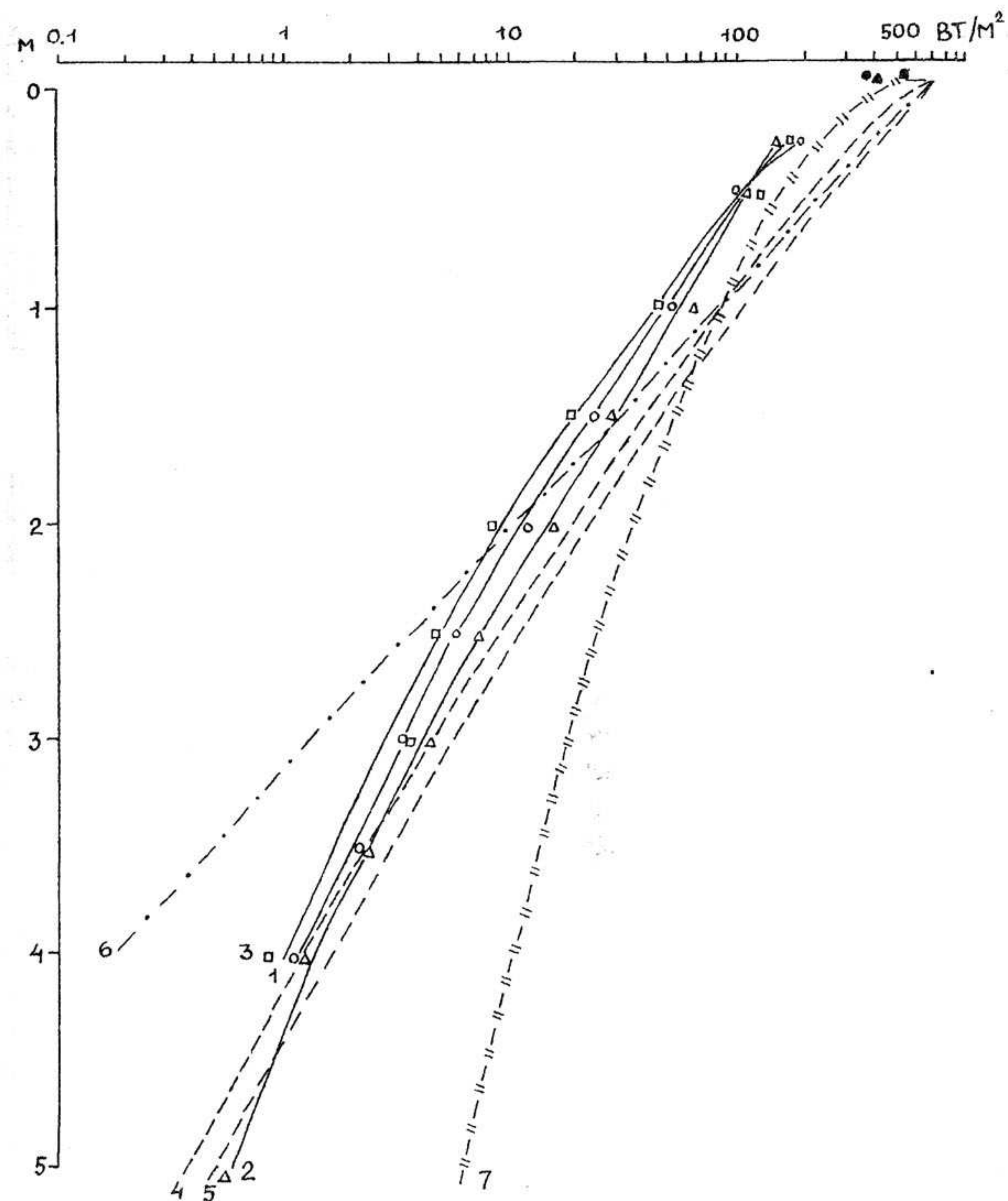


Рис. 3. Распределение по глубине энергии солнечной радиации (Вт/м²).

1-3 - измерения фотоинтегратором ($\lambda = 380-800$ нм) 13-15 июня, соответственно (условия измерений см. в тексте); темные значки выше нулевого горизонта - для измерений на воздухе. 4, 5 - расчет по формуле (4) для условий 14 и 15 июня, соответственно. 6, 7 - расчет по формулам (1) и (2), соответственно, для условий 14 июня.

описываться ход проникающей радиации согласно закону Бугера. Более сильное ослабление поверхностным слоем воды, как отмечено выше, закономерно по отношению к потоку общей солнечной радиации и обусловлено быстрым затуханием здесь ультрафиолетового и инфракрасного излучения. При проникновении видимой радиации, для которой водная среда прозрачнее, такое явление проявляется в меньшей степени. Но все же оно обнаружилось благодаря высокой точности измерений и тоже связано с селективным ослаблением лучей разных длин волн, в первую очередь крайних синих и красных. Это показано экспериментально и на примере Рыбинского водохранилища (Пырина, 1975). Снижение с глубиной степени ослабления излучения видимого диапазона длин волн наблюдалось также в австралийских водоемах и было наиболее заметным при высокой прозрачности воды (Kirk, 1983). Такого рода данные для видимого спектра служат наглядным подтверждением отклонения реального хода солнечной радиации в природных водах от описываемого законом Бугера.

Расчетные величины проникающей радиации, вычисленные по ее интенсивности (общий спектр) над поверхностью водоема, альбедо и прозрачности воды в момент измерений с помощью модифицированной формулы (2), отличались от экспериментальных - в не меньшей степени, чем при вычислении по классической формуле (1). Результаты расчета по формуле (2) оказались выше экспериментальных данных по всей глубине. В верхних слоях воды превышение расчетных данных над измеренными представляется закономерным, поскольку первые относятся к излучению общего спектра, а вторые - видимого, в нижних же слоях оно нереально. Предыдущими исследованиями (Ларин, 1973) это завышение, по-видимому не было замечено в связи с отсутствием данных для глубоких горизонтов, где изменения ограничивались малой чувствительностью используемого тогда прибора - подводного пиранометра. Наибольшая адекватность хода проникающей радиации на основании измеренных и расчетных данных, причем для условий различной инсоляции 14 и 15 июня (кривые 4 и 5), установлена при введении в расчеты величины Z в степени $n = 0.8$:

$$I_z = I_0^{1.8} e^{-\alpha Z^{0.8}} \quad (4)$$

Полученная формула (4) была принята как наилучшим образом аппроксимирующая проникновение солнечной радиации в воду Рыбинского водохранилища.

Преобразовав формулу (4), моделировали расположение характер-

ных глубин (Z) фотосинтезирующей зоны, т.е. глубину, на которых наблюдается максимальный фотосинтез (составляет 99%-100% относительно максимума по вертикальному профилю), и глубину, соответствующую нижней границе фотосинтезирующей зоны, где этот процесс прекращается практически полностью (не более 1% от максимума). Находили их на основании зависимости фотосинтеза фитопланктона от энергии общей солнечной радиации, установленной ранее в серии экспериментов на волжских водохранилищах (Пырина, Рутковская, 1976). Согласно этой зависимости, выраженной в виде световой кривой, величина энергии радиации на глубинах максимального фотосинтеза принималась равной 300-400 Вт/м², а на глубине его прекращения - 0.5 Вт/м². Кроме того, определяли нижнюю границу эвфотной зоны в общепринятом понимании, т.е. как глубину проникновения 1% от вошедшей в воду радиации. Хотя в данном случае, исходя из того, что эта глубина оценивается по относительной величине, для упрощения расчетов ее находили по 1% от приходящей на поверхность водоема радиации. Расчет выполняли для каждой из 30 станций, используя данные об относительной прозрачности воды, приходящей суммарной солнечной радиации (прямая + рассеянная, общий спектр) по наблюдениям Рыбинской Гидрометобсерватории, альбедо водной поверхности во время работы на станциях. Величины альбедо, определяли по высоте Солнца над горизонтом, как описано выше (Кирилова, 1970).

Моделирование показало самые разнообразные картины расположения максимума и глубины его распространения фотосинтеза в зависимости от сочетания тех или иных условий прозрачности воды и поступления солнечной радиации (рис. 4).

В ненастную погоду, совпадающую с пониженной прозрачностью воды, как, например, в начальный период исследований (27-28 мая), фотосинтез лимитировался световой энергией. В эти дни уже над поверхностью водоема энергия радиации (до 200 Вт/м²) была меньше необходимой для достижения максимально возможной интенсивности фотосинтеза (300-400 Вт/м²), а радиация, соответствующая нижней границе фотосинтезирующей зоны (0.5 Вт/м²), доходила до глубины всего 2-3 м. В таких условиях интегральные величины первичной продукции на единицу площади водоема невелики, даже если фитопланктон достаточно обилен.

Расчеты, выполненные по данным других сроков наблюдений, показали более благоприятные световые условия реализации фотосинтетических возможностей фитопланктона. Так, при интенсивной инсоля-

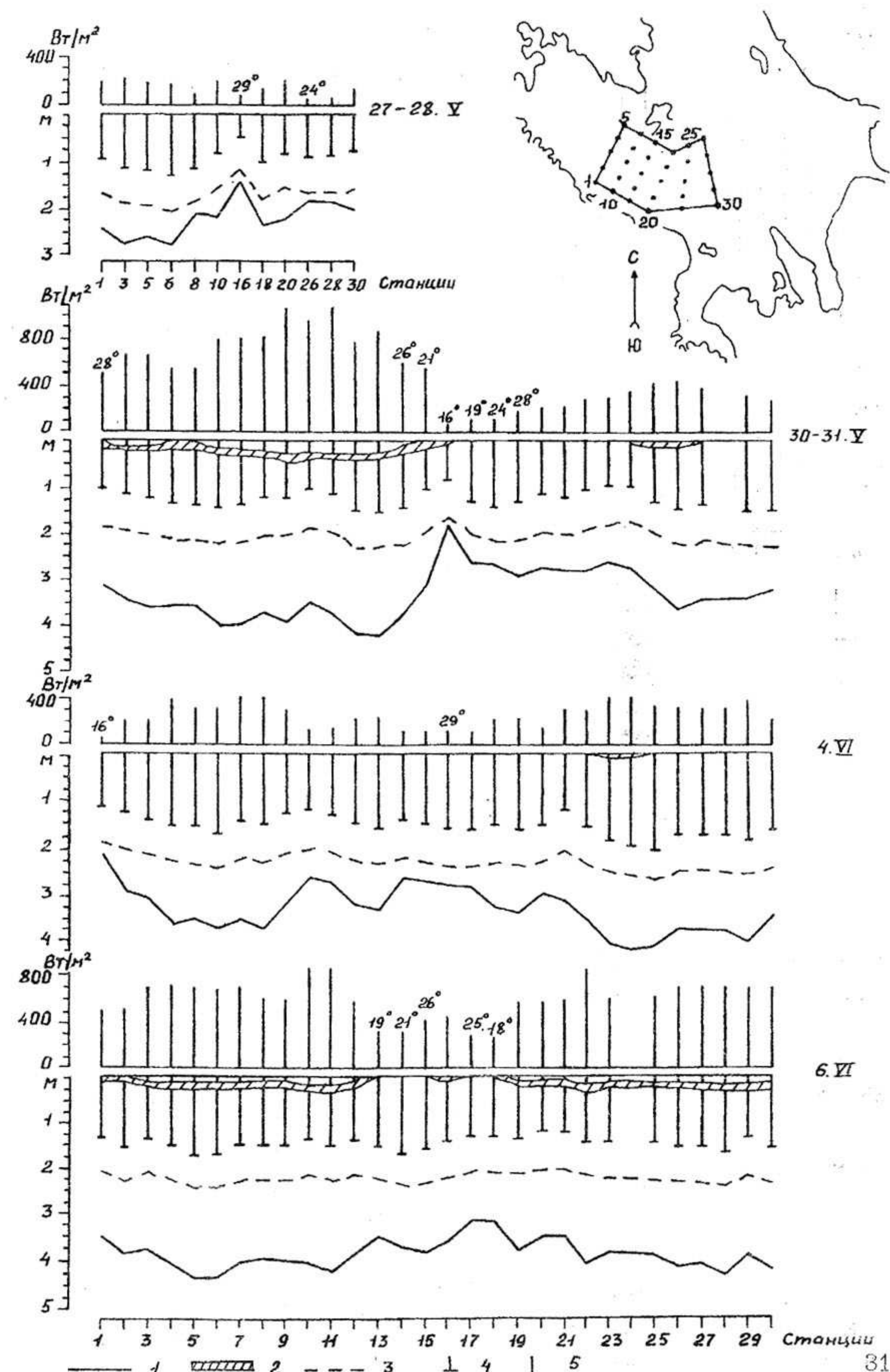
ции и высокой прозрачности воды 30-31 мая, 6, 9, 13 и 15 июня энергия солнечной радиации в необходимом для осуществления фотосинтеза количестве прослеживалась до глубины 4-5 м, и ее хватало для достижения максимальной скорости процесса в слое от 0.1 до 0.5 м. Примечательно, что рассчитанные глубины расположения максимума фотосинтеза были близки к установленным измерением "in situ" 6 и 9 июня. Последние тоже находились в слое от 0.1 до 0.5 м, т.е. используемая модель оказалась достаточно адекватной.

Несколько хуже были условия в облачный день 4 июня, когда благодаря высокой прозрачности воды достаточное для осуществления фотосинтеза количество солнечной энергии проникало сравнительно глубоко, но ее не хватало для достижения максимальной скорости процесса даже в поверхностном горизонте. В последний период исследований (15 и 16-17 июня), отличавшийся переменной облачностью, прослеживаются резкие колебания глубины проникновения радиации, соответствующей нижней границе зоны фотосинтеза, как и ее поступления на поверхность водоема. Во все дни заметно также значительное сокращение фотосинтезирующей зоны при небольших высотах Солнца над горизонтом в утренние и вечерние часы, когда уменьшается интенсивность приходящей радиации, а также ее поступление в водоем из-за повышенных величин альбедо.

Заглубление максимума и нижней границы распространения фотосинтеза приводит к возрастанию его интегральной продукции под 1 м² поверхности воды. В результате в водоеме достигается высокий уровень первичной продукции при сравнительно небольших величинах биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла. Подобные ситуации

Рис. 4. Характерные глубины фотосинтезирующей зоны в зависимости от интенсивности приходящей солнечной радиации и прозрачности воды (расчет).

1 - глубина проникновения минимально необходимого для фотосинтеза количества энергии (0.5 Вт/м²); 2 - глубина с оптимальными для фотосинтеза световыми условиями (300-400 Вт/м²), соответствующими наибольшей его скорости; 3 - глубина проникновения 1% от приходящей на поверхность воды энергии радиации; 4 - прозрачность воды по диску Секки (м); 5 - энергия приходящей суммарной солнечной радиации (Вт/м², общий спектр). Над данными солнечной радиации указана высота Солнца над горизонтом при значениях ниже 30°. В верхней части рисунка приведена схема расположения станций на полигоне.



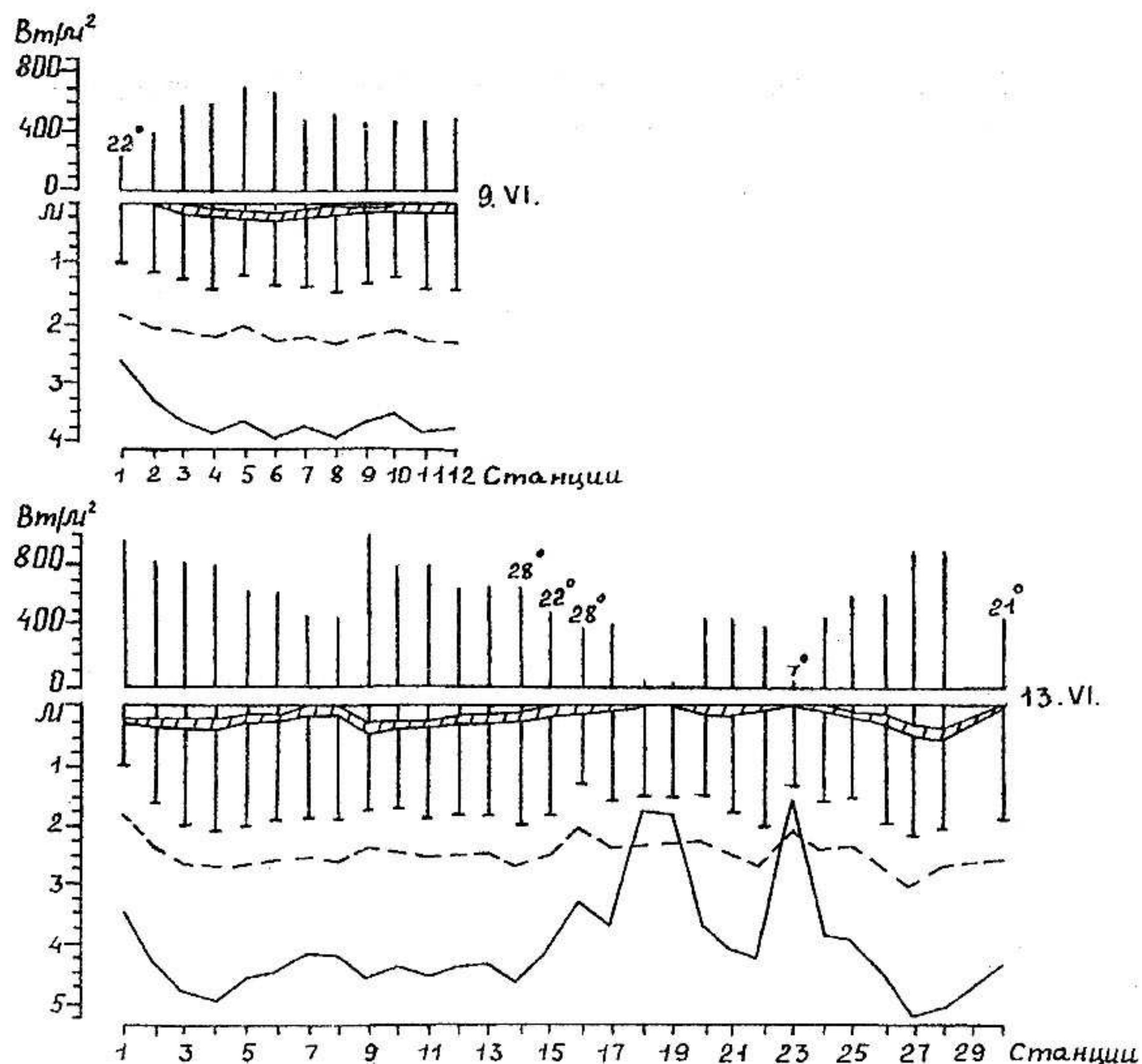


Рис. 4. (продолжение).

характерны для определенных периодов сезонного развития фитопланктона, например, ранне-летнего минимума его биомассы, наблюдающегося в Рыбинском водохранилище в июне. В это время обычно поступает наибольшее количество солнечной энергии, водная масса отличается повышенной прозрачностью, и уменьшение обилия водорослей не сопровождается столь заметным снижением первичной продукции, создаваемой ими в целом столбе воды.

Обращает на себя внимание, что глубина распространения фотосинтеза значительно отличается от глубины эвфотной зоны, которую принято ограничивать проникновением 1% от вошедшей в воду радиации. Глубина эвфотной зоны определяется оптическими свойствами воды, в данном случае ее относительной прозрачностью, и строго следует за изменениями последней. Нижняя же граница фотосинтези-

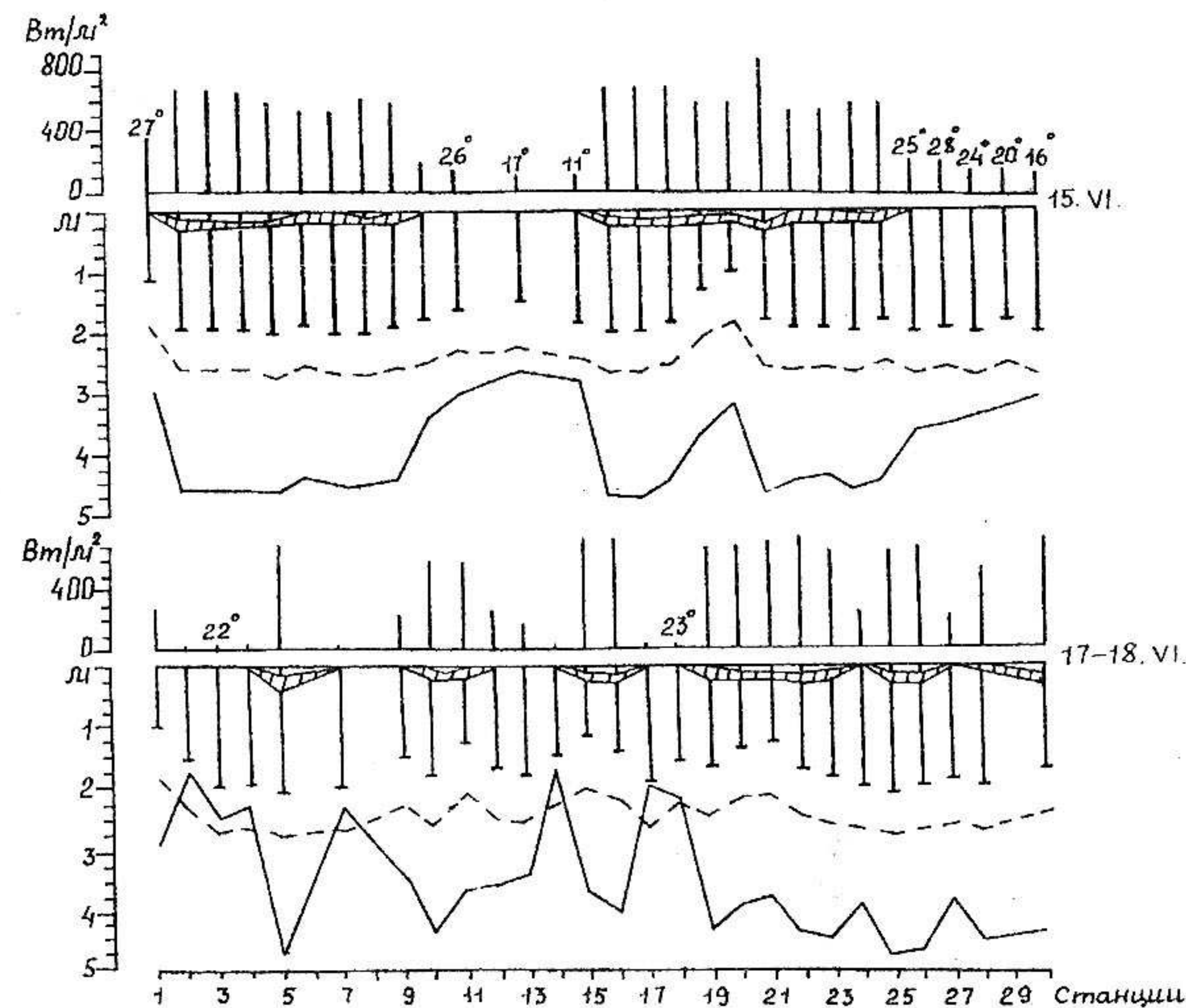


Рис. 4. (окончание).

рующей зоны определяется некоторым минимальным уровнем облученности, при котором прекращается фотосинтез. Поэтому, помимо гидрооптических характеристик водоема, она зависит от интенсивности приходящей на его поверхность солнечной радиации. В зависимости от сочетания величин прозрачности воды и интенсивности солнечной радиации мощность фотосинтезирующей зоны сильно варьирует, что хорошо продемонстрировано на модели (рис. 4).

Таким образом, проведенные исследования показывают, что при наиболее высоких для Рыбинского водохранилища величинах относительной прозрачности воды (2.0-2.1 м) и интенсивности приходящей солнечной радиации (800-900 Вт/м², общий спектр) необходимое для наступления фотосинтеза количество световой энергии (0.5 Вт/м²) доходит до глубины 5 м. Толщина слоя, в котором возможен фотосин-

тез, сильно колеблется в зависимости от того или иного сочетания условий инсоляции и прозрачности воды. Размах колебаний определяется, главным образом интенсивностью солнечной радиации, гидрооптические характеристики оказывают меньшее влияние. При этом, как правило, фотосинтез распространяется глубже эвфотной зоны, ограничиваемой проникновением 1% от вошедшего в воду излучения, и не выходит за ее пределы лишь при слабой (не более 100 Вт/м² в расчете на общий солнечный спектр) энергетической освещенности над водоемом.

Глава 2

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОНА

Эколого-флористическая характеристика фитопланктона¹

Список водорослей планктона Рыбинского водохранилища (см. в конце книги) составлен на основании собственных и литературных данных. При этом был переработан согласно новым таксономическим поправкам систематический каталог водорослей, представленный в монографии "Рыбинское водохранилище и его жизнь" (1972) по данным 1953-1969 гг. В список вошли также таксоны, выявленные в 1974, 1975, 1978, 1979, 1981, 1986, 1989 гг. (Корнева, 1993) в различных биотопах водоема (мелководья, пелагиаль, различные плесы), в 1989 г. - на стандартных станциях (данные И.В. Митропольской), в 1995 г. - летом на 20 станциях (данные Л.Г. Корневой), и детальные сведения по некоторым диатомовым (Генкал, 1992а; новые данные С.И. Генкала, представленные в наст. кн.) и золотистым (Балонов, 1972, 1974, 1975, 1976а, 1976б, 1977, 1978, 1980а, 1980б) водорослям, полученные при электронно-микроскопических исследованиях.

Таксономическая принадлежность водорослей определялась по: Определитель пресноводных водорослей СССР (1951, 1953, 1954, 1955, 1959, 1962, 1982); Е.К. Косинская (1960); Визначник прісноводних водоростей Української РСР (1965, 1968, 1977-1979, 1984, 1986); З.І. Асаул (1975); П.М. Царенко (1990); A. Cleve-Euler (1951-1953, 1955); R. Patrick, C.W. Reimer (1966); K. Starmach (1968, 1983, 1985); F. Hindak (1977, 1980, 1984, 1988, 1990); K. Forster (1982); H. Ettl (1983); H. Ettl, G. Gartner (1988); J. Komarek; B. Fott (1983); K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991а, б). В связи с подготовкой к печати нового определителя по синезеленым (J. Komarek, K. Anagnostidis) систематические перестановки в этом отделе водорослей оставлены нами на будущее.

¹ Раздел написан Л.Г. Корневой

Данные по экологии и распространению взяты из вышеперечисленных флористических сводок и отдельных публикаций: "Унифицированные методы..." (1975), Г.В. Кузьмин (1976), С.П. Вассер и др. (1989), V. Sladeček (1973), R. Wegl (1983), D. Charles, J.P. Smol (1988), S.S. Dixit et al. (1988), P.A. Siver, J.S. Hamer (1990), H. van Dam et al. (1994) и др. Отделы водорослей расположены в списке согласно классификации, принятой отечественными альгологами в серии "Определитель пресноводных водорослей СССР" с поправками из справочника "Водоросли" (Вассер, Кондратьева и др., 1989), которые учитывают выделение криптонад, динофлагеллят и хлоромонадовых в самостоятельные отделы. Название и расположение порядков диатомовых водорослей дается согласно классификации, принятой в издании "Диатомовые водоросли СССР" (1988). Внутри порядков таксоны располагаются в алфавитном порядке.

В составе альгофлоры Рыбинского водохранилища насчитывается 1049 таксона водорослей рангом ниже рода (875 вида). Соотношение различных систематических категорий водорослей представлено в таблице 7.

Т а б л и ц а 7

Таксономическая структура водорослей планктона водохранилища

Отдел	Порядок	Род	Вид	Внутри- видовые таксоны	Идентифици- рованные до рода	Общее число видов и внутривидовых таксонов
Cyanophyta	3	25	97	40	3	140
Chrysophyta	3	15	91	20	-	111
Bacillariophyta	6	43	234	51	-	285
Xanthophyta	2	7	22	-	-	22
Cryptophyta	1	3	8	-	-	8
Dinophyta	2	4	14	-	-	14
Euglenophyta	1	8	55	19	1	75
Chlorophyta	8	113	354	34	6	394
Всего	26	218	875	164	10	1049

Для сравнительного анализа состава флор в ботанике высших растений в качестве основной таксономической единицы используют

вид (Юрцев, 1968). Этому придерживается и ряд специалистов - альгологов (Сафонова, Ермолаев, 1983; Сафонова, 1987). Тем не менее многие альгологи в качестве сравнительного критерия предпочитают сумму числа видов и внутривидовых таксонов (Трифорова, 1979; Петрова, 1990; Корнева, 1993; Охалкин, 1994; Науменко, 1996 и др.), так как иногда не вид, а его разновидности могут иметь большее ценностнообразующее и тем самым функциональное значение для метаболизма экосистемы в целом. На основании этого по некоторым итогам флористических исследований планктона волжских водохранилищ (табл. 8) разнообразие фитопланктона Рыбинского водохранилища сопоставимо с богатством альгофлоры Куйбышевского. Список водорослей последнего (а также Саратовского и Волгоградского водохранилищ) требует в будущем серьезной переработки с учетом современных систематических перестановок. При этом часть таксонов отойдет в синонимику, часть приобретет новые названия. За счет подобных поправок количество видов, обнаруженных в Куйбышевском водохранилище, явно сократится, однако не настолько, чтобы изменить общую картину соотношения таксонов в водоемах. Поэтому уже сейчас можно говорить, что Рыбинское и Куйбышевское водохранилища отличаются самой высокой флористической насыщенностью альгофлоры планктона. Наиболее сопоставимое по числу исследованных лет Горьковское водохранилище уступает им в данном отношении. Такое значительное таксономическое богатство объясняется тем, что Рыбинское и Куйбышевское водохранилища имеют самую сложную морфометрию (морфометрический коэффициент 75.7 и 56.7 соответственно, у остальных водохранилищ - 33.2 - 49.0) и принимают крупнейшие притоки Волги - Мологу, Шексну и Каму (сток последних также зарегулирован), что обуславливает мозаику биотопов и разнообразие местообитаний водорослей.

В последнем полном списке планктонных водорослей волжских водохранилищ насчитывалось 1018 видов или 1502 видов, разновидностей и форм без учета современных систематических поправок (Волга и ее жизнь, 1978). Отсюда, по числу таксонов флористический состав планктона Рыбинского водохранилища в целом отражает практически весь биопотенциал альгофлоры Волги.

По соотношению крупных таксономических групп (отделов) водорослей в Рыбинском водохранилище наибольшим видовым богатством отличались отделы зеленых (Chlorophyta) и диатомовых (Bacillariophyta), что свойственно большинству мезо-эвтрофных нейтральных пресных водоемов умеренной зоны. На втором месте по числу таксо-

Т а б л и ц а 8

Таксономическое разнообразие планктонных водорослей в волжских водохранилищах

Водохранилище	Годы наблюдения	Число видов и внутривидовых таксонов (видов)	Источник сведений
Иваньковское	1967-1995	666 (540)	Кузьмин, Девяткин, 1975 и наши данные
Угличское	1989-1997	277 (199)	наши данные
Рыбинское	1953-1995	1049 (875)	то же
Горьковское	1956-1992	825 (727)	Охалкин и др., 1997
Чебоксарское	1981-1990	774 (606)	Охалкин, 1994
Куйбышевское	1957-1984	1312 (958)	Экология фитопланктона..., 1989
Саратовское	1968-1984	510 (387)	Герасимова, 1996
Волгоградское	1963-1985	488 (373)	то же

нов рангом ниже рода стояли синезеленые (Cyanophyta) и золотистые водоросли (Chrysophyta). Основным источником разнообразия последних являются высоко-цветные воды Моложского плеса.

Распределение количества таксонов по отношению к отдельным эколого-географическим характеристикам представлено в таблице 9. Из чего следует, что фитопланктон Рыбинского водохранилища в основном представлен планктонными, космополитными видами, индифферентами по отношению к солености и pH. Среди видов-индикаторов органического загрязнения преобладают β -мезосапробы и олигосапробы.

Использование методов электронной микроскопии значительно изменило представление о систематической принадлежности многих диатомовых водорослей. К ним прежде всего относятся *A. distans* (Ehr.) Sim., *A. alpigena* (Grun.) Krammer и *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim. Последняя часто указывается как доминирующий вид в планктоне волжских водохранилищ (Экология фитопланктона..., 1989; Корнева, 1993; Охалкин, 1994; Герасимова, 1996; Охалкин и др., 1997 и др.). Они исключены нами из общего списка водорослей планктона (см. приложение) по следующим причинам. Новые исследо-

Т а б л и ц а 9

Эколого-географические характеристики водорослей планктона водохранилища

Характеристика	Число видов	Характеристика	Число видов
М е с т о о б и т а н и е		Галофобы	68
Планктонные	615	Мезогалофы	8
Литоральные	231	Данные отсутствуют	90
Бентосные	100	О т н о ш е н и е к рН	
Обрастатели	66	Индифференты	217
Эпибионтные	21	Алкалифилы	191
Планктонные-обрастатели	2	Ацидофилы+	40
Планктонные-бентосные	2	Ацидобионты	
Бентосные-обрастатели	1	Данные отсутствуют	590
Р а с п р о с т р а н е н и е		С а п р о б н о с т ь	
Космополитные	688	β -мезосапробы	250
Бореальные	107	Олиго- β -мезосапробы	105
Северо-альпийские	37	Олигосапробы	102
Субтропические	5	α -мезосапробы	45
Альпийские	3	β - α -мезосапробы	33
Малоизученные	153	α -мезополисапробы	8
Данные отсутствуют	45	κ -олигосапробы	6
Г а л о б н о с т ь		κ -сапробы	4
Индифференты	671	Олиго-мезосапробы	2
Олигогалофы	127	Мезосапробы	2
Галофилы	74	κ - β -мезосапробы	1
		Олиго- α -мезосапробы	1
		Полисапробы	1
		Данные отсутствуют	478

вания архивных материалов по Волжским водохранилищам в сканирующем микроскопе показали отсутствие этих видов в фитопланктоне Волги (Генкал, 1995). В пробах же с предполагаемым обильным развитием *Aulacosira italica* и *A. alpigena*¹, оцененным в световом

¹ Авторы латинских названий приведены в списке, а в тексте отдельных глав упоминаются авторы только тех таксонов, которые сведены в синонимику или не вошли в таксономический список.

микроскопе, с помощью техники электронной микроскопии были обнаружены *Aulacosira ambigua* и *A. subarctica* соответственно, т.е. идентификация таксонов, проведенная предыдущими исследователями, явно не соответствовала современным представлениям об этих видах. Кроме того, среди доминирующих таксонов в 60-70-е годы в водохранилищах волжского каскада резко возросло участие представителей рода *Stephanodiscus* (Генкал, Кузьмин, 1978б). В фитопланктоне Рыбинского водохранилища в прежние годы отмечались *Stephanodiscus hantzschii* и *Stephanodiscus* sp.. Как показали дальнейшие электронно-микроскопические исследования, их следовало рассматривать как сборные таксоны (Генкал, Кузьмин, 1978 а, б). Среди мелкоклеточных представителей выделяли уже в 70-е годы *Stephanodiscus triporus*, *S. incognitus* Kuzmin et Genkal, *S. tenuis* Hust. var. *tener* Genkal et Kuzmin, *S. perforatus* Genkal et Kuzmin и др. Однако основное участие в сложении альгоценозов принадлежало *Stephanodiscus hantzschii* и *S. minutulus* (Syn.: *S. perforatus*). Поскольку при количественном учете водорослей в световом микроскопе трудно дифференцировать таксономическую принадлежность мелкоклеточных форм рода *Stephanodiscus*, то при оценке динамики популяций доминирующих видов с учетом данных предшествующих исследований в 60-70-е годы использовали их суммарные количественные показатели (*Stephanodiscus hantzschii* + *Stephanodiscus minutulus* + *Stephanodiscus* sp.), опираясь на их размерные характеристики и учитывая их ценообразующее значение. Кроме того, *Aulacosira italica* и *A. distans* в списках доминирующих видов (см. гл. 4) отнесены к сомнительным таксонам, поскольку имеются определенные подозрения в неправильности их идентификации. Предполагаемый пересмотр архивных проб 50-60-х годов с использованием электронной микроскопии позволит наиболее точно говорить об их таксономической принадлежности. В материалах за 1982-1989 гг. с учетом новых систематических требований к данным таксонам вид, определяемый ранее как *Aulacosira italica*, причислен к *A. ambigua*, а *A. alpigena* - к *A. subarctica*. Наибольшие неточности среди других доминирующих водорослей, на наш взгляд, могли возникнуть при определении видов родов *Anabaena*, *Mougeotia* и *Chroomonas*. Учитывая структурообразующую и индикаторную роль этих таксонов для оценки трансформации биоты в целом прежде всего на уровне рода, в динамике доминирующих видов мы суммировали количественные показатели видов рода *Anabaena*, *Mougeotia elegantula* и *Mougeotia* sp., близкая ей по размерам клеток, а также *Chroomonas acuta* и мелкоклеточный *Chroomonas* sp.

М а с с о в ы е и р е д к и е в и д ы д и а т о м о в ы х в о д о р о с л е й (C e n t r o p h y s e a e)¹

Диаомовые водоросли по численности и видовому разнообразию доминировали в планктоне водохранилища до конца 60-х годов (Рыбинское водохранилище., 1972; Корнева, 1993). В планктоне Главного плеса и глубоководных участков речных плесов наиболее многочисленными были *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. var. *italica*, *M. italica* subsp. *subarctica* O.Müll., *M. islandica* O.Müll., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. ambigua* (Grun.) O.Müll., *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii*, *S. astraea* (Ehr.) Grun., *Asterionella formosa* и некоторые другие бесшовные диатомеи (Рыбинское водохранилище..., 1972). С семидесятых годов лидерство в таксономическом разнообразии перешло к зеленым водорослям, однако большая часть биомассы по-прежнему создается за счет развития *Bacillariophyta* (Корнева, 1983, 1988, 1993). При этом в весеннем и осеннем планктоне набор доминантов как на глубоководных, так и мелководных участках остался прежним и состоит, в основном, из центрических диатомовых водорослей: *Stephanodiscus hantzschii*, *S. binderanus*, *S. rotula* (Kütz.) Hendey, *Melosira islandica*, *M. ambigua*, *M. italica* subsp. *subarctica* (Корнева, 1988). К перечисленным выше таксонам добавились *Stephanodiscus incognitus*, *S. minutulus* и *Skeletonema subsalsum* (Корнева, 1983, 1988, 1993; Девяткин, 1983; Елизарова, 1985). Многие представители *Centrophyceae* отмечены в Рыбинском водохранилище в незначительном количестве (до 10 тыс. кл/л) (*Melosira granulata* var. *muzzanensis* (Meist.) Hust., *M. italica* var. *valida* (Grun.) Hust., *Cyclotella operculata* (Ag.) Kütz., *C. compta* var. *radiosa* Grun., *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust., *S. astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun., *S. astraea* var. *intermedius* Fricke, *S. alpinus* Hust., *Coscinodiscus lacustris* Grun., (Рыбинское водохранилище., 1972). Из вышеизложенного следует, что основу планктонных группировок составляют истиннопланктонные организмы центрические диатомовые водоросли.

Многолетние исследования фитопланктона Рыбинского водохранилища с помощью методов трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии дали возможность получить новые данные по морфологии, экологии и систематике отдельных представителей *Centrophyceae*. В

¹ Раздел написан С.И. Генкалом

частности, изучена сезонная изменчивость основных диагностических признаков у *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella atomus*, *C. meneghiniana*, *C. stelligera*, *Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus*, *Thalassiosira pseudonana* (Генкал, 1990). Исследование морфотипической изменчивости *Stephanodiscus hantzschii* и *S. minutulus* позволило свести в синонимику ряд таксонов видового и внутривидового ранга (Генкал, Корнева, 1990; Генкал, 1992а, 1996а). Впервые для некоторых водорослей получена информация по срокам вегетации, количественному развитию и связи с некоторыми абиотическими факторами среды (Генкал, 1992б, 1995, 1996б). Выявлены новые для флоры (*Actinocyclus variabilis*, *Cyclotella atomus*, *Skeletonema subsalsus*, *Stephanodiscus agassizensis*, *S. minutulus*, *S. triporus*, *Thalassiosira pseudonana*, *T. weissflogii*) и науки (*Cyclotella atomus* var. *gracilis*, *Stephanodiscus delicatus*, *S. invisitatus* f. *hankanssoniae*, *S. maximus*, *S. triporus* var. *volgensis*) представители *Centrophyceae* (Генкал, 1985, 1987, 1992а, 1997; Генкал, Корнева, 1990; Genkal, Kiss, 1991, 1993; Генкал, Елизарова, 1996).

Наши еженедельные наблюдения, проведенные в Волжском плесе водохранилища в мае-октябре 1982 г., позволили проследить динамику развития центрических диатомовых водорослей, не отмеченных в работах по сезонной сукцессии отдельных представителей *Bacillariophyta* другими исследователями (Девяткин, 1983; Елизарова, 1985; Корнева, 1983, 1988), в том числе и мелкоклеточных (2-10 мкм). Это стало возможно, благодаря разработанному методу количественного учета диатомовых водорослей с помощью электронной микроскопии, который позволяет проводить одновременно идентификацию и подсчет, что особенно важно при изучении видов с небольшими размерами панциря и практически не определяющихся в световом микроскопе даже в постоянных препаратах (Генкал, 1986).

На глубоководной русловой станции Коприно (стандартная станция 1 на рис. 1) мелкоклеточные центрические диатомовые водоросли развиваются в небольшом количестве, лишь *Stephanodiscus makarova*, *Cyclotella atomus*, *C. pseudostelligera* и *Skeletonema potamos* достигают численности 200-300 тыс. кл/л (рис. 5).

В течение вегетационного сезона одни виды имеют один ярко выраженный максимум развития (*Stephanodiscus makarova*, *S. triporus*, *Cyclotella atomus*, *C. meneghiniana*), другие - несколько (*Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella pseudostelligera*, *Skeletonema potamos*, *Thalassiosira guillardii* (рис. 5). Характерные для Рыбинского водохранилища доминанты также были отмечены нами на этой стан-

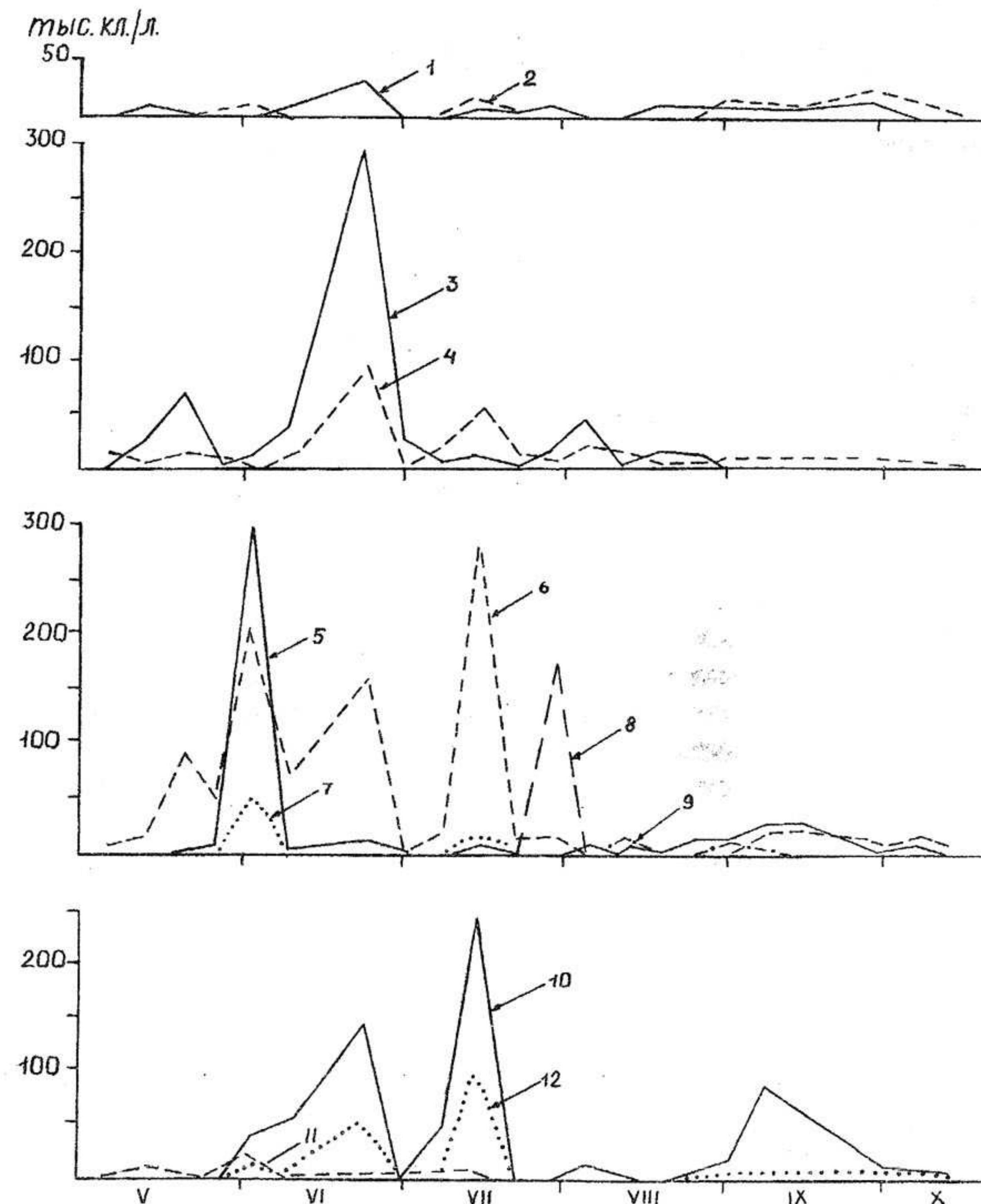


Рис. 5. Сезонная динамика развития центрических диатомовых водорослей на ст. Коприно.

1 - *Stephanodiscus triporus* var. *triporus*, 2 - *S. triporus* var. *volgensis*, 3 - *Stephanodiscus makarova*, 4 - *Cyclostephanos dubius*, 5 - *Cyclotella atomus*, 6 - *C. pseudostelligera*, 7 - *C. meneghiniana*, 8 - *C. estonica*, 9 - *C. radiosa*, 10 - *Skeletonema potamos*, 11 - *Thalassiosira guillardii*, 12 - *Th. pseudonana*.

ции в значительных количествах: *Stephanodiscus hantzschii* до 510 тыс. кл/л (2 июня), *S. binderanus* до 2630 тыс. кл/л (13 октября), *S. invisitatus* (= *S. incognitus* Kuzmin et Genkal) до 1395 тыс. кл/л (14 июля), *S. minutulus* до 75 тыс. кл/л (12 мая), *Skeletonema subsalsum* до 3710 тыс. кл/л (23 июня). На мелководной станции (канал у п. Борок) эти же виды начали вегетацию значительно раньше и характеризовались более обильным развитием по сравнению с глубоководным участком (рис. 6). Из отмеченных выше доминантов наибольшей численностью выделялся *Stephanodiscus hantzschii* (до 2700 тыс. кл/л, 19 мая), другие виды развивались в меньшем количестве: *S. binderanus* – до 290 тыс. кл/л (23 июня), *S. invisitatus* – до 760 тыс. кл/л (2 июня), *Skeletonema subsalsum* – до 550 тыс. кл/л (14 июля).

Наши исследования позволили в значительной степени уточнить и расширить таксономический спектр структурообразующего комплекса Bacillariophyta планктонных группировок и проследить динамику его отдельных компонентов, что важно для понимания развития фитопланктона в водохранилище в целом.

Ниже приводятся краткие диагнозы и оригинальные микрофотографии (табл. 10–13) массовых и редких диатомовых водорослей из планктона Рыбинского водохранилища, полученные при исследованиях фитопланктона с 1976 по 1996 гг.:

Thalassiosira bramaputrae (табл. 10.1). Створки 15–29 мкм в диам., краевых выростов с опорами 10–14 в 10 мкм.

Thalassiosira guillardii (табл. 10.2). Створки 9.5–13 мкм в диам., краевых выростов с опорами 24–30.

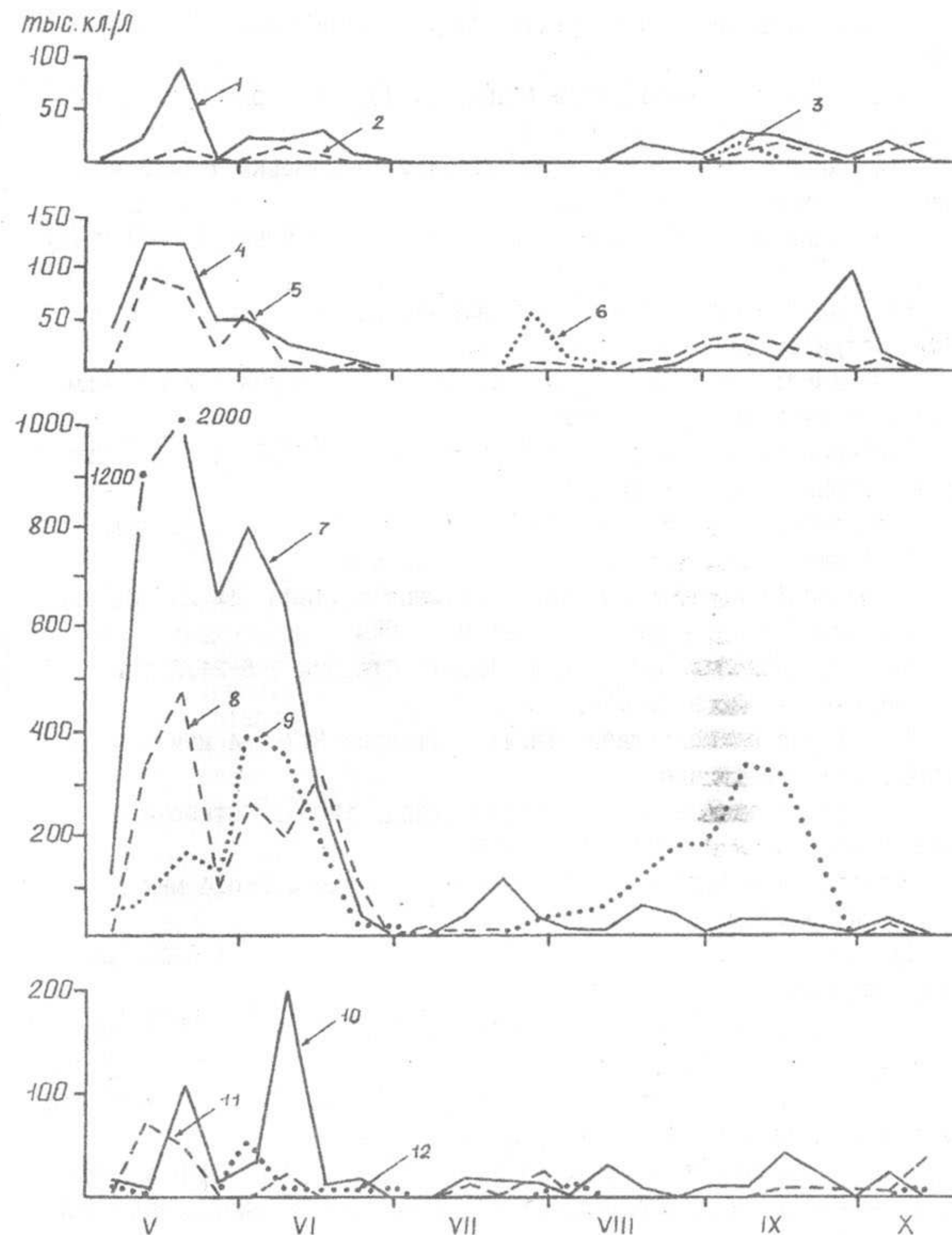
Thalassiosira pseudonana (табл. 10.3). Створки 2.2–5.6 мкм в диам., краевых выростов с опорами 5–16.

Thalassiosira weissflogii (табл. 10.4). Створки 15–18 мкм в диам., краевых выростов с опорами 12–16 в 10 мкм.

Skeletonema potamos (табл. 10.6). Створки 2.6–5.7 мкм в диам.

Рис. 6. Сезонная динамика развития центрических диатомовых водорослей на мелководной станции (канал у п. Борок).

1 – *Stephanodiscus triporus* var. *triporus*, 2 – *S. triporus* var. *volgensis*, 3 – *S. delicatus*, 4 – *Cyclotella meneghiniana*, 5 – *C. atomus*, 6 – *C. estonic*, 7 – *C. pseudostelligera*, 8 – *Stephanodiscus makarovae*, 9 – *Cyclostephanos dubius*, 10 – *Skeletonema potamos*, 11 – *Thalassiosira pseudonana*, 12 – *Th. guillardii*.



Skeletonema subsalsum (табл. 10.5). Створки 2.6-10.3 мкм в диам.

Stephanodiscus binderanus (табл. 11.1). Створки 7.2-15.8 мкм в диам., штрихов 10-16 в 10 мкм.

Stephanodiscus delicatus (табл. 11.2). Створки 7-14.3 мкм в диам., штрихов 12-18 в 10 мкм.

Stephanodiscus hantzschii (табл. 11.3). Створки 5.8-27.2 мкм в диам., штрихов 6-16 в 10 мкм.

Stephanodiscus invisitatus (табл. 11.4). Створки 6-19.4 мкм в диам., штрихов 14-20 в 10 мкм.

Stephanodiscus makarovaе (табл. 11.5). Створки 4.2-8.2 мкм в диам., штрихов 16-25 в 10 мкм.

Stephanodiscus minutulus (табл. 11.6). Створки 4.5-9.8 мкм в диам., штрихов 12-20 в 10 мкм.

Stephanodiscus triporus var. *triporus* (табл. 12.1). Створки 6.1-12.1 мкм в диам., штрихов 14-20 в 10 мкм.

Stephanodiscus triporus var. *volgensis* (табл. 12.2). Створки 3.9-7.1 мкм в диам., штрихов 15-25 в 10 мкм.

Cyclostephanos dubius (табл. 12.3). Створки 4.5-21.2 мкм в диам., штрихов 12-20 в 10 мкм.

Cyclotella atomus (табл. 12.4). Створки 3.7-7.4 мкм в диам., штрихов 15-20 в 10 мкм.

Cyclotella atomus var. *gracilis* (табл. 12.5). Створки 5-7.5 мкм в диам., штрихов 15-20 в 10 мкм.

Cyclotella estonica (табл. 12.6). Створки 4.2-6.4 мкм в диам., штрихов 20-25 в 10 мкм.

Cyclotella meneghiniana (табл. 13.1). Створки 6.6-29 мкм в диам., штрихов 6-12 в 10 мкм.

Cyclotella radiosa (табл. 13.2). Створки 11.2-55 мкм в диам., штрихов 6-18 в 10 мкм.

Cyclotella pseudostelligera (табл. 13.3). Створки 4.5-10.3 мкм в диам., штрихов 14-40 в 10 мкм.

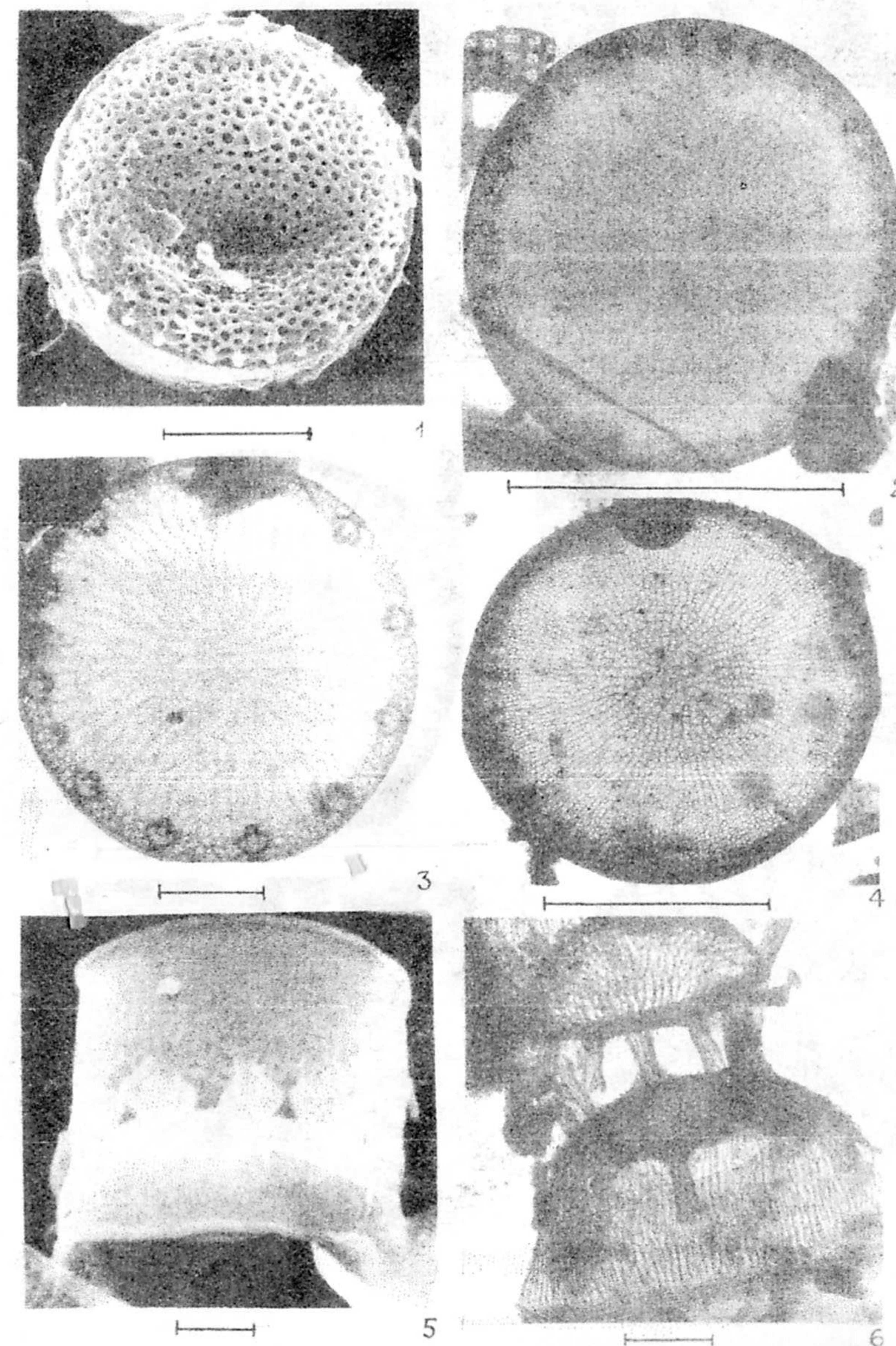
Aulacosira ambigua (табл. 13.4). Створки 7.5-14 мкм в диам., 8.6-10 мкм выс. Продольных рядов ареол 14-16 в 10 мкм, ареол в ряду 16-18 в 10 мкм.

Aulacosira islandica (табл. 13.5). Створки 10.7-34.3 мкм в диам., 8.5-20.7 мкм выс. Продольных рядов ареол 9-14 в 10 мкм, ареол в ряду 8-18 в 10 мкм.

Actinocyclus variabilis (табл. 13.6). Створки 27.1-48.8 мкм в диам., двугубых выростов на створке 3-7.

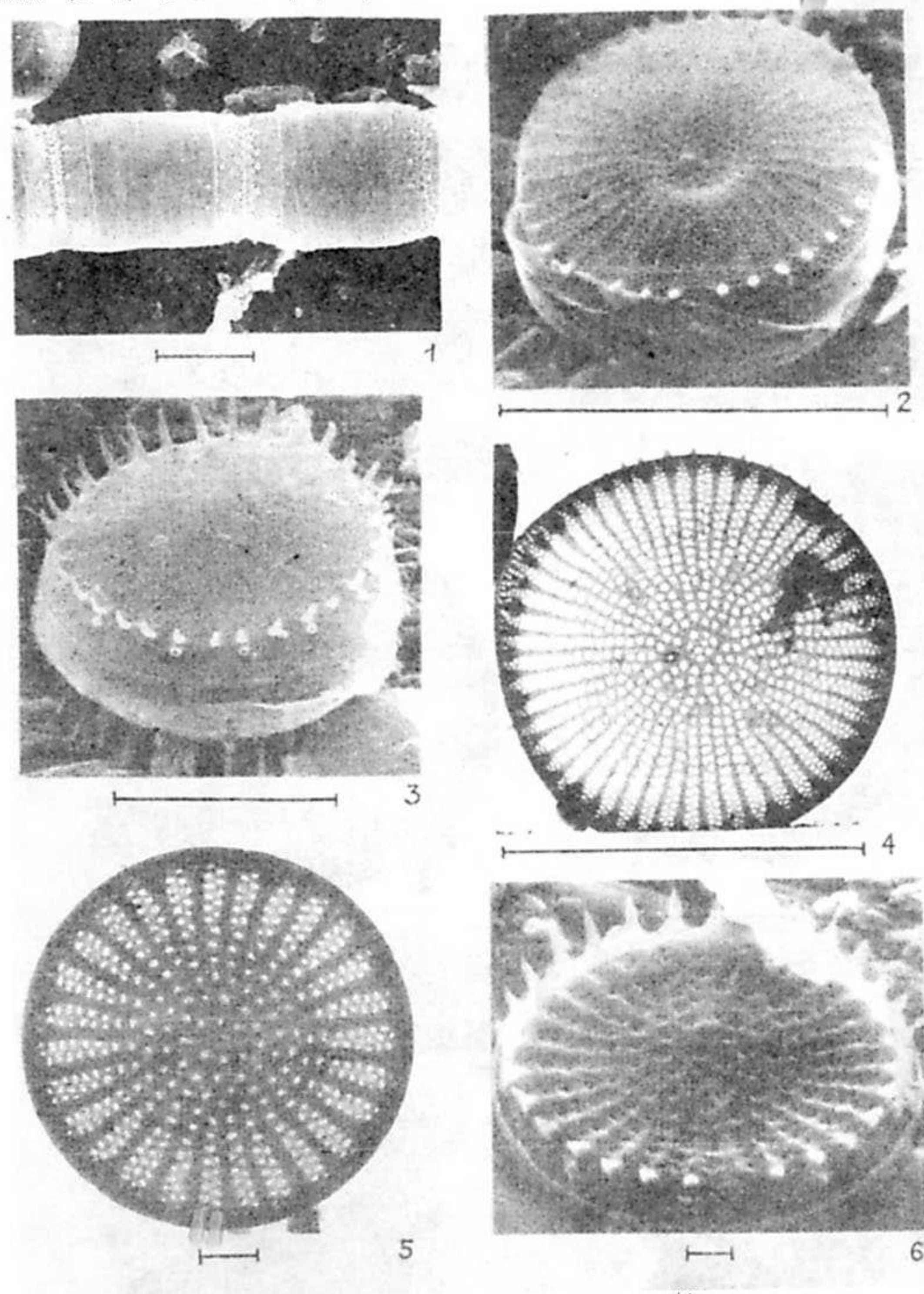
Т а б л и ц а 10

Электронные микрофотографии центрических диатомовых водорослей. 1 - *Thalassiosira bramaputrae*, 2 - *Th. guillardii*, 3 - *Th. pseudonana*, 4 - *Th. weissflogii*, 5 - *Skeletonema subsalsum*, 6 - *S. potamos*. 1, 5 - СЭМ; 2-4, 6 - ТЭМ. Масштаб соответствует 10 мкм (1, 2, 4) и 1 мкм (3, 5, 6).



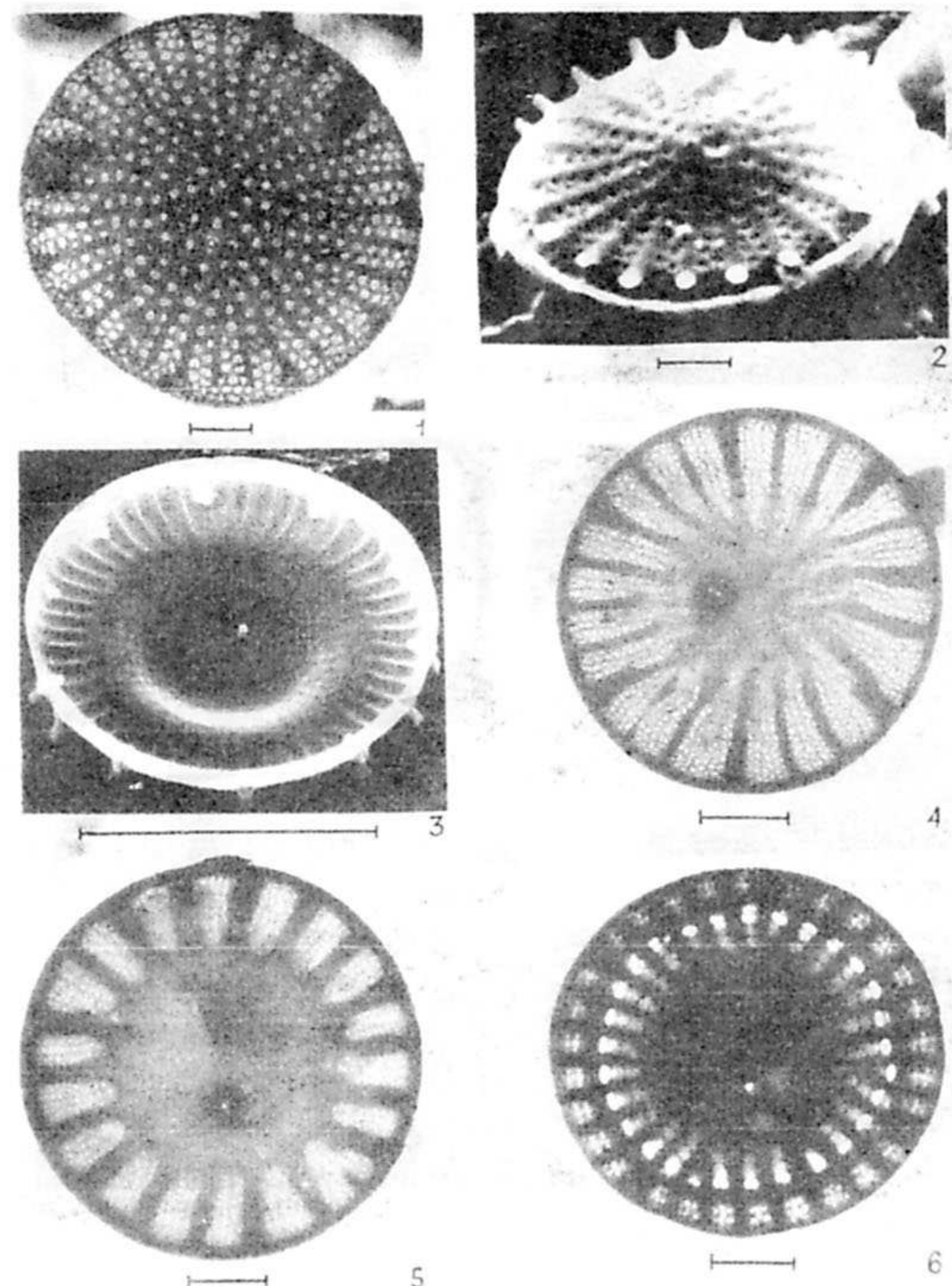
Т а б л и ц а 11

Электронные микрофотографии центрических диатомовых водорослей. 1 - *Stephanodiscus binderanus*, 2 - *S. delicatus*, 3 - *S. hantzschii*, 4 - *S. invisitatus*, 5 - *S. makarova*, 6 - *S. minutulus*. 1-3, 6 - СЭМ; 4, 5 - ТЭМ. Масштаб соответствует 10 мкм (1-4) и 1 мкм (5, 6).



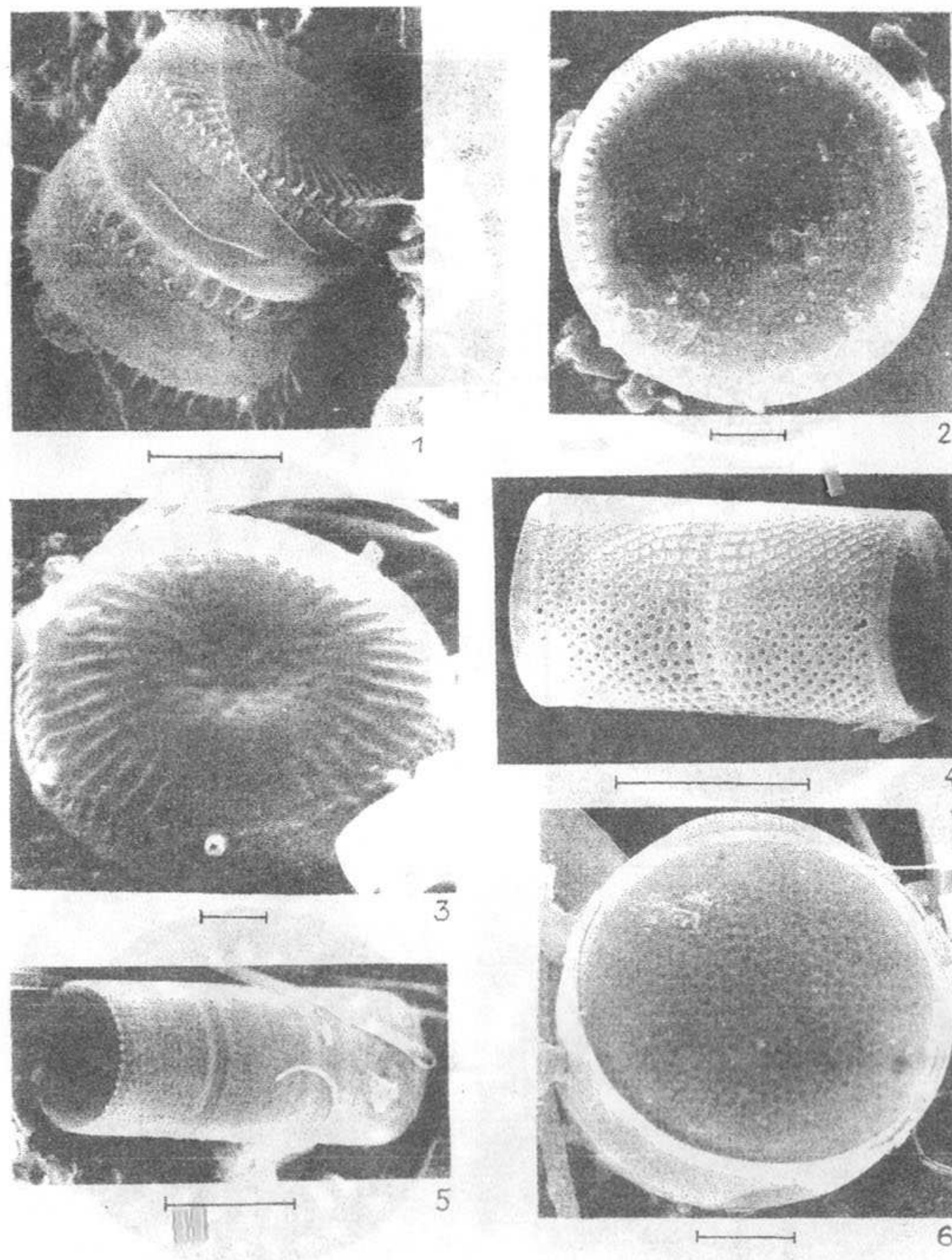
Т а б л и ц а 12

Электронные микрофотографии центрических диатомовых водорослей. 1 - *Stephanodiscus triporus* var. *triporus*, 2 - *S. triporus* var. *volgensis*, 3 - *Cyclostephanos dubius*, 4 - *Cyclotella atomus* var. *atomus*, 5 - *C. atomus* var. *gracilis*, 6 - *C. estonica*. 1, 4-6 - ТЭМ; 2, 3 - СЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм (1, 2, 4-6) и 10 мкм (3).



Т а б л и ц а 13

Электронные микрофотографии центрических диатомовых водорослей. 1 - *Cyclotella meneghiniana*, 2 - *C. radiosa*, 3 - *C. pseudostelligera*, 4 - *Aulacosira ambigua*, 5 - *A. islandica*, 6 - *Actinocyclus variabilis*. 1-6 - СЭМ. Масштаб соответствует 10 мкм (1, 2, 4-6) и 1 мкм (3).



Г л а в а 3

ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ВОДОРосЛЕЙ ОСНОВНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП И МАССОВЫХ ВИДОВ¹

П о п у л я ц и о н н ы й р о с т в о д о р о с л е й в в о д о е м е

Интенсивность роста фитопланктона в природных условиях - классическая проблема гидроэкологии, вошедшая в разряд наиболее актуальных еще в начале 60-х годов, но и до сих пор слабо изученная. Необходимость же ее решения не отпала, а даже возросла, учитывая насущность работ по прогнозированию качества воды, биоманипулированию, математическому моделированию экосистем.

Скорость роста в естественных условиях дает представление о сезонной динамике фитопланктона, особенностях их биологии и вкладе в продукцию общей биомассы, связи с зоопланктоном, о состоянии окружающей среды. Распространение на естественные популяции планктонных водорослей имеющих в литературе ростовых характеристик значительно ограничено, поскольку подавляющее их большинство получено на лабораторных монокультурах, а единичные в опытах "in situ" с природной водой - в замкнутом объеме. Только эксперименты, обеспечивающие физико-химическое равновесие с окружающей средой (например, Т.М. Кондратьева, 1961; O.V.N. Owens et al., 1977), поставляют результаты, близкие к реальным. Полученные таким образом сведения редки в отечественной и мировой гидробиологической литературе, особенно по пресноводным видам. Нами они получены для 30 фитопланктона Рыбинского водохранилища.

Опыты проводили с природной водой, отобранной на ст. 3 (см. рис. 1Б). Воду освобождали от крупного зоопланктона, заливали в прозрачные плексигласовые цилиндры объемом 600 мл, в торцы которых вмонтированы мелкопористые фильтры, позволяющие изолировать клетки в контролируемом объеме воды, и экспонировали одни или бо-

¹Глава написана В.А. Елизаровой

лее суток на глубине 0.25 м в прибрежье с повышенной гидродинамической активностью, поддерживающей фитопланктон во взвешенном состоянии. Популяционную скорость роста выражали числом удвоений клеток в сутки (удв./сут.), используя общепринятую формулу (Елизарова, 1982). В таких же опытах "in situ", но в закрытых цилиндрах емкостью 1.4 л, изучали некоторые химические (методом биологических испытаний по схеме полного факторного эксперимента 2^2 ; Максимов, Федоров, 1969) и биологические факторы роста (азот, фосфор, кремний, железо, марганец, медь, сточные воды г. Череповца, зоопланктон) (Елизарова, 1989а, б; 1990; 1993; Елизарова, Королева, 1990).

Продукционный потенциал фитопланктона Рыбинского водохранилища определяют диатомовые и синезеленые. Зеленые водоросли, главным образом, хлорококковые, малочисленны, но они наиболее разнообразны, особенно на мелководьях. Диатомовые, около 20 видов которых относятся к достаточно многочисленным, преобладают по численности и биомассе. Они вегетируют в течение всего периода открытой воды, иногда вызывают подледное "цветение". Синезеленые обильны летом. Массового развития достигают *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Сопутствующие им виды синезеленых различны в разных плесах. В Волжском плесе в большем количестве и чаще встречаются относящиеся к роду *Anabaena*.

Результаты исследования представителей указанных групп фитопланктона (табл. 14) показали, что большинство диатомей растет со скоростью 1.0–1.6 удв./сут. в среднем за время вегетации и 3.0–3.8 – максимальной (n не менее 10). Самая высокая скорость роста зарегистрирована у *Stephanodiscus minutulus* – самой мелкой из обследованных диатомей. Это не противоречит устоявшемуся мнению, что мелкие одиночно живущие водоросли делятся быстрее. Но, как оказалось, очень высокие скорости роста способны развивать и крупные колониальные формы диатомовых: *Aulacosira granulata*, *Skeletonema subsalsum*, *Diatoma tenuis*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. invisitatus*. Со скоростью роста большинства диатомовых сопоставима таковая зеленых водорослей – 1.1–1.6 удв./сут. в среднем за время вегетации. Максимальный показатель получен для одноклеточной хлорококковой *Monoraphidium contortum*. Основная масса синезеленых водорослей растет быстрее – около 2 удв./сут. в среднем за время вегетации и с выше 4 – максимальной. Самую высокую скорость роста может развить *Aphanizomenon flos-aquae*. Но интересно, что по средней за время вегетации скорости роста этот возбудитель

"цветения" – самая медленно растущая форма среди синезеленых. Это означает слабую реализацию способности к быстрому росту в условиях водохранилища: самое низкое – 0.2, отношение средней за время вегетации скорости роста к максимальной (табл. 14).

Т а б л и ц а 14

Скорость роста исследованных водорослей (max – максимальная, r – средняя за время вегетации, n – число наблюдений)

Виды	Скорость роста, удв./сут.			n
	max	r	r/max	
1	2	3	4	5
<i>Bacillariophyta</i>				
<i>Stephanodiscus minutulus</i>	5.5	2.2	0.4	10
<i>Aulacosira granulata</i>	4.8	1.3	0.3	16
<i>Skeletonema subsalsum</i>	4.4	1.5	0.3	45
<i>Diatoma tenuis</i>	3.8	1.2	0.3	32
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	3.7	1.2	0.3	37
<i>S. invisitatus</i>	3.2	1.4	0.4	38
<i>S. hantzschii</i>	4.0	1.1	0.3	42
<i>S. agassizensis</i>	3.3	1.7	0.5	4
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	3.0	1.6	0.5	16
<i>Nitzschia holsatica</i>	2.9	1.6	0.6	16
<i>N. acicularis</i>	3.2	1.4	0.4	13
<i>N. vermicularis</i>	0.9	0.7	0.8	5
<i>Asterionella formosa</i>	3.3	1.4	0.4	22
<i>Synedra acus</i> var.	1.3	0.9	0.7	5
<i>A. subarctica</i>	2.0	1.0	0.5	30
среднее			0.39	
<i>Cyanophyta</i>				
<i>Microcystis aeruginosa</i>	4.4	2.4	0.5	33
<i>M. pulverea</i>	4.3	1.9	0.4	9
<i>Anabaena spiroides</i>	4.1	2.0	0.5	17
<i>A. lemmermannii</i>	2.3	1.7	0.7	11
<i>A. scheremetievae</i>	2.9	1.8	0.6	16
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	4.6	1.1	0.2	28
<i>A. flos-aquae</i>	3.2	1.3	0.4	10

Т а б л и ц а 14 (окончание)

1	2	3	4	5
среднее			0.47	
Chlorophyta				
Didymocystis planctonica	2.9	2.3	0.8	7
Chlamydomonas sp.	3.6	1.6	0.4	9
Dictyosphaerium pulchellum	3.6	1.5	0.4	23
Monoraphidium contortum	4.4	1.4	0.3	35
Golenkiniopsis longispina	2.3	1.5	0.6	3
Scenedesmus acuminatus	2.6	1.2	0.5	13
S. quadricauda	2.4	1.1	0.4	47
Pandorina morum	2.5	1.1	0.4	13
среднее			0.43	

В этой группе высокую реализованную способность к быстрому росту показали *Anabaena lemmermannii* и *A. scheremetievae*, среднюю – *Microcystis aeruginosa* и *A. spiroides*, среднюю же – виды в целом. Среди диатомей высоким отношением r/\max выделялась только *Nitzschia holsatica*, средним – *Cyclotella meneghiniana* и *Aulacosira subarctica*. Виды этой группы в целом характеризовались отношением r/\max ниже среднего, а зеленые занимали промежуточное положение.

Установлено, что скорость роста исследованных видов, в том числе и синезеленых, которые имеют укороченный период вегетации, меняется в сезонном аспекте (Елизарова, 1984; 1986а; 1989а). В этом плане наиболее интересны данные по возбудителям "цветения" воды. Следует заметить, что получить картину сезонной динамики интенсивности роста синезеленых в водохранилище удастся не всегда, поскольку эти водоросли очень чувствительны к механическим воздействиям и при значительной волновой активности гибнут в опытных сосудах. Приведем скорости роста (удв./сут.) *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* в наиболее благоприятных для их развития антициклональных метеоусловиях летом (1981 г.):

Месяц	VI	VII	VII	VII	VII	VIII	VIII	VIII	VIII	X
Дата	30	7	13	21	28	4	11	18	25	11
<i>M. aeruginosa</i> –	4.1	3.5	3.7	3.7	2.0	2.4	2.4	2.0	1.3	
<i>A. flos-aquae</i>	1.3	1.4	0.5	1.8	0.7	0.6	0.9	1.0	1.5	–

Из этих данных хорошо видна разница в характере и интенсивности роста обоих видов. Скорость роста *Microcystis aeruginosa* постепенно ослабевала с 3.5–4.0 удв./сут. в июле до 2.0–2.4 – в августе и 1.3 – к сентябрю. Однако она оставалась довольно высокой в течение почти двух месяцев. Продолжительный период активного роста следует считать важной приспособительной особенностью этого вида, позволяющей занимать господствующее положение в альгоценозе. *Aphanizomenon flos-aquae* рос вдвое медленнее и скачкообразно.

Установлено, что скорость роста вида и его численность связаны обратно-пропорциональной зависимостью. Это четко прослеживается у представителей всех исследованных групп (*Skeletonema subsalsum*, *Diatoma tenuis*, *Stephanodiscus minutulus*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus invisitatus*, *Aulacosira granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Scenedesmus quadricauda* (Елизарова, 1984), *Anabaena lemmermannii* (Елизарова, 1986а) и обусловлено изменением физиологического состояния популяции по мере ее нарастания. Наглядное проявление – у диатомовых. С нарастанием численности из-за специфически протекающего процесса вегетативного размножения их клетки мельчают. Популяция *Diatoma tenuis* с более крупными и, следовательно, более молодыми клетками росла быстрее, чем с измельчавшими и, следовательно, более старыми (1981 г.):

Дата	Средняя длина клетки, мкм	Скорость роста, удв./сут.
10.V	56	1.7
17.V	46	1.4
24.V	42	отрицательная величина

Как видно из этих данных, рост популяций прекратился с достижением средней длины клетки 42 мкм. В определителях диатомовых водорослей на длину 40 мкм также указывается как на минимальную у *Diatoma tenuis*. Если не происходит образования аукоспор или вегетативного расширения, то измельчавшие экземпляры в конце концов отмирают, надо полагать, из-за пониженной жизнеспособности. Доказательством этому служит существование до сих пор культуры *Diatoma tenuis*, выделенной нами из водохранилища еще в 1977 г., хотя длина клетки сократилась более, чем в 10 раз, и сильно изменилась структура створки (Генкал, Елизарова, 1989). Еще любопытнее тот

факт, что такие деградированные, абсолютно неидентифицируемые клетки, как оказалось, существуют и в природе. В литовском оз. Дрингис С.И. Генкалом найдена форма, очень близкая по габитусу и структуре створки клеток нашей 10-летней культуры *Diatoma tenuis* (Генкал, Елизарова, 1989). Не поддающиеся точной идентификации клетки могут быть приписаны другому организму (например, С.С. Барина, 1987).

Известным фактором скорости роста водорослей является отношение площади поверхности к объему клетки (S/V): чем оно выше, тем чаще делится клетка. В условиях же водоема, как показали наши исследования, это положение, применительно, в частности, к диатомовым, справедливо только при самом интенсивном росте, когда другие факторы, надо полагать, его не лимитируют, к тому же, у видов со сходной конфигурацией клетки (Елизарова, 1984).

Кроме света и температуры, к основным факторам роста водорослей относятся элементы питания, как биогенные (фосфор, азот, кремний), так и микроэлементы.

Рост половины исследованных нами диатомей весной (в мае), и ранним летом (в июне) лимитировал фосфор. В июне минеральный фосфор в водохранилище практически отсутствует – менее 1 мкг/л, что означает сильное фосфорное голодание планктона (Gage, Gorham, 1985). Не удивительно, что с добавкой элемента (50 мкг/л в форме KH_2PO_4) в этот период скорость роста диатомовых увеличилась: *Diatoma tenuis* и *Nitzschia holsatica* – в 1.2 раза, *Stephanodiscus hantzschii* – в 1.3, *S. invisitatus* – в 1.6, *Nitzschia acicularis* – в 2.5, а *Skeletonema subsalsum* – даже в 4.5 раза (табл. 15). Однако и в мае при фоновой концентрации фосфора (20 мкг/л), достаточной для наилучшего развития планктонных водорослей (20–50 мкг/л) (Kuhl, 1974), с его добавкой скорость роста почти всех основных диатомей – *Aulacosira subarctica*, *Nitzschia acicularis*, *N. palea*, *N. holsatica*, *Diatoma tenuis*, *Stephanodiscus invisitatus*, *S. hantzschii*, повысилась в 1.1–2.0 раза (табл. 15). Особенно нас интересовала реакция *Nitzschia acicularis*, хотя в водохранилище ее численность не превышает нескольких десятков тыс. кл/л. Дело в том, что она считается прогрессирующей формой планктона. Внедрившись, например, в пелагиаль Байкала, этот вид стал давать вспышки до 4 млн кл/л (Поповская, 1986). В наших опытах реакция *Nitzschia acicularis* на внесение фосфора была достаточно сильной, но так же в это время реагировала и *Stephanodiscus invisitatus*, а *Skeletonema subsalsum* еще сильнее (табл. 15). Это подтверждает существо-

Т а б л и ц а 15

Скорость роста (удв./сут.) водорослей, лимитируемых фосфором (P) и азотом (N) в природной воде (1) и опытах с добавкой элементов (2) по данным 1986 г.

Водоросли	Эле- мент	Сроки лимитирования															
		15-19.V	29.V-2.VI	12-16.VI	26-30.VI	10-14.VII	28.VIII	25-29.IX									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	P	0.6	1.0	1.0	1.3	(-)	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. invisitatus</i>	P	-	-	0.9	1.3	0.3	0.7	0.8	0.9	0.7	0.9	-	-	-	-	-	-
	N	-	-	0.9	1.2	0.3	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. binderanus</i>	N	-	-	0.1	0.4	0.3	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Skeletonema subsalsum</i>	P	0	0.6	-	-	0.05	0.4	0.8	0.9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia palea</i>	P	0.9	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	N	0.9	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. acicularis</i>	P	1.3	1.4	-	-	0.4	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. holsatica</i>	P	0.4	0.8	-	-	0.4	0.5	0.7	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-
	N	0.4	0.8	-	-	-	-	0.7	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diatoma tenuis</i>	P	-	-	0.8	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 15 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Aulacosira subarctica	P	-	-	1.2	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Microcystis aeruginosa	N	-	-	1.2	1.3	1.0	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-
Aphanizomenon flos-aquae	P	-	-	-	-	0.2	0.6	0.5	0.7	0.7	0.8	0.2	0.4	-	-
Anabaena spiroides	N	-	-	-	-	0.2	0.5	0.5	1.1	-	-	0.2	0.4	-	-
A. scheremetievae	P	-	-	-	-	0.3	0.5	-	-	-	-	0.2	0.4	-	-
	P	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.6	-	-	-	-
	P	-	-	-	-	0.1	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-
	N	-	-	-	-	0.1	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-
Golenkiniopsis longispina	P	0.6	0.9	-	1.3	-	-	-	-	0.6	1.2	-	-	-	-
	N	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6	0.8	-	-	-	-
Mougeotia sp.	P	-	-	0.3	0.9	-	-	0.3	0.5	0.2	0.4	-	-	-	-
	N	-	-	-	-	0.3	0.4	0.3	0.4	-	-	-	-	-	-
Monoraphidium contortum	P	0.8	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	N	0.8	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dictyoheerium pulchellum	P	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	1.3	-	-	-	-
Chlamydomonas spp.	P	0.5	0.8	0.8	1.1	0.2	0.4	-	-	0.8	1.1	-	-	-	-
	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.6
Scenedesmus quadricauda	P	0.8	1.1	-	-	-	1.3	-	-	1.1	1.3	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е. Здесь и других таблицах прочерк - отсутствие данных, минус в скобках - отрицательный прирост.

ющее мнение о конкурентоспособности в отношении фосфора любого фитопланктона умеренных широт (Tilman et al., 1986). К.А Гусева (1952) тоже не выделяла фосфоролубивой группы.

Лимитировал фосфор развитие в водохранилище и синезеленых водорослей (табл. 15), причем не только в июне, но и позднее, когда его концентрация (в среднем 70 мкг/л) выходила за пределы нужд фитопланктона. Дополнительная доза фосфора стимулировала рост *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena spiroides*: увеличение интенсивности в 1.5-2.0 раза.

Весной и летом на добавку фосфора положительно реагировали зеленые водоросли (табл. 15): скорость роста *Dictyosphaerium pulchellum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Monoraphidium contortum*, *Golenkiniopsis longispina*, *Chlamydomonas* spp. увеличилась в 1.2-2.2 раза.

С очень высоким содержанием фосфора (более 100 мкг/л), по нашему мнению, связано обнаруженное стимулирующее действие на фитопланктон Рыбинского водохранилища сточных вод г. Череповца (Елизарова, 1990).

Содержание нитратного азота в опытной воде (0.06-1.00 мг/л) постоянно превосходило потребность в азоте диатомовых (0.01-0.4 мг/л) (Гусева, 1952). Надо полагать, именно этим объясняется реакция лишь трети исследованных диатомей на его добавку (0.5 мг/л в форме KNO_3). Это были в июне нитчатые формы - *Stephanodiscus binderanus*, *S. invisitatus*, *Aulacosira subarctica*, скорость роста которых увеличилась в 1.2-1.7 раза, и в мае *Nitzschia palea* и *N. holsatica* (табл. 15).

По литературным данным (Гусева, 1952), острее диатомовых нуждаются в азоте синезеленые водоросли. Однако из возбудителей "цветения" на его добавку положительно отвечал только *Microcystis aeruginosa* (табл. 15). Рост же *Aphanizomenon flos-aquae* при этом постоянно ингибировался. Об отрицательном воздействии нитратов на азотфиксирующие водоросли есть сведения и в литературе (Riddolls, 1985).

Повышенной требовательностью к азоту (2-5 мг/л) характеризуются зеленые водоросли (Гусева, 1952). Действительно, внесения азота летом в 1.3-2 раза ускорило рост *Chlamydomonas* spp., *Golenkiniopsis longispina*, *Mougeotia* sp. Весной, когда зеленых в планктоне мало, положительно реагировал только *Monoraphidium contortum*, а осенью - *Chlamydomonas* spp.

Железо участвует в сложном процессе образования хлорофилла,

поэтому в малых дозах оно необходимо всем водорослям, особенно диатомовым (Гусева, 1952). С другой стороны, в силу принадлежности к тяжелым металлам, этот микроэлемент может отравлять клетки, а также обеднять среду фосфором, связывая его растворимую форму. Поэтому добавка железа к пробе (0.5 мг/л в форме лимоннокислого совместно с лимонной кислотой в качестве хелатора) была выбрана с тем расчетом, чтобы его суммарная концентрация не превышала верхнего предела концентраций, обеспечивающих максимальный рост естественных популяций планктонных диатомовых (1 мг/л) (Гусева, 1952). Содержание железа в Волжском плесе водохранилища (Разгулин и др., 1984) на протяжении почти всего вегетационного сезона соответствует минимальному пределу вышеупомянутых концентраций (0.2–0.4 мг/л) (Гусева, 1952; Saraceni, 1966). К тому же, существует мнение о достаточном запасе усвояемого (ионного) железа в природных водах, который обеспечивается восстановлением окиси железа на свету (Finden et al., 1984). Все же у трети исследованных диатомей наблюдалось увеличение скорости роста при дополнительной дозе железа: летом достаточно сильное, в среднем в 2 раза, у *Aulacosira subarctica*, *Stephanodiscus binderanus*, весной у *S. hantzschii* и *Asterionella formosa*, осенью у *Skeletonema subsalsum* (табл. 16).

Летом причиной недостатка железа могла быть повышенная температура воды, обычно сопряженная с низкой активностью железа.

Железо оказалось лимитирующим элементом для зеленых *Chlamydomonas* spp. и *Scenedesmus quadricauda* весной и ранним летом, когда с добавкой элемента скорость их роста возросла в 1.7 раза (табл. 16).

Кремний потребляется, в основном, диатомовыми водорослями как строительный материал. В водохранилище концентрация кремния (1–7 мг/л) превышает потребность в нем диатомовых (0.6 мг/л $\text{SiO}_2/\text{л}$) (Гусева, 1952). Однако он лимитировал рост 70% исследованных диатомей: увеличение скорости в 1.2–3.0 раза при его добавке (табл. 16). Вероятно, после весенней вспышки в развитии диатомовых образуется дефицит растворимой формы элемента. Неожиданной для летнего времени оказалась сильная стимуляция внесением кремния роста зеленых *Chlamydomonas* spp. и *Scenedesmus quadricauda*: увеличение скорости в 1.6 и 1.7 раза соответственно. Причина, возможно, кроется в острой их потребности в фосфоре, который кремнием удерживается в растворе.

В резко аэробных условиях Рыбинского водохранилища при отно-

Т а б л и ц а 16

Скорость роста (удв./сут.) водорослей, лимитируемых железом (Fe) и кремнием (Si), в природной воде (1) и опытах с добавкой элемента (2) по данным 1987 г.

Водоросли	Эле- мент	Сроки лимитирования															
		15-19.V				12-16.VI				10-13.VII				27-30.VII			
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	Fe	1.1	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Si	1.0	1.2	-	-	-	2.2	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. binderanus</i>	Fe	-	-	-	-	-	0.5	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Si	-	-	-	-	-	0.5	1.0	-	-	-	-	-	-	-	0.6	0.7
<i>S. invisitatus</i>	Si	-	-	-	0.4	0.6	1.4	1.6	0.3	0.4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Skeletonema subsalsum</i>	Fe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.4
	Si	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.3
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	Si	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	1.4	-	-	-	-
<i>Asterionella formosa</i>	Fe	1.2	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Si	1.2	1.4	1.1	1.4	1.4	0.9	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diatoma tenuis</i>	Si	-	-	-	0.7	0.9	-	-	0.5	0.7	-	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 16 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Nitzschia palea</i>	Si	1.1	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. acicularis</i>	Si	1.1	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. holsatica</i>	Si	-	-	-	-	-	-	0.3	0.5	-	-	-	-	-	-
<i>Aulacosira subarctica</i>	Fe	-	-	1.2	1.4	0.2	0.4	0.1	0.5	-	-	-	-	-	-
	Si	-	-	-	-	-	-	0.1	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Fe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.4	-	-
	Si	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.5	-	-
<i>Chlamydomonas</i> spp.	Fe	0.2	0.4	0.4	0.5	-	-	-	-	-	-	0.7	0.9	-	-
	Si	0.2	0.4	0.4	0.5	-	-	-	-	-	-	0.5	0.5	-	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Fe	-	-	-	-	-	-	-	-	0.7	1.2	-	-	-	-
	Si	0.5	0.9	-	-	-	-	-	-	0.7	1.0	-	-	-	-

сительно высоких значениях pH микроэлемент марганец выпадает из вод, поступающих с водосбора (Рыбинское водохранилище... 1972). Поэтому его содержание в этом водоеме невелико - менее 0.03 мг/л. Но концентрации такого порядка - сотые доли миллиграмма в 1 л воды, благоприятствуют развитию планктонной альгофлоры (Гусева, 1952). Поэтому достоверных положительных ответов доминирующих фитопланктеров на добавку марганца (200 мкг/л в форме $MnSO_4$) было получено мало (табл. 17). Они неоднозначны даже у представителей одной группы фитопланктона (Елизарова, 1989б). Так, в августе развитие диатомеи *Aulacosira granulata* при этом стимулировалось, несмотря на максимальное фоновое содержание марганца, а диатомеи *Stephanodiscus binderanus* в октябре угнеталось при минимальной и на порядок ниже необходимой концентрации элемента. В августе после сильнейшего июльского "цветения" синезелеными (500 млн кл/л, около 200 мкг/л хлорофилла "а") водорослям могло не хватать усвояемой формы марганца, а в октябре клетки могли им отравиться, что вполне вероятно при низкой температуре воды, хотя в целом диатомовые довольно стойки к воздействию марганца (Гусева, 1952). Доминант весеннего альгоценоза *Stephanodiscus hantzschii* был индифферентен к дополнительной дозе этого элемента (Елизарова, 1989б). Чувствительнее к марганцу синезеленые водоросли (Гусева, 1952). Введение марганца летом сильно тормозило рост *Aphanizomenon flos-aquae* (Елизарова, 1989б) и стимулировало *Microcystis aeruginosa* (табл. 17). Данные литературы (Гусева, 1938) тоже свидетельствуют о задержке роста *A. flos-aquae* избытком марганца в водоеме. Все это дает основание предположить, что низкое содержание марганца в Рыбинском водохранилище способствует численному превосходству *A. flos-aquae* над *M. aeruginosa*, который лидирует в планктоне других волжских водохранилищ.

Более других в марганце нуждаются зеленые водоросли (Гусева, 1952). *Chlamydomonas* spp. положительно реагировали на его добавку в мае и октябре, когда концентрация элемента составляла всего 9 мкг/л (табл. 17).

Содержание меди в воде Волжского плеса в вегетационный сезон 1988 г. колебалось от 1.9 до 4.8 мкг/л. С добавкой меди (10 мкг/л в форме $CuSO_4$) оно заметно увеличивалось, но все же не выходило за уровни, свойственные незагрязненным водоемам. Внесение меди ингибировало рост всех доминирующих водорослей. Некоторые из них погибли, причем не только синезеленые, но и диатомовые, например, обладающая нежным панцирем *Skeletonema subsalsum* (Елизарова,

Т а б л и ц а 17

Скорость роста (удв./сут.) водорослей, лимитируемых марганцем (Mn) и медью (Cu) в природной воде (1) и опыте (2) по данным 1988 г.

Водоросли	Эле- мент	Сроки лимитирования							
		13-16.V		12-15.VIII		16-19.IX		6-10.X	
		1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Nitzschia acicularis</i>	Mn	1.4	1.6	-	-	-	-	-	-
<i>Skeletonema subsalsum</i>	Mn	0.8	1.0	-	-	-	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Mn	-	-	0.4	0.5	0.6	1.3	-	-
<i>Chlamydomonas</i> spp.	Mn	0.3	0.9	-	-	-	-	0.6	1.1
	Cu	0.3	0.5	-	-	-	-	-	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Mn	-	-	-	-	0.1	0.3	-	-
	Cu	-	-	-	-	0.1	0.4	-	-

1989б). Наибольшую стойкость, как и следовало ожидать, проявили зеленые, развитие которых весной, в разгар лета, и в сентябре даже стимулировалось: увеличение скорости роста втрое (табл. 17).

В многогранных взаимоотношениях фито- и зоопланктона нас особенно интересовала количественная сторона влияния животных на рост фитопланктона в природных условиях, к настоящему времени слабо изученная. Результаты проведенных экспериментов (Елизарова, 1993) выявили неоднозначность этого влияния. В ряде случаев зоопланктон стимулировал рост водорослей. Активизация размножения водорослей в присутствии зоопланктона - факт известный (Porter, 1976; Redfield, 1980; Lampert et al., 1986), обусловленный содержанием в метаболитах животных элементов, лимитирующих рост, в том числе, фосфора. Экскреция фосфора зоопланктоном и действие фосфатазы считаются главными механизмами регенерации этого элемента. С дополнительным фосфором можно связать стимуляцию макрозоопланктоном роста крупных форм диатомовых - *Aulacosira granulata* и *A. islandica*, в августе и микрозоопланктоном - *A. granulata*, в конце июля (табл. 18).

Действительно, считается (Lehman, Sandgren, 1985; Bergquist et al., 1985; Lampert et al., 1986), что зоопланктон стимулирует

Т а б л и ц а 18

Скорость роста водорослей (удв./сут.) в нефилтрованной воде (1) и опытах без крупного зоопланктона (2), без зоопланктона (3) по данным 1989 г.

Водоросли	Месяц	Скорость роста		
		1	2	3
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	V	0.44	0.27	1.24
<i>S. hantzschii</i>	VII	2.1	3.5	3.1
<i>S. triporus</i> , <i>S. minutulus</i> ,	VII	2.1	2.0	2.9
<i>Aulacosira granulata</i>	VII	1.5	2.3	0.2
<i>A. granulata</i>	VIII	0.8	0.15	0.50
<i>A. islandica</i>	VIII	1.01	0.26	1.14
<i>Skeletonema subsalsum</i>	VIII	1.21	2.28	4.44
<i>Microcystis aeruginosa</i>	VIII	4.2	2.5	-
<i>Anabaena</i> spp.	VI	0.85	1.29	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	VI	0.32	0.73	1.44
<i>S. quadricauda</i>	VIII	(-)	0.38	1.37

рост водорослей крупнее 25 мкм, а мельче - ингибирует. Наши данные свидетельствуют о возможности активизации роста и нанопланктонных видов. Так, в период господства в планктоне, в мае, мелкая диатомея *Stephanodiscus hantzschii* росла быстрее в контроле, чем в отсутствие макрозоопланктона - соответственно 0.44 удв./сут. против 0.27. Правда, ингибирующее действие имело место и в этом случае, но оно маскировалось стимулирующим эффектом, на что указывает возрастание доли наиболее крупных клеток, диаметром 16 и 14 мкм, при устранении крупных животных (Елизарова, 1993). Выедание этих клеток, самых молодых и энергично растущих, снижает популяционную скорость роста. Отмечены нами также случаи положительного воздействия зоопланктона, как крупного, так и мелкого, на рост синезеленых водорослей. Так, *Merismopedia minima*, имевшая в августе немалую стартовую численность - 267 тыс. кл/л, исчезла в отсутствие мелких зоопланктонов; в контроле же ее численность достигла внушительной величины - 5 млн кл/л, хотя в исходном материале при заданной точности счета даже не обнаруживалась. В от-

сутствие макрозоопланктона в августе *Microcystis aeruginosa* рос со скоростью 2.5 удв./сут., а в контроле – 4.2. Можно предположить, что оба эти вида, не фиксирующие азот из атмосферы, получали его от животных. Действительно, *Aphanizomenon flos-aquae*, обладающий такой способностью и не нуждающийся, как установлено нами и отмечено выше, в добавке азота, не реагировал на устранение макрозоопланктона, хотя анабены при этом все же рост ускорили. В опыте *in situ* с прибрежной водой в августе 1981 г., получены аналогичные результаты: без макрозоопланктона скорость роста (удв./сут.) *Microcystis aeruginosa* и *M. pulverea* снижалась, а *Anabaena spiroides* возрастала:

	<i>M. aeruginosa</i>	<i>M. pulverea</i>	<i>A. spiroides</i>
Контроль	1.99	3.32	0.98
Опыт	0.39	1.22	1.77

Но все же вдвое чаще зоопланктон тормозил рост водорослей. Практически в полной мере это относится к зеленым водорослям. Влияние зоопланктона на их рост, причем более сильное при полном его составе, проявлялось летом (табл. 18), когда эти водоросли наиболее обильны. Например, в июне скорость роста *Scenedesmus quadricauda* в контроле равнялась 0.32 удв./сут., без макрозоопланктона – 0.73, в отсутствие всего зоопланктона – 1.44. В фильтрах появлялись мелкие ценобии этого вида. Их присутствие отразилось на среднем объеме клетки: 74.6, 71.6, 67.5 мкм³ соответственно в контроле, в отсутствие макрозоопланктона и всех животных. Полнее самые мелкие ценобии *S. quadricauda* выедаются мелкими зоопланктерами в разгар лета: средний объем клетки в июле составлял уже 27.5 мкм³ в отсутствие зоопланктона против 82.0 в контроле. В августе скорость роста этого вида в контроле была даже отрицательной. Без макрозоопланктона интенсивнее росли даже зеленые нитчатки, в частности, *Binuclearia lauterbornii*, о чем свидетельствует практически одинаковая ее численность (тыс. кл/л) в контроле и опыте, хотя в последнем стартовая плотность была на порядок ниже:

Дата	12. VI (1989 г.)	13. VI (1989 г.)
Контроль	64	520
Опыт	5	464

Весной рост *Stephanodiscus hantzschii* тормозят, выедавая его,

мелкие животные, причем сильнее, чем крупные. В отсутствие коловраточного микрозоопланктона доля самых крупных его клеток стала больше, чем без макрозоопланктона, а скорость роста поднялась до 1.24 удв./сут. (табл. 18). В действительности последняя была еще выше, поскольку около 20% коловраток проникло через фильтр при изъятии зоопланктона. О выедании весеннего фитопланктона, на 60% состоявшего из *Stephanodiscus hantzschii*, косвенно, но убедительно свидетельствуют данные по содержанию продуктов распада хлорофилла "а" – феопигментов. Доля последних, появившихся в экспериментальных сосудах, главным образом, из фекалий животных, в контроле увеличилась с 28% до 47% (от суммы с "чистым" хлорофиллом "а"), тогда как в обоих фильтрах даже снизилась.

Микрозоопланктон тормозил рост мелких диатомей и в разгар лета: в контроле скорость роста сообщества стефанодискусов – *Stephanodiscus triporus* и *S. minutulus*, составляла 2.1 удв./сут., в отсутствие зоопланктона – 2.9 (табл. 18). Крупные рачки в это время ингибировали рост нитчатой диатомеи *Aulacosira granulata* и мелкоклеточной *Stephanodiscus hantzschii*: при удалении рачков скорость роста первой равнялась 3.5 удв./сут. против 2.1 в контроле, второй – 2.3 против 1.5. Пресс животных, главным образом, мелких, в конце лета снова испытывали мелкоклеточные диатомеи *Stephanodiscus triporus*, *S. hantzschii*, *Cyclotella atomus*. Эти водоросли обнаруживались только в отсутствие микрозоопланктона.

В июне неожиданной оказалась положительная реакция на удаление крупных зоопланктеров анабенового комплекса. Анабены имеют эффективную защиту от выедания – крупные размеры, "непригодная" форма, отпугивающие животных токсичные экзометаболиты. Однако обильный зоопланктон, каким он и был в начале лета, может снизить скорость роста водорослей косвенным путем, уменьшив освещенность или, экскретируя аммоний, интенсивность азотфиксации (Burns, 1987; Bergquist, Carpenter, 1989). Род *Anabaena* принадлежит к азотфиксаторам. В период "цветения" водохранилища влияния зоопланктона на рост *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* не обнаружено. Эти водоросли сами могут негативно действовать на животных, забивая фильтрационный аппарат и отравляя эндоксином.

По результатам проведенных исследований можно сделать следующие основные выводы.

Средняя за время вегетации популяционная скорость роста, в отличие от максимальной, связана с систематическим положением во-

дорослей. В Рыбинском водохранилище у большинства диатомей она составляет 1.0–1.6 удв./сут., а максимальная – 3.0–3.8. Скорость роста зеленых близка к скорости роста диатомовых – 1.1–1.6 удв./сут. в среднем за время вегетации. Синезеленые растут быстрее: около 2 удв./сут. в среднем за время вегетации при максимальной более 4.

Высокие скорости роста способны развивать не только одиночно живущие мелкоклеточные виды, но и крупные колониальные формы.

Интенсивность роста меняется в сезонном аспекте. Важная особенность развития возбудителя "цветения" воды *Microcystis aeruginosa* – продолжительный период быстрого роста.

Популяционная скорость роста обратно-пропорциональна численности вида. В условиях водоема отношение S/V определяет интенсивность роста водорослей только в периоды их максимального развития, к тому же, при сходной конфигурации клетки.

Рост диатомовых лимитируют фосфор и кремний (весенне-летний период), а отдельных их форм – еще и железо (лето); рост представителей синезеленых – фосфор, а *Microcystis aeruginosa*, к тому же, азот; рост зеленых водорослей – фосфор и азот (весь период вегетации), кремний (весна), медь (лето).

Действие зоопланктона на рост планктонных водорослей неоднозначно и определяется как его составом, так и качественным и количественным составом фитопланктона. Крупные животные стимулируют развитие крупных диатомей в периоды массового появления последних в планктоне. Рост мелких диатомей зоопланктон чаще тормозит. Макрозоопланктон отрицательно влияет на рост синезеленых из рода *Anabaena*, а в период "цветения" водоема не влияет на рост его возбудителей *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*.

Постоянно и, как правило, негативно зоопланктон действует на рост зеленых водорослей, потребляя быстрорастущие мелкие формы.

Отмершие клетки в структуре фитопланктона

Вопрос о необходимости учета отмерших клеток неизбежно возникает при изучении биологии и экологии отдельных видов водорослей, их систематических групп и сообществ фитопланктона, жизненной стратегии его массовых форм и соответственно в исследованиях процессов осадконакопления в водоемах. Отсутствие информации о мерт-

вых клетках может влиять как на оценку первичной продукции и скорости оборота органического вещества (Paerl, Goldman, 1972; Faust, Correll, 1977), так и (что особенно важно) на интерпретацию любых данных фундаментальных и прикладных исследований, базирующихся на подсчете клеток. Острота экологической ситуации в пресных водоемах выводит проблему в разряд актуальных, поскольку для анализа антропогенного воздействия на фитопланктон необходимы базовые данные непосредственно о жизнеспособных клетках водорослей.

Специальные исследования содержания отмерших клеток в природном фитопланктоне немногочисленны (Gallagher, 1984; Kalinowska-Kuchanska, 1992). Некоторые сведения приводятся в работах по выживаемости водорослей в определенных условиях (например, A.E. Reynolds et al., 1978). Для планктона Рыбинского водохранилища известны данные А.Д. Приймаченко (1959а), изучавшей динамику развития *Melosira italica* в Волжском плесе, и наши по зеленым (Елизарова, 1986б) и диатомовым (Елизарова, 1979) водорослям. Первые получены в специальной работе, выполненной в 1983 г., вторые – попутно при изучении выживания весенних форм диатомей летом 1977 г. Исследования были продолжены в 1993 г.

Все наблюдения проводили на стандартных станциях в Волжском плесе: на глубоководных русловых стандартных станциях, расположенных против с. Коприно и затопленного г. Мбологи (ст. 1 и 2 на рис. 1А), а также на прибрежной близ п. Борок (ст. 3, рис. 1Б), свободной от макрофитов и имеющей глубину 1–2.5 м. На ст. 1 (с 5 мая по 5 октября 1993 г.) и ст. 2 (с 27 апреля по 18 ноября 1977 г.) исследовали фитопланктон в целом, отдельно группу диатомовых и доминирующие виды диатомей; на прибрежной станции (с 28 апреля по 4 ноября 1983 г.) – группу зеленых, наиболее богатую флористически. В 1993 г. на ст. 1 пробы отбирали с поверхности ведром сначала еженедельно, а затем через две недели; в 1977 г. на ст. 2 – ежедекадно батометром Рутнера (длина 30 см) из фотического слоя (0–2 м интегрально), из середины водного столба (8 м) и с придонного горизонта (15.5 м); на мелководной станции в 1983 г. – еженедельно батометром Рутнера из поверхностного (0–30 см) слоя.

Дифференциацию клеток на живые и мертвые проводили с помощью световой микроскопии на свежем материале. Фитопланктон сгущали из 0.5 л воды в 5 мл с помощью фильтрации через мембранный фильтр "Synpor-2". Водоросли окрашивали раствором метиленового синего в фосфатном буфере. Нами установлено, что этот раствор, рекомендованный для зеленых (Хоботьев и др. 1971), пригоден и для других

водорослей, кроме синезеленых, у которых вместе с клетками окрашивается слизь. Однако он все же может быть использован и был использован нами для окрашивания *Microcystis aeruginosa* на ранней стадии сезонного цикла развития до сформирования больших колоний и скоплений. При микроскопическом учете к мертвым клеткам относили и отмирающие экземпляры, которые выделялись меньшей интенсивностью окрашивания. Окрашивание и подсчет клеток в камере типа Учинская объемом 0.01 мл длились по 20 мин. Оказавшаяся повышенной устойчивостью зеленых водорослей к действию красителя позволила увеличить время подсчета их клеток вдвое.

Для зеленых водорослей определяли интенсивность отмирания. Эти опыты проводили *in situ* с природной водой, предварительно профильтрованной через мельничный газ N 39 для удаления крупного зоопланктона. Воду в 2-х повторностях разливали в прозрачные плексигласовые цилиндры объемом 600 мл с вмонтированными в них мембранными фильтрами (диаметр пор около 1 мкм) и экспонировали в прибрежье на глубине 25 см в течение 1-3 сут., в зависимости от сезона.

Облик фитопланктона глубоководных станций на протяжении всего периода наблюдений в 1977 и 1993 гг. определяли диатомовые, на долю которых, как правило, приходилось 60-80% общей численности. К этой же группе за редким исключением относилось 80-100% всех отмерших клеток (табл. 19). Это позволяет считать данные, полученные для диатомовых водорослей, репрезентативными также для всего альгоценоза и ограничиться только их анализом.

За время наблюдения численность диатомовых в верхнем слое на ст. 1 колебалась от 0.6 до 12.1 млн кл./л (рис. 7б), в среднем составляя 3.9 ± 1.0 млн кл./л, на ст. 2 - от 0.1 до 19.9 млн кл./л (рис. 7г) при средней численности 4.7 ± 1.6 млн кл./л. Температура воды ниже 20°C (рис. 7а) и повышенная ветровая активность летом 1993 г. препятствовали вспышке синезеленых на ст. 1, но способствовали развитию второго подъема численности диатомовых, который превосходил первый, весенний. На этой станции диатомовые преобладали в течение всего вегетационного сезона. В мае доминировали *Stephanodiscus hantzschii* и *S. minutulus*, в июне - *Asterionella formosa*, с июля до конца наблюдений - *Skeletonema subsalsum*. На ст. 2 диатомовые господствовали в периоды биологической весны в мае-июне и поздней осенью в ноябре. В мае преобладали *Aulacosira subarctica*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. hantzschii*, в июне - *Aulacosira subarctica*, *Asterionella formosa*, *Skeletonema subsal-*

Т а б л и ц а 19

Вклад диатомовых (в %) в общую численность фитопланктона (1) и в содержание мертвых клеток (2) на глубоководных станциях

Дата	% диатомовых		Дата	% диатомовых	
	1	2		1	2
1993 г. (станция 1)			1977 г. (станция 2)		
5.V	81	97	27.IV	66	96
11.V	91	100	4.V	75	82
18.V	87	99	12.V	80	92
25.V	71	100	25.V	80	99
8.VI	48	82	2.VI	84	100
22.VI	68	92	13.VI	64	100
6.VII	83	99	22.VI	46	100
20.VII	81	96	4.VII	15	36
10.VIII	37	100	18.XI	52	94
24.VIII	69	100	среднее	62	89
5.X	76	100			
среднее	72	97			

sum, *Stephanodiscus invisitatus*, в ноябре - *Stephanodiscus binderranus*. Высокая температура воды, доходящая до 24°, и длительный штиль летом 1977 г. благоприятствовали "цветению" воды синезелеными.

Группа диатомовых в верхнем слое воды на глубоководных станциях изобиловала мертвыми клетками, относительное содержание которых в среднем за время наблюдения составило на ст. 1 $51.1 \pm 5.6\%$ при колебании от 23 до 85%; на ст. 2 - $38.3 \pm 5.2\%$ при колебании от 11 до 69% (рис. 7в, д). Доля мертвых клеток в этой группе (% от ее численности) изменялась по сезонам и была достоверно самой низкой осенью, а наиболее высокой - летом, но только на ст. 1 в 1993 г.:

	Весна	Лето	Осень
1993 г. ст. 1	39.6 ± 5.7	60.2 ± 8.9	-
1977 г. ст. 2	43.5 ± 8.1	44.0 ± 8.9	21.8 ± 7.2

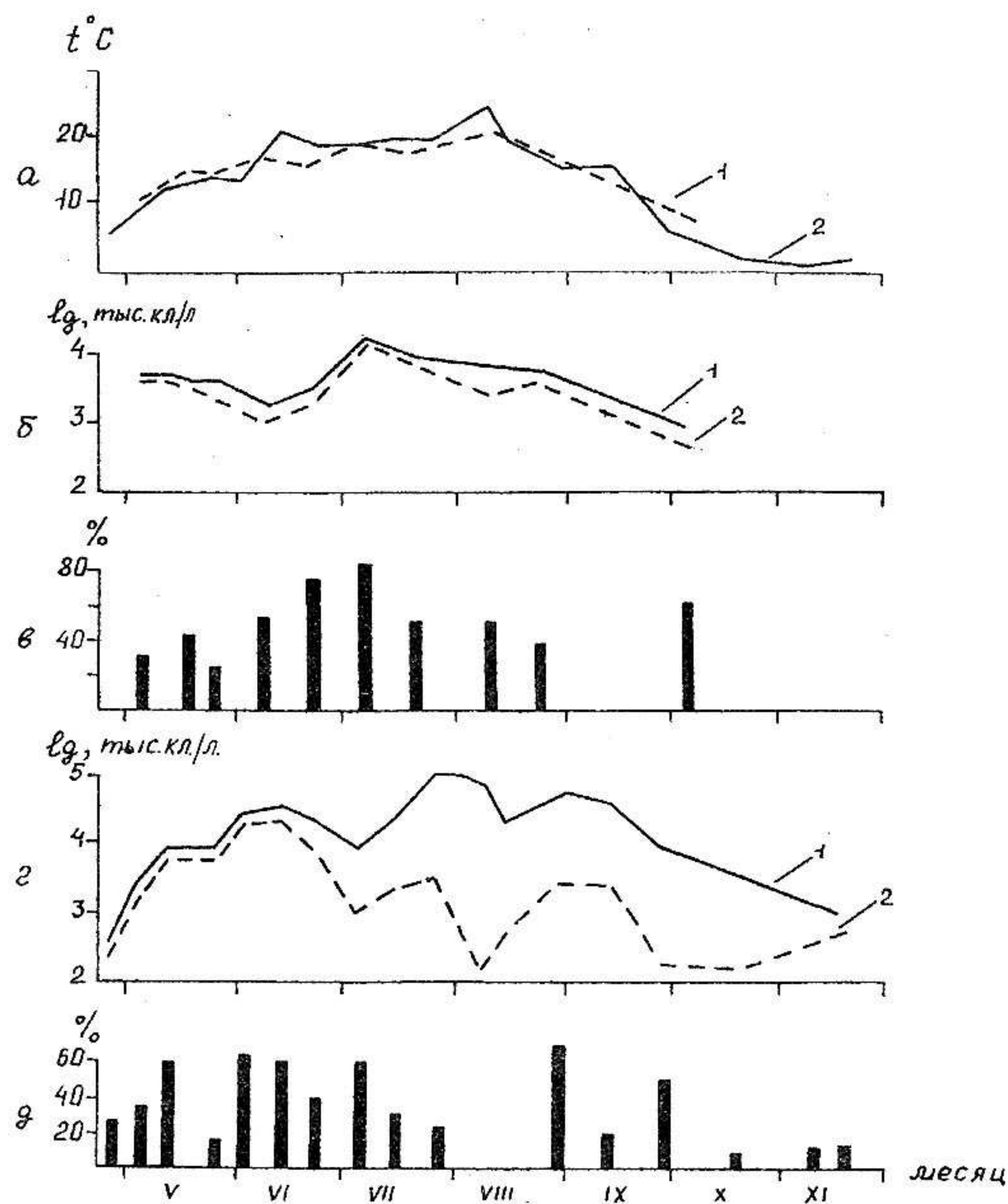


Рис. 7. Сезонная динамика содержания отмерших клеток в группе диатомовых на глубоководных станциях 1 (1993 г.) и 2 (1977 г.). а - температура воды на ст. 1 (1) и ст. 2 (2); б - lg общей численности фитопланктона (1) и диатомовых водорослей (2) на ст. 1, г - то же на ст. 2; в - содержание мертвых клеток (% от общей численности диатомовых) на ст. 1, д - то же на ст. 2.

Низкое содержание мертвых клеток осенью подтверждает предположение (Гусева, 1947) о слабом отмирании и преимущественном оседании живых клеток фитопланктона в это время. Следует все же отметить, что в начале биологической осени на обеих станциях про-

цент мертвых диатомей был высоким - около 60 (рис. 7в, д).

Доля мертвых клеток зависела и от фазы развития сообщества диатомовых, она увеличивалась в периоды отчетливых всплесков численности этой группы - летней на ст. 1 и весенней на ст. 2. Динамика относительного содержания мертвых клеток на протяжении обеих всплесков была сходной, что позволяет ограничиться рассмотрением одной из них, например, весенней (рис. 7д). Ее начало в конце апреля - первой половине мая, характеризовалось высокой - (30-60%) долей отмерших клеток. В их составе преобладали клетки *Aulacosira subarctica*, которые, судя по содержанию, попали в верхние слои воды из донных отложений во время весеннего половодья. Именно такие клетки этого вида составляли основу детритной водорослевой массы наилка в апреле. Другие виды диатомовых водорослей, находящиеся в фотическом слое и уже достигшие к этому времени значительной численности, например, *Stephanodiscus minutulus*, содержали всего 17% мертвых клеток (рис. 8). По мере увеличения плотности всех доминантов в конце мая такой же величиной стала измеряться доля мертвых клеток и во всей группе диатомовых. *Diatoma tenuis* и *Asterionella formosa* уже на этой стадии развития всплески выделялись повышенным содержанием отмерших клеток (рис. 8), продолжительное парение которых в верхнем слое воды обеспечивается совершенными парашютными приспособлениями - звездчатой и зигзагообразной формой колоний. Кроме того, клетки обоих видов характеризуются высокой величиной отношения площади поверхности к объему S/V : 1.1 у *Diatoma tenuis* и 1.37 у *Asterionella formosa* против 0.28 у *Stephanodiscus hantzschii* и 0.57 у *S. minutulus*.

Доля мертвых клеток резко увеличилась в начале июня в максимуме численности диатомовых, достигнув 60% во всей группе и 70-80% в популяциях *Diatoma tenuis* и *Asterionella formosa* (рис. 8). Такая же закономерность отмечена ранее А. Д. Приймаченко (1959а): на ст. 1 в 1958 г. наибольшее за вегетационный сезон относительное содержание мертвых клеток у *Melosira italica* было зарегистрировано при максимуме численности этого вида. Господство мертвых клеток при максимумах развития фитопланктона с доминированием диатомовых наблюдалось также в озерах США и Канады (Hans, Williams, 1976), в Черном море (Нестерова, 1974). Отличительная особенность данной стадии развития всплески заключалась в обилии отмирающих клеток. Без окрашивания они совершенно не отличимы от живых клеток и могут быть приняты за живые при люминесцентном микроскопировании, поскольку хлорофиллид - продукт начальной ста-

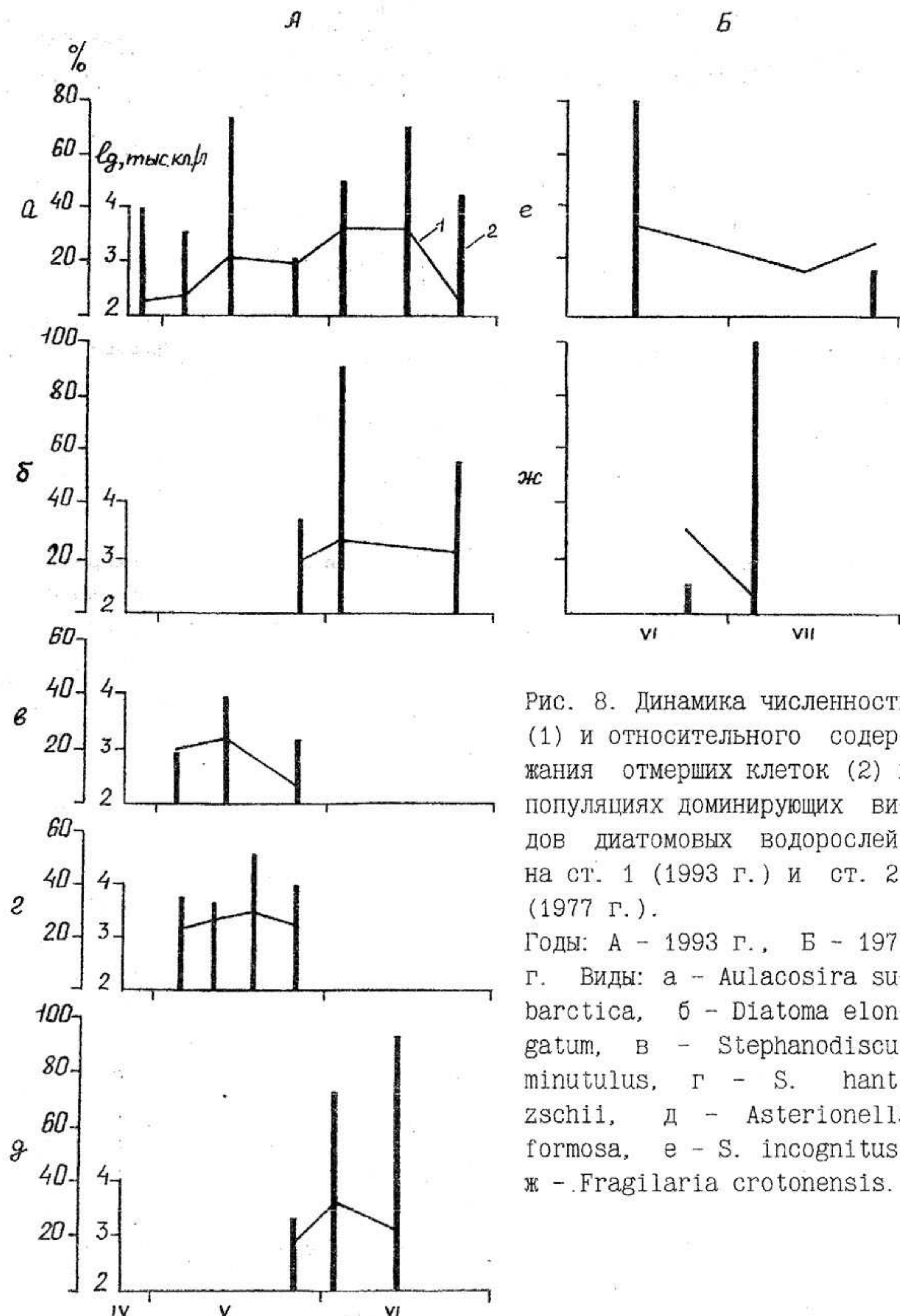


Рис. 8. Динамика численности (1) и относительного содержания отмерших клеток (2) в популяциях доминирующих видов диатомовых водорослей на ст. 1 (1993 г.) и ст. 2 (1977 г.).

Годы: А - 1993 г., Б - 1977 г. Виды: а - *Aulacosira subarctica*, б - *Diatoma elongatum*, в - *Stephanodiscus minutulus*, г - *S. hantzschii*, д - *Asterionella formosa*, е - *S. incognitus*, ж - *Fragilaria crotonensis*.

дии распада хлорофилла, дает красное свечение. Именно высокую долю отмирающих клеток следует считать причиной ухудшения физиологического состояния фитопланктона при самой высокой численности (млн кл./л), которое выразилось в уменьшении содержания хлорофилла "а" в единице биомассы (Хл/Б, мкг/мг) и отношения экстинкций ацетонового экстракта пигментов на длинах волн 434 и 474 нм (E_{434}/E_{474})¹ соответственно в 2.6 и 1.2 раза (1977 г.):

	Численность	Хл/Б	E_{434}/E_{474}
4. V	2.2	3.86	-
25. V	8.6	2.07	2.02
2. VI (максимум)	23.6	1.51	1.65

По литературным данным (Gorham, 1960) сдвиг в синей части спектра поглощения характерен для отмирающих популяций морских и пресноводных диатомей, в частности, *Asterionella formosa*. Установленный нами факт принципиально важен для решения вопроса о судьбе водорослевой массы, образующейся в Рыбинском водохранилище в результате весеннего "цветения". Можно констатировать, что она почти целиком отмирает. В глубоких же водоемах, таких как озера Байкал, Ладжское, Онежское, эта масса опускается в холодные гипolimниальные слои (Вотинцев, Поповская, 1964; Петрова, 1971), где она сохраняется, так как при низких температурах планктонные диатомей весьма устойчивы к продолжительному затемнению (Елизарова, 1978а).

Массовое отмирание фитопланктона на ст. 2 произошло при прогреве воды до 13°C (рис. 7). В литературе о сезонном периодизме фитопланктона в водоемах умеренных широт на температуру воды около 10°C указывается как на экологическую границу между весенним и летним комплексами планктонных водорослей. Привлекают внимание две теории, объясняющие это явление. Согласно одной (Лунд, 1966), при указанной температуре меняется режим вертикальной устойчивости водного столба, и обладающие кремневыми панцирями диатомей не могут удерживаться в фотическом слое в условиях летней стратификации. По другой теории (Гусева, 1968), не отрицающей целиком роли турбулентных движений воды в жизни планктонных диатомовых, предпочтение отдается химическому фактору. Считается, что с воз-

¹ Анализ пигментов выполнен Л.Е. Сигаревой, за что автор искренне благодарен.

растанием температуры воды снижается физиологическая активность железа, что важно для развития диатомовых водорослей, нуждающихся в повышенных дозах этого элемента (Гусева, 1952). Между тем, в опытах *in situ* с естественной водой, проведенных по схеме полного факторного эксперимента, нами не было выявлено лимитирования роста фитопланктона железом (Елизарова, 1989а). Более того, установлено угнетение роста водорослей дополнительной дозой железа даже в бедном этим элементом Волжском плесе водохранилища. Дело, по-видимому, в том, что основная форма железа в пресных водах – его окись способна восстанавливаться на свету и тем самым обеспечивать достаточный запас ионного железа (Finden et al., 1984).

Против ожидания, на спаде весенней вспышки диатомовых доля мертвых клеток в группе снизилась в среднем до 37%, чему, вероятно, способствовало появление новых доминантов – *Stephanodiscus binderanus*, *S. invisitatus*, *Skeletonema subsalsum*. Интересно и то, что клетки прежних лидеров, оставшиеся в незначительном количестве, в большинстве своем отличались по форме от вегетативных слабой округленностью протопласта, обнаруживаемой только при обработке метиленовым синим. По нашему мнению это были покоящиеся клетки. В летнем планктоне водохранилища в разные годы мы их отмечали у всех представителей родов *Aulacosira* и *Stephanodiscus*. По-видимому, в таком состоянии диатомеи переживают неблагоприятный для них летний период в толще воды, хотя в литературе приводятся данные о том, что покоящимся клеткам все же необходимо пребывание в течение 2-3 месяцев на дне в темноте (Nakura et al., 1992).

Не у всех доминирующих диатомей динамика относительного содержания отмерших клеток совпадала с таковой у группы в целом (рис. 8). Так, наибольший процент отмерших клеток *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis* наблюдался не в максимуме, а на спаде их численности:

Вид	n	Пределы	Среднее
<i>Aulacosira subarctica</i>	7	20-69	46 ± 7
<i>A. granulata</i>	1		25
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	10	15-53	39 ± 3
<i>S. invisitatus</i>	3	0-81	32 ± 25
<i>S. minutulus</i>	8	16-70	38 ± 8
<i>S. binderanus</i>	3	13-41	19 ± 5
<i>Skeletonema subsalsum</i>	3	29-53	36 ± 4

Вид	n	Пределы	Среднее
<i>Fragilaria crotonensis</i>	2	8-100	54 ± 46
<i>Diatoma elongatum</i>	7	33-100	69 ± 16
<i>Asterionella formosa</i>	7	24-92	65 ± 5

Как видно, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* и *Diatoma tenuis* характеризуются повышенным содержанием мертвых клеток – 50-70%. Самое низкое за время наблюдения количество отмерших клеток в среднем 19%, найдено у *Stephanodiscus binderanus*, но это связано скорее всего с тем, что изучение этого вида проводилось лишь осенью.

Вертикальное распределение доли мертвых клеток в группе диатомовых характеризовалось достоверно повышенным значением этого показателя в верхнем слое, особенно по сравнению с придонным, как в отдельные сезонные периоды, так и в целом за вегетационный сезон:

	Весна	Лето	Осень	В среднем
0-2 м	43.5 ± 8.1	44.0 ± 8.9	21.0 ± 7.2	38.3 ± 5.2
8 м	33.4 ± 8.7	43.8 ± 8.8	27.8 ± 8.9	36.1 ± 5.0
16 м	35.0 ± 2.0	20.4 ± 3.6	17.2 ± 3.7	24.7 ± 2.7

Из этого следует, что поверхности дна не достигали в среднем 35% отмерших клеток диатомовых: 54% летом и около 20% весной и осенью.

Доля мертвых клеток у зеленых водорослей была высокой. В среднем за вегетационный сезон в фотическом слое их содержание составило 6% от численности группы, при колебании от 0 до 24% и наиболее часто встречаемых величинах 0-4% (рис. 9в). Одна из возможных причин резкого различия доли отмерших клеток у зеленых и диатомовых водорослей в фотическом слое кроется в неодинаковой скорости их оседания. Диатомовые *Asterionella formosa*, *Diatoma tenuis*, *Nitzschia holsatica*, *Skeletonema subsalsum* и виды из рода *Aulacosira*, создавшие основную массу мертвых клеток, оседают медленнее, чем изученные представители зеленых, в силу повышенных значений отношения *S/V* (0.8-1.4 против 0.5-0.9). Кроме того, указанное отличие может быть обусловлено разной степенью выедания водорослей зоопланктоном, если учесть, что мертвые клетки потребляют наряду с живыми. При этом более мелкие зеленые водоросли потребляются интенсивнее.

В группе зеленых, как и в группе диатомовых водорослей, мини

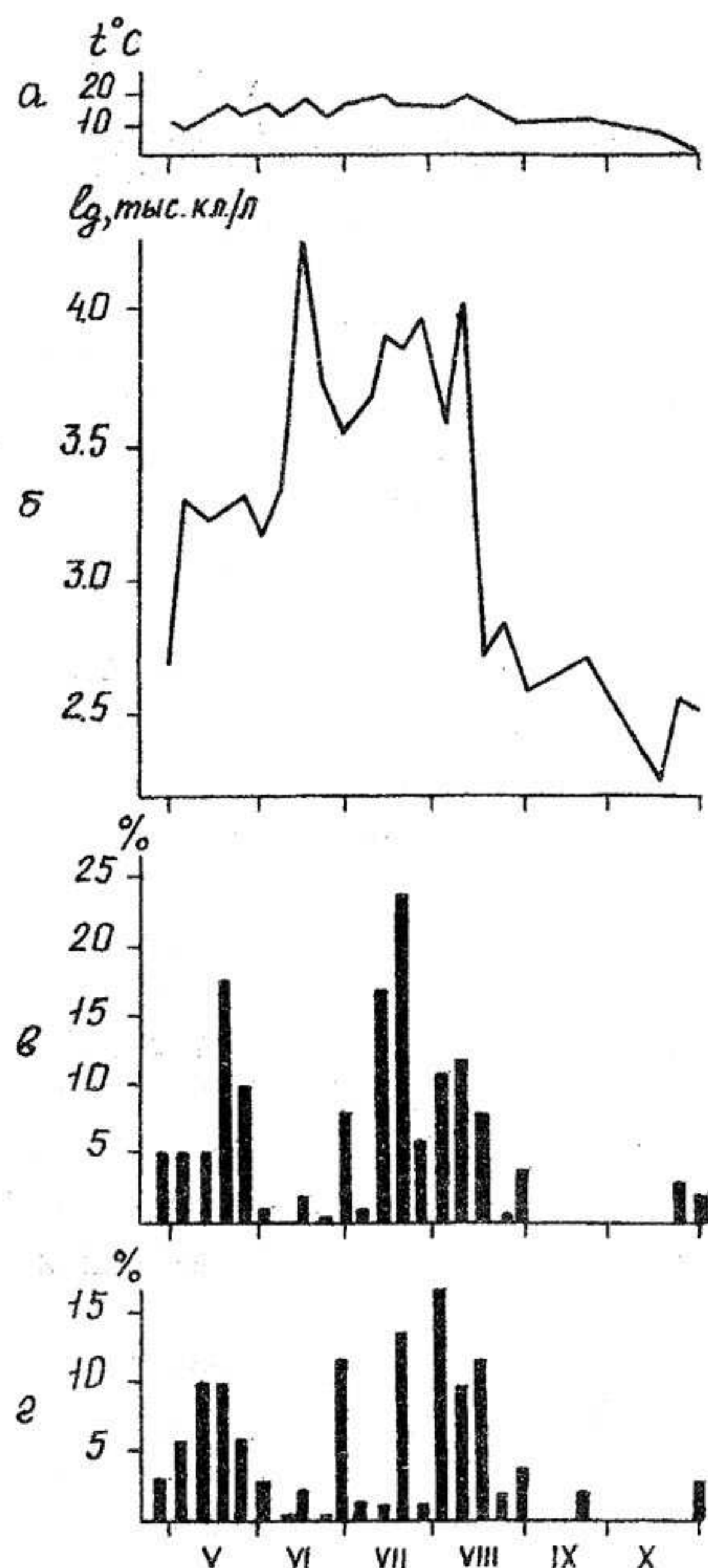


Рис. 9. Сезонная динамика содержания отмерших клеток в группе зеленых водорослей на мелководной станции (1983 г.). а - температура воды; б - lg численности; в - содержание мертвых клеток (%); г - суточная скорость отмирания клеток (%).

мальная доля мертвых клеток (в среднем 4-5%) приурочена к периодам их низкой плотности в начале весны и осенью, а повышенная (более - 10%) - к активной вегетации в июле-августе (рис. 9б, в). Это обусловлено разной интенсивностью отмирания водорослей в течение вегетационного сезона (рис. 9г). Наибольшая скорость отмирания (10-17% от численности группы) отмечена в разгар лета, наименьшая (0-3%) осенью. Из синезеленых был обследован *Microcystis aeruginosa* в ранний период нарастания численности (млн кл./л); доля мертвых клеток у этого вида (% от их суммы с живыми) колебалась от 3 до 25% при средней 16% (1977 г.):

	Численность	% мертвых клеток
4.VII	4.1	21
14.VII	14.7	25
26.VII	36.3	3
8.VIII	59.4	-

Из этих данных видно, что среднее относительное содержание мертвых клеток в популяции *M. aeruginosa* такое же, как и у доминирующих видов диатомовых в период интенсивного увеличения их численности.

Таим образом, в диатомовом по составу фитопланктоне Рыбинского водохранилища содержание отмерших клеток довольно высокое. Оно наиболее велико - в среднем 30% от общей численности водорослей - в фотическом слое глубоководной зоны. Диатомовые и зеленые водоросли резко различаются по содержанию мертвых клеток, которое составляет соответственно 40 и 6% от численности группы. Процентное содержание мертвых клеток в каждой группе меняется по сезонам и связано с изменением ее численности: оно максимально в период массовой вегетации (весна или лето в зависимости от систематического положения группы) и минимально осенью. Доля мертвых клеток в группе диатомовых определяется фазой развития вспышки: максимальное содержание мертвых клеток приурочено к пику численности, минимальное - к периоду интенсивного нарастания. Повышенным содержанием отмерших клеток характеризуются доминирующие виды диатомовых - *Diatoma tenuis*, *Fragilaria crotonensis*, *Skeletonema subsalsum*, *Asterionella formosa*.

Зоопланктон как фактор формирования структуры фитопланктона

Зоопланктон существенно влияет на формирование структуры фитопланктона, однако в природных условиях этот фактор изучен слабо, особенно в количественном отношении (Крюкова, 1989). Для оценки влияния зоопланктона на продукцию сырой биомассы и видовое разнообразие планктонных альгоценозов Рыбинского водохранилища нами была выполнена специальная экспериментальная работа.

В мае-августе 1989 г. в условиях, максимально приближенных к естественным, проведено 5 опытов с природной водой из фотического слоя глубоководной стандартной станции (ст. 1, рис. 1А).

Влияние зоопланктона устанавливали по изменению показателей фитопланктона в отсутствие животных. Крупных (и главных) потребителей водорослей удаляли фильтрацией природной воды через мельничный газ N 38, а от основной массы беспозвоночных освобождались фильтрацией воды через газ N 67 (в таблицах и далее в тексте - соответственно вариант I и вариант II). Контролем служила нефилтрованная природная вода. Контроль и фильтраты (по шесть повторностей в каждом варианте, три из которых предназначались для ана-

лиза зоопланктона) разливали в прозрачные плексигласовые цилиндры объемом 1.4 л, затянутые мембранными фильтрами с диаметром пор около 1 мкм. Цилиндры закрепляли в специальном приспособлении и экспонировали в течение суток на глубине 25 см в прибрежье Волжского плеса в условиях повышенной волновой активности, необходимой для встряхивания содержимого сосудов. Анализ зоопланктона выполнен И.К. Ривьер, которой автор искренне благодарен.

Фильтрация несколько изменяла исходное соотношение основных групп водорослей. Как видно из приведенных ниже данных (средние из 5 опытов), после удаления крупных потребителей (вариант I) существенно снижалось относительное содержание (% от общей биомассы) синезеленых, а в результате полного удаления зоопланктона (вариант II) – еще и зеленых:

	Диатомовые	Синезеленые	Зеленые
Контроль	72	12	12
Вариант I	74	7.1	12
Вариант II	80	4.7	6

Заметим, что полное удаление зоопланктона было необходимо только весной в мае, когда в его составе господствовали коловратки, а в составе альгоценозов – мелкая одноклеточная диатомея *Stephanodiscus hantzschii* со средним диаметром 14 и высотой створки 12 мкм.

Суточную продукцию биомассы фитопланктона, основных его групп и отдельных видов рассчитывали по приросту сырой массы и концентрации хлорофилла "а". Поскольку биомасса и концентрация пигмента в контроле и фильтрованной воде несколько различались, продукцию выражали в % от исходных значений этих показателей. Биомассу определяли общепринятым счетно-объемным методом, учитывая около 400 клеток всех встреченных водорослей, а конкретных видов – 100 клеток. Средние величины рассчитывали для повторностей, различающихся не более чем на 25%. Пигменты анализировали стандартным спектрофотометрическим методом с расчетом концентраций по формулам Джефри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975). Видовое разнообразие фитопланктона оценивали с помощью индекса Маргалефа (Одум, 1975).

В нефильтованной воде исходная величина биомассы фитопланктона в период наблюдения составляла 1.6–12.8 мг/л, а концентрации хлорофилла "а" – 7.1–21.7 мкг/л. Основной вклад в биомассу водорослей (63–98% от общей), за исключением первой декады июля, вно-

сили диатомовые (табл. 20). В составе фитоценозов в течение всего периода наблюдения доминировали (более 10% от общей массы) в основном крупные формы диатомей – *Stephanodiscus binderanus*, *Aulacosira granulata*, *A. islandica*, *Skeletonema potamos*. Лишь в мае-июле в состав доминантов входили синезеленая *Microcystis aeruginosa* и мелкоклеточная диатомея *Stephanodiscus hantzschii*, составившая около 90% общей биомассы.

Т а б л и ц а 20

Биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла "а" в нефильтованной воде в разные сроки наблюдений. 1989 г.

Дата	Температура воды, °С	Биомасса				Хлорофилл
		общая, мг/л	% от общей			"а", мкг/л
			диато- мовые	сине- зеленые	зеленые	
15. V	13.4	12.8	98	-	1	21.7
12. VI	19.4	5.6	80	13	7	11.9
10. VII	19.8	1.6	26	25	42	7.1
24. VII	20.0	1.6	63	14	5	10.4
14. VIII	19.8	4.3	94	0.4	6	9.6

Облик зоопланктона весной определяли коловратки, в основном *Brachionus calyciflorus* Pall., летом – ветвистоусые и веслоногие рачки *Daphnia cucullata* G. Sars., *D. longispina* Müll., *Bosmina coregoni* (Baird.), *Chydorus sphaericus* (Müll.), *Limnoscidea frontosa*, *Mesocyclops leucarti* Claus., *M. oithonoides* G. Sars., *Eudiaptomus gracilis* (G. Sars.).

Результаты опытов (табл. 21) выявили неоднозначную зависимость продукции биомассы фитопланктона от присутствия зоопланктона, главным образом, от макрозоопланктона. В варианте I, за исключением разгара лета (июль) продукция биомассы фитопланктона в среднем снизилась в 3 раза по сравнению с контролем. Это указывает на положительное влияние макрозоопланктона на водоросли в водоеме. К макрозоопланктону, кроме рачков, вероятно следует отнести крупных простейших, не учитываемых в настоящих экспериментах.

Т а б л и ц а 21

Продукция сырой биомассы отдельных видов водорослей (% от исходной (1) и вклад вида в биомассу группы (2) и общую биомассу (3) в исходной и фильтрованной воде

Виды водорослей	Показатели биомассы								
	контроль			вариант I			вариант II		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Май									
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	29	88	87	12	83	81	84	84	83
<i>Diatoma tenuis</i>	681	2.4	2.3	282	1.6	1.5	180	4	4
<i>Nitzschia acicularis</i>	36	0.3	0.3	780	0.03	0.02	680	0.05	0.05
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	237	13	0.1	867	34	0.1	-	-	-
Июнь									
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	34	60	48	(-)	70	58	-	-	-
<i>Aulacosira granulata</i>	192	12	10	20	16	13	-	-	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	(-)	11	0.8	(-)	11	0.9	-	-	-
Начало июля									
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	727	34	9	448	30	13	-	-	-
<i>Skeletonema potamos</i>	285	29	8	200	29	13	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i>	(-)	51	3	325	16	2	-	-	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	150	15	6	710	11	5	-	-	-
Конец июля									
<i>Aulacosira granulata</i>	101	40	26	400	36	25	-	-	-
<i>Skeletonema potamos</i>	465	30	19	1049	29	20	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i>	16	35	5	65	69	7	-	-	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	343	8.5	0.4	644	14	0.9	-	-	-
Август									
<i>Aulacosira islandica</i>	108	71	66	2.4	74	72	-	-	-
<i>Aulacosira granulata</i>	66	25	23	(-)	25	24	-	-	-
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	93	6	0.3	50	2	0.03	-	-	-

В этом убеждают данные майского опыта, когда возможно, из-за недостатка кислорода рачки в контроле погибли, но продукция биомассы в нем все же была выше, чем в варианте I. В майском планктоне Волжского плеса присутствуют инфузории *Stokesia vernalis* (Wang.)

Wenzich, *Bursella spumosa* Schmidt, *Paradileptus elephantinus* Svec., достигающие 120-240 мкм (Мамаева, 1979). В июле установлен отрицательный эффект - в варианте I продукция биомассы водорослей была в среднем за месяц в 2.8 раза выше, чем в контроле. Как выяснилось, влияние крупного зоопланктона распространяется на все основные группы фитопланктона. Однако сезонная динамика влияния макрозоопланктона на продукцию всего альгоценоза определяется только влиянием на диатомовые (табл. 22). Положительный эффект макрозоопланктона на продукцию диатомовых в мае-июне может быть обусловлен потребностью водорослей в фосфоре (Елизарова, Королева, 1990), а в августе - в усвояемом железе (Елизарова, 1989а). Как известно, зоопланктон является для водорослей дополнительным источником фосфора (Никулина, Гутельмахер, 1979) и доступного железа (Brabrandt et al., 1984; Frey, Small, 1979).

Т а б л и ц а 22

Продукция сырой биомассы фитопланктона (%) и концентрации Хл "а" (мкг/л, в скобках) в контроле разных вариантах опыта

Объект, вариант опыта	Дата				
	16.V	13.VI	11.VII	25.VII	15.VIII
Фитопланктон					
контроль	40 (45)	30 (37)	166 (135)	184 (67)	82
вариант I	15 (24)	12 (46)	367 (153)	619 (91)	24 (18)
вариант II	96 (29)	1 (42)	287 (92)	151 (101)	146 (22)
Диатомовые					
контроль	40	34	531	254	82
вариант I	14	8	420	687	22
вариант II	(-)	303	181	135	-
Синезеленые					
контроль	55	23	32	721	-
вариант I	156	356	210	654	-
Зеленые					
контроль	44	34	61	261	123
вариант I	418	4	271	661	184
вариант II	-	187	427	360	850

Влияние макрозоопланктона на продукцию синезеленых и зеленых чаще отчетливо отрицательное: практически во всех опытах прирост биомассы (%) в варианте I был выше, чем в контроле. Положительное воздействие крупных животных на продукцию зеленых, отмеченное в июне, наиболее вероятно связано с острой потребностью этих водорослей в добавке фосфора (Елизарова, Королева, 1990). Отсутствие видимого воздействия на синезеленые в августе можно объяснить их малочисленностью (табл. 20).

Интересно, что отрицательное влияния крупноразмерного зоопланктона проявляется в наибольшей степени в отношении синезеленых водорослей. Так, в среднем в июне-июле в варианте I продукция биомассы синезеленых увеличилась в 8.3 раза по сравнению с контролем, зеленых (май, июль и август) – в 4.5, а диатомовых в конце июля в – 2.7 раза.

Макрозоопланктон влияет на продукцию биомассы всех доминирующих видов (табл. 21). Но влияние на одни виды (*Stephanodiscus hantzschii*) имеет постоянный характер, а на другие (*Aulacosira granulata* и *Skeletonema potamos*) меняется по знаку на протяжении вегетационного периода. Продукция *A. granulata* в варианте I в июне и августе была ниже, чем в контроле, а в конце июля – выше. Последнее скорее всего связано с отсутствием пресса веслоногих рачков, некоторые представители которых способны разбивать длинные нити этих водорослей (Щербак, Жданова, 1985). Характер реакции *Skeletonema potamos* на устранение макрозоопланктона меняется даже в течение одного месяца.

Увеличение продукции *Microcystis aeruginosa* в варианте I и ее убыль до отрицательной величины в контроле свидетельствуют о выедании этого токсичного вида на клеточной стадии существования популяции. Удивителен также позитивный ответ анабенового комплекса, слагавшего практически всю биомассу синезеленых в июне (табл. 22). Из-за макроскопических размеров, "неудобной" формы и выделения отпугивающих экзометаболитов анабены являются непригодной пищей для большинства ракообразных. Однако все же известны случаи потребления обрывков их нитей рачками (Семенова, 1974; Садчиков, 1980; James, Forsyth, 1990; Ostrofsky et al., 1983), коловратками (Starkweather, 1981) и крупными инфузориями, в том числе *Nassula aurea* (Canter et al., 1990), которая присутствует в летнем планктоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища (Мамаева, 1979). Ширина трихомов анабены в исходной воде составляла 6–11 мкм, что не должно препятствовать захвату животными коротких нитей. Заме-

тим, что развитие водорослей, использующих атмосферный азот (в том числе анабены) может подавляться зоопланктоном и опосредованно, за счет выделяемого аммония, который угнетает азотфиксацию (Burns, 1987).

Реакция доминирующих видов водорослей и всего фитопланктонного сообщества на удаление макрозоопланктона была одинаковой. Это означает, что суммарный эффект, оказываемый животными на альгоценозы, определяется именно доминантами. Реакция сопутствующих видов может быть и иной. Например, в мае продукция *Diatoma tenuis*, как и монодоминанта *Stephanodiscus hantzschii* в варианте I снизилась, а *Nitzschia acicularis* – увеличилась. Влияние макрозоопланктона на продукцию *Scenedesmus quadricauda*, судя по ее почти постоянно существенному преобладанию в фильтрованной воде отрицательно (табл. 21).

Мелкоразмерный коловраточный зоопланктон, господствующий в водохранилище в мае, негативно и в равной мере влияет на продукцию сырой биомассы как всего альгоценоза, так и группы диатомовых: в обоих случаях в варианте II она была в 2.4 раза выше, чем в контроле (табл. 22). Биомассу водорослей в этот период на 87% слагала мелкая диатомея *Stephanodiscus hantzschii*, которая вероятно активно потреблялась зоопланктоном. Прирост ее биомассы в варианте II был почти втрое выше, чем в контроле. В то же время коловратки усиливали положительное влияние макрозоопланктона на крупную диатомею *Diatoma tenuis* (табл. 21). Усиление микрозоопланктоном положительного воздействия макрозоопланктона на продукцию группы диатомовых, а также фитопланктона в целом отмечалось и в июне. При этом одновременно было выявлено негативное влияние животных на продукцию зеленых водорослей, которое сохранялось и в дальнейшем (табл. 22).

Характер изменения продукции фитопланктона под прессом зоопланктона, выявленный по приросту биомассы, как правило, не совпадает с характером, установленным по приросту концентрации хлорофилла "а" (табл. 14). Так, в мае в варианте II прирост пигмента был ниже, чем в контроле, а биомассы – выше. Во всех летних опытах, наоборот, в вариантах опыта прирост пигмента оказался выше, чем в контроле, а биомассы – ниже. Дело в том, что содержание хлорофилла "а", в первую очередь – функциональный показатель, связанный с физиологическим состоянием фитопланктона, и изменение последнего может вызвать непропорциональный реальному урожаю прирост пигмента. На содержание хлорофилла влияет также качест-

венный состав альгоценоза. В мае в варианте II обнаружались симптомы явного ухудшения состояния водорослей к концу эксперимента. Это выразилось в увеличении отношения хлорофилл "с"/ хлорофилл "а" (хл/с) в 1.8 раза и снижение содержания хлорофилла "а" в расчете на клетку (хл/кл, мкг $\times 10^{-6}$) в 2.5 раза, тогда как в контроле эти показатели не изменились:

		Контроль	Вариант I	Вариант II
Хл "с"/Хл "а"	15.V	0.11	0.11	0.12
	16.V	0.10	0.18	0.22
Хл "а"/кл	15.V	2.4	1.5	2.7
	16.V	2.1	1.6	1.1

Во всех летних опытах через сутки возросло относительное содержание (% от общей биомассы) богатых хлорофиллом зеленых водорослей, тогда как в контроле оно увеличилось не намного, а в августе даже снизилось:

	Контроль	Вариант I	Вариант II
12.VI	7.1	8.6	4.8
13.VI	8.0	12.2	16.0
24.VII	5.0	6.5	3.9
25.VII	6.4	7.7	7.9
14.VIII	5.6	1.5	1.1
15.VIII	2.5	4.0	3.9

Зоопланктон влияет и на видовое разнообразие фитопланктона — оно становится беднее. Об этом свидетельствует более существенное, чем в контроле, повышение индекса Маргалефа в вариантах опыта. В среднем индекс Маргалефа увеличился на 9.9% в контроле (начало июля — август), на 17.3% в варианте I (июнь, начало июля — август), на 16.5% в варианте II (май-август).

Роль зоопланктона в формировании видового разнообразия фитопланктона меняется в сезонном аспекте. Май и конец июля выделяются исключительным влиянием микрозоопланктона, начало июля — преобладающим его воздействием: индекс Маргалефа увеличился на 17.9% в варианте II против 8 и 6.2% соответственно в контроле и варианте I. В августе отмечается пресс преимущественно макрозоопланктона, и индекс Маргалефа увеличивается на 40% в варианте I, а в контроле и варианте II на 11.8 и 46.3%:

	Контроль	Вариант I	Вариант II
15.V	4.07	4.51	4.61
16.V	4.06	4.41	4.87
12.VI	5.08	4.43	4.54
13.VI	4.34	4.68	5.02
10.VII	5.12	4.98	4.03
11.VII	5.53	5.29	4.75
24.VII	4.73	4.28	4.00
25.VII	4.37	3.64	4.09
14.VIII	2.53	2.37	2.44
15.VIII	2.83	3.32	3.57

Влияние микрозоопланктона распространялось преимущественно на зеленые и диатомовые водоросли, особенно летом. Судя по приведенным ниже данным, в варианте II число видов в этих группах через сутки заметно возросло, причем, у зеленых в июле в 2, а у диатомовых в августе почти в 3 раза:

	Зеленые	Диатомовые	Синезеленые
12.VI	14	7	5
13.VI	18	9	6
10.VII	11	11	7
11.VII	22	12	7
14.VIII	9	4	2
15.VIII	14	11	3

Число видов синезеленых в варианте II в летних опытах в среднем увеличилось в 1.2 раза, число зеленых в 1.6, диатомовых в 1.7 раза. При этом состав диатомей пополнился мелкими одноклеточными видами *Stephanodiscus hantzschii*, *S. triporus*, *S. agassizensis*, *Nitzschia palea*.

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующее заключение. На продукцию сырой биомассы планктонных альгоценозов постоянно и существенно влияет макрозоопланктон, а в период биологической весны (май-июнь) — еще и микрозоопланктон. Эффект воздействия крупноразмерных зоопланктеров обычно положительный: при их удалении продукция биомассы фитопланктона снижается в среднем на 67%. В разгар лета (июль) эффект макрозоопланктона отрицательный, в отсутствие животных происходит повышение продукции на 65%. Таким же образом крупноразмерный зоопланктон влияет и на

продукцию биомассы диатомовых, которая - в среднем снижается на 71%, при удалении животных, а в июле повышается на 29%. Зависимость от макрозоопланктона продукции биомассы синезеленых и зеленых водорослей чаще отрицательно - его изъятие повышает продукцию в среднем на 48 и 66% соответственно. Мелкоразмерный зоопланктон существенно обедняет видовое разнообразие фитопланктона за счет преимущественного потребления мелких форм зеленых и диатомовых водорослей.

Г л а в а 4

СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА¹

Гидростроительство на крупных реках сильно изменило условия обитания гидробионтов и облик их сообществ. В отечественной литературе распространено мнение, что после образования искусственного водоема биоценоз проходит поэтапно определенные фазы развития, которое завершается стадией стабилизации (Шаларь, 1972; Кузьмин, 1974; Водохранилища мира, 1979). Однако если исходить из уже сложившегося понимания экологической сукцессии как развитие (эволюция) экосистемы, то применительно к водным экосистемам оно намного шире (Margalef, 1968), чем первоначально выработанное в геоботанике. В фундаментальной экологии принято, что естественные водоемы в ходе своего развития поэтапно проходят стадии от олиготрофии до эвтрофии, что сопровождается последовательной сменой сообществ, накоплением органического вещества и заканчивается постепенным их зарастанием и умиранием (Одум, 1986). Водные экосистемы (в отличие от наземных) отличаются большей степенью "открытости", и изменения, происходящие в них, обусловлены прежде всего влиянием внешних факторов (Несис, 1977). В последнее время к воздействию естественных природных процессов все больше примешиваются факторы, порожденные человеческой хозяйственной деятельностью. При сложном взаимодействии аутогенной и аллогенной сукцессий в искусственных водоемах (Одум, 1986) отделить их друг от друга практически невозможно. В водохранилищах уже в начальной стадии их образования стартовые условия формирования биоценозов определяются внешними воздействиями и, прежде всего, антропогенными. Эти условия, а именно поступление и интенсивное разложение органических и минеральных веществ, уже в первые годы наполнения вызывают "трофический взрыв" - увеличение продуктивности и разнообразия фитопланктона (Одум, 1986), длящийся в зависимости от конкретных условий от нескольких до десятка лет. И в дальнейшем в

¹Глава написана Л. Г. Корневой

водохранилище, образованном и управляемом человеком, сукцессионные процессы определяются в большей мере влиянием внешних возмущений, особенно если оно расположено в изменчивой среде умеренной зоны, как например Рыбинское водохранилище. Поэтому при аллогенной сукцессии стадия стабилизации биоценозов в водохранилищах представляется достаточно условной.

Со времени образования (1941 г.) Рыбинского водохранилища до первых подробных сведений о его фитопланктоне (Рыбинское водохранилище..., 1972) прошло 12 лет. Регулярные наблюдения начаты в 1954 г. сотрудниками Биологической станции "Борок" и продолжают альгологами организованного позднее на базе этой биостанции Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. С 50-х до середины 70-х годов данные собирались и обрабатывались под руководством К.А. Гусевой, далее (с 1976 г.) – Г.В. Кузьминым, который участвовал в работах, начиная уже с конца 60-х годов. В 1978–1981 (частично в 1982 г.) сбор и обработка материалов осуществлялась Л.Г. Корневой, а с 1982 г. и в настоящее время – И.В. Митропольской.

Развитие фитопланктона в 1954 – 1981 гг.

Сбор материала в основном осуществлялся на 6-ти станциях, расположенных в центральном (Главном) и Волжском плесах водохранилища (рис. 1), с интервалом в 2 недели¹. В отдельные годы (1956, 1957, 1959, 1960–1963, 1972, 1975) из стандартной сетки станций исключали ст. 1, расположенную напротив бывшего с. Коприно. К обсуждению привлечены также данные, собранные в 1982 г. на 2-х станциях Шекснинского плеса: ст. 28 в устье р. Суды и ст. 30 напротив п. Любец, в обработке которых принимала участие студентка Казанского Государственного университета Н.П. Захарова. Отбор проб проводили последовательно из каждого метрового слоя воды, сливая их затем в равных количествах в одну интегральную, за исключением 1958, 1978, 1981 гг. В 1958 г. фитопланктон отбирали из слоя 0–1 м, в 1978 и 1981 гг. – из слоя 0–2 м. Концентрацию фитопланктона осуществляли методом прямой фильтрации (Гусева, 1956;

¹ Автор выражает глубокую признательность всем участникам рейсов и особенно А.Л. Ильинскому, участвовавшему в первичном анализе проб фитопланктона.

Методика изучения..., 1975). Анализ проб проводили путем прямого микроскопирования с учетом таксономической принадлежности водорослей (см. главу 2), их линейных и объемных размеров и подсчетом числа клеток. Биомассу водорослей определяли обычным счетно-объемным методом (Методика изучения..., 1975; Корнева, 1993). Для оценки ценотического разнообразия фитопланктона использовали индекс Шеннона-Уивера: $H = - \sum P_i \log P_i$, где P_i – отношение численности или биомассы i -ого вида к суммарной численности или биомассе сообщества, для выровненности сообществ – индекс Пielу: $E = H / \log n$, где n – число видов, для степени доминирования – индекс Симпсона: $S = (\sum P_i^2)^{-1}$ (Одум, 1975; Песенко, 1982), для оценки сапробности вод – индекс Пантле-Букка в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973). Данные по сапробности вод Главного плеса за 1954–1973 гг. взяты из литературы (Кузьмин и др., 1978). Для выявления трендов, характера изменения многолетних показателей фитопланктона и их связи с факторами среды (см. также главу 1) использовали регрессионный анализ и среднее сглаживание. Последнее осуществляли в статистических пакетах "Statgraf" и "Mesosaur" с использованием персонального компьютера IBM PC.

Сезонная периодичность фитопланктона открытой части Рыбинского водохранилища неоднократно обсуждалась в литературе (Гусева, 1956; Рыбинское водохранилище..., 1972; Кузьмин, Елизарова, 1967; Балонов, 1975; Башкатова, 1976; Кузьмин, 1976; Елизарова, 1985; Корнева, 1983, 1988, 1989; Митропольская, 1987, 1992). Показано, что в сезонной динамике биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища можно выделить четыре стадии (рис. 10). Весенний подъем биомассы обусловлен развитием диатомовых водорослей, летний – диатомовых и синезеленых. Между весенним и летним подъемами биомассы, как правило, наблюдалась летняя депрессия – "фаза чистой воды", которая прослеживается во многих стратифицированных мезотрофных и эвтрофных озерах Европы (Sommer et al., 1986). Осенний пик выражен не всегда и обычно связан с обильной вегетацией диатомовых. Однако осенью чаще наблюдалось плавное снижение биомассы из-за спада развития летних форм диатомовых и синезеленых водорослей. Максимальная биомасса обычно наблюдалась весной (май, июнь) и колебалась от 4.5 до 30 г/м³. В отдельные годы (1964, 1969, 1973, 1976, 1979) осенний пик равен весеннему. В начале 80-х годов летний максимум достигал или несколько превышал величины весеннего за счет более интенсивного развития синезеленых водорослей (Корнева, 1988; Митропольская, 1987, 1992). Начиная с

1974 г., в весенне-летний период заметно увеличилось обилие криптононад, которые стали постоянным компонентом фитопланктона Рыбинского водохранилища, достигая до 20 % от средневегетационной биомассы (в 1977 г.).

Рассматривая сукцессию фитопланктона в традиционном (геоботаническом) смысле как постепенное изменение (необратимое, реже обратимое) состава фитоценоза (Миркин и др., 1989), ее анализ мы проводили, основываясь на изменениях состава таксонов, доминирующих в сообществах планктонных водорослей. Как видно из табл. 15, в лидирующих комплексах фитопланктона на протяжении всего периода исследования преобладали диатомовые водоросли (свыше 30 таксонов рангом ниже рода), синезеленые и зеленые (около 20 таксонов в каждой группе). Из других систематических отделов водорослей в составе доминантов отмечались лишь единичные виды. В целом о точном количестве доминирующих видов в фитопланктоне Рыбинского водохранилища следует говорить с определенной долей осторожности, поскольку идентификация таксонов проводилась в отдельные годы разными специалистами, т.е. в их определении имеется некоторый элемент субъективизма. Кроме того, использование методов электронной микроскопии с 70-х годов значительно повлияло на изменение таксономической принадлежности многих диатомовых водорослей (см. главу 2).

При разделении доминирующих комплексов ориентировались на календарные сроки сезонных подъемов биомассы – весна, лето, осень (табл. 23). При этом виды, преобладающие в период летнего минимума, относили к летней стадии развития, поскольку в это время присутствие на отдельных станциях летних форм фитопланктона было уже значительным.

Наибольшим своеобразием состава доминантов отличались весенние комплексы фитопланктона. Наиболее характерными для них на протяжении всего периода исследований были *Aulacosira islandica*, *A. italica*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus agassizensis*. В 1960 г. к ним присоединились *Stephanodiscus binderanus*, в 1963 г. – *Diatoma tenuis* (Syn.: *D. elongatum* (Lyngb.) Ag.). В 1965 г. появились *Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus* и *Stephanodiscus* sp. как постоянный компонент доминирующего комплекса альгоценоза

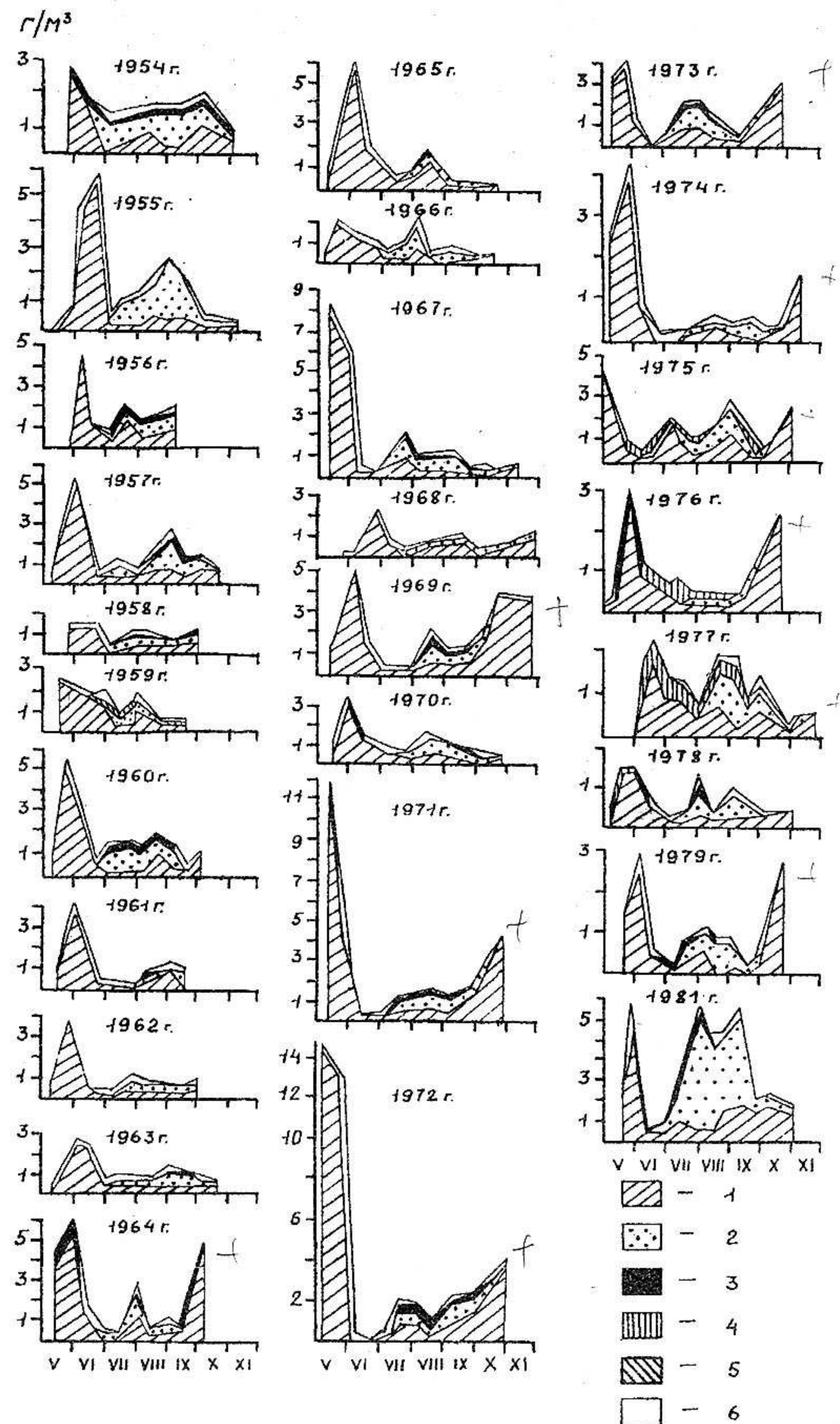


Рис. 10. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в 1954–1981 гг. 1–диатомовые, 2– синезеленые, 3 – зеленые, 4 – криптофитовые, 5 – динофитовые, 6– прочие.

Сезонные изменения состава доминирующих (более 10% от биомассы) таксонов в Рыбинском водохранилище в 1954-1981 гг.

Весна	Лето	Осень
1	2	3

1954 г.

Aulacosira islandica, *Asterionella formosa*, *Diatoma tenuis*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Cy-matopleura solea*, *Pediastrum boryanum* var. *cornutum*, *Peridinium* sp., *Glenodinium* sp., *Mallomonas* sp.

Aphanizomenon flos-aquae, *Microcystis aeruginosa*, *M. viridis*, *M. wessenbergii*, *Anabaena shermetievi*, *Anabaena* sp., *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Mougeotia* sp., *Peridinium* sp., *Pediastrum duplex*

1955 г.

Aulacosira islandica, *A. ambigua*, *A. granulata*, *Stephanodiscus agassizensis*, *S. hantzschii*, *Asterionella formosa*, *Peridinium* sp.

Aulacosira islandica, *A. granulata*, *A. italica*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Asterionella formosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. wessenbergii*, *Microcystis* sp., *Gomphosphaeria naegeliana*, *Anabaena* sp. sp.

Aulacosira islandica, *Stephanodiscus agassizensis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis* sp., *Gomphosphaeria naegeliana*, *Coccolithus microporum*, *Pediastrum tetras*

1956 г.

Aulacosira islandica, *A. italica*, *A. distans*, *A. granulata*, *Stephanodiscus agassizensis*, *S. hantzschii*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus* sp., *Asterionella formosa*, *Peridinium* sp.

Aulacosira islandica, *A. italica*, *discus agassizensis*, *S. hantzschii*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis* sp., *Anabaena* sp., *Mougeotia elegantula*, *Peridinium* sp., *Glenodinium* sp.

1957 г.

Aulacosira islandica, *A. italica*, *A. subarctica*, *Stephanodiscus agassizensis*, *S. binderanus*, *Asterionella formosa*, *Peridinium* sp.

Aulacosira islandica, *A. italica*, *A. subarctica*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. viridis*, *Gomphosphaeria naegeliana*, *Anabaena scheremetievi*, *Anabaena* sp., *Pandorina morum*, *Pediastrum duplex*, *Eudorina elegans*, *Triptonema* sp., *Glenodinium gymnodinium*, *Glenodinium* sp., *Peridinium* sp.

1958 г.

Aulacosira islandica, *Stephanodiscus binderanus*, *S. agassizensis*, *Asterionella formosa*, *Anabaena* sp.

Aulacosira islandica, *Stephanodiscus binderanus*, *S. agassizensis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. viridis*, *Gomphosphaeria naegeliana*, *Pediastrum boryanum*, *Mougeotia elegantula*

Aulacosira islandica, *Stephanodiscus binderanus*, *S. agassizensis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. viridis*, *Gomphosphaeria naegeliana*, *Pediastrum boryanum*, *Mougeotia elegantula*

1	2	3
baena scheremetievi, Glenodinium sp.	Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii, Anabaena scheremetievi, Glenodinium gymnodinium, Trachelomonas volvocina 1959 г.	Microcystis aeruginosa, Ahanot- hece clathrata, Tribonema sp., Mougeotia sp.
Aulacosira islandica, A. itali- ca*, A. subarctica, A. distans*, Melosira varians, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Synedra ulna, Tabellaria fenestrata, Os- cillatoria sp., Chlamydomonas sp., неидентифицированные зеле- ные	Aulacosira islandica, A. itali- ca, Stephanodiscus agassizen- sis, Fragilaria crotonensis, Aphanizomenon flos-aquae, Mic- rocystis aeruginosa, M. viri- dis, M. wesenbergii, Oscillato- ria sp., Anabaena sp., Peridi- nium sp., Glenodinium sp., Cryptomonas sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Oscil- latoria sp., Aulacosira islandi- ca, A. distans, Stephanodiscus agassizensis, Fragilaria croto- nensis, Pediatrum boryanum, Mo- ugeotia elegantula, Peridinium sp.
Aulacosira islandica, Stephano- discus agassizensis, S. hant- zschii, Asterionella formosa, Cymatopleura solea, Pediatrum boryanum, Peridinium sp.	1960 г. Aphanizomenon flos-aquae, Mic- rocystis aeruginosa, M. wesen- bergii, M. viridis, Microcystis sp., Lyngbya limnetica, Anabae- na scheremetievi, Aulacosira islandica, A. italica*, Stephe- nodiscus binderanus, S. agassi-	Aphanizomenon flos-aquae, Micro- cystis aeruginosa, M. wesenber- gii, M. viridis, Microcystis sp., Lyngbya limnetica, Aulacosira islandica, A. italica, Stephano- discus agassizensis, Coelastrum microporum, Binuclearia sp., Pe-
	zensis, Mougeotia elegantula, Chlamydomonas sp., Peridinium sp., Glenodinium sp. 1961 г.	ridinium sp.
Aulacosira islandica, A. itali- ca*, A. ambigua, Stephanodiscus agassizensis, Stephanodiscus sp., Asterionella formosa, Cyma- topleura solea, Diatoma tenuis, Trochiscia granulata, Peridinium sp., Anabaena sp.	Microcystis aeruginosa, M. viri- dis, M. wesenbergii, Aulacosira islandica, A. italica, A. gra- nulata, Stephanodiscus binde- ranus, Oocystis borgei, Kirch- neriella subcapitata, 1962 г.	Aphanizomenon flos-aquae, Micro- cystis sp., Gloeocapsa limneti- ca, Aulacosira islandica, A. italica, A. granulata, Stephano- discus binderanus, S. agassizen- sis, Mougeotia elegantula, неи- дентифицированные зеленые, Cryp- tomonas sp.
Aulacosira islandica, A. itali- ca*, A. distans*, A. ambigua, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Asterionella for- mosa, Fragilaria crotonensis, Cymatopleura solea, Peridinium sp., Cryptomonas sp., Pediatrum boryanum, Aphanizomenon flos - aquae	Aphanizomenon flos-aquae, Mic- rocystis wesenbergii, Microcys- tis sp., Anabaena scheremetie- vi, Anabaena sp., неидентифици- рованные синезеленые, Tribonema sp., Aulacosira islandica, A. italica, A. subarctica, Stephe- nodiscus binderanus, S. agassi- zensis, Sceletonema subsalsum, Pandorina morum 1963 г.	Aphanizomenon flos-aquae, Micro- cystis viridis, Aulacosira is- landica, A. italica, Stephano- discus binderanus, S. agassizen- sis, Mougeotia elegantula
Aulacosira islandica, A. itali- ca*, A. subarctica, A. ambigua, Stephanodiscus binderanus,	1963 г. Aphanizomenon flos-aquae, Mic- rocystis aeruginosa, M. wesen- bergii, M. viridis, Aphanothece	Aphanizomenon flos-aquae, Micro- cystis aeruginosa, Aulacosira islandica, A. italica, Stephano-

1	2	3
S. agassizensis, S. hantzschii, Asteritoma tenuis, Fragilaria sp., Aphanizomenon flos-aquae, Trochiscia granulata, Coelastrum microporum, Golenkinia radiata Chod., Chlamydomonas sp., Oocystis marssonii, Pediatrum duplex, Peridinium sp., Ceratium hirundinella	clathrata, Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus agassizensis, S. binderanus, Tabellaria fenestrata, Fragilaria crotonensis, Trochiscia granulata, Pandorina morum, Pediatrum boryanum, Golenkinia radiata, Tribonema sp., Peridinium sp.	discus binderanus, S. agassizensis
Aulacosira islandica, A. italica*, Stephanodiscus agassizensis, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Peridinium sp., неидентифицированные зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, M. wesenbergii, неидентифицированные синезеленые, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, A. italica, Stephanodiscus agassizensis, S. binderanus, Cymatopleura solea, Pandorina morum, Coenocystis planctonica, Mougeotia elegantula, Peridinium sp., Mallomonas sp.	Aphanizomenon flos-aquae, M. wesenbergii, M. viridis, неидентифицированные синезеленые, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis
	1964 г.	
Aulacosira islandica, A. italica*, Stephanodiscus agassizensis, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Peridinium sp., неидентифицированные зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, M. wesenbergii, неидентифицированные синезеленые, Aulacosira islandica, Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus agassizensis, S. binderanus, Cymatopleura solea, Pandorina morum, Coenocystis planctonica, Mougeotia elegantula, Peridinium sp., Mallomonas sp.	
	1965 г.	
Aulacosira islandica, A. italica*, A. ambigua, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Diatoma tenuis, Asterionella formosa, Surirella sp., Cymatopleura elliptica var. hibernica, Mallomonas sp., неидентифицированные золотистые и зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii, M. viridis, Anabaena lemmermannii, Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, S. agassizensis, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Fragilaria crotonensis, Cymatopleura solea, Surirella sp., Pediatrum boryanum, P. duplex, Oocystis borgei, неидентифицированные зеленые, Peridinium sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, Stephanodiscus binderanus, Surirella capronii Breb., Nitzschia vermicularis Pandorina morum, Cosmarium sp.
	1966 г.	
Aulacosira islandica, A. italica*, A. subarctica, A. granulata, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Stephanodiscus sp., Fragilaria sp., Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Peridinium sp., Chlamydomonas sp., Microcystis viridis	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, M. wesenbergii, Anabaena scheremetievi, A. spiroides, Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Fragilaria sp., Tabellaria fenestrata, Pandorina morum, Pediatrum boryanum, Coenochloris pyrenoidosa, Mougeotia elegantula, Chlamydomonas sp., неидентифицированные зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis viridis, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Stephanodiscus sp., Aulacosira islandica, A. italica

1	2	3
	1967 г.	
Aulacosira islandica, A. italica*, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Surirella splendida, Peridinium sp., Microcystis viridis, Chlamydomonas sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, M. wessenbergii, Anabaena spiroides, Anabaena sp., Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Asterionella formosa, Fragilaria crotonensis, Fragilaria sp., Surirella splendida, Pediatrum duplex, Coelastrum microporum, Mougeotia elegantula, неидентифицированные зеленые, Cryptomonas sp. sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Peridinium sp.
	1968 г.	
Aulacosira islandica, A. italica*, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Surirella splendida, Navicula exigua, Gomphonema sp., Pinnularia sp., Microcystis aeruginosa, M. viridis, Peridinium sp., Cryptomonas sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, M. wessenbergii, Anabaena sp., Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Asterionella formosa, Tabellaria fenestrata, Sceletonema subsalsum, Surirella splendida, Pediatrum duplex, Coelastrum microporum, Mougeotia elegantula, Chlamydomonas sp., Peridinium sp., Cryptomonas sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, Microcystis sp., Aphanothece clathrata, Aulacosira islandica, A. distans, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Sceletonema subsalsum, Pediatrum bopyanum, Eudorina elegans, Mougeotia sp., неидентифицированные зеленые, Tribonema sp., Peridinium sp.
	1969 г.	
Aulacosira islandica, A. italica*, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, D. vulgaris, Peridinium sp., Cryptomonas sp., Pediatrum duplex, Tribonema sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aphanothece clathrata, Anabaena sp., Aulacosira islandica, Stephanodiscus agassizensis, S. hantzschii, Sceletonema subsalsum, Melosira varians, Tabellaria fenestrata, Asterionella formosa, Fragilaria capucina, Cymatopleura solea, C. solea var. apiculata, Surirella caprenii, Pediatrum bopyanum, Eudorina elegans, Mougeotia sp., неидентифицированные зеленые, Tribonema sp., Peridinium sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Aulacosira islandica, A. granulata, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Sceletonema subsalsum, Coelastrum microporum
	1970 г.	
Aulacosira islandica, A. ambigua, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Stephanodiscus sp., Cymatopleura	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wessenbergii, M. viridis, Aulacosira islandica, A. italica, A. dis-	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wessenbergii, M. viridis, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Pe-

1	2	3
solea, Diatoma tenuis, Asterionella formosa, Cryptomonas sp., Chroomonas acuta	tans*, A. ambigua, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, Sceletonema subsalsum, Tabellaria fenestrata, Pediatrum boryanum, Cryptomonas sp. 1971 г.	diastrium duplex, Mougeotia sp., Tribonema sp.
Aulacosira islandica, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, S. agassizensis, Diatoma tenuis	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis viridis, M. aeruginosa, M. wesenbergii, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, S. agassizensis, Sceletonema subsalsum, Aulacosira islandica, Fragilaria sp., Pediatrum boryanum, Closterium sp. 1972 г.	Aphanizomenon flos-aquae, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, Sceletonema subsalsum, Fragilaria sp., Mougeotia sp.
Aulacosira islandica, Stephanodiscus agassizensis, S. hantzschii, Diatoma tenuis, Fragilaria sp., Cymatopleura solea, Dinobryon bavaricum, D. divergens, Coelastrum sp., Cryptomonas sp., неидентифицированные зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, M. wesenbergii, Anabaena scheremetievi, A. flos-aquae, Aulacosira islandica, A. italica*, A. granulata, Sceletonema subsalsum, Fragilaria crotonensis, Fragilaria sp., Mougeotia elegantula, Mougeotia sp., Golenkinia radiata, Pediatrum boryanum, Chlamydomonas sp., Peridinium sp., Dinobryon ser-tularia 1973 г.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, non flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Mougeotia sp.
Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Diatoma tenuis, Cymatopleura solea var. apiculata, Peridinium sp., Scenedesmus quadricauda, неидентифицированные зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii, M. viridis, Aulacosira islandica, A. italica*, A. granulata, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, Stephanodiscus sp., Cymatopleura solea var. apiculata, Fragilaria sp., Pediatrum boryanum, Tribonema sp., Peridinium sp. 1974 г.	Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Cryptomonas sp.
Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Diatoma tenuis, Cymatopleura solea var. apiculata, Peridinium sp., Cryptomonas sp., Chroomonas acuta	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. viridis, Aulacosira islandica, A. granulata, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Sceletonema subsalsum, Cymatopleura solea var. apiculata, Cryptomonas sp., Chroomonas acuta, Cosmarium sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Cryptomonas sp.

1	2	3
1976 г.		
Aulacosira islandica, A. italica*, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Stephanodiscus sp., Melosira varians, Fragilaria crotonensis, Diatoma tenuis, Asterionella formosa, Cryptomonas ovata, Cryptomonas sp., Peridinium sp., неидентифицированные зеленые	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aulacosira islandica, A. italica, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Sceletonema subsalsum, Cymatopleura solea var. apiculata, Asterionella formosa, Cryptomonas sp.sp, Chroomonas acuta	Aphanizomenon flos-aquae, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Fragilaria sp.
1977 г.		
Aulacosira islandica, A. italica*, A. distans*, A. ambigua, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Stephanodiscus sp., Melosira varians, Diatoma tenuis, Synedra ulna, Asterionella formosa, Cryptomonas acuta sp.sp., Chroomonas acuta	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii, Anabaena sp., Aulacosira islandica, A. italica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, S. hantzschii, Cymatopleura solea, Sceletonema subsalsum, Pediatrum boryanum, Cryptomonas sp., Chroomonas acuta, Peridinium sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Fragilaria sp.

Т а б л и ц а 23 (продолжение)

1	2	3
1978 г.		
Aulacosira islandica, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. minutulus, S. hantzschii, S. agassizensis, Diatoma tenuis, Asterionella formosa, Fragilaria capucina, Fragilaria sp., Synedra ulna, Coenocystis planctonica, Chroomonas acuta	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Anabaena sp., Aulacosira islandica, A. italica*, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, S. invisitatus, S. agassizensis, Sceletonema subsalsum, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Cyclostephanos dubius	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis, Sceletonema subsalsum, Fragilaria capucina
1979 г.		
Aulacosira islandica, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus, S. minutulus, S. hantzschii, S. agassizensis, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Cryptomonas sp.sp., Chroomonas acuta	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aulacosira islandica, A. italica*, Stephanodiscus binderanus, S. invisitatus, S. minutulus, Synedra ulna, Pediatrum duplex, Cryptomonas sp.sp.	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, S. agassizensis
1981 г.		
Aulacosira islandica, A. subarctica, Stephanodiscus binderanus,	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii,	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. wesenbergii,

1	2	3
S. hantzschii, S. minutulus, Asterionella formosa, Diatoma tenuis, Cymatopleura solea, Skeletonema subsalsum, Aphanizomenon flos-aquae, неидентифицированные зеленые	bergii, Aulacosira islandica, A. italica*, A. granulata, Melosira varians, Asterionella formosa, Fragilaria crotonensis, Stephanodiscus binderanus, S. hantzschii, Stephanodiscus sp., Pediatrum boryanum, Pteromonas torta, Pandorina morum, Gymnodinium sp.	bergii, Aulacosira islandica, A. ambigua, Stephanodiscus binderanus

П р и м е ч а н и е. В таблице и в тексте звездочкой отмечены виды с сомнительной таксономической принадлежностью.

в последующие годы наблюдений (табл. 24). Максимальная биомасса мелкоклеточных видов из рода *Stephanodiscus*, регистрируемая в период их доминирования, постепенно увеличивалась начиная с 60-х до 80-х годов (рис. 11). Уравнение линейной связи (y - биомасса в г/м³, x - порядковый номер года) имеет вид:

$$y = 0.20x + 0.06 \quad r=0.67, F=11.47, P < 0.004$$

Среди других часто преобладающих диатомовых весной следует отметить *Aulacosira subarctica*, доминирующая более, чем в 50% случаев из 27 лет исследований.

В летний период наиболее характерны колониальные, способные к образованию агрегаций, синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, которые преобладали в фитопланктоне во все годы. По частоте доминирования им не уступали *Microcystis wessenbergii* (81%) и *M. viridis* (65%). До 1970 г. в фитопланктоне также постоянно лидировали виды рода *Anabaena*. После 1970 г. это стало крайне редким явлением. Как известно, в ходе олиготрофно-эвтрофной сукцессии происходит последовательная смена родов синезеленых водорослей. Обычно представители рода *Anabaena* свойственны олиготрофным и мезотрофным водам (Трифенова, 1990). По мере увеличения степени трофии их замещают виды родов *Aphanizomenon* и *Microcystis*, а затем *Oscillatoria* и *Lyngbya*. Следует отметить, что в 1989 г. среди летних доминирующих комплексов впервые отмечен *Microcystis holsatica* (Корнева, 1993). В летний период в фитопланктоне Рыбинского водохранилища продолжали доминировать и весенние формы диатомовых, однако имелись и типично летние - *Aulacosira granulata*, *Tabellaria fenestrata*, *Skeletonema subsalsum*. Последняя в большом количестве впервые была зарегистрирована в Нижней Волге в 1963-1964 г. (Волошко, 1969; Далечина, 1971) после образования в 1959 г. Волгоградского водохранилища. В 1968 г. этот вид стал постоянным компонентом и в составе доминирующих комплексов Рыбинского водохранилища. Почти в это же время, после 1970 г., *Tabellaria fenestrata* (ацидофил, α - β - мезосапроб) напротив не стала входить в состав структурообразующих видов. Из других групп водорослей, начиная с 1970 г., в весенне-летний период достаточно регулярно доминировали мелкоклеточные криптонады - *Chroomonas acuta* и *Chroomonas* sp. Их абсолютная биомасса никогда не превышала 1 г/м³, но относительная в 1974 г. в отдельные сроки достигала 50%, а в последующие годы - 30%. В целом крипто-

Межгодовая динамика состава наиболее характерных доминирующих видов фитопланктона водохранилища

Виды	Годы													
	1954	1956	1958	1960	1962	1964	1966	1968	1970	1972	1974	1977	1979	
Aulacosira islandica	1955	1957	1959	1961	1963	1965	1967	1969	1971	1973	1976	1978	1981	
A. italica*+														
A. ambigua														
Stephanodiscus binderanus														
S. agassizensis														
S. hantzschii +														
S. minutulus +														
Stephanodiscus sp.														
Asterionella formosa														
Diatoma tenuis														
Tabellaria fenestrata														
Sceletonema subsalsum														
Aphanizomenon flos-aquae														
Microcystis aeruginosa														
M. wesenbergii														

Т а б л и ц а 24 (окончание)

Виды	Годы													
	1954	1956	1958	1960	1962	1964	1966	1968	1970	1972	1974	1977	1979	
M. viridis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Виды Anabaena	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Mougeotia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
elegantula +	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Mougeotia sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Chroomonas acuta +	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Chroomonas sp	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

П р и м е ч а н и е. То же, что и в табл. 23.

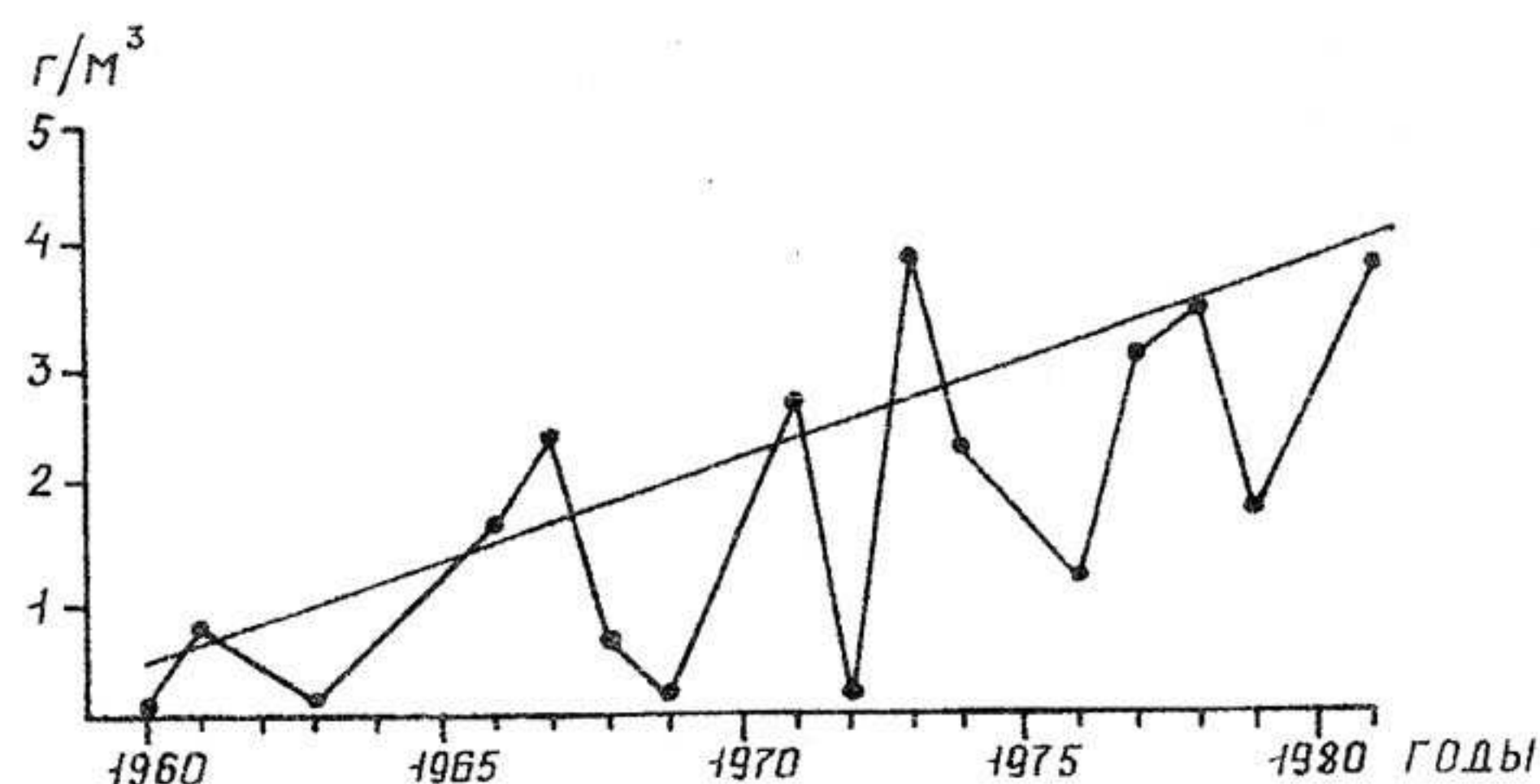


Рис. 11. Динамика абсолютных годовых максимумов биомассы мелкоклеточных видов из рода *Stephanodiscus* (1960–1981 гг.)

монады эпизодически выступали как руководящие таксоны на отдельных станциях водохранилища уже в 1959 г., составляя до 62% от суммарной биомассы фитопланктона. Однако устойчиво значительного обилия они достигли в середине 70-х годов. В 1982 и 1983 гг. криптомонады по-прежнему упоминались в составе лидирующих групп (Митропольская, 1987, 1992). Из зеленых водорослей наиболее регулярно летом доминировали виды рода *Mougeotia* (с частотой доминирования 65%), в основном *Mougeotia elegantula* (конъюгаты).

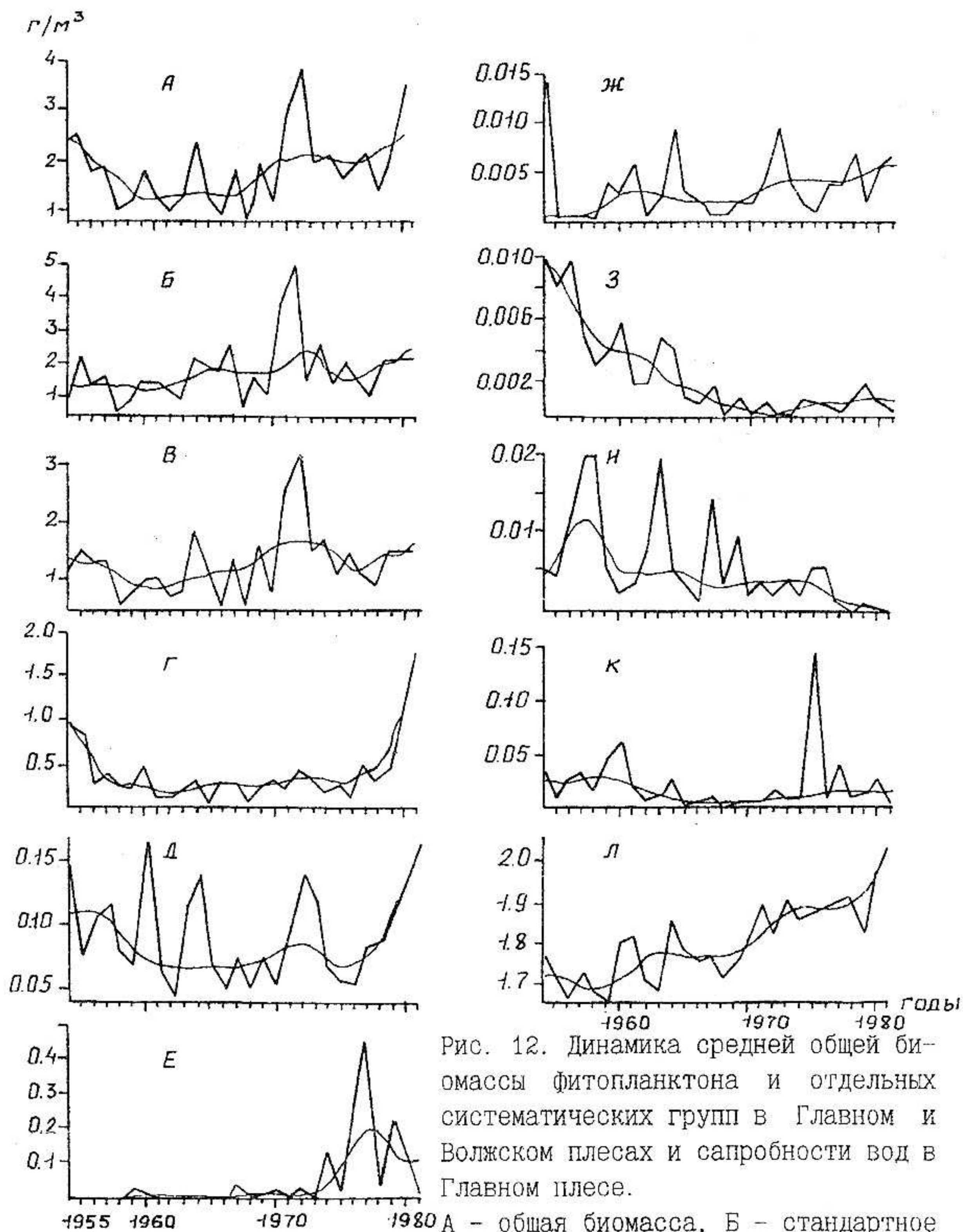
Осенью состав доминирующих комплексов обычно формировали как представители летней так и весенней стадии сезонного развития фитопланктона. Наиболее постоянным компонентом были *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*.

Остальные виды, преобладающие в фитопланктоне Рыбинского водохранилища, не выделялись определенными закономерностями своего развития. Можно лишь отметить, что жгутиковые формы из динофлагеллят (*Peridinium*, *Glenodinium*, *Ceratium*), золотистых (*Mallomonas*, *Dinobryon*) и зеленых (*Chlamydomonas*) чаще всего доминировали весной. Из других подвижных форм водорослей в отдельные годы в летний период лидировали *Pandorina morum* и *Eudorina elegans* (зеленые).

Степень сезонной variability суммарной биомассы фитопланктона может быть рассмотрена как критерий оценки изменения уровня трофии озер умеренной зоны (Трифенова, 1990). С этих позиций мы проследили межгодовые изменения стандартного отклонения от сред-

ней биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища (рис. 12Б). За период с 1954 по 1981 гг. имелась незначительная тенденция увеличения уровня сезонной изменчивости биомассы, достоверная на 10% уровне значимости. Наибольшая вариабельность биомассы наблюдалась в 1971 и 1972 гг. (рис. 10), в годы максимальной солнечной активности (Смирнов и др., 1993), за счет мощной весенней вспышки *Aulacosira islandica*. На отдельных станциях (ст. 2 и 7, см. рис. 1) в это время общая биомасса фитопланктона достигала 26–30 г/м³ – самая высокая за весь период исследований. Несмотря на отсутствие достоверного тренда (можно говорить лишь о тенденции изменения, т.к. $0.25 < P < 0.05$), значимые различия этого показателя при $P < 0.05$, как и абсолютных значений биомассы (Корнева, 1993), наблюдались между двумя периодами: 1954–1970 гг. (1.31 ± 0.16 г/м³) и 1971–1981 гг. (2.10 ± 0.36 г/м³).

Для того, чтобы наглядно проследить степень сходства состава фитопланктона в разные даты наблюдений одного года (в период открытой воды) с учетом всех встреченных таксонов, методом максимальных связей построены дендрограммы (рис. 13). В качестве меры сходства использовали индекс Серенсена–Чекановского (Песенко, 1982), применяемого для сравнения сообществ по количественным показателям. Исходным материалом послужили данные по численности фитопланктона, собранного в 1982 г. на двух станциях (см. рис. 1) Шекснинского плеса водохранилища. Состав доминирующих водорослей этого участка достаточно близок к таковому Главного плеса (Корнева, 1988). Из рисунка 13 видно, что наибольшие различия (при сходстве менее 50%) в составе и соотношении видов фитопланктона в период открытой воды наблюдались ранней весной и летом–осенью. Подледные исследования фитопланктона Рыбинского водохранилища, к сожалению, проводились крайне редко (Кузьмин, Балонов, 1974; Елизарова, 1985; Корнева, 1990). Тем не менее, из общей скудной информации можно заключить, что в зимний период в планктоне водохранилища доминировали диатомовые *Stephanodiscus binderanus* и *Aulacosira islandica*, а также разнообразные представители подвижных форм водорослей, чьи биологические особенности позволяют выживать в условиях светового дефицита и низкой температуры воды. Они же входили в состав весенних руководящих комплексов. С учетом этого, в сезонной сукцессии фитопланктона Рыбинского водохранилища можно выделить две временные стадии – зимне-весеннюю и летне-осеннюю. Внутри класса, характеризующего летне-осенний период, не наблюдалось какой-либо определенной кластеризации. Это говорит о том,



А - общая биомасса, Б - стандартное отклонение от общей средней биомассы, В - диатомовые, Г - синезеленые, Д - зеленые, Е - криптофитовые, Ж - золотистые, З - эвгленовые, И - желтозеленые, К - динофитовые, Л - сапробность. На каждом рисунке приведены сглаженные по трем годам кривые.

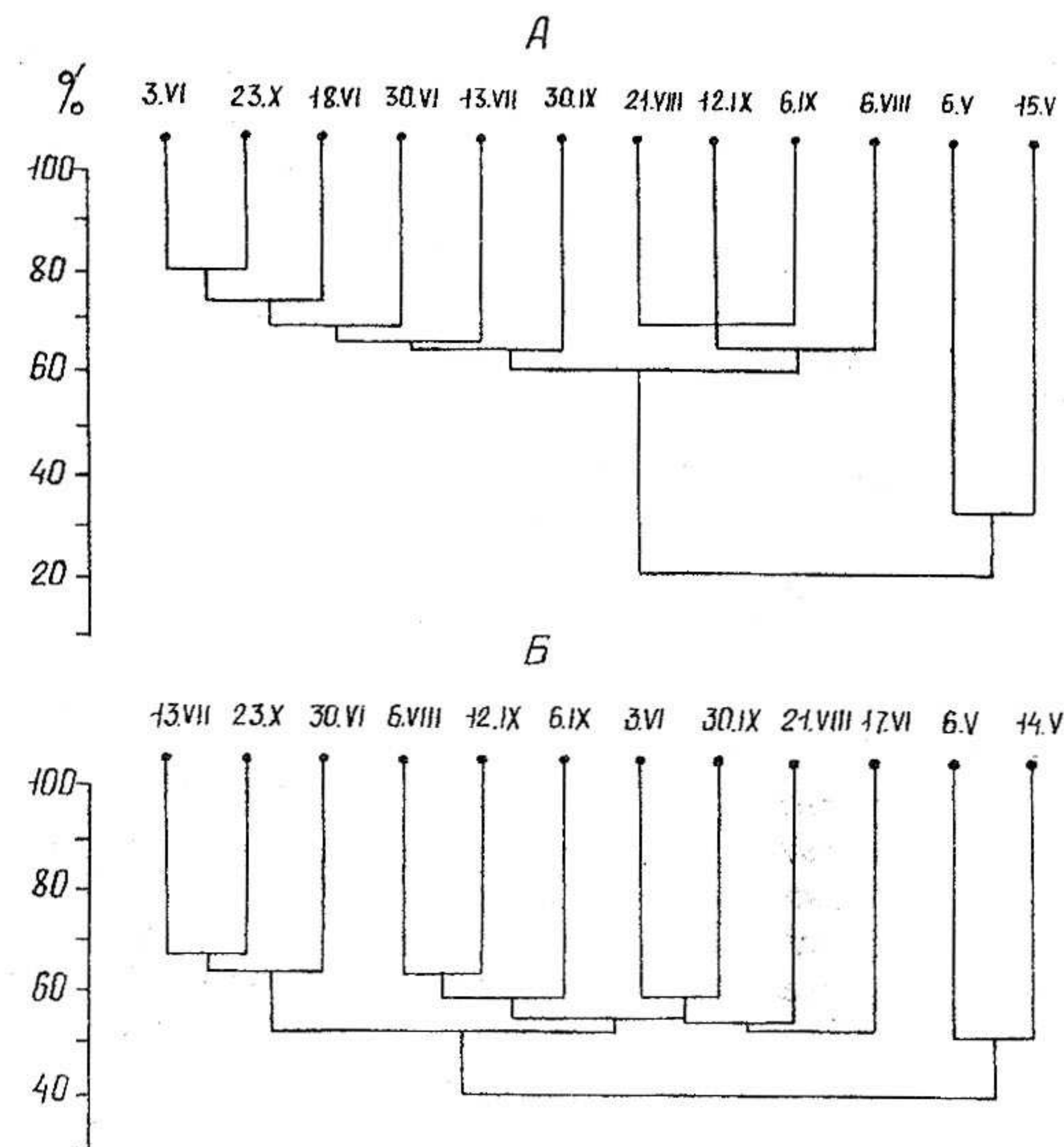


Рис. 13. Дендрограмма ценотического сходства сезонных комплексов фитопланктона Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1982 г.
А - ст. 28, Б - ст. 30.

что в данный период резкого разграничения между таксономическими комплексами, приуроченными к определенным датам не наблюдалось. Причина в том, что ряд диатомовых водорослей, давая весеннюю вспышку, продолжали доминировать в планктоне круглогодично при более низких абсолютных величинах биомассы, как например, *Stephanodiscus binderanus* и *Aulacosira islandica* (табл. 23). Летом присоединившиеся к ним синезеленые, формируя летний подъем биомассы, развивались в больших количествах иногда вплоть до ледостава. Все

это свидетельствует о сезонной континуальности фитопланктона, т.е. переход от весеннего максимума к летнему происходит путем постепенных структурных перестроек внутри сообщества. Наиболее существенное различие таксономического состава фитопланктона наблюдалось между ранневесенними и летне-осенними комплексами.

Фитопланктон водохранилища в 1982-1989 гг.

Доминирующие комплексы и биомаса фитопланктона в 80-е годы¹

Состояние фитопланктона Рыбинского водохранилища в 80-е годы рассмотрим по данным наблюдений в 1982-1985 гг. в Главном и Волжском плесах, охватывающих открытую озеровидную часть водоема. Как и в предыдущие годы, пробы отбирались на протяжении безледного периода 2 раза в месяц на 6 стандартных станциях (рис. 1) totallyно из всего столба воды. К доминирующим относили виды водорослей, биомасса которых была выше 10 % от общей.

Общий список водорослей, лидировавших по биомассе в фитопланктоне в годы наблюдений, состоит из 37 таксонов (табл. 25). Одни из них ежегодно входили в число доминантов. Это представители синезеленых *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и диатомовых водорослей - *Aulacosira ambigua*, *A. islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii* (табл. 25). Другие - в отдельные годы наблюдений.

Так, в Волжском плесе в 1982 г. кроме вышеперечисленных водорослей в доминирующие комплексы входили *Melosira varians*, *Asterionella formosa*, *Aulacosira granulata*, *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Synedra ulna*, *Mougeotia* sp. В 1983 г. ни один из этих видов не достиг значительного развития, их сменили *Mougeotia elegantula*, *Trachelomonas volvocina* и *Gymnodinium* sp. В 1984 г. к постоянным доминантам присоединился лишь *Stephanodiscus agassizensis*. В 1985 г. набор руководящих по биомассе видов был весьма разнообразным, он пополнился *Anabaena scheremetievi*, *Diatoma elongatum*, *Melosira varians*, *Skeletonema subsalsum*, *Asterionella formosa*, *Aulacosira granulata*, *A. subarctica*, *Stephanodiscus minutulus* и *Synedra ulna*. В 1989 г. видовой

Т а б л и ц а 25

Доминирующие (по биомассе) виды фитопланктона открытой части Рыбинского водохранилища

Виды	Волжский плес					Главный плес				
	годы									
	1982	1983	1984	1985	1989	1982	1983	1984	1985	1989
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anabaena										
flos-aquae	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
A. lemmermannii	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
A. scheremetievi	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-
Aphanizomenon										
flos-aquae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Gomphosphaeria										
lacustris	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Microcystis										
aeruginosa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. holsatica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Diatoma elon-										
gatum	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
Melosira										
varians	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-
Skeletonema										
subsalsum	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Asterionella										
formosa	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+
Aulacosira										
ambigua	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
A. granulata	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+
A. islandica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
A. subarctica	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Cyclotella										
meneghiniana	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+
Fragilaria										
crotonensis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

¹ Раздел написан И.В. Митропольской

Т а б л и ц а 25 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Nitzschia										
vermicularis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Stephanodiscus										
agassizensis	+	-	+	-	+	+	-	+	-	+
S. binderanus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. hantzschii	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
S. minutulus	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
Synedra ulna	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Tabellaria										
fenestrata	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Cryptomonas										
marssonii	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
C. ovata	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
Glenodinium										
quadridens	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Gymnodinium sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Peridinium sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Trachelomonas										
volvocina	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
Coelastrum pse-										
udomicroporum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Pediastrum										
boryanum	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
P. duplex	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Scenedesmus										
magnus	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
Microspora										
stagnorum	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Mougeotia										
elegantula	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+
M. viridis	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Всего	12	9	7	15	16	13	9	8	12	22

состав доминантов в планктонных альгоценозах, оставаясь столь же обширным, вновь изменился. Обилие *Anabaena scheremetievi*, *Diatoma*

elongatum, *Melosira varians*, *Stephanodiscus minutulus*, *Synedra ulna* снизилось, и они перешли в ранг сопутствующих видов. Выросла численность *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Glenodinium quadridens*, *Scenedesmus magnus*, *Microspora stagnorum*, *Mougeotia elegantula* и *M. viridis*. Они вошли в доминирующие комплексы альгоценозов Волжского плеса.

В Главном плесе, кроме названных выше видов водорослей, ежегодно отмечаемых в качестве постоянных доминантов, в 1982 г., как и в Волжском плесе, преобладали *Melosira varians*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus agassizensis*. Их сопровождал *Pediastrum boryanum*, *Cryptomonas ovata* и *Trachelomonas volvocina*. В 1983 г. из состава лидирующих видов исчезли *Melosira varians*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Pediastrum boryanum*, и появился в нем из криптонад *Cryptomonas marssonii*.

На протяжении вегетационного периода следующего года главенствующее положение в альгоценозах центральной части водохранилища наряду с постоянно доминирующими видами занимали *Anabaena flos-aquae* и *Stephanodiscus agassizensis*. В 1985 г. в группу руководящих видов вошли *Anabaena lemmermannii*, *Diatoma elongatum*, *Asterionella formosa*, *Aulacosira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus*, *Tabellaria fenestrata*. Содержание в планктоне *Anabaena flos-aquae* и *Stephanodiscus agassizensis* уменьшилось. Доминирующие комплексы центральной части водохранилища в аномально теплом 1989 г. отличались наиболее высоким видовым разнообразием (22 вида).

Основу фитопланктона составляли, как обычно, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Aulacosira ambigua*, *A. islandica* и *Stephanodiscus binderanus* (из числа постоянных доминантов выпал *Stephanodiscus hantzschii*). Впервые за десятилетие в этом районе водохранилища зарегистрированы высокие значения биомассы *Gomphosphaeria lacustris*, *Fragilaria crotonensis*, *Nitzschia vermicularis*, видов p.p. *Gymnodinium* и *Peridinium*, *Coelastrum pseudomicroporum*, *Scenedesmus magnus*, *Mougeotia elegantula*. Эти водоросли вошли в доминирующие комплексы видов. В них отмечались также *Anabaena flos-aquae*, *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus agassizensis*, *S. minutulus*, *Asterionella formosa*, *Aulacosira granulata*, *Pediastrum boryanum*, которые в массовом количестве развивались и в отдельные годы первой половины 80-х лет.

В целом число доминирующих таксонов (1) в фитопланкте изученных районов водохранилища в годы наблюдений варьировало от 8

до 26, причем большинство из них обильно развивалось в обоих плесах, что подтверждают высокие значения индекса сходства Серенсена (2) доминирующих комплексов водорослей в фитопланктоне этих плесов:

	1982 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1989 г.
1	15	12	8	17	26
2	75	59	93	67	58

Исключительно в Волжском плесе доминировали представители синезеленых водорослей - *Anabaena scheremetievi*, диатомовых - *Synedra ulna*, *Skeletonema subsalsum*, *Aulacosira subarctica*, динофитовых - *Glenodinium quadridens*, зеленых - *Microspora stagnorum*, *Mougeotia viridis*, *Mougeotia* sp. В Главном плесе среди доминантов, специфичных только для этого участка водохранилища, можно отметить *Anabaena flos-aquae*, *A. lemmermannii* и *Microcystis holsatica* из синезеленых, *Tabellaria fenestrata* из диатомовых, из динофитовых - *Cryptomonas ovata* и *C. marssonii*, из зеленых - *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Coelastrum pseudomicroporum*.

В сезонной динамике биомассы фитопланктона ежегодно наблюдался весенний подъем (в апреле-мае), обусловленный интенсивным развитием диатомовых водорослей. Причем в Волжском плесе он обычно был выше, чем в Главном (рис. 14).

В переходный от весны к лету период происходила структурная перестройка альгоценозов. Численность представителей "весенних" видов диатомовых сокращалась и повышалось обилие мелкоклеточных видов водорослей - криптонад и зеленых. Биомасса к середине июня - началу июля снижалась до крайне незначительных величин.

Летом, в июле-августе, биомасса фитопланктона в обоих плесах нарастала, в Волжском - в разные годы до 2-12 г/м³, в Главном - до 1-11 г/м³ за счет развития синезеленых водорослей, вызывающих "цветение" воды. В центральной части водохранилища доля их в общей биомассе составляла 95-99%, в Волжском плесе - около 80%. Летний пик биомассы фитопланктона был выше, чем весенний.

В осенний период в обоих плесах наблюдался третий за вегетационный период пик биомассы, по величине меньший, чем два преды-

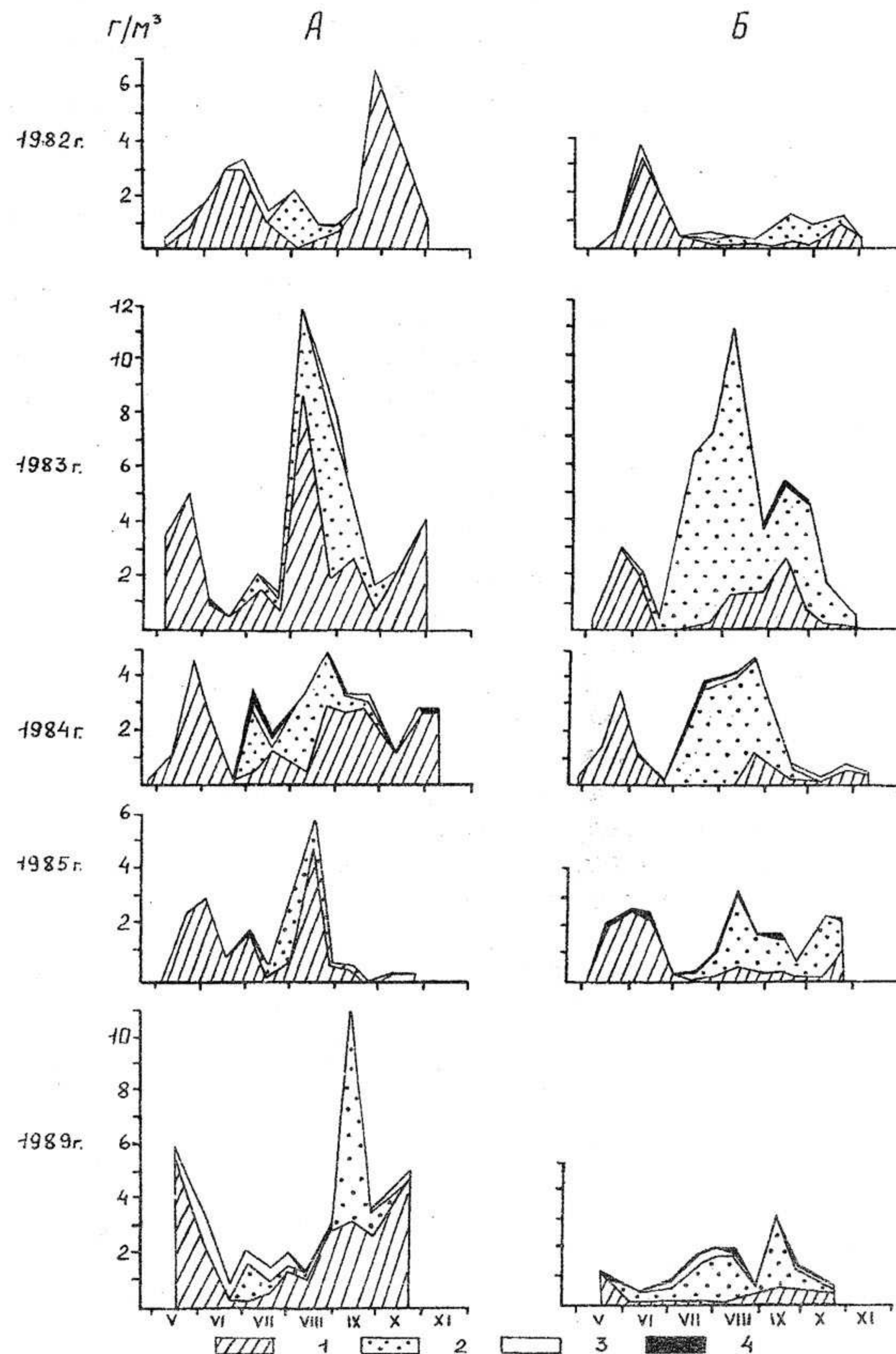


Рис. 14. Динамика биомассы фитопланктона в Волжском (А) и Главном (Б) плесах.

1 - диатомовые, 2 - синезеленые, 3 - зеленые, 4 - водоросли других систематических групп.

дущих. В Волжском плесе он формировался, в основном, диатомовыми, в Главном – диатомовыми и синезелеными водорослями.

На фоне достаточно сходной в разные годы сезонной динамики биомассы фитопланктона определенным своеобразием отличался 1982 г. Наибольшее развитие синезеленых в Главном плесе регистрировалось в сентябре. По окончании периода интенсивного развития нити *Aphanizomenon flos-aquae* и скопления *Microcystis aeruginosa* сохранялись в водной толще Главного плеса в течение глубокой осени вплоть до ледостава на фоне возрастания обилия диатомовых. Осенний подъем биомассы диатомовых был незначительным и наблюдался в октябре. В Волжском плесе динамика биомассы фитопланктона имела обычный характер: летний подъем биомассы отмечался в июле-августе, осенний – в сентябре. Если биомасса фитопланктона в Главном плесе осенью не превышала 1 г/м³, то в Волжском в конце сентября она достигла максимального значения – 7 г/м³. Летний пик биомассы в 1982 г. в Волжском плесе был ниже весеннего и осеннего, в Главном – примерно равным осеннему.

В фитопланктоне Волжского плеса в среднем за вегетационный период лидирующей по биомассе группой были диатомовые водоросли, второе место занимали синезеленые, третье – криптофитовые (табл. 26). Преобладание диатомовых в планктоне типично для речных участков водохранилищ Волги (Рыбинское водохранилище..., 1972; Елизарова, 1985; Корнева, 1988, 1993; Митропольская, 1987, 1992). В Главном плесе наибольший вклад в средневегетационные величины биомассы вносили синезеленые водоросли. Велика также была роль и диатомовых.

Как сказано выше, жаркой погодой отличался 1989 г. Рано началось и развитие фитопланктона. Средняя температура воды (14.9°) превысила среднемноголетнюю в 1951-1980 гг. (13.5°) и в 1980-1985 гг. (14.9°). Но по другим гидрологическим условиям и содержанию биогенных элементов 1989 г. был близок к норме (Литвинов, Рощупко, 1993; Былинкина, 1993). Поэтому динамику фитопланктона в 1989 г. следует обсудить более подробно.

Особенность 1989 г. – раннее начало вегетации синезеленых водорослей. Если в Рыбинском водохранилище их присутствие в планктоне становилось заметным обычно к началу июля, то в 1989 г. в Волжском плесе численность синезеленых водорослей достигла высоких значений уже в середине мая (в Главном плесе их обилие было в 2 раза ниже), а в начале июля биомасса представителей этой группы в том и в другом плесах составила 70 % от общей. В июле-августе в

Т а б л и ц а 26

Биомасса (г/м³) фитопланктона в Волжском (1) и Главном (2) плесах водохранилища

1982 г.		1983 г.		1984 г.		1985 г.		1989 г.	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Диатомовые									
1.64	0.58	1.80	0.60	2.62	0.80	1.18	0.76	2.70	0.41
Синезеленые									
0.23	0.23	0.54	0.76	0.88	2.22	0.26	0.82	0.86	0.62
Зеленые									
0.09	0.06	0.10	0.08	0.04	0.05	0.02	0.04	0.33	0.10
Криптофитовые									
0.00	0.00	0.01	0.03	0.02	0.01	0.00	0.03	0.02	0.01
Общая									
1.97	0.96	2.48	1.46	3.58	3.09	1.50	1.58	3.50	1.27
Средняя по плесам									
1.47		1.97		3.34		1.54		2.39	

Волжском плесе развивались летние виды диатомовых. Им сопутствовали зеленые водоросли. В Главном плесе соотношение групп водорослей по биомассе в ходе сукцессии изменялось иначе. С начала лета росло обилие синезеленых, вызывающих "цветение" воды, которое в 1989 г. было весьма умеренным, несмотря на то, что температура воды превышала среднемноголетнюю ее величину. Биомасса синезеленых в период максимума в июле-августе в этом участке водохранилища, как и в обычные годы, составляла чуть более 1.5 г/м³.

С началом охлаждения водной толщи в обоих плесах открытой части водохранилища увеличивалось обилие диатомовых водорослей. В начале сентября в развитии синезеленых отмечался кратковременный спад, а вслед за тем – осенний подъем биомассы и численности этой группы водорослей на фоне возрастания количества диатомовых. В Волжском плесе в этот период биомасса фитопланктона равнялась 11 г/м³. Синезеленые составляли 72%, диатомовые – 27%. В Главном плесе уровень биомассы был много ниже, она не превышала 3 г/м³, но количественное соотношение между группами было идентичным. В октябре в Волжском плесе содержание диатомовых заметно увеличи-

лось, в Главном же оно снизилось (рис. 14, табл. 26).

Доминирующие комплексы фитопланктона на протяжении вегетационного периода 1989 г. характеризовались высоким видовым разнообразием. Весной в фитопланктоне Волжского плеса преобладали *Stephanodiscus hantzschii*, *S. binderanus*, *Aulacosira islandica*. В Главном плесе весной доминировала *Aulacosira islandica* в сопровождении мелкоклеточного *Stephanodiscus minutulus* (табл. 25).

В начале лета, в июне, в условиях интенсивного прогрева водных масс водохранилища проходила структурная перестройка альгоценозов. В Волжском плесе состав доминантов стал разнообразнее, в него входили представители различных групп водорослей. *Aulacosira islandica* была замещена *A. granulata*, характерной для летнего планктона. Заметно уменьшилась численность *Stephanodiscus hantzschii*, интенсивно развивались *Cyclotella meneghiniana* и *Asterionella formosa*. Велико было участие в доминирующих комплексах представителей зеленых – *Scenedesmus magnus*, *Mougeotia viridis* и динофитовых – *Glenodinium quadridens*. Массового развития достиг также один из возбудителей "цветения" воды в Рыбинском водохранилище – *Aphanizomenon flos-aquae*. В Главном плесе в этот период руководящие комплексы слагались диатомовыми – *Asterionella formosa*, зелеными – *Scenedesmus quadricauda* и *Coelastrum pseudomicroporum*, динофитовыми – *Gymnodinium* и *Peridinium*. Увеличилась численность *Aphanizomenon flos-aquae*. К концу июня количество доминирующих видов в альгоценозах Волжского плеса сократилось. В больших количествах в планктоне присутствовала *Microspora stagnorum* в сопровождении *Stephanodiscus hantzschii* и *Scenedesmus magnus*. В Главном плесе набор доминантов был разнообразнее. Его формировали представители различных групп водорослей – *Stephanodiscus agassizensis*, *Cyclotella meneghiniana*, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Gymnodinium* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. holsatica* и *Anabaena flos-aquae*.

К началу июля фитопланктон Волжского плеса стал монодоминантным – преобладал *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Fragilaria crotonensis* и *Mougeotia elegantula*. В середине лета в альгоценозах Волжского плеса доминировали *Stephanodiscus agassizensis*, *Aulacosira islandica*, *Mougeotia elegantula*, *Microspora stagnorum*, *Aphanizomenon flos-aquae*, Главного – *Aphanizomenon flos-aquae* в сопровождении *Microcystis aeruginosa*.

В начале августа в Волжском плесе преобладали *Aulacosira ambigua*, *A. granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, *Microspora stag-*

norum, *Microcystis aeruginosa*, в Главном – *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Fragilaria crotonensis*. В фитопланктоне Волжского плеса в этот период доминировал *Aphanizomenon flos-aquae*, высоким обилием выделялся р. *Aulacosira* (*A. ambigua*, *A. subarctica*, *A. granulata*, *A. islandica*), а также *Cryptomonas ovata*. В дальнейшем *Aulacosira subarctica* и *A. islandica* выпали из числа доминирующих видов, увеличилось обилие *Stephanodiscus binderanus* и *Mougeotia viridis*.

К концу лета в альгоценозах Главного плеса количество доминантов увеличилось: главную роль играли диатомовые – *Aulacosira ambigua*, *A. islandica*, *A. granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, *Nitzschia vermicularis*, синезеленые – *Microcystis aeruginosa* и *Gomphosphaeria lacustris* и зеленые – *Pediastrum duplex*.

Осенью в планктоне Волжского плеса преобладали *Stephanodiscus binderanus* и *Aphanizomenon flos-aquae*, кратковременно и *Microcystis aeruginosa*. Глубокой осенью фитопланктон этого участка стал монодоминантным, преобладал *Stephanodiscus binderanus*. В Главном плесе в это время вновь в больших количествах появился *Aphanizomenon flos-aquae*. Его сопровождала *Aulacosira islandica*. В дальнейшем в число доминантов вошли *Microcystis aeruginosa* и *Scenedesmus magnus*, а глубокой осенью – *Stephanodiscus binderanus* и *Pediastrum boryanum*.

В 1989 г. весенний максимум биомассы фитопланктона в обоих плесах открытой части водохранилища, как обычно, был обусловлен интенсивным развитием диатомовых водорослей, причем в Волжском плесе он был в три раза выше, чем в Главном. Крптофитовые, всегда обильно развивающиеся в переходный от весны к лету период, в 1989 г. были замещены зелеными хлорококковыми водорослями, биомасса которых в Волжском плесе также была в три раза выше, чем в Главном (табл. 26).

В целом в течение вегетационного периода 1989 г. наибольший вклад в формирование альгоценозов Волжского плеса, как обычно, вносили диатомовые водоросли. Доля их биомассы составила в среднем 70%, синезеленых, несмотря на мощный всплеск развития в конце лета – начале осени, чуть более 20%. На долю зеленых водорослей приходилось 8%.

В Главном плесе в среднем за сезон фитопланктон состоял наполовину из синезеленых водорослей, на треть – из диатомовых. Зеленые, как и в Волжском плесе, составили 8%.

В 50-е – 60-е годы среднемноголетняя биомасса фитопланктона

равнялась $1.79 \pm 0.13 \text{ г/м}^3$, в 1972–1985 годах ее величина несколько возросла и составляла $2.13 \pm 0.89 \text{ г/м}^3$ (Рыбинское водохранилище... 1972; Елизарова, 1978б; Корнева, 1988, 1993; Романенко, 1985; Митропольская, 1987, 1992). Средняя биомасса фитопланктона в 1989 г. составляла 2.39 г/м^3 , что укладывается в рамки среднемноголетней за последние десятилетия. Как видно, высокий прогрев воды при обычном уровне содержания биогенных элементов не нарушил установившееся динамическое равновесие экосистемы и не изменил уровень трофии водоема. Установленные изменения в составе руководящих видов согласуются с уже известными фактами проявления черт эвтрофии в структуре альгоценозов мезотрофных водоемов в годы с преобладанием погоды антициклонального характера (Трифенова, 1990).

Волжский и Главный плесы различаются по биомассе фитопланктона: средняя его биомасса в Волжском плесе обычно в 2–3 раза выше, чем в Главном, хотя в 1984 и 1985 гг. уровень развития фитопланктона в этих плесах оказался практически одинаковым. Самая высокая разница регистрировалась в 1989 г. (табл. 26). Неодинаково в этих плесах и соотношение по биомассе основных таксономических групп фитопланктона, что обусловлено различием их морфометрии и проточности. Но сходен состав доминирующих видов.

По составу доминирующих видов, соотношению биомассы основных групп водорослей в ходе сезонной динамики, уровню продуктивности фитопланктона Рыбинское водохранилище в 80-е годы, как и ранее, можно отнести к водоемам мезотрофного типа. Среднесезонные значения биомассы фитопланктона в 1982–1989 гг. колебались в пределах $1.5\text{--}3.3 \text{ г/м}^3$. Не выявлена тенденция к ее уменьшению или увеличению. Даже в более теплом 1989 г. средневегетационное ее значение равнялось 2.4, что укладывается в рамки среднемноголетней за последние десятилетия. Закономерности сезонной сукцессии те же, что и в предыдущие годы. Набор доминирующих видов на протяжении десятилетия также не изменялся, увеличение числа доминантов зафиксировано лишь в 1989 г. Все вышесказанное свидетельствует об относительной стабильности трофического статуса водоема.

Сезонная и многолетняя сукцессия фитопланктона в водохранилище

Исследование закономерностей многолетнего изменения фитопланктона Рыбинского водохранилища кроме самостоятельного интереса крайне важно для разработки общего представления об эволюции эко-

системы в целом, начальным трофическим уровнем которой являются планктонные альгоценозы.

Сезонная сукцессия фитопланктона. Согласно концепции Маргалефа (1968), в ходе сезонной сукцессии фитопланктон проходит определенные стадии, связанные с изменением разнообразия. Последнее, по мнению многих специалистов, отражает сложность и структуру сообществ (Песенко, 1982). Для его оценки использовалась в первую очередь мера ценотического разнообразия – индекс Шеннона–Уивера. Этот показатель интегрирует в себе две характеристики – число видов и степень их участия в сообществе (выровненность или эквивальентность). Кроме того, это единственный индекс, позволяющий оценить и уровень упорядоченности (чем выше упорядоченность–информация, тем ниже энтропия). Чтобы вычленив из этого показателя составляющую, определяющую степень участия видов, и оценить характер распределения их относительного обилия в сообществе, рассчитывали меры выровненности (индекс Пиелу) и доминирования (индекс Симпсона).

В сезонном варьировании индекса ценотического разнообразия трудно выявить какие-либо определенные закономерности. Изменение индекса Шеннона–Уивера, рассчитанного по численности (N_N) и по биомассе (N_B), были не всегда синхронными (рис. 15). Есть мнение, что отсутствие тесной положительной связи между N_N и N_B может отражать ситуацию дисбаланса в разнообразии сообщества фитопланктона (Охалкин, 1997). Если это соответствует истине, то стадия "дисбаланса" в фитопланктоне Рыбинского водохранилища наблюдается в 46% случаях (рис. 15). На наш взгляд, это может быть связано прежде всего с изменением размерной организации сообщества. Часто высокая численность мелких форм не дает существенного увеличения в биомассе, и наоборот, крупные виды со значительно меньшим количеством клеток превалируют по биомассе. Подобное несовпадение нарушает соотношение вкладов численности и биомассы одного и того же таксона в соответствующие суммарные показатели, количественным выражением которых является индекс ценотического разнообразия. Это рассуждение хорошо иллюстрирует (рис. 16) обратная линейная связь коэффициента корреляции (x) между N_B и N_N со среднеценотическим объемом клеток (y):

$$x = 0.87 - 0.0003y \quad r = -0.52 \quad F = 7.92 \quad P < 0.01$$

Из рис. 16 видно, что при измельчании фитопланктона сходство в

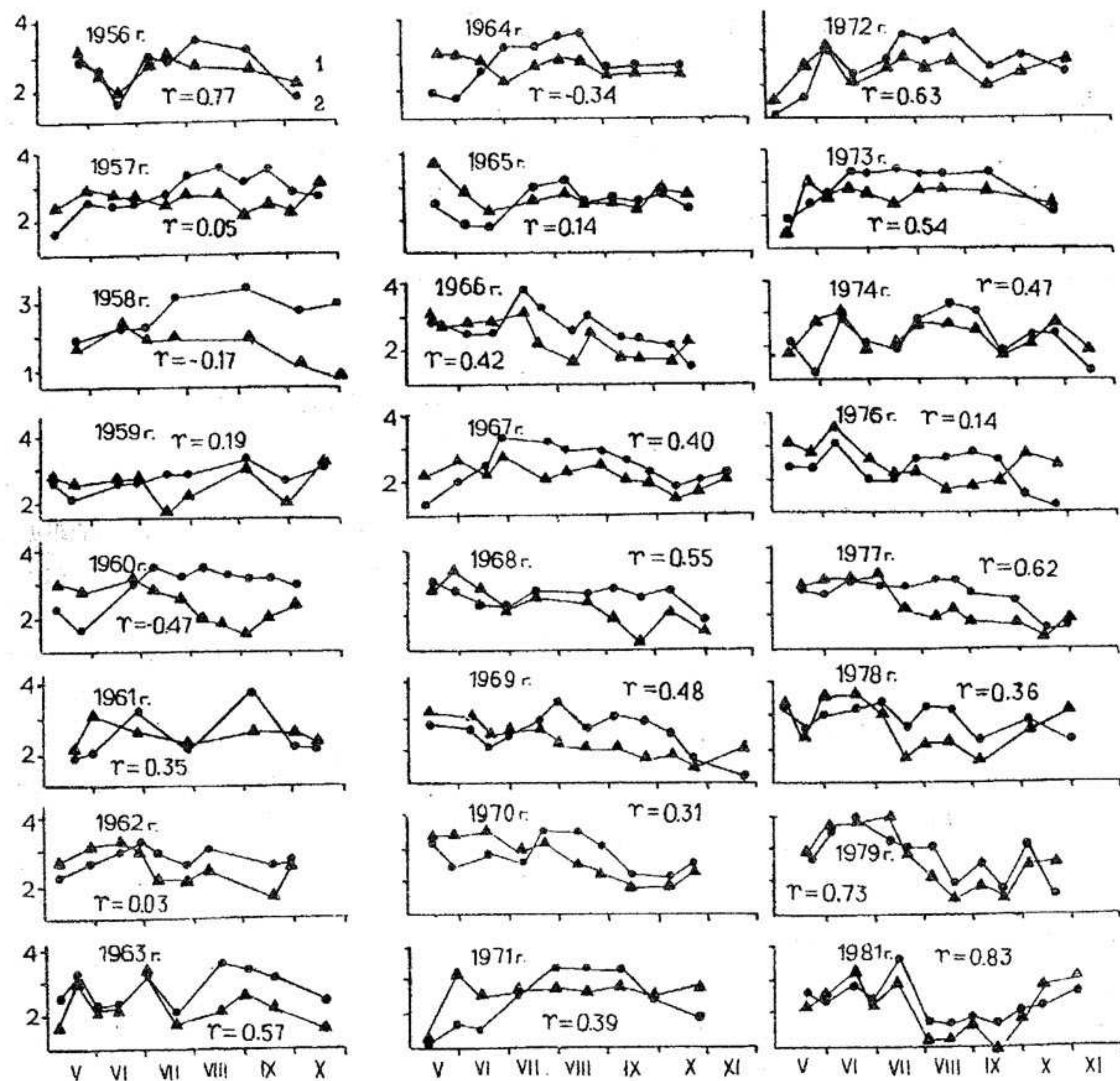


Рис. 15. Сезонная динамика индекса Шеннона - Уивера в разные годы. 1 - индекс, рассчитанный по численности (N_N). 2 - то же по биомассе (N_B). r - коэффициент корреляции между N_N и N_B .

сезонном варьировании N_B и N_N увеличивалось. После 1965 г., когда в фитопланктоне Рыбинского водохранилища устойчиво стали доминировать мелкоклеточные представители рода *Stephanodiscus* (табл. 24), коэффициент корреляции между N_B и N_N в среднем за 1965-1981 гг. увеличился до 0.51 по сравнению с таковым за 1956-1964 гг. - 0.38.

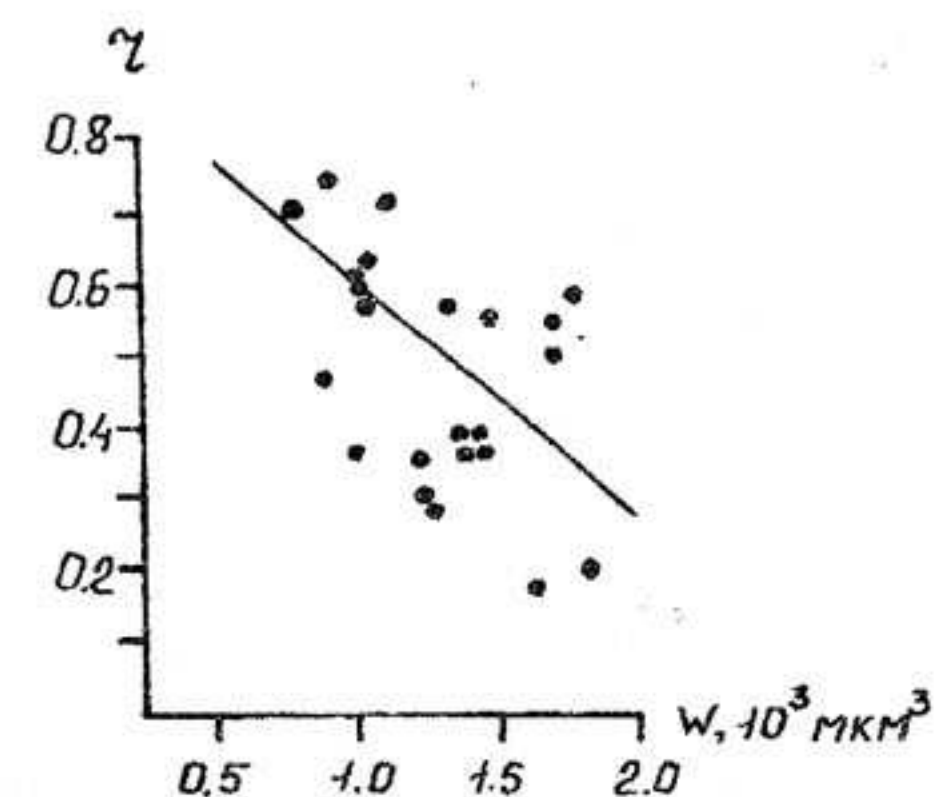


Рис. 16. Зависимость коэффициента корреляции (ось ординат) между N_B и N_N от среднеценотического объема клеток фитопланктона (ось абсцисс).

Максимальные величины N_B (средние по водоему) наблюдались в основном летом - в начале осени (июль, август, сентябрь) и только в 1967, 1973 и 1979 гг. - весной в июне (рис. 15). Минимальные значения индекса в 12 случаях из 24 встречались весной, реже - осенью (9 случаев) и летом (3 случая). В 1981 г., в период продолжительного летнего пика синезеленых, сопоставимого с весенним подъемом диатомовых, происходило резкое снижение структурного разнообразия фитопланктона.

Динамика степени выровненности сообщества (индекс Пиелу) практически повторяла ход сезонного изменения разнообразия (индекс Шеннона-Уивера) (рис. 17). Ее зеркальным отражением было сезонное варьирование индекса доминирования, т.е. выровненность и доминирование - два противоположных понятия одной сути. Выровненность дает возможность оценить степень "полидоминантности" сообществ, а доминирование - степень их "монодоминантности". Наибольшая степень доминирования обычно наблюдалась весной, затем постепенно снижалась летом и иногда увеличивалась осенью, достигая весенних величин в случае формирования осеннего максимума диатомей. Начиная с 1977 г., наибольшее доминирование отмечалось в период летнего пика синезеленых водорослей (рис. 10), параллельно со снижением N_B и E_B (рис. 15, 17). Как уже указывалось выше, индекс ценотического разнообразия складывается из видового богатства (числа таксонов) и выровненности сообщества. Коэффициенты корреляции, рассчитанные между различными показателями разнообразия:

	E_B	S_B	n			E_N	S_N	n
N_B	0.64	-0.42	0.22	и	N_N	0.72	-0.94	0.28

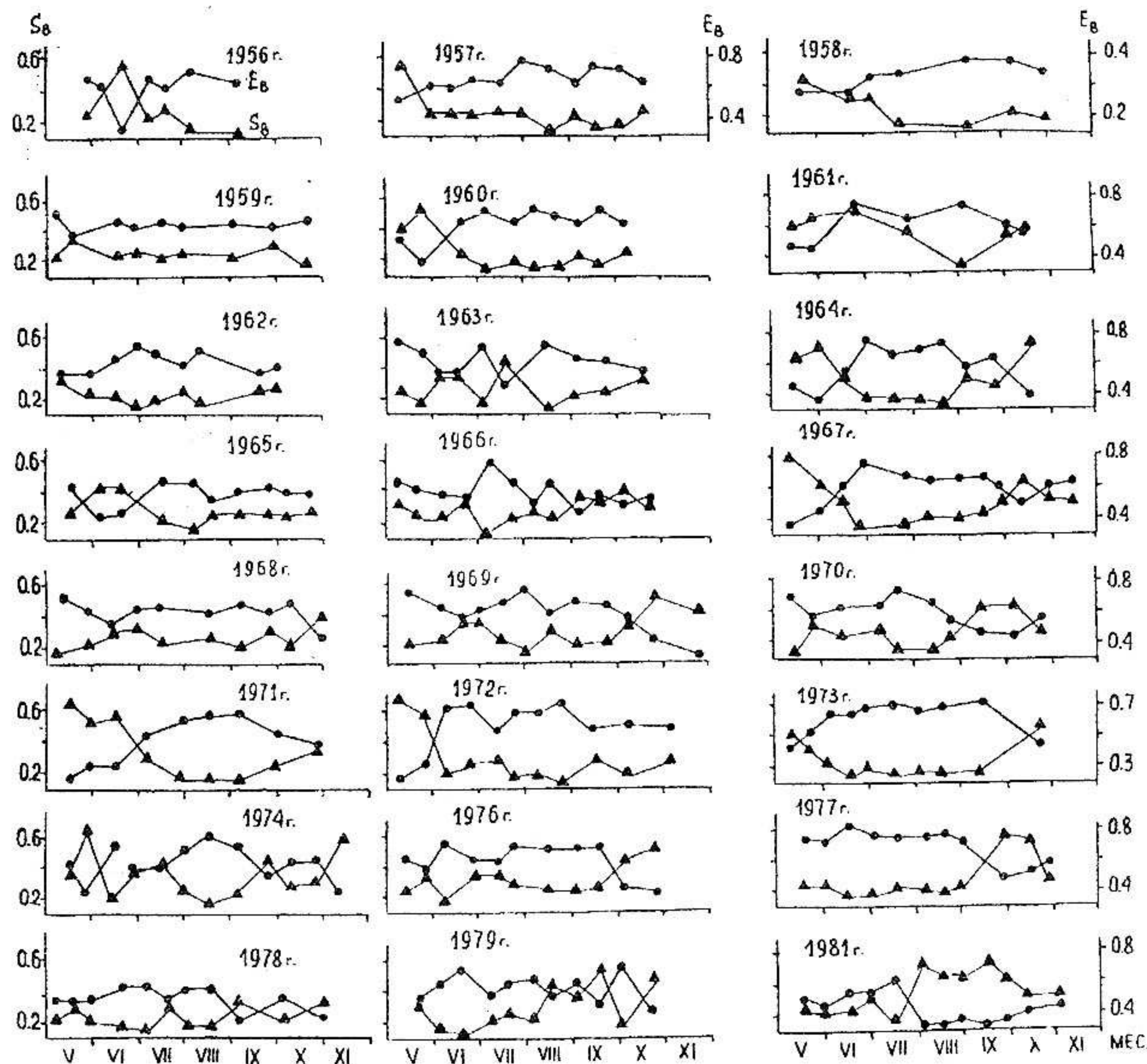


Рис. 17. Сезонная динамика рассчитанных по биомассе индексов Симпсона (S_B) и Пиелу (E_B) в разные годы.

показали что, ценотическое разнообразие фитопланктона Рыбинского водохранилища определяется главным образом характером распределения видов (E и S) в сообществе, а не их числом (n). Подобное свойство характерно и для фитопланктона Горьковского водохранилища (Охалкин и др., 1997). При анализе связи разнообразия с другими характеристиками сообществ или факторами среды часто говорят о влиянии на него потоков энергии (Песенко, 1982). Опосредованным показателем потребности видов в энергии может быть размерная структура сообществ. Чем меньше размер клеток водорослей, тем ак-

тивнее их метаболизм и они более эффективно усваивают солнечную энергию (Гутельмахер, 1986). Связь H_B со среднеарифметическим объемом клеток водорослей в пробе (среднеценотическим объемом) была очень слабой ($r = 0.14$, $P < 0.53$), но значимой с косвенным показателем размерной структуры сообществ – соотношением биомассы и численности (B/N): $r = -0.56$, $P < 0.05$. Из чего следует, чем выше H_B (энтропия), тем выше энергозатраты альгоценоза.

Ряд исследователей показали, что между H_B и биомассой фитопланктона существует устойчивая обратная связь (Гиляров, 1969; Ермолаев, 1989; Охалкин и др., 1997), т.е. с ростом биопродуктивности водоема ценотическое разнообразие сообществ снижается. Другое мнение сводится к тому, что изменение ценотического разнообразия по градиенту продукционных характеристик (биомасса, содержание хлорофилла) соответствует прямой параболе (Ogawa, Ichimura, 1984; Корнева, 1993; Охалкин, 1995). Кстати, подобное же соотношение выявлено между H_B и уровнем сапробности (Watanabe et al, 1990). В Рыбинском водохранилище по среднегодовым данным наблюдалась слабая обратная связь (коэффициент корреляции) биомассы с H_B и S_B , но более сильная с выровненностью (E_B), определяющей величину структурного разнообразия фитопланктона:

$$\begin{array}{ccc} H_B & E_B & S_B \\ -0.37 (P < 0.07) & -0.63 (P < 0.001) & 0.32 (P < 0.13) \end{array}$$

На участке Рыбинского водохранилища, расположенного рядом с Череповецким промышленным комплексом (ст. 28, рис. 1), связь биомассы фитопланктона с H_B была положительной ($r = 0.52$). Скорее всего, и в том и другом случае мы имеем дело с отрицательной и положительной частью "горбатой" кривой, отражающей связь разнообразия с показателями продуктивности. На определенном этапе нарастание последней способствует увеличению ценотического разнообразия фитопланктона до какого-то предела. Дальнейший рост биомассы приводит к обратному эффекту. Наиболее правдоподобное объяснение этому состоит в том, что увеличение продуктивности приводит к увеличению скорости роста популяций, что ускоряет конкурентное исключение (Huston, 1979). Количественное выражение соотношения разнообразия сообщества с продукционными характеристиками в виде колоколообразной кривой соответствует обычному распределению биологических показателей вдоль градиента среды, известного из теоретической экологии (Одум, 1986). Коэффициент корреляции между био-

массой и H_b , рассчитанный для каждого года наблюдения, варьировал от 0.27 до -0.71, т.е. связь между этими величинами менялась в диапазоне от слабopоложительной до сильно отрицательной. Последнее, по мнению А.М. Гилярова (Гиляров, 1969), свойственно климаксному сообществу. Если эта мысль верна, то обратное характерно для дестабилизированного сообщества, что мы наблюдаем для фитопланктона на ст. 28 (Шекснинский плес Рыбинского водохранилища), испытывающего сильный антропогенный пресс – стоки г. Череповца. Подтверждением является и достоверная обратная связь коэффициента корреляции (y) между биомассой и H_b с биомассой (x), как показателя уровня трофии вод:

$$y = -0.035 - 0.14x, r = -0.49, F = 7.04, P < 0.015$$

Из чего видно, что с увеличением трофии (биомассы) отрицательная связь между биомассой и H_b ослабевает.

На наш взгляд, анализ сезонной динамики индексов структурного разнообразия (мы умышленно объединяем их под одним названием, т.к. в основе их расчетов лежит общее понятие – "вероятность" как отношение обилия отдельных таксонов к суммарному обилию сообщества – p_i/P_i , т.е., как принято в статистике, – вероятность случаев, благоприятствующих наступлению ожидаемого события, к общему числу всех событий) дает возможность выявить "истинный" максимум обилия, отличающийся от простой флуктуации. Под этим мы понимаем подъем численности или биомассы водорослей, вызванный одним или двумя видами, составляющими до 80-90% от показателя суммарного обилия сообщества. Такая ситуация наблюдалась в водохранилище на протяжении 1954-1976 гг. обычно весной (рис. 10), а в последующие годы – летом (рис. 10, 14), что привело к смещению максимума индекса доминирования. В соответствии с этим в 80-е годы летний пик биомассы становился равным весеннему или слегка превышал его (рис. 10, 14). Считают, что перераспределение пиков в сезонной динамике биомассы фитопланктона в сторону увеличения летнего максимума и, соответственно, образования бимодальности ее варьирования служит признаком увеличения трофии вод в озерах умеренной зоны (Trifonova, 1988). Подтверждением этого положения является прямая положительная связь (рис. 18а) биомассы (x) фитопланктона Рыбинского водохранилища с величиной ее сезонной дисперсии (y):

$$y = 0.86 \pm 0.62x, r = 0.82, F = 52.83, P < 0.05$$

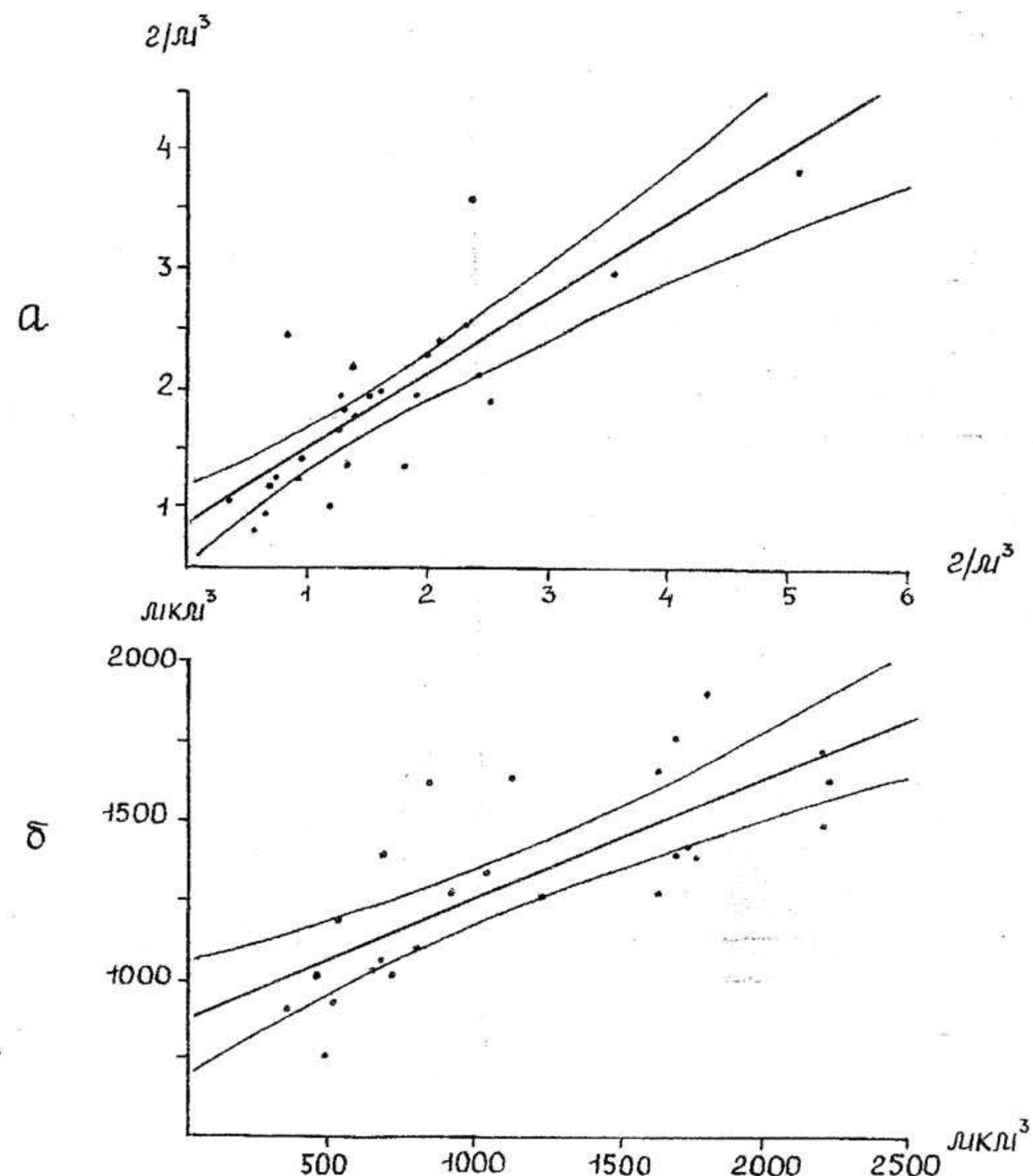


Рис. 18. Связь сезонной дисперсии биомассы (ось ординат) с ее абсолютными средними значениями за период открытой воды (ось абсцисс) (а) и связь сезонной дисперсии среднеценотических объемов клеток (ось ординат) фитопланктона с их средними значениями (ось абсцисс) (б).

В сезонной динамике среднеценотических объемов клеток в разные годы можно выделить три подъема – весенний, летний и осенний (рис. 19). После 1970 г., когда увеличилось участие мелкоклеточных диатомовых (*Skeletonema subsalsum*) и криптонад (*Chroomonas acuta*), летние пики этого показателя были выражены слабо, а в 1977-1981 гг. его сезонная вариабельность выравнивалась, снижаясь

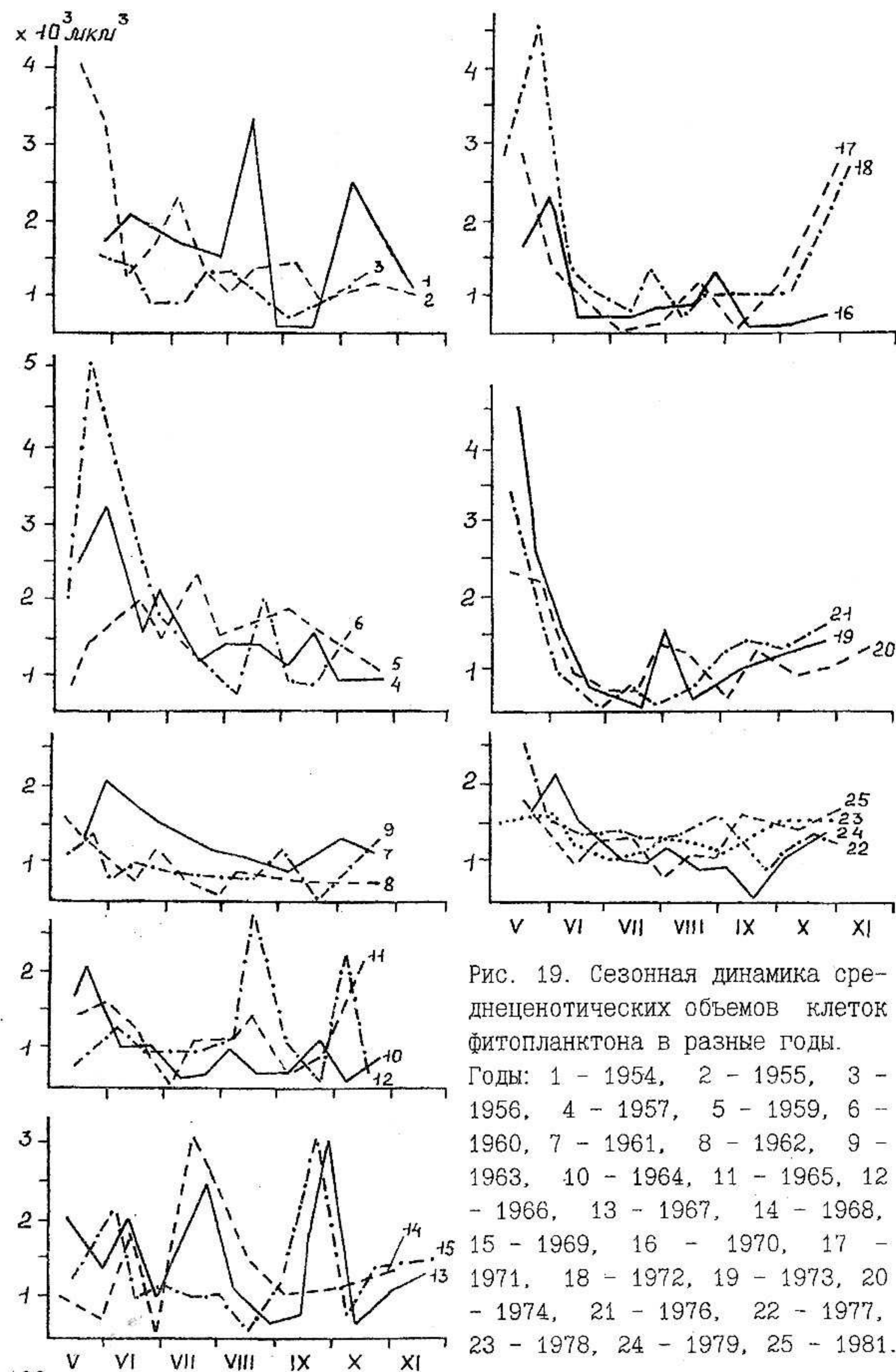


Рис. 19. Сезонная динамика среднеценотических объемов клеток фитопланктона в разные годы. Годы: 1 - 1954, 2 - 1955, 3 - 1956, 4 - 1957, 5 - 1959, 6 - 1960, 7 - 1961, 8 - 1962, 9 - 1963, 10 - 1964, 11 - 1965, 12 - 1966, 13 - 1967, 14 - 1968, 15 - 1969, 16 - 1970, 17 - 1971, 18 - 1972, 19 - 1973, 20 - 1974, 21 - 1976, 22 - 1977, 23 - 1978, 24 - 1979, 25 - 1981.

до уровня начала 60-х годов, когда в планктоне начали доминировать мелкие представители рода *Stephanodiscus*. Величина сезонной дисперсии (y) среднеценотического объема клеток положительно скоррелирована (рис. 18б) с его абсолютными средними величинами (x):

$$y = 878 \pm 0.39x, r = 0.77, F = 33, P < 0.05$$

Из чего следует, что с уменьшением размеров клеток в сообществе снижается их сезонная изменчивость.

Многолетняя сукцессия фитопланктона. К сожалению, на начальной стадии становления экосистемы водоема, на протяжении первых 12 лет существования водохранилища, как уже отмечалось, систематические наблюдения не проводились. Однако этот срок вполне достаточен для формирования собственного пелагического планктона водохранилища. В частности есть мнение, что фитопланктон Моложского плеса Рыбинского водохранилища сформировался уже в 1946 г., т.е. на 5-ый год существования водохранилища (Балонов, 1975). Поэтому при анализе многолетней сукцессии фитопланктона мы исходили из того, что данные 1954 г. характеризуют уже сформированное сообщество, элементы которого комплектуются тремя основными речными комплексами (волжским, шекснинским, моложским), которые при статистическом анализе достаточно хорошо вычлняются и взаимодействуют (Корнева, 1993).

Для правильности интерпретации многолетних природных наблюдений следует исходить из анализа 1-2 последних циклов их внутривековой изменчивости (Шнитников, 1969). Известно, что в динамике общей увлажненности территории наблюдаются внутривековые ритмические колебания с циклами (20-50 лет), внутри которых маловодная фаза сменяется многоводной (циклы Брюкнера). Межгодовые (1954-1981 гг.) изменения уровня воды в водохранилище схватывали маловодную (1963-1976 гг.) (Фомичев, Литвинов, 1980), большую часть предыдущей (1948-1962 гг.) и начальный этап последующей многоводных фаз (рис. 2, гл. 1).

Среди интегральных характеристик фитопланктона значительным межгодовым колебаниям подвергалась динамика его биомассы (рис. 12 А). В наибольшей степени она зависела от изменения элементов водного баланса и скорости ветра (табл. 27). Связь имела отрицательный характер и увеличивалась в пределах полного цикла Брюкнера, в 1954-1973 гг. Положительная зависимость биомассы от количества падающей солнечной радиации, как основного фактора фотосинтеза

Т а б л и ц а 27

Параметры линейной регрессии ($y = a \pm bx$) между средневегетационной биомассой фитопланктона (y , г/м³) и факторами среды в разные годы наблюдений

Факторы	a	b	r	F	P<
1954-1981 гг.					
Уровень, м	74.82	-0.73	-0.54	10.93	0.003
Осадки, км ³	4.11	-0.99	-0.48	8.01	0.009
Скорость ветра, м/с	3.69	-0.37	-0.42	5.56	0.026
Солнечная радиация, Мдж/м ² x 10 ⁻³	0.31	6.03	0.18	0.85	0.400
Температура воды, °C	-2.84	0.34	0.44	6.50	0.020
1954-1973 гг.					
Уровень, м	77.03	-0.75	-0.62	10.96	0.004
Осадки, км ³	4.84	-1.40	-0.74	22.05	0.0002
Скорость ветра, м/с	4.77	-0.59	-0.66	13.97	0.002
Солнечная радиация, Мдж/м ² x 10 ⁻³	-2.74	1.68	0.42	3.75	0.070
Температура воды, °C	-1.54	0.24	0.31	1.93	0.200
1954-1970 гг.					
Уровень, м	68.15	-0.66	-0.58	7.74	0.01
Осадки, км ³	3.61	-0.89	-0.58	7.65	0.01
Скорость ветра, м/с	3.80	-0.42	-0.49	4.78	0.05
Солнечная радиация, Мдж/м ² x 10 ⁻³	-2.43	1.49	0.55	6.38	0.02
Температура воды, °C	0.38	0.09	0.15	0.35	0.60

П р и м е ч а н и е. Здесь и в последующих таблицах главы: r - коэффициент корреляции, F - критерий Фишера, P - уровень значимости.

ческих процессов, была выше в 1954-1970 гг. После 1970 г. ее средневегетационные величины больше скоррелированы с температурой воды ($r = 0.83$, $F = 10.97$, $P < 0.02$).

Из других характеристик фитопланктона достоверная обратная связь с уровнем воды, как элементом водного баланса, прослеживалась у биомассы диатомовых, численности зеленых и золотистых водорослей, а также индексов доминирования и сапробности воды

(табл. 28). Значения средних объемов клеток (y) как показателя массы планктонных организмов, отражающего их потребность в энергии, были положительно связаны с количеством падающей солнечной радиации (рис. 20а) и отрицательно с количеством осадков (рис. 20б):

$$y = 968 \pm 872x_1 \quad r = 0.66, \quad F = 20, \quad P < 0.001$$

$$y = 2147 - 373x_2 \quad r = -0.47, \quad F = 7.2, \quad P < 0.01$$

Т а б л и ц а 28

Параметры линейной регрессии ($y = a \pm bx$) между отдельными структурными характеристиками фитопланктона (y) и уровнем воды (м)

Характеристики фитопланктона	a	b	r	F	P<
Биомасса диатомовых, г/м ³	57.94	-0.57	-0.55	11.54	0.002
Численность зеленых, тыс. кл./л	16629	-162	-0.57	11.80	0.002
Численность золотистых, тыс. кл./л	1182	-12	-0.50	8.06	0.009
Сапробность	10.14	-0.08	-0.54	8.13	0.010
Индекс Симпсона	4.46	-0.04	-0.48	6.46	0.020

Таким образом, с одной стороны, при снижении запасов воды в водохранилище происходило нарастание суммарной биомассы фитопланктона (обусловленное диатомовыми водорослями), численности зеленых и золотистых, а также сапробности Рыбинского водохранилища. С другой стороны, усиление ветрового перемешивания при небольших средних глубинах водоема (5.6 м) способствовало нарушению стратификации вод, что приводило к вертикальному и горизонтальному перераспределению клеток водорослей и снижению их биомассы. Последнее подтверждается экспериментальными данными: в озерах удаление фитопланктона с поверхности воды происходит при скоростях ветра более 2-3 м/с (Webster, Hutshinson, 1994). Увлеченные в глубокие слои воды, например синезеленые водоросли, там быстро погибают, если глубина перемешиваемого слоя устойчиво высока. Долго удерживаясь на определенной глубине, они теряют потенции к саморегуля-

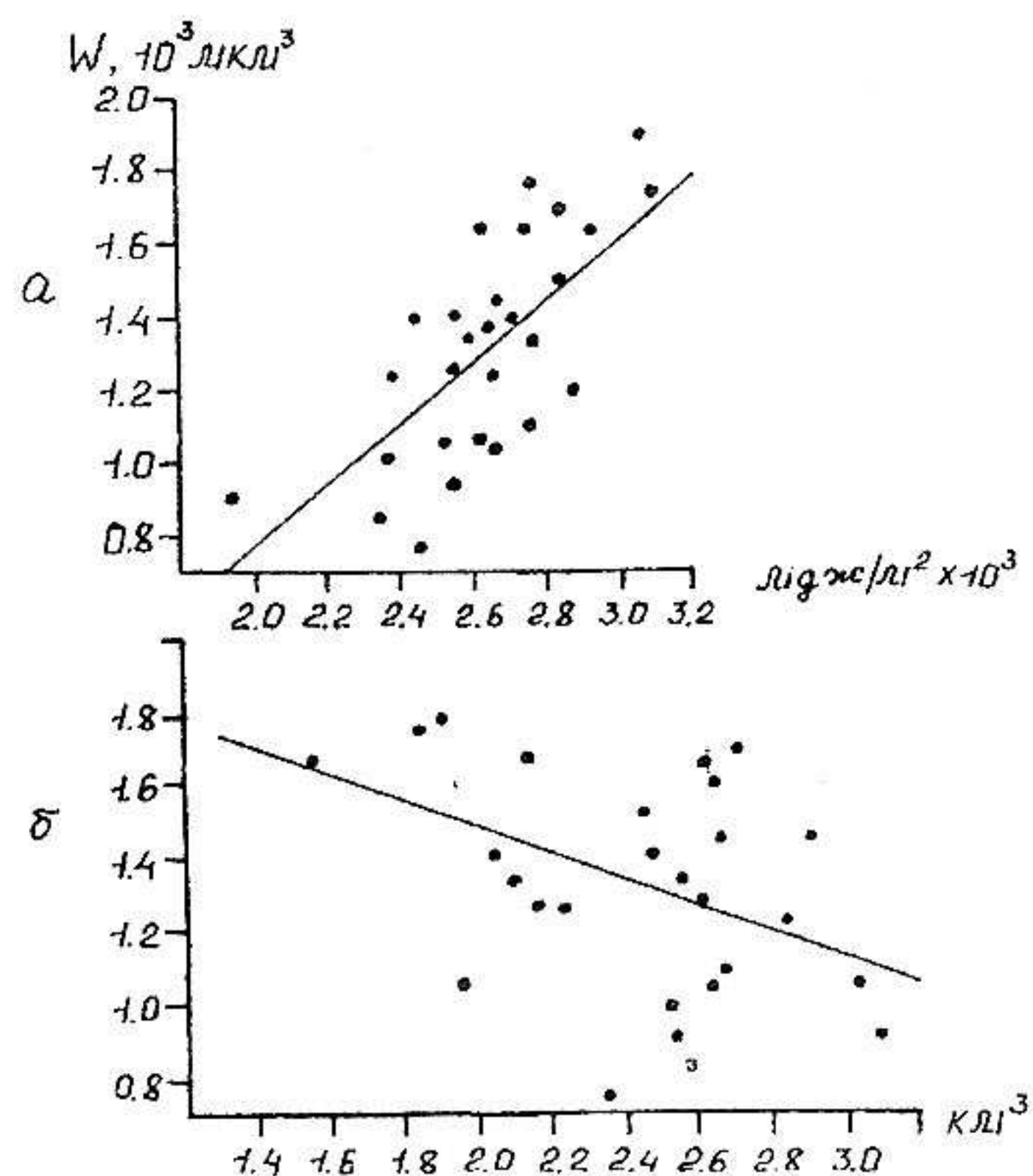


Рис. 20. Связь среднецено-
тического объема клеток
(ось ординат) с количест-
вом суммарной падающей ра-
диацией (а) и суммой вы-
павших осадков (б).

ции своей плавучести и, соответственно, утрачивают способность к размножению (Ganf, Oliver, 1982; Корнева, 1993). Увеличение скорости ветра вызывает нарастание агрегированности (сгонно - нагонные явления) фитопланктона, которая снижает уровень ценотического разнообразия сообществ (Корнева, 1993). Снижение же скорости ветра уменьшает степень взмучивания поверхностных слоев грунтов, вероятность попадания взвеси в толщу воды, что увеличивает ее прозрачность и в конечном итоге способствует развитию фитопланктона. Последнее и прослеживалось в начале 70-х годов на Рыбинском водохранилище (рис. 2Г, Ж и 12А).

При оценке генеральной направленности изменения основных структурных характеристик фитопланктона методами среднего сглаживания (рис. 12 и 21) и регрессионного анализа (табл. 29) установлено, что тренд достоверен в динамике эвгленовых и желтозеленых, биомасса которых снижалась. Биомасса криптофитовых и численность золотистых, наоборот, увеличивалась. Увеличение обилия жгутиковых форм совпадало с началом многоводной фазы полного цикла увлажнения, когда количество осадков стало нарастать (рис. 2Б), а прозрачность воды уменьшаться (рис. 2Ж) на фоне снижения падающей солнечной радиации (рис. 2Д).

Рыбинское водохранилище по величинам цветности вод (см. гл.

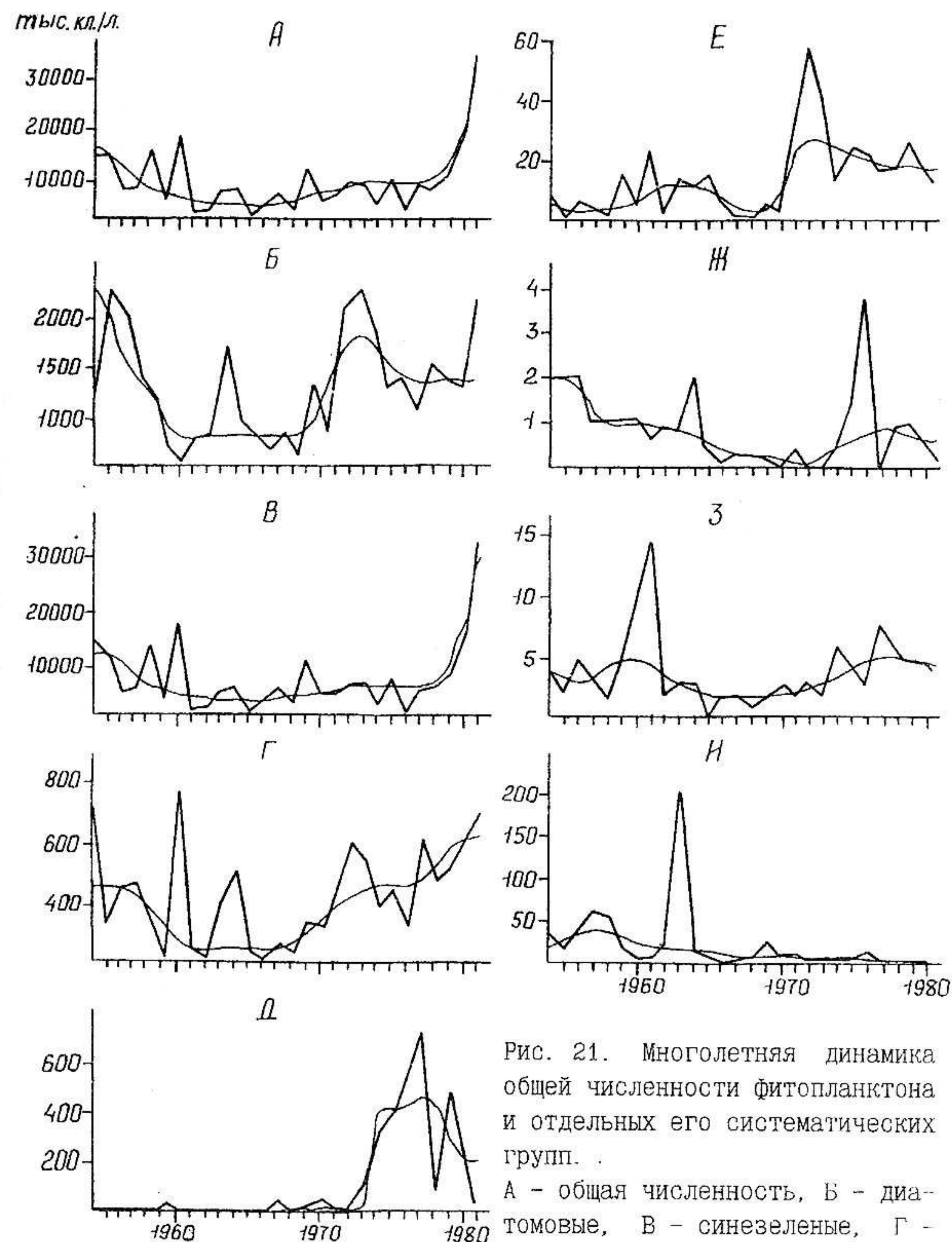


Рис. 21. Многолетняя динамика
общей численности фитопланктона
и отдельных его систематических
групп.

А - общая численность, Б - диа-
томовые, В - синезеленые, Г -
зеленые, Д - криптомонады, Е -
золотистые, Ж - эвгленовые, З -
динофитовые, И - желтозеленые. На
каждом графике приведены средние сглаженные по трем годам.

Т а б л и ц а 29

Параметры линейной регрессии ($y = a \pm bx$) между структурными показателями фитопланктона (y) и порядковым номером года (x)

Показатели	a	b	r	F	P <
Биомасса криптофитовых, г/м ³	-11.86	6.05	0.48	7.39	0.010
Биомасса эвгленовых, г/м ³	0.57	-2.89	-0.52	9.15	0.010
Биомасса желтозеленых, г/м ³	0.75	-3.80	-0.49	7.80	0.010
Численность золотистых, тыс. кл./л	-1561	0.80	0.47	6.86	0.020
Численность криптофитовых, тыс. кл./л	-27386	13.97	0.55	10.6	0.003
Объем клеток, мкм ³	44108	-21.75	-0.57	11.1	0.003
Индекс разнообразия	28.97	-0.01	-0.46	5.77	0.030
Индекс выровненности	11.24	-5.41	-0.76	30.85	0.00001
Индекс доминирования	-4.82	0.003	0.36	3.37	0.080
Сапробность	1.67	0.01	0.67	16.52	0.0006
Число таксонов в пробах	-976	0.51	0.58	12.33	0.002

1) можно охарактеризовать как мезо-полигумозный водоем (Салазкин, 1976; Баранов, 1982), где основную часть растворенного органического вещества составляют гумусовые соединения (Скопинцев, 1976). В многоводные годы с возрастанием количества атмосферных осадков и уровня воды происходит увеличение удельного водосбора и притока гумифицированных вод со стоком, что характерно для всех водоемов, расположенных в гумидной зоне. Это не могло не отразиться на степени окрашенности вод водохранилища. И действительно, цветность воды Рыбинского водохранилища в районе Моложского плеса (рис. 22а) в этот период увеличивалась, при этом наблюдалась положительная корреляция ее с суммой осадков (рис. 22в), выпавших на данной территории (рис. 22б). Преобладание ветровых течений над стоковыми в Рыбинском водохранилище способствует двустороннему обмену между водами центрального и речных плесов. Поэтому повышение цветности вод в Моложском плесе в многоводную фазу (в начале

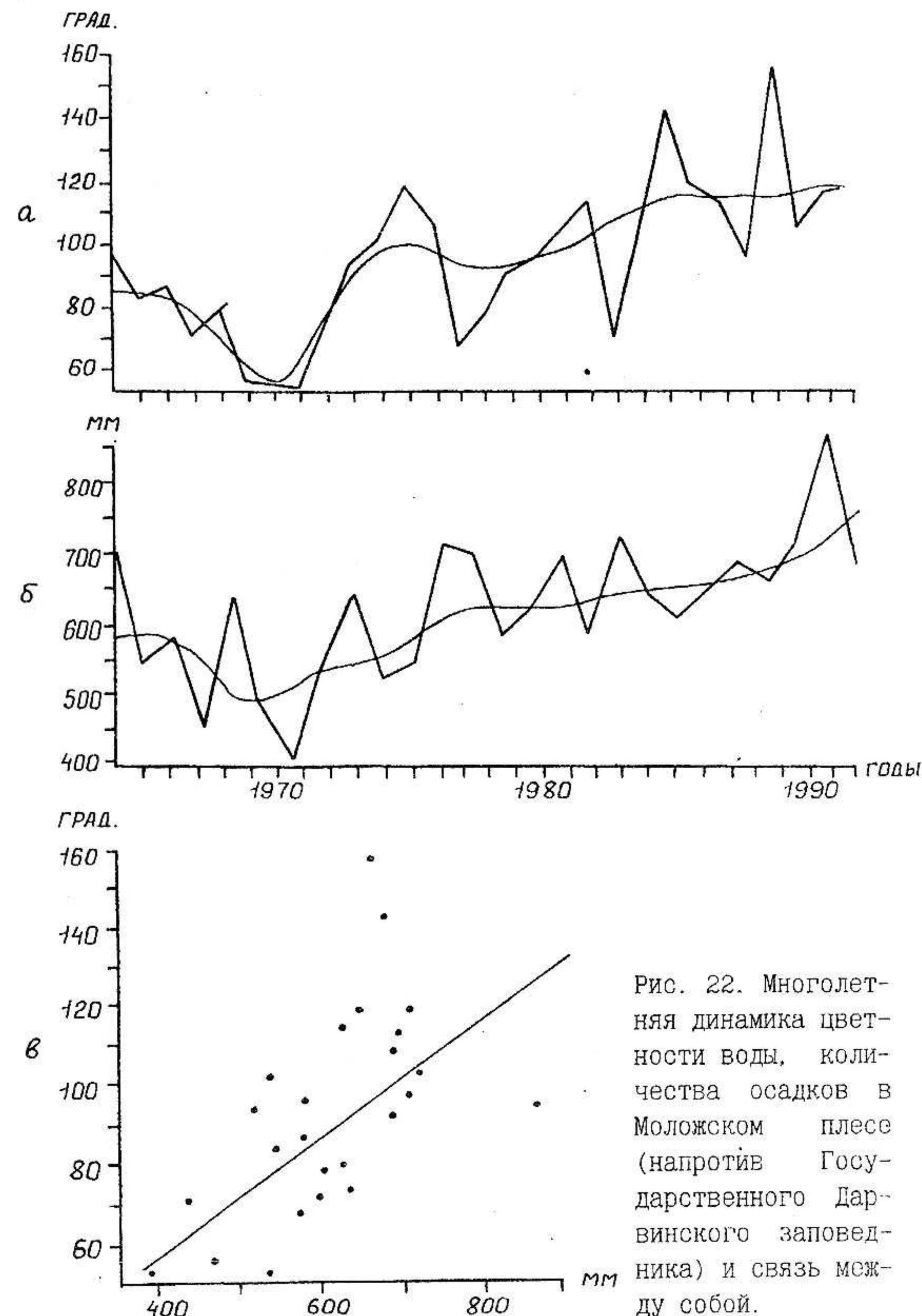


Рис. 22. Многолетняя динамика цветности воды, количества осадков в Моложском плесе (напротив Государственного Дарвинского заповедника) и связь между собой.

а - цветность, б - осадки, в - по оси ординат цветность, по оси абсцисс - осадки. Для а и б приведены средние сглаженные по трем годам.

70-х годов) должно было повысить и окрашенность вод Главного плеса. Регулярные многолетние данные по этому показателю для центрального плеса, к сожалению, отсутствуют. Однако максимальная цветность в Главном плесе в отдельные многоводные годы была сравнима с таковой в Моложском (табл. 5 в главе 1). Цветность вод, зависящая от количества аллохтонных органических веществ (Фортунатов, 1959), может влиять на ее прозрачность, что наблюдается в гуматных озерах (Корнева, 1994). В целом световые условия в водоеме при увеличении поступления осадков ухудшались, на что указывала их (х) обратная связь с прозрачностью воды (у) (рис. 23):

$$y = 171 - 17.9x \quad r = -0.40, \quad F = 4.9, \quad P < 0.04$$

При хорошей обеспеченности биогенными элементами Рыбинского водохранилища (Былинкина, 1993), даже незначительное увеличение цветности может стимулировать рост фитопланктона (Гусева, 1966).

Высокая степень окрашенности вод обычно способствует развитию подвижных форм водорослей, которые легко преодолевают образующуюся в связи с этим световую недостаточность активными вертикальными перемещениями. Увеличение участия в планктонных сообществах фитофлагеллят отмечалось в гумозных финских (Ilmavirta, 1988), шведских (Dickson, 1978), канадских (Lane, Blouin, 1985) и российских - Вологодская область (Корнева, 1994) озерах. Весенний пик криптонад совпадал с падением прозрачности воды и в Слапском водохранилище в Чехии (Desortova, 1989). Несомненно, увеличение их обилия и синхронность (максимум весной - летом после пика диатомовых) в Рыбинском водохранилище вносит определенный вклад в процесс планктонного метаболизма. Причины устойчивого присутствия криптонад и других микрофлагеллят в доминирующих комплексах в различных озерах мира обсуждались Стюартом и Ветцелем (Stewart, Wetzel, 1986). Их основные экологические характеристики: относительно высокая скорость роста; мобильность и толерантность к низкому уровню освещенности, что расширяет фотосинтетическую способность пелагического планктона в целом в пространстве и времени; высокие пищевые качества (легко перевариваемые организмы), что обеспечивает более эффективный перенос энергии с меньшим отвлечением на детритный путь. Поэтому увеличение участия в сообществе подобных организмов способствует повышению продуктивности вод. Поскольку криптонады - миксотрофы и способны утилизировать некоторые растворенные и тонкодисперсные органические вещества, ко-

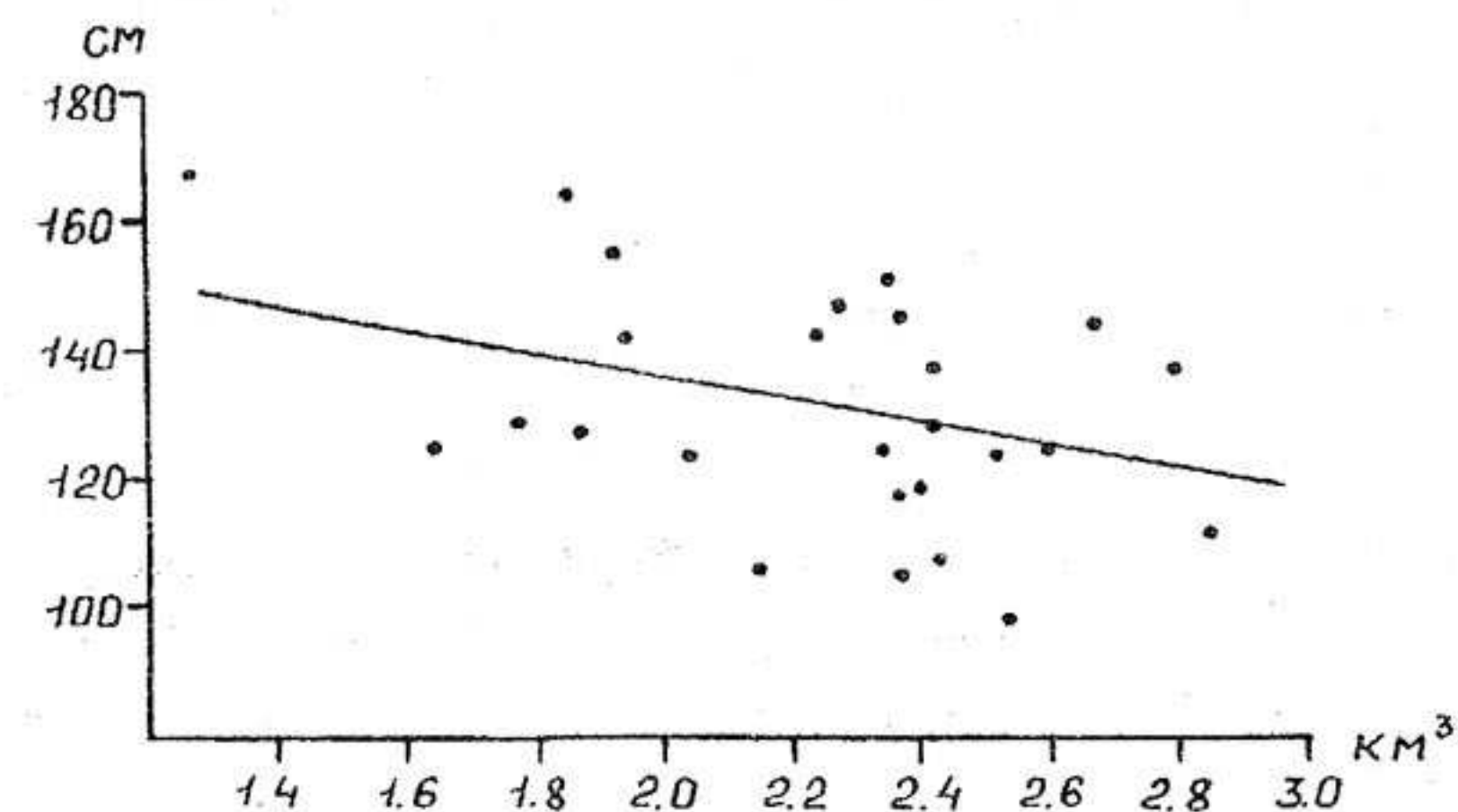


Рис. 23. Связь прозрачности воды (ось ординат) с количеством осадков (ось абсцисс).

торые аккумулируются в водоеме после интенсивного размножения фитопланктона, то это может объяснять их доминирование в период падения обилия других групп водорослей, в частности диатомовых. Такая ситуация характерна для Рыбинского водохранилища.

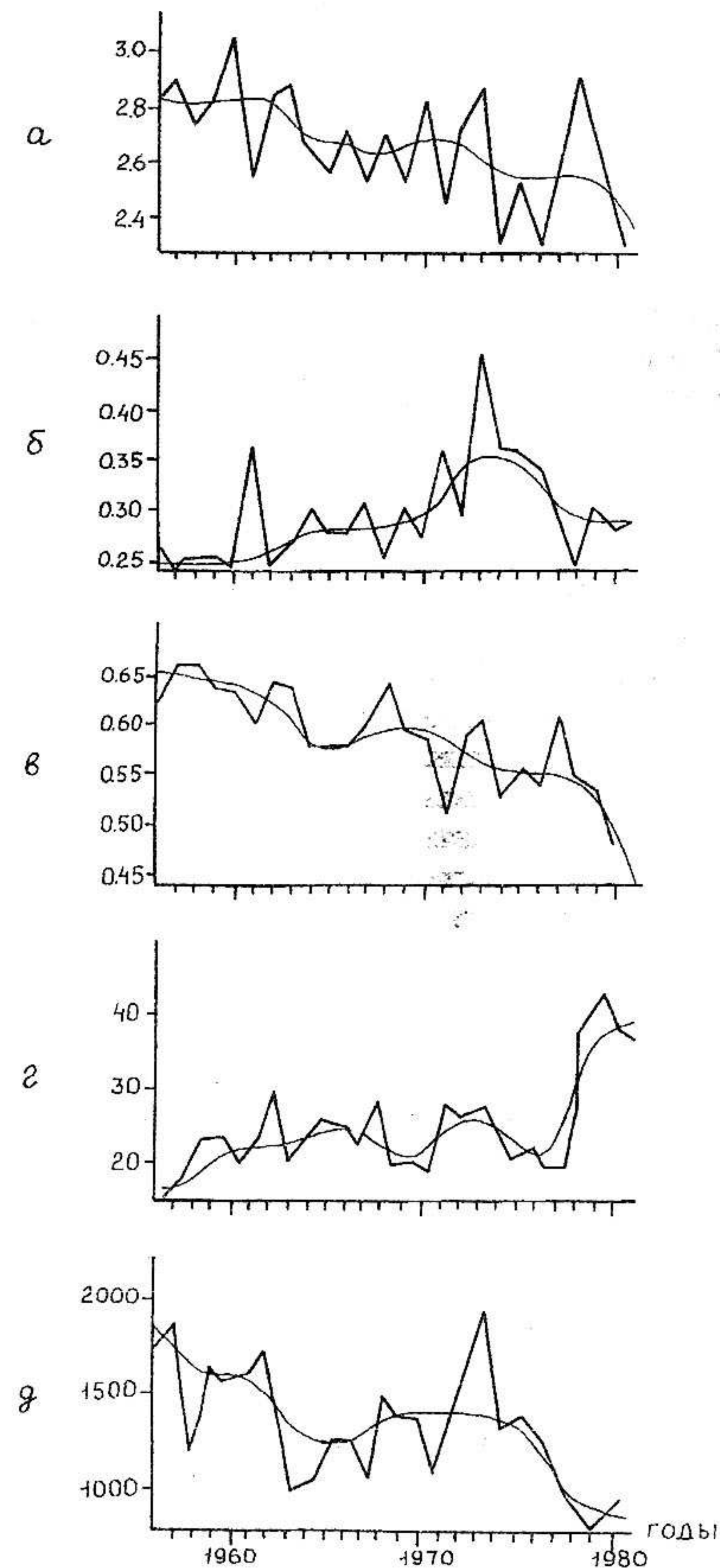
Из других структурных характеристик фитопланктона достоверное снижение в рамках исследуемого периода наблюдалось у величин средних объемов клеток водорослей, а также показателей выровненности и разнообразия сообщества (рис. 24, табл. 29), повышение - у индексов доминирования, сапробности и числа таксонов в пробах. Как уже указывалось ранее (Корнева, 1993), несмотря на отсутствие достоверного тренда на 5% уровне значимости суммарной биомассы фитопланктона, ее среднегодовые величины за 1971-1981 гг. значимо выше таковых за предыдущие годы наблюдений (1954-1970 гг.). Временная граница - 1970 г. - явилась началом подъема обилия большинства групп фитопланктона (рис. 12 и 21). Только количество синезеленых водорослей значительно возросло позднее, в начале 80-х годов. Увеличение биомассы фитопланктона, ее сезонной вариабельности (по стандартному отклонению) и существенная перестройка в составе доминирующих комплексов, которые наблюдались после 1970 г., совпадали во времени с началом смены типов макроциркуляционных климатических процессов, о чем говорилось в главе 1. Учитывая высокую степень корреляции биомассы с температурой воды в 1970-1981 гг., можно предположить, что температурный фактор стал решающим в развитии фитопланктона в данный период. Увеличение температуры воды могло стимулировать процессы общего метаболизма

в водоеме, в том числе связанные и с антропогенным эвтрофированием. Возможно, поэтому наблюдался и интенсивный рост зоопланктона после 1970 г. (Ривьер, 1988). Нарастание обилия планктонных животных могло быть сопряжено и с изменением размерной структуры кормовой базы – измельчением фитопланктона (Корнева, 1993). Увеличение после 1970 г. численности *Brachionus* (Ривьер, 1988) в микрозоопланктоне, для которого мелкоклоточные виды *Stephanodiscus* являются прекрасным пищевым объектом (см. главу 3), как раз говорит о том, что в ходе сукцессии происходит и перестройка пищевых взаимоотношений между определенными компонентами экосистемы Рыбинского водохранилища. Проследить это в перспективе дальнейших исследований для оценки изменения взаимодействия биотических составляющих экосистемы крайне необходимо.

Таким образом, межгодовые колебания структурных показателей фитопланктона были сопряжены с циклической гидроклиматическими факторами, которые в свою очередь связаны с ритмичной макроклиматическими процессами. Наше мнение согласуется с выводами предыдущих исследователей (Смирнов и др., 1993), базирующихся, главным образом, на первопричинности связи колебаний биоты с динамикой солнечной активности. Исходя из этого, можно говорить о циклической сукцессии фитопланктона Рыбинского водохранилища. Стабильная циклическая на фоне общего нарастания продуктивности сообществ прослеживается и в многолетних колебаниях массовых видов зообентоса Рыбинского водохранилища (Поддубная, 1988). При этом также как и у фитопланктона выделяется этап повышения биомассы зообентоса с 1970 по 1979 гг.

В классическом понимании Клементса (Clements, 1916, цит. по: Бигон и др., 1989) каждое развивающееся сообщество стремится к стадии климакса (зрелости, стабильности). Именно в таком контексте многие авторы пытаются анализировать состояние экосистемы водоемов, занимаясь поисками стадии ее стабилизации по отдельным показателям в рамках небольшого стресса времени. Существование климакса, как гипотетического состояния экосистемы, подвергалось

Рис. 24. Многолетняя динамика показателей разнообразия, рассчитанных по биомассе, и средних объемов клеток фитопланктона. а – индекс Шеннона-Уивера, б – индекс Симпсона, в – индекс Пиелу, г – число таксонов рангом ниже рода в пробах, д – средний объем клеток. На рисунках приведены средние сглаженные по трем годам кривые.



резкой критике со стороны многих экологов (Маргалеф, 1992). Позднее стали выделять поликлимаксные сообщества, согласно Тенсли (Tansley, 1939), и континуальность типов климакса, непрерывно сменяющих друг друга вдоль градиента среды, согласно Уиттекеру (Whittaker, 1953). Для циклической сукцессии фитопланктона последнее определение более уместно, если считать, что в нестабильных условиях водной среды стационарное состояние сообщества очень кратко временно и трудно уловимо. Поэтому планктонные сообщества относят даже к категории акклимаксных (Миркин, 1985).

С фундаментальных позиций направленности сукцессионных процессов в сторону накопления органического вещества и количества энергии анализ многолетних биологических данных не отделим от оценки изменения уровня трофии водоема. Наиболее сложным моментом является разделение природной и антропогенной составляющей процесса эвтрофирования, что не входило в рамки нашего исследования. Последнее требует наличие данных по объему антропогенного пресса (стоки, осадки) на зеркало водоема и водосборную площадь. Кроме того, антропогенный фактор как "стресс", отбрасывая развитие экосистемы "назад" или усиливая ее движение "вперед", вызывая определенные пульсации, может влиять лишь на скорость естественной эволюции водоема, но не на ее направление (Маргалеф, 1992). В этом смысле лучше говорить о состоянии устойчивости экосистемы и способах ее адаптации к изменяющимся условиям.

Исходя из определения Одума (1986), что экологическая сукцессия представляет собой изменение во времени видовой структуры и биоценологических процессов экосистемы, следует остановиться прежде всего на эмерджентных свойствах сообщества фитопланктона. Главным показателем сукцессионных процессов является изменение состава сообщества. Как уже было показано выше, при анализе доминирующего состава водорослей, основные структурные перестройки в фитопланктоне наблюдались в конце 50-х – начале 60-х годов, когда в состав лидирующих таксонов стали внедряться мелкоклеточные виды рода *Stephanodiscus*, *Diatoma tenuis*, *Microcystis viridis* и *Tabellaria fenestrata*. Степень участия их в сообществе неодинакова, но достаточно постоянна. В конце 60-х – начале 70-х годов к ним добавились *Skeletonema subsalsum* и мелкие криптонады, а *Tabellaria fenestrata* и виды рода *Anabaena* – показатели начальных стадий эвтрофирования, наоборот перестали доминировать в планктоне. При этом речь идет о самых характерных видах, что исключает элемент случайности. Общее же число доминирующих таксонов оставалось пос-

тоянным в течение всего периода наблюдения, что может объясняться сбалансированностью биоценологических процессов в водоеме. Поэтапное увеличение лидерства представителей мелкоклеточных видов *Stephanodiscus* и *Chroomonas acuta* (α -мезосапробов) свидетельствовало об увеличении органического вещества в водоеме, что подтвердилось достоверным ростом сапробности в Главном плесе (рис. 12Л, табл. 29). Но ее величины не выходили за границы значений, свойственных β – мезосапробной зоне (Корнева, 1992), когда органические вещества не полностью минерализуются и возвращаются в метаболический цикл (Caspers, Karbe, 1966).

Трофия и сапробность – дефиниции, отражающие два взаимосвязанных, но противоположных процесса – интенсивность создания и разложения органического вещества, между отдельными ступенями которых пытаются найти определенные соответствия (Caspers, Karbe, 1966; Sladecsek, 1977; Wegl, 1983). В структуре распределения соотношения ступеней сапробности, трофии и органического загрязнения β - мезосапробной зоне присваивается статус климаксовой стадии в процессе эвтрофирования (Sladecskova, Sladecsek, 1993).

Рост сапробности в Рыбинском водохранилище превышал скорость увеличения биомассы водорослей, и это косвенно свидетельствовало о том, что скорость разложения органического вещества постоянно превышала скорость его образования. Последнее хорошо согласуется с параметрами прямых функциональных характеристик фитопланктона центральной части водохранилища – отношение интегральных величин первичной продукции и деструкции устойчиво ниже 1 (Минеева, 1990). Одной из причин, сдерживающей нарастание биомассы, было измельчение фитопланктона. Это же подтвердилось обратной связью (рис. 25) между содержанием хлорофилла "а" в сырой биомассе фитопланктона (Chl/B) (y) с его размерными характеристиками – среднecенотическим объемом клеток (x_1) и соотношением численности и биомассы (N/B) (x_2):

$$y = 0.66 - 0.0002x_1 \quad r = -0.49, F = 2.88, P < 0.12$$

$$y = 0.24 + 0.033x_2 \quad r = 0.63, F = 5.79, P < 0.04$$

Причем, с последним показателем зависимость более достоверна. Мысль о том, что изменение Chl/B отражает варьирование размерного состава сообщества, высказывалась нами (Корнева, 1993) на основании меньшей выборки материала (по данным за 1978 и 1981 гг.) параллельно с Никсдорф и Хегом, исследовавшими в 1979–1990 гг. фи-

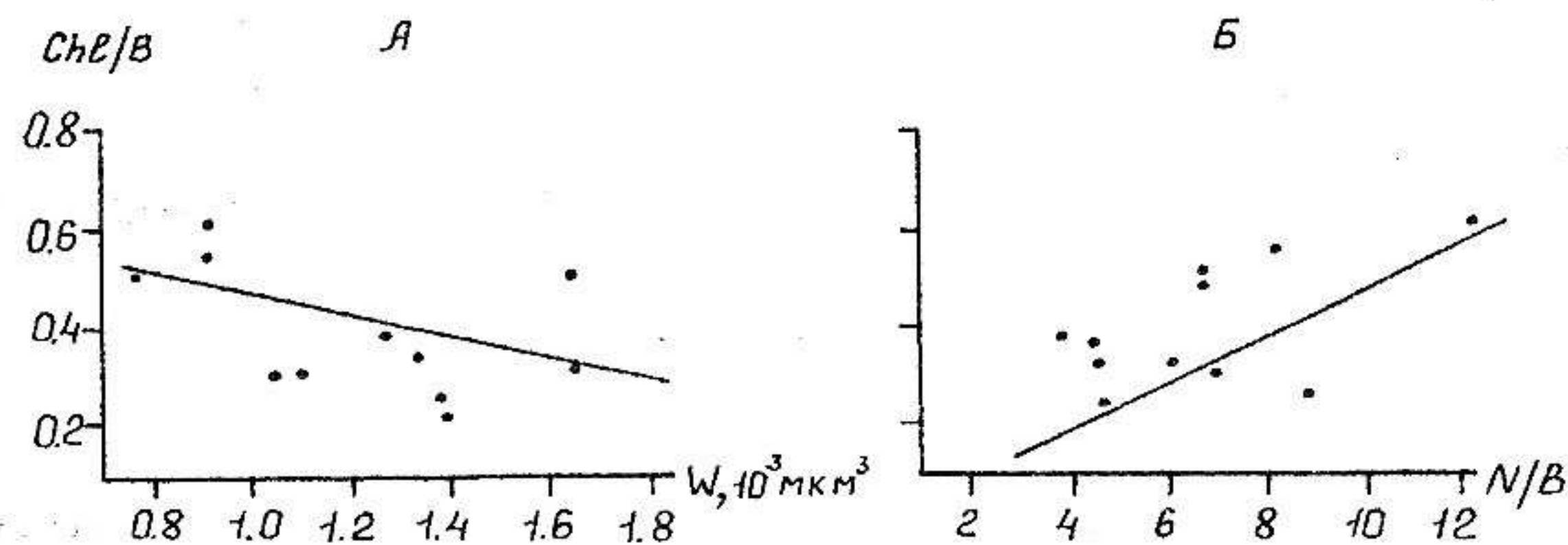


Рис. 25. Связь соотношения хлорофилла и биомассы фитопланктона со средним объемом клеток (А) и отношением численности и биомассы водорослей (Б).

топланктон озера Мюггельзее (Nixdorf, Noeg, 1993).

Подобная же связь выявлена и в удобряемых озерах Псковской области (Авинская, 1988). Поскольку средний объем клеток положительно скоррелирован с количеством падающей солнечной радиации, то первопричиной нарастания Chl/B в водоеме являлось, по-видимому, снижение солнечной активности. Адаптация фитопланктона к изменяющимся условиям проходила, очевидно, по пути изменения таксономической и размерной организации планктонного сообщества в сторону увеличения доли мелких клеток.

Как известно, водоросли с меньшими размерами фотосинтетически более активны (Гутельмахер, 1986), и нарастание их участия в сообществах фитопланктона Рыбинского водохранилища могло компенсировать снижение поступающей радиации, а также способствовать сбалансированности энергетических процессов и относительной стабилизации биомассы, которая отставала от роста концентрации хлорофилла в воде (Корнева, 1993). Постепенное достоверное увеличение последнего в водах Главного плеса с 1969 по 1990 гг. (Пырина, 1991) свидетельствовало о нарастании уровня трофии Рыбинского водохранилища. Начиная с 1979 г., его средневегетационные величины (≥ 10 мкг/л) устойчиво достигали значений, свойственных эвтрофным водам, согласно существующим классификациям (Китаев, 1984).

Содержание же общего фосфора в Рыбинском водохранилище, начиная с 1965 г., слабо варьировало (Былинкина, 1993). С учетом литературных сведений за 1965, 1970 и 1980 гг. по концентрации общего фосфора (33–60 мкг Р/л) (Волга и ее жизнь, 1978; Разгулин и др., 1982) и данных, полученных в 1976–1985 гг. в стандартных

рейсах (28.5–46.0 мкг Р/л) М.И. Васильевой¹, водоем уже с середины 60-х годов можно отнести по известным шкалам (Likens, 1975) к эвтрофному типу. Величины биомассы водорослей планктона (0.8–3.8 г/м³) не соответствовали уровню их обеспеченности минеральными питательными веществами, т.е. были свойственны мезотрофным водам. Содержание хлорофилла пришло в соответствие с содержанием общего фосфора после 1979 г., с опозданием на 10 лет (хл "а" – 9.3–19.2 мкг/л, общий фосфор – 31.2–46.0 мкг Р/л). Все это говорит о наличии в водоеме значительной доли недоступного для фитопланктона фосфора. Снижать биодоступность этого питательного элемента может

высокое содержание взвеси в толще воды Рыбинского водохранилища. Взвесь, в свою очередь, может выступать как механический компонент, изменяющий световые условия в водоеме (Ильинский, 1966), и как химический, удерживающий фосфор в соединениях с железом, гидроокись которого является основной ее составляющей (Рыбинское водохранилище..., 1972) и обладает высокой сорбционной способностью по отношению к ортофосфатам, наиболее легко усваиваемой форме фосфора (Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990).

В заключении хотелось бы отметить, что по большинству параметров, предложенных Одумом (Одум, 1975, 1986) для характеристики зрелых сообществ, формирующихся в ходе сукцессии – накопление биомассы, увеличение видового разнообразия (в данном случае среднего числа таксонов в пробах), снижение "энтропии" (индекса ценогического разнообразия), свидетельствует о том, что сукцессия фитопланктона Рыбинского водохранилища направлена в сторону увеличения количества энергии и поддержания внутренней упорядоченности (самоорганизации) – низкой энтропии. Исключение составляет лишь тенденция к уменьшению размеров клеток планктонных водорослей – смещение в сторону нарастания г-стратегии (упрощение и укорачивание жизненных циклов). В классификации же Одума предложено увеличение размеров клеток, что наблюдается, например, в олиготрофных кислых озерах Вологодской области (Корнева, 1994, Korneva, 1996) и несколько противоречит теоретическим построениям. Многочисленные природные данные свидетельствуют в пользу измельчения фитопланктона при усилении эвтрофирования вод (Михеева, 1992). При слабом нарастании биомассы водорослей планктона в Рыбинском во-

¹ Автор выражает искреннюю благодарность М.И. Васильевой за предоставленные данные.

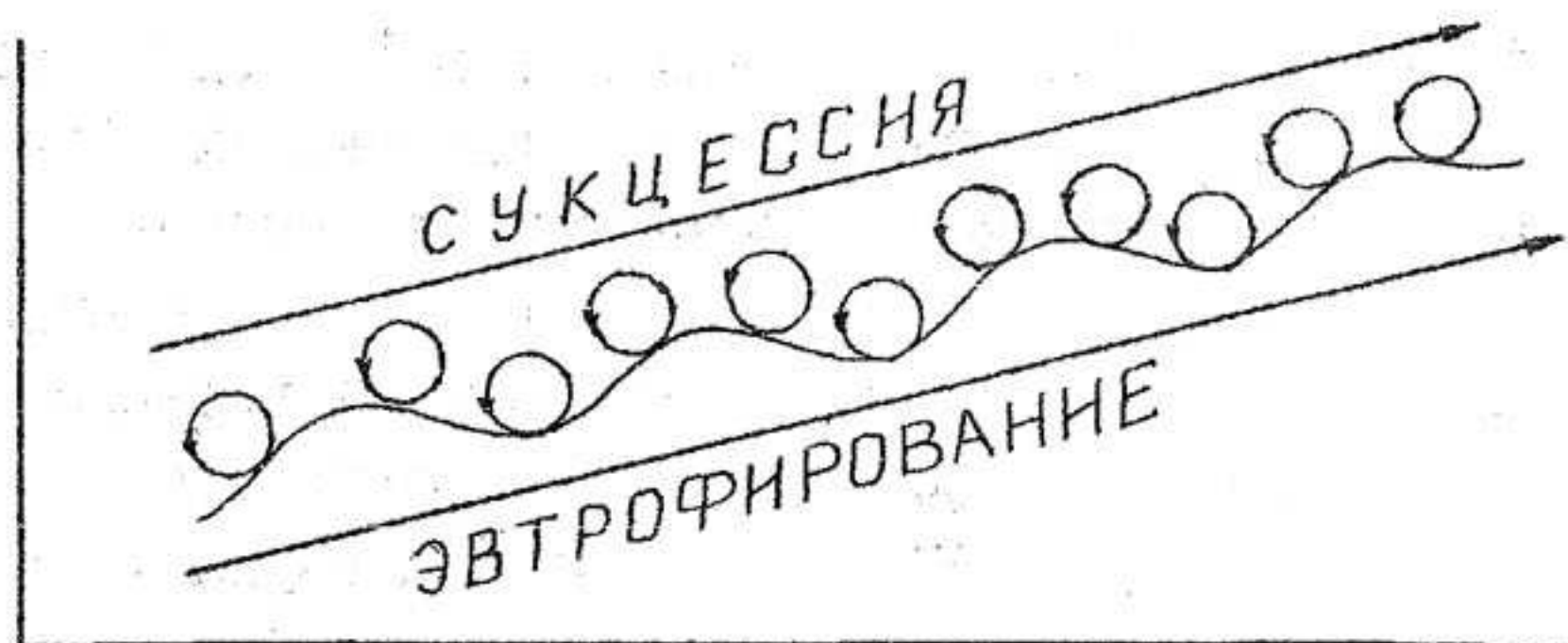


Рис. 26. Схема сукцессии фитопланктона Рыбинского водохранилища.

дохранилище, которая может ограничиваться развитием зоопланктона, накопление энергии усиливалось за счет нарастания доли фотосинтетически более активных мелких клеток. Снижение "энтропийного" показателя, указывающее на увеличение рассеивания легко используемой (несвязанной) энергии в сообществе (Одум, 1986), удовлетворяло растущие энергетические затраты. В целом сукцессию фитопланктона Рыбинского водохранилища можно представить в виде схемы (рис. 26), отражающей повторяемость сезонных (малых) циклов на фоне общей цикличности, вызванной колебаниями гидроклиматических факторов, и общей направленности процесса — увеличения уровня трофии.

Глава 5

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА¹

Фонд автохтонного органического вещества в водоеме создается в результате фотосинтезирующей деятельности водорослей, высших растений, а также бактериального хемосинтеза, однако основная часть первичной продукции в крупных озерах и водохранилищах образуется за счет фотосинтеза фитопланктона. Исследования продуктивности фитопланктона многогранны, они охватывают широкий спектр экологических и физиологических показателей, среди которых к наиболее распространенным относятся интенсивность фотосинтеза и содержание фотосинтетических пигментов.

Продуцирование органического вещества фитопланктоном глубоководной зоны

Изучение фотосинтеза фитопланктона Рыбинского водохранилища было начато в 50-е годы. С 1964 г. ведутся регулярные сезонные наблюдения на 6 стандартных станциях Волжского и Главного плесов, в отдельные годы также в Моложском и Шекнинском плесах (рис. 1). Определение фотосинтетических пигментов, начатое в 1966 г., регулярно ведется с 1969 г. с применением единой методики сбора и обработки материалов (SCOR — UNESCO, 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975). Исследования этого направления также включают ежегодные сезонные наблюдения на 6 стандартных станциях и периодические по всему водоему. В последние годы выполнен ряд более подробных пространственных съемок как всей акватории водохранилища, так и его отдельных участков.

Полученные результаты достаточно полно отражены в многочисленных оригинальных и обобщающих публикациях, посвященных непосредственно первичной продукции (Волга и ее жизнь, 1978; Кузнецов

¹ Глава написана Н. М. Минеевой

и др., 1966, 1974, 1977а, б, в, 1979, 1982а, б, 1984; Минеева, 1986, 1990, 1993б; Пырина, 1966; Романенко, 1966, 1967а, б, 1971, 1984, 1985; Рыбинское водохранилище..., 1972; Сорокин, 1958, 1961), а также пигментам планктона (Елизарова, 1973, 1978б; Минеева, 1986, 1993б; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, 1966, 1991, 1995; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, Минеева, Сигарева, 1986; Пырина, Сигарева, 1986; Пырина и др., 1986, 1993; Mineeva, Litvinov, 1998). Обобщение результатов исследований на уровень 1993 г. приведено на рис. 27, 28 и в табл. 30-32 с использованием данных В.А. Елизаровой (1973, 1978б), И.Л. Пыриной (1966, 1991, 1995) И.Л. Пыриной и Л.Е. Сигаревой (1986) и собственных наблюдений (Минеева, 1986; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Минеева, 1990; Mineeva, Litvinov, 1998).

В течение всего периода наблюдений с 1969 г. содержание основного фотосинтетического пигмента хлорофилла "а" (Хл "а") в водохранилище изменялось в широком диапазоне от минимальных 1-3 до максимальных 100-150 мкг/л, отражая динамику биомассы фитопланктона. Сезонный ход Хл "а", как правило характеризуется весенним, летним, а в отдельные годы еще и осенним подъемами (рис. 27), межгодовые различия выражены во времени наступления пиков, их продолжительности, а также абсолютных величинах концентраций. Весенний максимум при содержании Хл "а" 18-52 мкг/л (предельные величины для разных лет наблюдения) отмечается в мае - начале июня и может быть зарегистрирован или на всех станциях одновременно, или незначительно смещен во времени. В этот период снижается объем притока, в связи с чем завершается весеннее поступление аллохтонных веществ, но продолжается интенсивное поступление солнечной энергии и прогрев водной толщи. В соответствии с особенностями весеннего прогрева водохранилища (см. главу 1) температура воды в Главном плесе обычно ниже, чем в Волжском (табл. 30). Весеннее содержание Хл "а" практически не зависит от абиотических условий.

Весенний максимум не продолжителен, в конце мая - начале июня содержание Хл "а" становится ниже 10 мкг/л и остается невысоким в течение 2-4 недель. Затем начинается новый подъем концентраций, которые достигают 10-77 мкг/л (в разные годы) в Волжском плесе, 8-127 мкг/л в Главном, 16-68 мкг/л в Моложском и 22-150 мкг/л в Шекснинском. В период летнего максимума также не обнаруживается непосредственной корреляции Хл "а" с перечисленными гидрологическими характеристиками (Mineeva, Litvinov, 1998), тем не менее, летняя вегетация фитопланктона в значительной степени определяет-

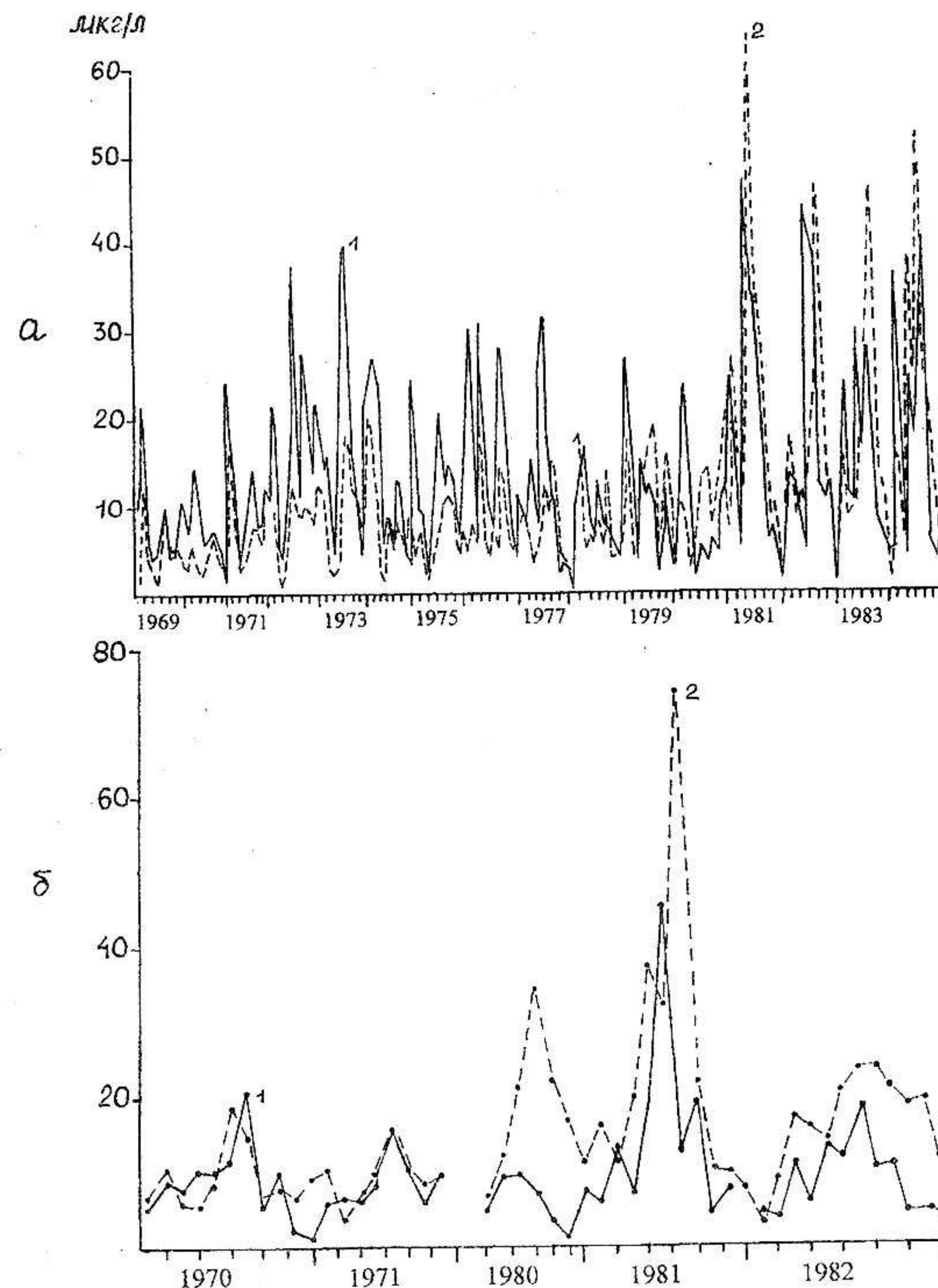


Рис. 27. Многолетняя динамика среднего содержания хлорофилла в плесах водохранилища. Плеса: а - Волжский (1), Главный (2); б - Моложский (1) и Шекснинский (2). По оси абсцисс приведены годы и месяцы с мая по октябрь.

Т а б л и ц а 30

Среднее содержание хлорофилла "а" и температуры воды в период сезонных максимумов развития фитопланктона в 1969–1984 гг.

Плес	Период	Температура, °С	Хлорофилл, мкг/л
Волжский	весна	12.5±1.0	30.8±3.0
	лето	19.3±2.3	33.1±5.4
	осень	4.7±0.7	19.9±2.0
Главный	весна	10.6±0.8	25.0±7.4
	лето	21.0±0.4	32.5±7.7
	осень	5.1±0.9	18.6±5.1

ся именно гидрометеорологическими условиями. Так, пониженное обилие фитопланктона отмечено в многоводные (1978 и 1982) годы при низком поступлении солнечной энергии и низкой температуре воды, а максимальное – в годы с преобладанием солнечной жаркой штилевой погоды (1972, 1973, 1981), в том числе – маловодные (1973 и 1973). Такие периоды, как правило, характеризуются низкой ветровой активностью и благоприятны для развития синезеленых водорослей.

Осеннее содержание Хл "а" обычно ниже 10 мкг/л, хотя в отдельные годы (1975, 1979, 1980, 1982) оно возрастало до 20–30 мкг/л. Развитие осеннего максимума происходит при температуре воды 5–6° в Волжском плесе и 2.2–4.4° в Главном. Самые высокие концентрации Хл "а" отмечены в те годы, когда поздней осенью в октябре преобладала солнечная погода (1975, 1980), и световые условия благоприятствовали вегетации фитопланктона.

В течение всего исследованного периода содержание Хл "а" демонстрирует весьма существенные межгодовые колебания. Средние за вегетационный сезон концентрации различаются в 3.5 раза в Волжском плесе, 5.6 раз в Главном, в 2.4–2.5 раза в Шекснинском и Моложском (табл. 31, 32). Повышенные величины отмечаются в годы с преобладанием жаркой и солнечной (1972, 1973, 1975, 1981) либо пасмурной, но теплой (1983, 1984) погоды, обеспечивающей длительный и устойчивый прогрев водной толщи. Среди этих лет 1972 и 1973 характеризуются самой низкой водностью.

За период 1969–1984 гг. в Главном плесе водохранилища отмечено достоверное увеличение средних за вегетационный сезон концент-

Т а б л и ц а 31

Многолетние изменения максимальных весенних (1), максимальных летних (2) и средних за вегетационный сезон (3) концентраций хлорофилла в Волжском и Главном плесах

Год	Хлорофилл, мкг/л						Источник
	Волжский плес			Главный плес			
	1	2	3	1	2	3	
1969	24.3	10.0	8.2±1.3	19.7	15.5	5.0±0.61	Елизарова, 1973
1970	18.9	10.3	6.8±1.0	7.4	8.0	3.9±0.36	Елизарова, 1978б
1971	33.4	16.4	10.8±1.8	29.4	10.5	7.2±0.85	то же
1972	26.4	44.1	16.4±2.3	43.1	16.8	8.1±0.76	Пырина, Сига-
1973	29.6	41.2	17.4±2.7	20.6	27.4	9.1±0.92	рева, 1986
1974	42.5	13.7	12.2±2.4	36.0	11.6	8.5±1.29	то же
1975	47.2	21.4	13.7±2.0	10.7	16.8	6.4±0.59	то же
1976	52.2	36.6	14.3±2.6	26.6	25.2	8.5±0.97	то же
1977	18.0	48.7	11.9±2.6	13.4	19.6	7.6±0.7	Минеева, Пыри-
1978	19.5	17.5	8.1±1.2	29.8	23.0	9.0±1.02	на, 1986
1979	30.7	21.6	11.6±1.7	21.1	32.2	11.8±1.14	то же
1980	18.5	8.1	7.8±1.4	15.1	17.5	9.8±0.73	Пырина, Минее-
1981	31.1	76.9	19.7±3.6	37.5	127.0	21.0±3.23	ва, 1990
1982	20.6	71.3	15.3±3.3	34.4	31.4	11.6±0.93	то же
1983	27.2	41.6	15.0±2.2	30.6	67.2	16.5±2.03	Пырина и др.,
1984	52.2	50.9	17.6±3.4	24.4	69.7	19.2±2.48	1986
1989	-	30.6	-	-	60.6	-	Минеева, 1993б
1992	30.2	31.4	-	-	-	-	Минеева, наст.
1993	28.2	26.3	-	-	-	-	работа

раций Хл "а" при среднегодовом приросте 4.2 мкг/л. В Волжском плесе эти изменения не носят направленного характера (Минеева, Litvinov, 1998). В Моложском плесе среднее содержание Хл "а" осталось неизменным, а в Шекснинском плесе в начале 80-х годов оно стало вдвое выше по сравнению с началом 70-х (табл. 31, 32).

В ходе многолетней сукцессии изменилось соотношение весенних и летних концентраций Хл "а". В первые годы весенний максимум или превышал летний, или был соизмеримым с ним, а в начале 80-х гг.

Т а б л и ц а 32

Многолетние изменения максимальных весенних (1), максимальных летних (2) и средних за вегетационный сезон (3) концентраций хлорофилла в Моложском и Шекснинском плесах

Год	Хлорофилл, мкг/л						Источник сведений
	Моложский плес			Шекснинский плес			
	1	2	3	1	2	3	
1970	9.3	21.9	9.2±1.1	13.7	24.5	9.2±0.9	Елизарова, 1978б
1971	15.9	22.4	8.8±0.8	17.4	22.2	9.2±1.0	то же
1980	—	11.2	5.9±0.9	12.7	38.5	18.8±3.3	Минеева, 1986
1981	8.7	68.3	14.1±3.4	15.0	49.2	23.2±3.6	то же
1982	5.1	24.1	8.7±1.0	—	34.8	16.3±1.5	то же

летний максимум стал устойчиво выше весеннего. В Волжском и Главном плесах прослеживается достоверное увеличение максимальных летних концентраций Хл "а", при этом максимальные весенние остались без изменений (табл. 31). Именно максимальные летние величины ($X_{\text{летн}}$) определяют среднее за сезон ($X_{\text{ср}}$) обилие фитопланктона в водохранилище, что подтверждается тесной корреляцией между этими показателями:

$$X_{\text{ср}} = 6.69 + 0.16 X_{\text{летн}} \quad (n=42, r=0.80)$$

Весеннее содержание Хл "а" ($X_{\text{весен}}$) мало влияет на его среднее за сезон содержание, низкий коэффициент корреляции ($r=0.3$) свидетельствует о слабой зависимости между переменными. Связь между весенними и летними максимальными значениями в масштабах всего водохранилища отсутствует ($r=0.17$), в то же время в Главном плесе между ними обнаружена довольно тесная зависимость, которая описывается степенным уравнением (Mineeva, Litvinov, 1998):

$$X_{\text{летн}} = 1.06 (X_{\text{весен}})^{1.07} \quad (n=16, r=0.72)$$

Общий уровень содержания Хл "а" в водохранилище хорошо отражают наиболее часто встречаемые концентрации, которые в начале

наблюдений во всех плесах не превышали 10 мкг/л (рис. 28). В Волжском плесе эти величины увеличились до 10-20 мкг/л в начале 70-х гг. и сохраняются на этом уровне до настоящего времени. В Главном плесе диапазон наиболее часто встречаемых концентраций возрос с 1-5 мкг/л в начале наблюдений, до 5-10 мкг/л в 70-е годы, далее до 10-20 мкг/л в начале 80-х гг. и не изменился до настоящего времени. В Шекснинском плесе диапазон модальных значений Хл "а" также вырос до 10-20 мкг/л в начале 80-х гг., в Моложском плесе он не изменился.

Содержание хлорофилла принято рассматривать с точки зрения оценки трофического состояния водоемов (Винберг, 1960; Likens, 1975), отдавая при этом предпочтение не потенциальной (содержание биогенов), а именно реализованной биомассе фитопланктона (Трифенова, 1993).

В начале наблюдений средние за сезон, максимальные летние и наиболее часто встречаемые концентрации Хл "а" в водохранилище соответствовали водам мезотрофного типа. В дальнейшем на большей части акватории эти показатели претерпели определенные изменения, которые можно рассматривать как отражение направленности развития экосистемы. Наиболее отчетливо эти изменения (табл. 31 и рис. 28) прослеживаются в Главном плесе, занимающем около 70% площади водоема, а также в Шекснинском, который принимает сточные воды Череповецкого промышленного комплекса и испытывает вследствие этого сильное антропогенное воздействие. Здесь отмечено увеличение всех названных показателей, свидетельствующее о повышении уровня трофии плесов. В меньшей степени изменился трофический статус Волжского плеса, судя по тому, что произошло увеличение только максимальных летних концентраций. Трофическое состояние Моложского плеса осталось на прежнем уровне. В конце 70-х гг. водохранилище перешло в разряд эвтрофных и сохраняет этот статус на протяжении последующих лет. Однако в начале 90-х гг. уровень содержания Хл "а" несколько снизился, о чем свидетельствует увеличение доли "мезотрофных" (менее 10 мкг/л) величин на гистограмме распределения концентраций пигмента (рис. 28).

В последние годы был проведен цикл наблюдений, выполненных в течение короткого периода и давших возможность получить более подробное представление о пространственном распределении фитопланктона в разные сезоны (Минеева, 1993б; Пырина и др., 1993; Минеева, неопubl.).

Распределение Хл. "а" в водохранилище как правило характеризу-

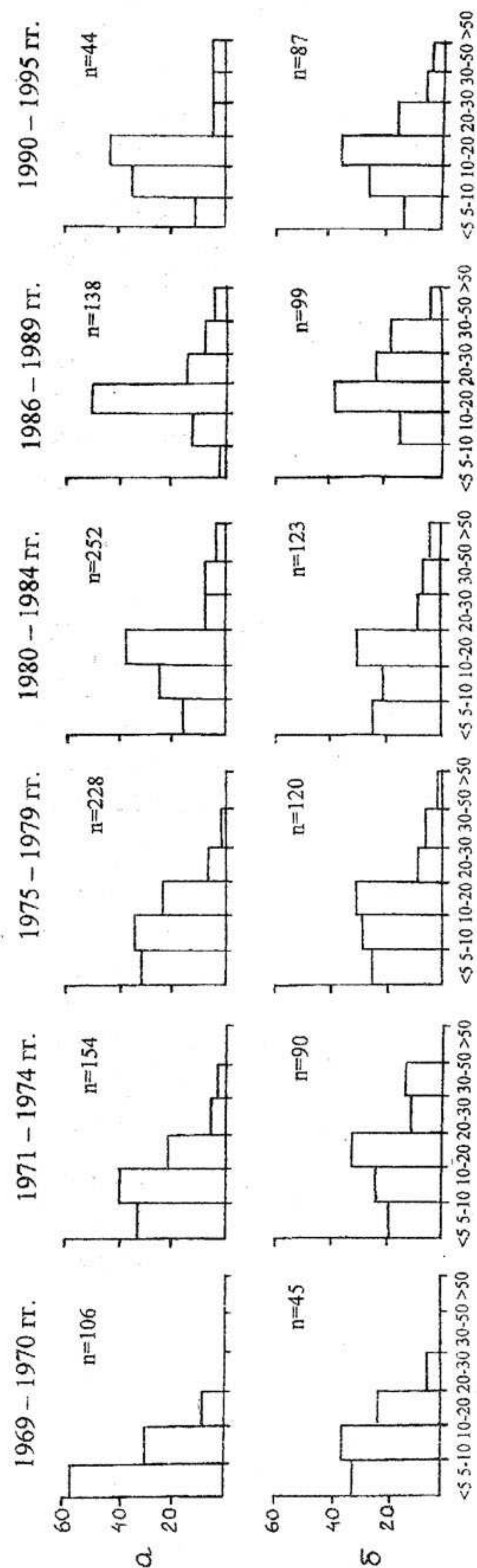
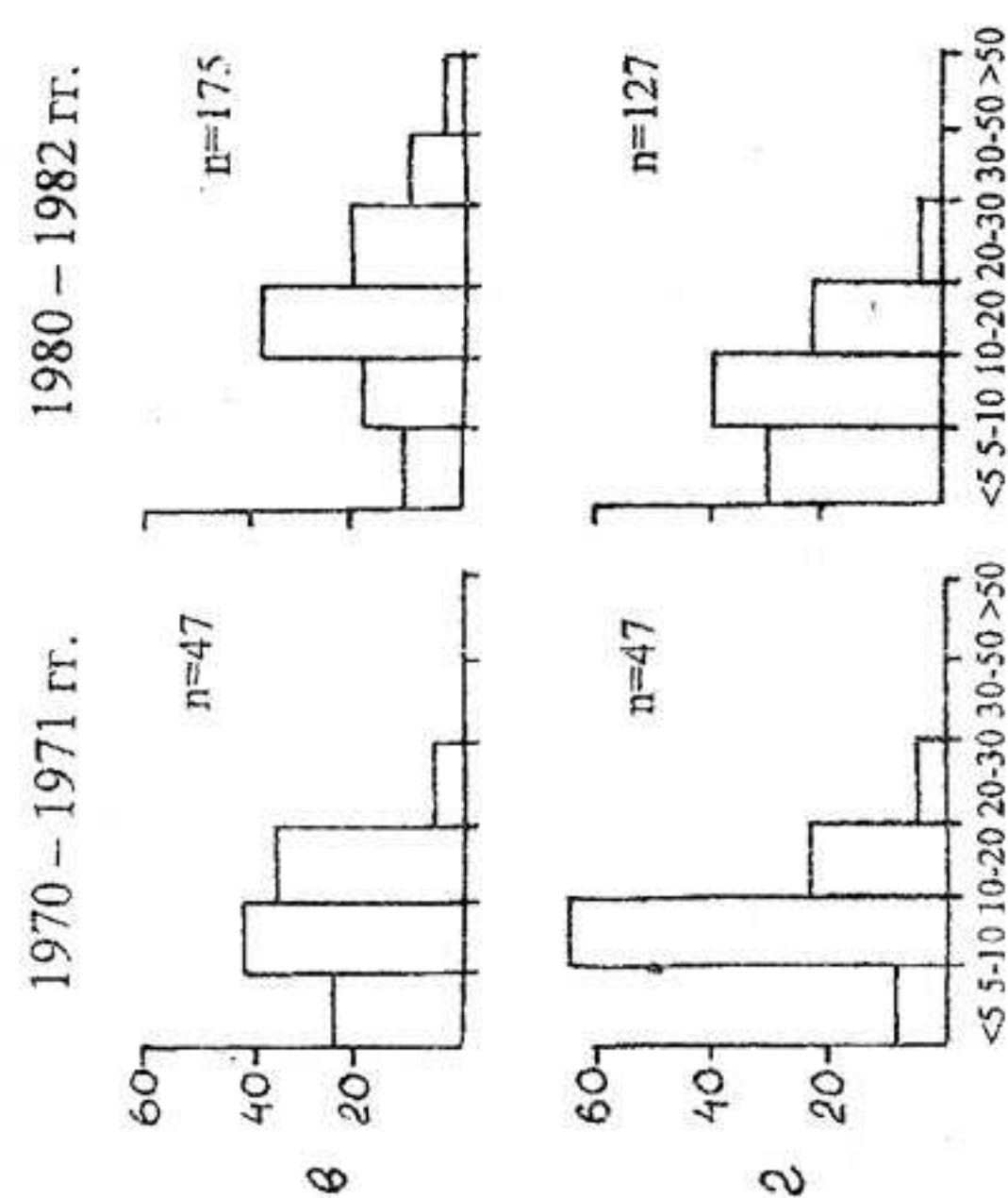


Рис. 28. Многолетние изменения частоты встречаемости концентраций Хл "а" (% от общего числа наблюдений n) в плесах водохранилища.

Плеса: а - Главный, б - Волжский, в - Шекснинский, г - Моложский.



ется значительной крупномасштабной горизонтальной неоднородностью. В период сезонных максимумов (май, июль-август, табл. 33) минимальные и максимальные концентрации пигмента различаются в 7-17 раз, и коэффициент вариации средних может превышать 100%.

Т а б л и ц а 33

Характеристика пространственного распределения фитопланктона (по содержанию хлорофилла "а") в водохранилище

Год, дата наблюдения	Хлорофилл, мкг/л		n	Cv, %	Источник сведений
	пределы	среднее			
1986, 9-11.VIII	6.3-102	20.5±3.4	27	91	Пырина и др., 1993
13-15.VIII	7.3-73.9	23.7±3.0	28	69	то же
19-21.VIII	4.3-53.4	17.0±1.9	27	62	" "
1989, 12-31.VII	6.7-72.9	24.4±2.5	36	61	Минеева, 1993б
1992, 25-27.V	1.4-20.0	8.2±0.5	44	44	Минеева, неопубл.
24-25.VIII	7.1-52.1	21.9±2.5	12	75	то же
1993, 2-3.VI	7.0-19.2	11.5±0.6	11	34	" "
6-8.VIII	9.7-116	27.0±4.3	13	105	" "
1994, 2-5.VI	5.1-17.4	9.5±0.5	18	34	" "
1995, 1-4.VII	7.1-78.6	24.8±3.2	17	87	" "

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 34 n - число станций, Cv - коэффициент вариации средних. 1989 г. - по данным для глубоководных станций.

В периоды сезонной депрессии различия в пространственном распределении фитопланктона выражены в меньшей степени, разница между минимальными и максимальными концентрациями снижается до 3-кратной при коэффициентах вариации средних около 30%. Повышенными концентрациями пигмента выделяются воды Шекснинского плеса (Минеева, 1987, 1993б), а также зоны слияния различных водных масс (Пырина и др., 1993), которые можно рассматривать как экотоны. Горизонтальное распределение фитопланктона находится "в противофазе" с гидрологической ситуацией. Максимальные пространственные градиенты концентраций Хл "а" отмечаются не весной, когда в водоеме в наибольшей степени выражены границы между водными массами различного генезиса (различия в температуре, электропроводности,

цветности), а летом, когда гидрологические показатели сглаживаются. Эти тенденции хорошо иллюстрирует картина пространственного распределения концентраций Хл "а" в июле 1989 г. (рис. 29). Минимальные величины в этот период были ниже 10 мкг/л, а максимальные достигали 73 мкг/л на глубоководных станциях и превышали 100 мкг/л на мелководьях.

В 1987 г. была проведена серия съемок на полигоне 14x23 км, расположенном в западной части Главного плеса (рис. 1). Эти данные позволили охарактеризовать мезомасштабное распределение фитопланктона, которому присуще как определенное сходство, так и отличие от крупномасштабного. Изменение концентраций Хл. "а" в пределах небольшой акватории носило более равномерный характер, нежели в масштабах всего водохранилища. Различия между крайними величинами в течение сезона менялись в 1.8-6.8 раза при коэффициентах вариации средних 17-56% (табл. 34). Наибольшая горизонтальная неоднородность также сопровождала развитие сезонных максимумов. Повышенное содержание хлорофилла отмечалось на участке слияния вод водохранилища с Моложской водной массой (Пырина и др., 1993).

Т а б л и ц а 34

Характеристика пространственного распределения хлорофилла "а" (мкг/л) на полигоне в 1987 г. (по: Пырина и др., 1993)

Сроки наблюдения	Пределы	Среднее	n	Cv, %
27.V	8.6-49.3	20.1±2.1	11	56
30.V	8.4-25.0	15.5±0.8	28	27
4.VI	7.7-23.1	11.4±0.6	29	28
6.VI	4.8-17.3	9.5±0.5	28	29
9.VI	5.1- 9.0	7.5±0.2	13	17
13.VI	2.6-14.4	5.4±0.4	27	33
17.VI	2.9-20.0	6.6±0.7	27	51
13.VII	7.0-16.0	10.6±0.4	28	22
13.VIII	6.2-28.2	11.0±0.8	29	40
26.IX	3.4-12.2	6.2±0.4	28	37

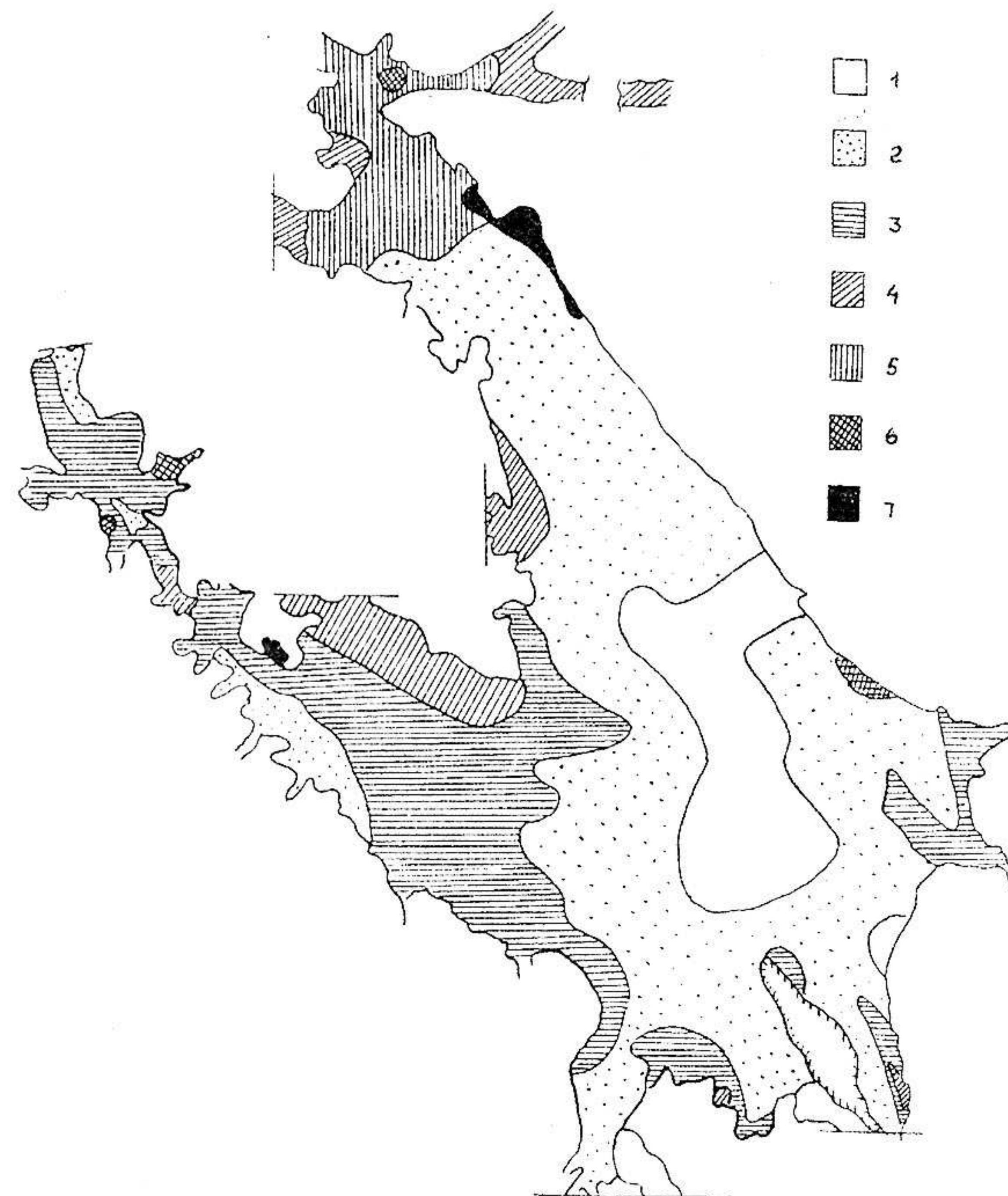


Рис. 29. Распределение концентраций хлорофилла "а" (мкг/л) по акватории водохранилища в июле 1989 г. (по: Минеева, 1993б).

1 - 5-10; 2 - 10-20; 3 - 20-30; 4 - 30-40; 5 - 40-50; 6 - 50-70; 7 - >100.

Распределение фитопланктона в толще воды в значительной степени зависит от погодных условий и состава сообществ. Дробный отбор проб из слоев 0-2 м (эвфотная зона) и 2 м - дно в 1981 г., а также из слоев 0-2 м, 2-6 м (средняя глубина водохранилища) и 6 м

— дно в 1982 г. показал, что в подавляющем большинстве случаев различия в содержании Хл "а" не превышают 20-30% (рис. 30). Это связано с постоянным ветровым перемешиванием водной толщи, в которой редко наблюдается плотностная (температурная) вертикальная стратификация. Весной и осенью при доминировании диатомовых водорослей распределение близко к равномерному, и лишь периоды штилевой погоды, сопутствующие летнему "цветению" воды синезелеными водорослями, характеризуются повышением содержания Хл "а" в поверхностном слое в 2-3 раза. Однако такие периоды, как правило, непродолжительны и бывают устойчивыми только в годы с антициклональным характером погоды (1981).

Интенсивность фотосинтеза в максимуме вертикального профиля A_{\max} по данным 1981-1982 гг. изменялась от 0.1-0.6 до 4.6-8 мг O_2 /л·сут при наиболее часто встречаемых (71-86% величин) около 2 мг O_2 /л·сут в Волжском, Главном, Моложском плесах и 3 мг O_2 /л·сут (75% величин) в Шекснинском (Минеева, 1990). Интегральная первичная продукция в столбе воды ΣA при этом составляла от 0.1-0.4 до 4-6 г O_2 /м²·сут. Сезонный ход и распределение по плесам A_{\max} (табл. 35) соответствуют показателям обилия фитопланктона. Об этом свидетельствует тесная корреляционная зависимость между A_{\max} и $Xл"а"$ (Минеева, 1986, 1990), которая описывается следующими уравнениями:

Весна	$A_{max}=0.509+0.080$	Хл"а"	(n=26, r=0.88)
Лето	$A_{max}=0.901+0.083$	Хл"а"	(n=77, r=0.83)
Осень	$A_{max}=0.106+0.057$	Хл"а"	(n=50, r=0.78)

Из этих уравнений следует, что наибольшей фотосинтетической активностью характеризуется летнее сообщество фитопланктона, а самой низкой – осеннее. Величины ΣA зависят не только от обилия фитопланктона, они напрямую связаны с условиями подводного светового режима, которые типичны для водохранилищ Волги (Пырина, Рутковская, 1976). Энергия ФАР в верхнем 50-см слое воды, в пределах которого располагается фотосинтетический максимум, весной и летом соответствует насыщающей $0.11-0.54 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{ч}$, а осенью снижается до лимитирующего фотосинтез уровня $0.02-0.2 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{ч}$. Глубина эвфотной зоны (глубина проникновения $1\% I_0$) в зависимости от внешних факторов (падающей радиации, ветровой ситуации, которая влияет на содержание взвеси и прозрачность) колеблется от $0.6-1.5$ до $3.5-5.5 \text{ м}$ (Минеева, 1990, 1993б). Основной фонд органического ве-

Таблица 35

Сезонные изменения первичной продукции планктона в плесах водохранилища в 1981-1982 гг.
(по: Минеева, 1990)

Год, месяц	Плес											
	Волжский			Главный			Шекснинский			Моложский		
	1 ¹	2 ²	1	1	2	1	1	2	1	1	2	
1981												
Май	2.26±0.35	3.17±0.17	2.03±0.58	3.55±0.32	1.53±0.15	1.89±0.12	1.16±0.02	1.44±0.04				
Июнь	2.23±1.0	3.29±0.58	0.30±0.51	5.14±0.37	2.02±0.42	2.36±0.29	0.86±0.24	1.05±0.23				
Июль	2.98±0.84	3.94±0.44	1.71±0.33	2.77±0.21	3.93±0.96	3.71±0.52	1.72±0.25	2.08±0.13				
Август	2.95±0.74	2.63±0.31	5.16±1.03	5.83±0.52	4.98±1.07	5.31±0.45	6.25±1.74	1.69±0.80				
Сентябрь	1.55±0.33	1.11±0.09	1.84±0.54	1.60±0.25	1.93±0.33	1.28±0.06	2.06±0.82	1.33±0.20				
Октябрь	0.69±0.32	0.43±0.07	0.33±0.06	0.09±0.01	0.62±0.22	0.20±0.03	0.71±0.12	0.35±0.02				
1982												
Май	1.11±0.39	0.93±0.13	1.13±0.49	1.42±0.32	0.88±0.01	0.76±0.02	0.42±0.11	0.38±0.04				
Июнь	1.34±0.55	1.33±0.24	1.01±0.27	0.71±0.06	1.63±0.40	1.35±0.11	0.93±0.02	0.52±0.08				
Июль	0.91±0.30	1.36±0.16	1.48±0.31	2.67±0.21	4.52±1.63	4.14±0.51	1.78±0.14	2.58±0.13				
Август	2.50±1.74	2.39±0.62	1.57±0.20	1.93±0.14	3.60±0.81	3.57±0.30	1.32±0.20	1.24±0.08				
Сентябрь	0.83±0.38	0.64±0.11	0.83±0.10	0.55±0.04	1.65±0.70	1.37±0.27	0.58±0.15	0.26±0.03				
Октябрь	0.26±0.08	0.07±0.01	0.18±0.06	0.04±0.01	0.36±0.03	0.07±0.01	0.20±0.0	0.09±0.01				

Примечание. 1 - A_{max} , мг O_2 /л·сут; 2 - ΣA , г O_2 /м²·сут

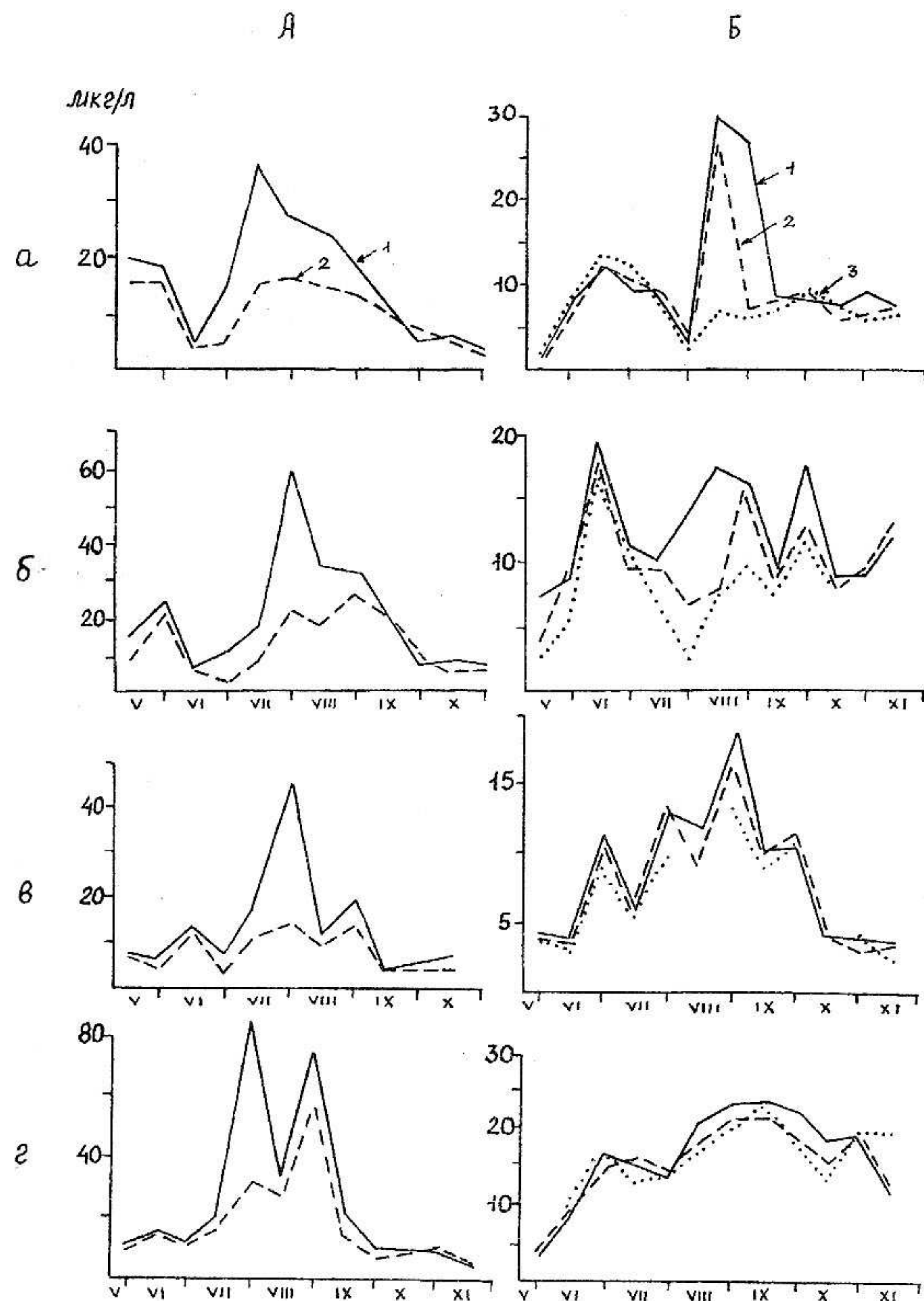


Рис. 30. Распределение средних для плеса концентраций хлорофилла "а" в толще воды в 1981 (А) и 1982 гг. (Б).

Плеса: а – Волжский, б – Главный, в – Моложский, г – Шекснинский. Слой воды: 1 – 0–2 м, 2 – 2 м–дно в 1981 г.; 1 – 0–2 м, 2 – 2–6 м, 3 – 6 м–дно. в 1982 г.:

щества создается в пределах верхнего 0–2 м слоя, однако процессы фотосинтеза могут распространяться до 6–8 м (см. гл. 1).

Повышенной первичной продукцией, как и содержанием Хл"а", выделяется Шекснинский плес, а также районы слияния различных водных масс. Пониженные величины отмечаются в Моложском плесе и на участках, которые испытывают антропогенное воздействие (районы городов Рыбинск и Череповец: Минеева, 1993б). Фотосинтез фитопланктона представлен величинами, характерными для слабо эфтрофных и эвтрофных вод.

Интенсивность фотосинтеза, как правило, существенно превышает деструкцию органического вещества R, которая изменяется в пределах 0.01–2.8 мг O_2 /л·сут для отдельных станций и 0.1–2.1 мг O_2 /л·сут в среднем для плесов (табл. 36). Суммарная деструкция в толще воды ΣR варьирует в более широких пределах – от 0.2 до 13 г O_2 /м²·сут, при этом баланс органического вещества ($\Sigma A/\Sigma R$) меняется в течение сезона и неодинаков на различных участках водоема. Автотрофная фаза ($\Sigma A/\Sigma R > 1$) как правило совпадает с весенним и летним максимумами фитопланктона, гетеротрофная ($\Sigma A/\Sigma R < 1$) отмечается в период сезонной депрессии, а также осенью. В самом глубоком Главном плесе (его средняя глубина 6.2 м против 3.3–4.7 м в речных), который принимает наибольший объем аллохтонных поступлений с водами 3 речных плесов, деструкционные процессы в большинстве случаев преобладают над продукционными и, в среднем за сезон, примерно наполовину обеспечиваются за счет фотосинтеза фитопланктона. В Шекснинском плесе в основном преобладают продукционные процессы, что соответствует эвтрофному состоянию данного участка, подверженного наибольшей антропогенной нагрузке. В Волжском и Моложском плесах отношение $\Sigma A/\Sigma R$ колеблется около 1 (табл. 36). Собственное дыхание водорослей в суммарном потреблении кислорода планктоном водной толщи в среднем за сезон составляет 28–34% в Волжском, Главном и Моложском плесах и 43–55% в Шекснинском (Минеева, 1986, 1990, 1992).

Продукция органического вещества фитопланктоном мелководной зоны

Все исследования, обзор которых приводится выше, выполнены в глубоководной пелагической части водохранилища. Значительно мень-

Год, месяц	Плес									
	Волжский		Главный		Шекснинский		Моложский			
	1 ¹	2 ²	1	2	1	2	1	2	1	2
1981										
Май	0.47±0.13	2.19±0.43	0.94±0.62	5.12±2.22	0.50±0.22	1.78±0.58	0.52±0.14	1.74±0.32		
Июнь	0.44±0.05	2.18±0.27	0.56±0.14	3.55±0.69	0.35±0.05	1.24±0.16	0.81±0.27	2.74±0.65		
Июль	1.46±0.36	6.35±1.38	2.09±0.26	12.78±1.14	0.77±0.06	2.76±0.16	0.48±0.08	1.59±0.21		
Август	0.57±0.14	2.54±0.46	1.47±0.30	8.22±1.20	0.82±0.09	2.17±0.23	1.42±0.80	4.62±1.85		
Сентябрь	0.56±0.16	2.48±0.53	0.41±0.24	1.62±0.58	0.34±0.13	1.40±0.38	0.26±0.06	0.82±0.14		
Октябрь	0.32±0.24	1.58±0.73	0.21±0.14	0.96±0.36	0.15±0.03	0.65±0.10	0.16±0.11	0.47±0.26		
1982										
Май	0.18±0.05	0.54±0.12	0.24±0.11	1.22±0.25	0.07±0.05	0.47±0.10	0.08±0.06	0.24±0.08		
Июнь	0.23±0.09	0.90±0.24	0.26±0.08	2.54±0.66	0.20±0.09	0.56±0.16	0.34±0.14	1.57±0.57		
Июль	0.18±0.06	0.96±0.16	1.12±0.18	5.06±0.61	1.14±0.16	4.05±0.53	0.51±0.03	1.51±0.11		
Август	0.59±0.30	1.73±0.30	0.43±0.10	2.41±0.34	0.22±0.08	0.89±0.10	0.18±0.01	0.43±0.09		
Сентябрь	0.07±0.01	0.51±0.14	0.17±0.08	0.85±0.22	0.19±0.01	0.80±0.19	0.10±0.01	0.54±0.10		
Октябрь	0.11±0.05	0.68±0.34	0.10±0.07	0.69±0.16	0.01±0.0	0.23±0.02	-	0.01±0.0		

П р и м е ч а н и е. 1 - R, мг O₂/л·сут; 2 - ΣR, г O₂/м²·сут

ше материалов получено для прибрежной литоральной зоны, роль которой в формировании общей продуктивности экосистемы весьма существенна. Литоральная зона служит барьером для привноса аллохтонных взвешенных, биогенных и загрязняющих веществ. Эффективность ее функционирования определяется размерами, а также направленностью и интенсивностью физико-химических и биологических процессов. В последние годы автором выполнен цикл работ, направленных на характеристику продуктивности фитопланктона мелководий, и вторая часть настоящей главы будет посвящена детальному анализу этих данных.

Рыбинское водохранилище включает обширные мелководные участки, занимающие при НПУ 30-44% площади в речных и 14% в Главном плесе (Бакастов, 1976). Границей этой зоны в водохранилище принято считать 2-метровую изобату или глубину распространения высшей водной растительности (Мордухай-Болтовской, 1976). В прибрежье преобладают участки с размытыми песчаными или каменисто-песчаными грунтами, открытые прибойной волне и лишенные высшей водной растительности. Площадь защищенных участков, расположенных за островами или в заливах, невелика. Здесь не бывает значительного волнения, и грунты, представленные бывшими задернованными почвами, покрытыми слоем растительных остатков и ила, не размываются. Слабо размываются и "полузащищенные" мелководья, расположенные в неглубоких заливах и за небольшими островами.

Данные по составу и продуктивности планктонных фитоценозов мелководной зоны Рыбинского водохранилища, полученные в разные годы, составляют довольно продолжительный, хотя и прерывистый ряд. Они включают сезонные наблюдения на станциях Волжского плеса, проводившихся в 50-е, 70-е и 80-е годы, а также съемки всей акватории водохранилища, выполненные в августе 1971 г., мае, июне, июле, сентябре 1972 г. В результате этих работ выявлено ряд особенностей структуры и обилия фитопланктона (Приймаченко, 1959; Башкатова, 1976; Девяткин, 1983; Корнева, 1983, 1993; Елизарова, 1988), его пигментного состава (Елизарова, Сигарева, 1976) и первичной продукции (Сорокин, 1968, 1971; Старикова, Сорокин 1971; Пырина и др., 1976). Полученные материалы представляет несомненный интерес с точки зрения экологического мониторинга состояния водохранилища.

Наши исследования включали подробную пространственную съемку всего водохранилища в июле 1989 г. (Минеева, 1993б), а также сезонные наблюдения на станциях Волжского плеса, выполненные в пе-

риод открытой воды 1992–1993 гг. с интервалом 1–2 недели¹. Станции наблюдения были расположены на участках, лишенных высшей водной растительности. В 1989 г. (рис. 1), за исключением нескольких, они были приурочены к мелководьям открытого типа. В 1992–1993 гг. съемки проводились в том же районе, что и в 70-е годы – по разрезу от берега вблизи пос. Борок к руслу Волги (ст. 1, рис 1Б) на мелководьях открытого (ст. 2) и полузащищенного (ст. 3) типов. Параллельные наблюдения на близлежащих глубоководных участках проводились во всех случаях. Определяли первичную продукцию, деструкцию органического вещества, и пигментные характеристики фитопланктона. Фотосинтез и деструкцию измеряли кислородной модификацией скляночного метода, пробы экспонировали 24 ч, располагая "светлые" склянки на глубине около 15 см, т.е. в области фотосинтетического максимума. В 1989 г. опыты проводили на палубе судна в инкубаторе с проточной заборной водой; в 1992–1993 гг. – в баке установленном на балконе лабораторного корпуса и заполненном водопроводной водой с температурой, близкой к измеренной в водоеме. Пигменты определяли в смешанном ацетоновом экстракте стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966). Рассчитывали концентрации пигментов – хлорофиллов, фео-опигментов и растительных каротиноидов – по принятым формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975; Lorenzen, 1967; Parsons, Strickland, 1963), а также пигментный индекс E_{480}/E_{664} , выраженный отношением оптических плотностей ацетонового экстракта в максимумах поглощения каротиноидов и хлорофилла. В 1992–1993 гг. анализировали "свежие", не подверженные длительному высушиванию и хранению пробы. В 1993 г. измеряли также флуоресценцию хлорофилла в природной воде, используя модификацию флуоресцентного метода, разработанную в Красноярском государственном университете (Гольд и др., 1986). Изменение выхода флуоресценции при добавлении в пробу симазина в качестве ингибитора электронного транспорта дало возможность получить представление о физиологическом состоянии (фотосинтетической активности) и качественном составе водорослей. Параллельно на станциях проводили определение показателей гидрологического и гидрохимического режима (табл. 37, 38), от которых в значительной степени зависят развитие и фотосинтетическая активность фитопланктона в водоеме.

¹ В сборе и обработке данных 1993 г. принимала участие студентка Ярославского государственного университета М.В. Мutowина.

Период исследований в целом относится к многоводной фазе для которой характерно преобладание прохладной пасмурной погоды, а также усиление ветровой активности (Буторин, Курдина, Бакастов, 1982). По суммарному объему годового притока и режиму уровня 1989 г. был близок к норме (Литвинов, Рощупко, 1993), два других года характеризовались различными условиями водности. В 1992 г. отмечалось значительное снижение уровня в конце лета и осенью (до отметки ниже 99 м БС в октябре), в результате чего уже в сентябре мелководья в районе станций наблюдения были осушены. В 1993 г. уровень водохранилища был высоким, поддерживался на отметке 101 м БС в течении всего вегетационного сезона, и исследованные мелководные участки были покрыты водой до глубокой осени. В 1992–1993 гг. температура воды в прибрежье в период максимального прогрева не поднималась выше 21–22° (табл. 37), тогда как в жаркие мало-водные годы зафиксированы значения выше 25° (Гидрометеорологический режим..., 1975). Сезонный ход температуры (рис. 31) был типичен для водоемов умеренной зоны. При этом литоральные участки реагировали на изменение погодных условий ее резким повышением или понижением. Водная масса русловой части более инертна, и сезонные изменения температуры воды на станции 1 происходили плавно. В целом литоральная зона прогревалась интенсивнее, чем пелагиаль, и средняя температура воды была соответственно выше на 1–1.5°. К характерным особенностям мелководий относится также более низкая прозрачность воды при повышенном содержании взвешенного вещества и биогенных элементов (табл. 37, 38), особенно на защищенных участках (ст. 3). По цветности воды и содержанию растворенного кислорода мелководные станции мало отличались от основной водной массы водохранилища.

Состав фитопланктона мелководий и глубоководной части обладают высокой степенью сходства (Башкатова, 1976; Елизарова, 1988; Корнева, 1983). Весной и осенью основу биомассы составляют диатомовые водоросли. В разгар лета к ним присоединяются синезеленые, но их массовое развитие наблюдалось лишь эпизодически. Для сезонного хода биомассы характерно наличие весеннего, летнего и осеннего максимумов, а в наблюдениях 1975 г. (Корнева, 1983) выявлены ее ежемесячные подъемы. В разгар лета на отдельных участках отмечена высокая биомасса зеленых водорослей (Корнева, 1993).

В гидроэкологических исследованиях в качестве показателей обилия, состояния и продуктивности фитопланктона рассматривают пигментные характеристики – хлорофилл, продукты его распада фео-пиг-

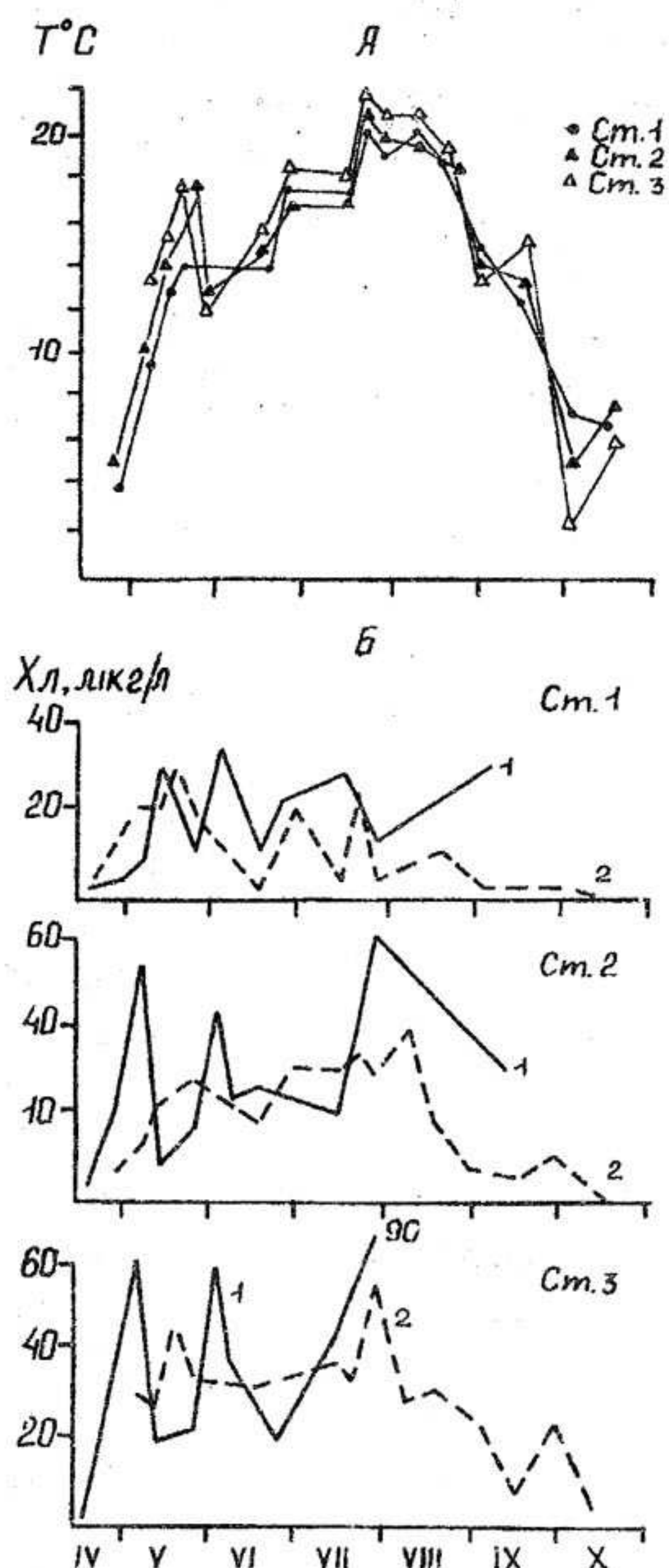


Рис. 31. Сезонные изменения температуры воды (А) и содержания хлорофилла (Б) на станциях Волжского плеса в 1992 (1) и 1993 (2) гг.

менты и растительные каротиноиды. Сезонные изменения Хл "а" отражают типичную для водоемов умеренной зоны динамику фитопланктона, особенности которой в Рыбинском водохранилище, включая его мелководные участки, подробно проанализированы в многочисленных публикациях (Башкатова, 1976; Елизарова, Сигарева, 1976; Корнева, 1983, 1993; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Сигарева, 1986; Елизарова, 1988; Пырина, Минеева, 1990 и др.).

На мелководных станциях содержание Хл "а" в течение вегетационных сезонов 1992-1993 гг. изменялось от 1.5-3 мкг/л ранней весной и глубокой осенью до 43-68 и 42-91 мкг/л соответственно в разгар весны и лета (рис. 31). Нарастание концентраций хлорофилла за счет прогрессирующей вегетации весенних диатомей начинается сразу же после вскрытия водохранилища, и максимальные для этого периода значения достигаются в первой (1992 г.) или второй (1993 г.) декаде мая при температуре воды около 9°C. В начале июня 1992 г. при температуре воды около 15°C сформировался второй максимум с таким же содержанием Хл "а", как и первый, а в 1993 г. этот пик не прослеживался. В открытом прибрежье после незначительного снижения Хл "а" в середине июня следовал его новый подъем, концентрации оставались высокими до середины августа, а в защищенном прибрежье – до сентября. В период летнего пика концентрации Хл "а", как правило, достигают максимальных величин. Осен-

ся сразу же после вскрытия водохранилища, и максимальные для этого периода значения достигаются в первой (1992 г.) или второй (1993 г.) декаде мая при температуре воды около 9°C. В начале июня 1992 г. при температуре воды около 15°C сформировался второй максимум с таким же содержанием Хл "а", как и первый, а в 1993 г. этот пик не прослеживался. В открытом прибрежье после незначительного снижения Хл "а" в середине июня следовал его новый подъем, концентрации оставались высокими до середины августа, а в защищенном прибрежье – до сентября. В период летнего пика концентрации Хл "а", как правило, достигают максимальных величин. Осен-

Т а б л и ц а 37

Характеристика гидрологических и гидрохимических условий на станциях Волжского плеса в 1992-1993 гг.

Показатель	Станция 1		Станция 2		Станция 3	
	пределы	среднее	пределы	среднее	пределы	среднее
1992 г. (над чертой) и 1993 г. под чертой						
Температура, °C	3.5-20.4	12.5	3.3-20.1	13.6	4.4-22.0	13.1
Прозрачность, см	70-130	125	55-120	85	50-110	80
Цветность, град	40-55	45	40-60	50	40-75	55
O ₂ , % насыщения	60-118	82	61-92	81	57-85	76
Взвесь, мг/л	5.8-16.9	9.6	7.0-31.0	15.0	7.0-31.0	17.5
1993 г.						
N _{общ} , мг/л	0.47-1.15	0.82	0.50-1.80	0.86	0.65-1.65	0.95
N-NO ₃ ⁻ , мг/л	0.14-0.81	0.31	0.04-0.66	0.20	0-0.62	0.12
N-NH ₄ ⁺ , мг/л	0-0.16	0.08	0.01-0.15	0.08	0-0.09	0.04
P _{общ} , мкг/л	42-104	70	44-98	70	38-116	80
P-PO ₄ ⁻ , мкг/л	8-68	36	4-58	25	6-49	19
P _{орг} , мкг/л	4-55	34	14-67	45	19-96	61
N _{общ} :P _{общ}	6-20	12	7-30	12	6-22	12

П р и м е ч а н и е. Автор выражает признательность сотрудникам лаборатории гидрохимии ИБВВ РАН С.В. Монаковой и И.К. Степановой за выполнение химических анализов.

ний диатомовый пик фитопланктона с концентрациями хлорофилла 12-25 мкг/л был отмечен на мелководных станциях в начале октября 1993 г. при температуре воды около 4°C.

Глубоководный участок характеризовался более низким обилием фитопланктона, содержание Хл "а" в максимумах не превышало 37 мкг/л. Летнее развитие водорослей отличалось чередованием подъемов и спадов Хл "а", осенний максимум зарегистрирован не был.

Т а б л и ц а 38

Характеристика гидрологических и гидрохимических условий мелководной (над чертой) и глубоководной (по чертой) зоны в плесах Рыбинском водохранилище в июле 1989 г. (по: Былинкина, 1993; Минеева, 1993б).

Показатель	Плес			
	Волжский	Главный	Шекснинский	Моложский
Число станций	<u>8</u> 4	<u>11</u> 16	<u>5</u> 9	<u>7</u> 9
Температура воды, °C	<u>22.6±0.2</u> 21.6±0.4	<u>23.1±0.5</u> 21.4±0.2	<u>22.0±0.5</u> 21.3±0.2	<u>20.4±0.4</u> 20.5±0.4
Прозрачность, см	<u>90±2</u> 115±2	<u>85±3</u> 140±2	<u>65±2</u> 75±2	<u>80±3</u> 110±2
Цветность, град	<u>40-45</u> 40-45	<u>40-50</u> 40-50	<u>45</u> 45	<u>45-55</u> 45-55
O ₂ , % насыщения	<u>98±8</u> 86±3	<u>97±2</u> 89±3	<u>114±16</u> 109±4	<u>90±3</u> 87±2
N _{общ} , мг/л	<u>1.06±0.10</u> 1.12±0.06	<u>1.10±0.08</u> 1.04±0.05	<u>2.25±0.60</u> 1.71±0.36	<u>1.02±0.09</u> 0.98±0.03
P _{общ} , мкг/л	<u>90±9</u> 81±8	<u>49±7</u> 31±2	<u>125±27</u> 85±12	<u>52±4</u> 48±2
N _{общ} :P _{общ}	<u>12±1</u> 13±1	<u>28±6</u> 30±3	<u>19</u> 19±2	<u>22±2</u> 20±2

В июле 1989 г. мелководные участки также характеризовались повышенными показателями обилия фитопланктона. Содержание Хл "а" в литорали составило 9.2-30.6 мкг/л в Волжском плесе, 5.1-60.6 мкг/л в Главном, 10.6-117 мкг/л в Шекснинском, 18.4-122 мкг/л в Моложском и было выше, чем на глубоководных станциях (8.2-26.2, 6.3-27.0, 9.5-51.7 и 13.6-32.8 мкг/л, соответственно). Максимальными величинами в Волжском и Моложском плесах выделялись защищенные и полужащенные мелководья (Югский и Мшичинский заливы, мелководья Весьегонского расширения), в Шекснинском и Главном плесах – открытое побережье восточного берега (рис. 29). Средние для биотопов концентрации Хл "а" (табл. 39) в Волжском и Главном плесах различались на 20 и 60%, в двух других плесах – более чем вдвое.

Т а б л и ц а 39

Содержание хлорофилла (мкг/л) в мелководной (1) и глубоководной (2) зоне водохранилища в разные годы

Год, месяц	Плес, участок								Источник
	Волжский		Главный		Шекснинский		Моложский		
	1	2	1	2	1	2	1	2	
1971, VIII	19.2	16.0	8.0	9.0	9.5	17.4	8.9	15.6	Пырина и др., 1976
1972, VII	18.4	15.2	9.9	11.1	19.0	9.6	42.1	45.2	
среднее	16.1	14.8	7.1	8.0	17.6	12.9	16.2	20.9	
1989, VII	20.1	16.1	26.8	16.5	65.0	30.3	49.0	21.1	Минеева, 1993
1992, VII	41.8	20.3	-	-	-	-	-	-	Минеева, наст. работа
среднее	32.7	18.8	-	-	-	-	-	-	
1993, VII	36.2	13.0	-	-	-	-	-	-	
среднее	25.8	12.0	-	-	-	-	-	-	

Верхний предел Хл "а" типичен для летнего максимума фитопланктона водохранилища, однако в жаркие маловодные годы его экстремальные концентрации достигали 200-300 мкг/л на мелководьях и 100 мкг/л в пелагической части (Елизарова, Сигарева, 1976; Минеева, 1986). Повышенное содержание Хл "а" в литоральной зоне обусловлено сочетанием нагонных явлений с факторами, стимулирующими развитие фитопланктона – высокой обеспеченностью клеток биогенным питанием и более интенсивным прогревом водной толщи (табл. 37, 38).

Интересно отметить, что в начале 70-х годов каких-либо определенных различий в содержании Хл "а" между мелководной и пелагической зонами не прослеживалось ни для средних за сезон, ни для максимальных летних величин. В последние годы ситуация изменилась, и на мелководьях устойчиво отмечается повышенное обилие фитопланктона (содержание Хл. "а"), свидетельствующее о более высоком уровне трофии прибрежных участков.

Несмотря на явные различия концентраций Хл "а" пигментные характеристики, отражающие состояние и состав альгоценозов (относительное содержание дериватов хлорофилла, пигментный индекс E_{480}/E_{664} , доля различных хлорофиллов в общем фонде зеленых пигментов) на русловом и литоральных участках практически не различаются.

чались. Это относится как к сезонным данным на станциях Волжского плеса, так и летним на всей акватории водохранилища (табл. 40, 41). Во время первого весеннего пика фитопланктона содержание продуктов распада хлорофилла феопигментов составило 10–20% от суммы с Хл "а", содержание растительных каротиноидов могло быть несколько выше или ниже по сравнению с хлорофиллом при значениях пигментного индекса 0.78–1.27. В общем фонде зеленых пигментов отмечался довольно высокий и стабильный процент Хл "с" (10–15%), содержащегося в клетках диатомовых водорослей. Во время второго максимума в начале июня 1992 г. относительное количество феопигментов также не превышало 20% от суммы с хлорофиллом, количество каротиноидов несколько увеличилось (пигментный индекс составил 1.10–1.24), а фитопланктон, по-видимому, сохранял диатомовый облик при неизменной (13–21%) доле Хл "с" в общем фонде хлорофиллов. В период летнего пика отмечался более низкий по сравнению с весной процент феопигментов, а содержание желтых пигментов могло быть или ниже (в 1992 г. отношение E_{480}/E_{664} составляло 0.90–1.10), или незначительно выше (в 1993 г. соответственно 1.11–1.21) по сравнению с хлорофиллом. Если ориентироваться на состав зеленых пигментов, то снижение доли Хл "с" до 4–10% при соответствующем увеличении относительного содержания Хл "а" свидетельствует о снижении роли диатомовых и развитии наряду с ними синезеленых водорослей. В более прохладном 1993 г. диатомовые водоросли, по-видимому, продолжали занимать лидирующее положение и в разгар лета. Осенью доля феопигментов возросла до 29%, каротиноиды преобладали над хлорофиллом ($E_{480}/E_{664} = 1.27–1.64$).

Результаты измерения флуоресценции хлорофилла (Фл), индуцируемой различными областями спектра (длины волн 400 и 540 нм), позволяют предположить, что в составе фитопланктона трех исследованных станций в течение всего сезона 1993 г. преобладали диатомовые водоросли. Это подтверждается величинами отношения Fl_{540}/Fl_{400} , которое изменялось в очень узком диапазоне 0.25–0.45 (рис. 32а). Согласно данным, приведенным для Куйбышевского водохранилища (Номоконова, 1991), это отношение увеличивается до 2–3 при массовом развитии синезеленых и колеблется около 0.3 при доминировании диатомовых водорослей.

Как было показано выше, хлорофилл в основном представлен активной формой при невысоком относительном количестве продуктов его распада феопигментов. Полученные значения (табл. 40, 41) типичны для пресноводных водоемов, в том числе и Рыбинского водох-

Т а б л и ц а 40

Пигментные характеристики фитопланктона на станциях Волжского плеса в 1992 г. (над чертой) и 1993 г. (под чертой)

Показатель	Станция 1		Станция 2		Станция 3	
	пределы	среднее	пределы	среднее	пределы	среднее
Хл. "а", мкг/л	<u>2.1–36.8</u>	<u>18.8</u>	<u>2.1–62.2</u>	<u>27.9</u>	<u>2.6–91.4</u>	<u>38.0</u>
Каротиноиды, мкг/л	<u>1.5–28.2</u>	<u>11.9</u>	<u>1.9–43.5</u>	<u>24.5</u>	<u>3.6–54.7</u>	<u>30.0</u>
Феопигменты, мкг/л	<u>2.7–40.4</u>	<u>17.9</u>	<u>1.5–71.0</u>	<u>27.0</u>	<u>3.5–88.6</u>	<u>36.6</u>
Феопигменты, %	<u>2.1–26.6</u>	<u>12.0</u>	<u>2.6–48.0</u>	<u>22.7</u>	<u>5.1–55.3</u>	<u>32.2</u>
E_{480}/E_{664}	<u>0.5–7.5</u>	<u>3.5</u>	<u>0.2–18.1</u>	<u>4.6</u>	<u>0.7–15.7</u>	<u>5.1</u>
Хл. "а", %	<u>0.1–3.7</u>	<u>1.5</u>	<u>0.5–9.0</u>	<u>3.5</u>	<u>0.4–8.4</u>	<u>4.1</u>
Хл. "б", %	<u>4–54</u>	<u>19</u>	<u>4–67</u>	<u>17</u>	<u>1–42</u>	<u>16</u>
Хл. "с", %	<u>1–66</u>	<u>19</u>	<u>3–73</u>	<u>20</u>	<u>2–21</u>	<u>13</u>
E_{480}/E_{664}	<u>1.05–1.74</u>	<u>1.20</u>	<u>0.94–1.64</u>	<u>1.20</u>	<u>1.02–1.53</u>	<u>1.30</u>
Хл. "а", %	<u>0.78–1.34</u>	<u>1.10</u>	<u>0.93–1.45</u>	<u>1.14</u>	<u>0.88–1.36</u>	<u>1.09</u>
Хл. "б", %	<u>71–91</u>	<u>84</u>	<u>60–96</u>	<u>81</u>	<u>84–94</u>	<u>87</u>
Хл. "с", %	<u>69–98</u>	<u>86</u>	<u>76–99</u>	<u>86</u>	<u>84–96</u>	<u>87</u>
Хл. "а", %	<u>1–5</u>	<u>2</u>	<u>2–13</u>	<u>6</u>	<u>1–3</u>	<u>2</u>
Хл. "б", %	<u>1–3</u>	<u>2</u>	<u>2–7</u>	<u>3</u>	<u>1–4</u>	<u>2</u>
Хл. "с", %	<u>9–22</u>	<u>14</u>	<u>8–27</u>	<u>16</u>	<u>6–16</u>	<u>11</u>
	<u>2–31</u>	<u>12</u>	<u>1–17</u>	<u>11</u>	<u>4–16</u>	<u>11</u>

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 41 Хл "а", Хл "б", Хл "с" – % от их суммарного содержания.

ранилища (Елизарова, 1973, 1978б; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, Сигарева, 1986). Относительное содержание феопигментов в толще воды мелководных и глубоководных участков было одинаковым, однако возрастание доли дериватов хлорофилла, связанное с присутствием здесь взмученных со дна частиц, содержащих растительные остатки, на мелководных станциях было отмечено предыдущими исследователями (Елизарова, Сигарева, 1976). Незначительное снижение концентрации феопигментов в разгар лета наблюдается в эвфотной (0–2 м) зоне пелагиали (Минеева, 1993б). Это согласуется с предположением о влиянии солнечного света на образование дериватов хлорофилла в водоеме (Пырина, Сигарева, 1986). Известно, что свет препятствует феофитинизации хлорофилла, которая

Пигментные характеристики фитопланктона в мелководной (над чертой) и глубоководной (под чертой) зонах водохранилища в июле 1989 г. (по: Минеева, 1993б).

Показатель	Плес					
	Волжский		Главный		Шекснинский	
	пределы	среднее	пределы	среднее	пределы	среднее
Хл. "а", мг/л	9.2-30.6	20.0	5.1-60.6	26.8	10.6-117	65.0
Каротиноиды, мг/л	8.2-26.2	16.1	6.3-27.0	16.5	9.5-51.7	30.3
мкСПУ/л	8.2-26.9	16.6	5.5-51.1	23.0	9.2-114	39.0
Феопигменты, мг/л	10.8-26.7	17.4	6.9-29.0	14.5	20.8-68.2	34.4
Феопигменты, %	1.8-7.8	5.0	2.6-9.1	4.8	3.8-12.1	7.1
Феопигменты, %	2.6-5.9	4.8	0.6-6.9	3.5	0.6-11.4	6.7
Феопигменты, %	8-51	25	8-42	24	6-36	18
Феопигменты, %	10-48	32	6-60	26	11-32	22
E_{480}/E_{664}	0.78-1.16	0.94	0.88-1.66	1.18	0.80-1.98	1.23
Хл. "а", %	0.86-1.07	0.96	0.82-1.76	1.13	0.69-1.23	0.87
Хл. "а", %	85-91	88	84-93	90	82-95	89
Хл. "а", %	79-91	87	75-96	88	93-94	90
Хл. "b", %	0.1-5	3	0.1-5	2	0.1-6	3
Хл. "b", %	0.1-7	3	0.1-5	1	0.1-7	2
Хл. "c", %	8-13	9	6-11	8	5-11	8
Хл. "c", %	8-14	10	4-20	11	6-10	8
Хл. "а", %	18.4-122	49.0	13.6-32.8	21.1	12.5-87.8	40.0
Хл. "а", %	10.9-25.2	16.2	2.6-19.8	8.2	2.1-7.4	3.9
Хл. "а", %	5-27	16	10-44	21	0.78-1.03	0.89
Хл. "а", %	0.79-1.0	0.90	86-92	90	84-93	88
Хл. "а", %	0.1-5	1	0.1-4	1	8-12	9
Хл. "а", %	7-12	11				

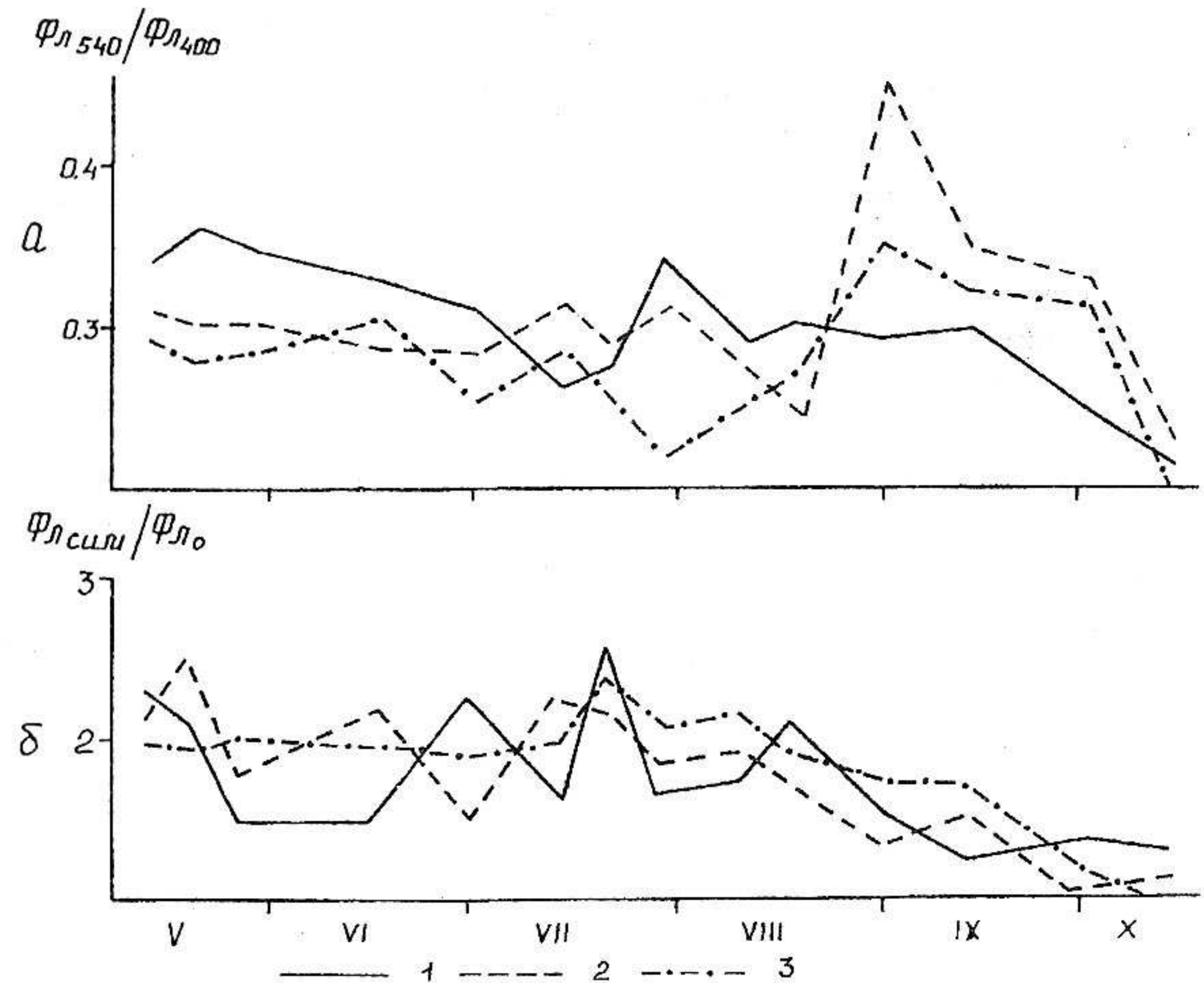


Рис. 32. Сезонная динамика флуоресцентных характеристик фитопланктона Волжского плеса в 1993 г.

а - отношение выхода флуоресценции при длинах волн 400 и 540 нм (Φ_{540}/Φ_{400}); б - изменение выхода флуоресценции при добавлении симазина ($\Phi_{сим}/\Phi_0$). 1-3 номера станций.

может быть полной в темноте (Yentsch, 1965). Заметное увеличение относительного количества фео пигментов в суточных экспериментах на Сиверском озере происходило именно в ночное время (Маркевич и др., 1982), а по данным многолетних наблюдений на Рыбинском водохранилище - в годы с пониженной инсоляцией и ограниченным высокой мутностью поступлением света в водную толщу (Пырина, Сигарева, 1986).

Пигментный индекс E_{480}/E_{664} , отражающий количественное соотношение желтых и зеленых пигментов, рассматривают как характеристику физиологического состояния водорослей и связывают его изменения с обеспеченностью клеток биогенным питанием (Watson, Osborne, 1979). Считается, что при неблагоприятных условиях существо-

вания более лабильные зеленые пигменты быстрее подвергаются разрушению (Баллестер, 1966), и пигментный индекс возрастает. Как было показано выше, отношение E_{480}/E_{664} мало различалось в мелководьях и глубоководной зоне. При этом его увеличение наблюдалось в различных ситуациях: при пониженных и минимальных концентрациях хлорофилла (ранняя весна 1992 г., осень 1993 г.), в том числе – на завершающих этапах развития сезонных максимумов; при массовом развитии синезеленых водорослей (мелководные станции у восточного берега водохранилища в июле 1989 г.); на фоне снижения концентраций биогенов (июль 1989 г. на станциях, расположенных у Дарвинского заповедника и характеризующихся повышенной цветностью за счет поступления окрашенных болотных вод). Во всех перечисленных случаях можно говорить лишь о тенденции изменения величин E_{480}/E_{664} . Вполне возможно, что отсутствие четко выраженной картины связано с достаточной обеспеченностью фитопланктона водохранилища биогенным питанием. Напомним, что содержание общего азота и общего фосфора в водохранилище типично для эвтрофных вод, и фитопланктон в большинстве случаев не испытывает биогенного лимитирования. Подтверждением этому могут служить величины отношения $N_{общ}:P_{общ}$, которые чаще колеблются в пределах 10–15 (табл. 38; Минеева, Разгулин, 1995), т.е. близких к соотношению элементов в клетке (Claesson, 1978). Значения $N_{общ}:P_{общ} < 10$, свидетельствующие об азотном лимитировании, отмечаются редко. Гораздо чаще можно наблюдать величины $N_{общ}:P_{общ} > 15$, являющиеся признаком фосфорного лимитирования (Минеева, Разгулин, 1995).

Вопрос о связи показателей обилия фитопланктона с обеспеченностью биогенным питанием в условиях высокой динамической нестабильности водной толщи больших мелководных перемешиваемых водоемов, к разряду которых относится Рыбинское водохранилище, представляет определенный интерес. Выполненный автором анализ материалов сезонных наблюдений 1981–1982 гг. (Минеева, Разгулин, 1995) показал, что содержание Хл "а", рассматриваемое как мера биомассы, лишь в отдельные сроки коррелировало с той или иной формой азота и фосфора. Для всего двухлетнего ряда данных коэффициенты парной корреляции были незначимыми, а невысокий коэффициент множественной корреляции ($R=0.53$) показывает, что лишь около 30% изменчивости хлорофилла в водохранилище связано с режимом биогенных веществ.

Слабая связь содержания Хл "а" с содержанием азота и фосфора наблюдается часто и объясняется неоднозначно, поскольку развитие

фитопланктона в водоеме зависит не только от обеспеченности клеток минеральным питанием, но и ряда других факторов. Так, важную роль могут играть световые условия, пресс зоопланктона, динамика водных масс (Pridmore et. al, 1985), а также неодинаковая потребность в биогенных элементах экологических группировок (Петрова, 1986) и видов водорослей (Петрова, 1982; Сиренко, 1972; Sakamoto, 1966; Smith, 1983). Для фитопланктона Рыбинского водохранилища последнее было показано экспериментально (Елизарова, Королева, 1990).

По данным сезонных наблюдений 1993 г. содержание Хл "а" достоверно коррелировало с содержанием аммонийного азота и минерального фосфора, а в отдельных случаях и при более низких коэффициентах корреляции – общего азота (ст. 1, 2), общего фосфора (ст. 3) и азота нитратов (ст. 2) (табл. 42). Отрицательный характер этой связи, по-видимому, отражает потребление биогенов водорослями. При наличии достоверной зависимости коэффициенты корреляции колеблются в пределах 0.50–0.75, что указывает на умеренную тесноту связи между переменными. Безусловно, оценка биогенного "контроля" за развитием водорослей по величине отношения $N_{общ}:P_{общ}$ является косвенной и дает лишь ориентировочные результаты. Тем не менее, по данным 1989 г. тесная корреляция между содержанием хлорофилла и общего фосфора получена именно для тех случаев, когда величины $N_{общ}:P_{общ}$ были выше 15, т.е. в условиях предположительного фосфорного лимитирования (Минеева, 1993б):

$$Хл = -0.320 + 0.558 P_{общ} \quad (n=23, r=0.84)$$

Эти расчеты были выполнены для данных, полученных и на мелководных, и на глубоководных станциях. Дифференцированная оценка показала, что в летний период фитопланктон обоих участков в большей степени зависит от содержания общего азота и в меньшей степени от общего фосфора (Минеева, 1993б).

При оценке количественной зависимости "хлорофилл-биогены" представляется полезным использовать отношения $Хл/P_{общ}$ и $Хл/N_{общ}$, называемые "эффективностью" (Kalf, Knoehel, 1978) или "откликом" (Винберг, 1986) фитопланктона и обсуждаемые в публикациях последних лет (Golterman, 1988; Минеева, 1993б; Mineeva, 1993; Трифонова, 1994; Минеева, Разгулин, 1995). По данным 1989 и 1993 гг. оба показателя (табл. 43) не выходят за пределы, приводимые в литературе (Винберг, 1986), в том числе и установленные нами ранее для

Т а б л и ц а 42

Коэффициенты парной корреляции между содержанием хлорофилла и биогенных элементов в водохранилище

Участок	Год, месяц	n	$r_{0.05}$	$P_{0.6\text{ц}}$	PO_4^-	$N_{0.6\text{ц}}$	NO_3^-	NH_4^+
Волжский плес	1993, V-X	47	0.29	0.19	-0.65	<0.1	-0.43	-0.65
ст. 1		16	0.50	0.22	-0.68	-0.54	<0.1	-0.75
ст. 2		16	0.50	0.04	-0.59	-0.49	-0.52	-0.67
ст. 3		15	0.51	0.45	-0.50	0.20	-0.16	-0.48
Водохранилище	1989, VII							
Мелководный		18	0.47	0.47	-	0.86	-	-
Глубоководный		19	0.46	0.53	-	0.74	-	-

П р и м е ч а н и е. n – объем выборки, $r_{0.05}$ – табличные значения коэффициента корреляции при 95% уровне значимости, прочерк – отсутствие данных.

Т а б л и ц а 43

"Отклик" фитопланктона водохранилища на азот и фосфор

Плес, участок	Год, месяц	Хл/ $N_{0.6\text{ц}}$, мкг/мг		Хл/ $P_{0.6\text{ц}}$, мкг/мкг	
		пределы	среднее	пределы	среднее
Волжский	1989, VII	12-35	19	0.14-0.32	0.23
		12-27	18	0.14-0.36	0.26
Главный		20-38	28	0.38-1.4	0.83
		13-28	19	0.28-0.79	0.54
Моложский		20-57	36	0.38-1.1	0.76
		16-32	21	0.24-0.62	0.42
Шекснинский		18-41	30	0.44-0.65	0.53
		18-36	26	0.31-0.65	0.49
Волжский	1993, V-X				
ст. 1		1-48	17	0.02-0.45	0.19
ст. 2		2-59	28	0.02-0.79	0.33
ст. 3		4-52	30	0.04-0.64	0.40

П р и м е ч а н и е. Для 1989 г. над чертой мелководная зона, под чертой – глубоководная.

Рыбинского водохранилища (Mineeva, 1993; Минеева, Разгулин, 1995). По наблюдениям 1993 г. на мелководных станциях в среднем за сезон оба отношения достоверно выше, чем на русловой станции. Это указывает на более высокий выход хлорофилла на единицу содержания общего азота и общего фосфора. В летний период (1989 г.) аналогичные результаты были получены для отношения Хл/ $N_{0.6\text{ц}}$, а повышенные величины Хл/ $P_{0.6\text{ц}}$ на мелководных участках были отмечены только в Главном и Моложском плесах.

Ранее нами было продемонстрировано, что оба показателя тесно связаны с содержанием Хл "а", а количественное выражение этой зависимости меняется на участках с различным уровнем трофии. Сопоставление всех полученных данных показывает, что угловые коэффициенты в уравнениях регрессии, рассчитанных для Волжского плеса, мало меняются в разные годы и сезоны, в Главном и Моложском плесах эти колебания несколько больше (табл. 44). В Шекснинском плесе на фоне максимального для водохранилища содержания Хл "а" и биогенов (т.е. на участке с самым высоким трофическим статусом) отмечено уменьшение коэффициентов корреляции и значительное изменение угловых коэффициентов в уравнениях, рассчитанных для летних данных 1989 г. по сравнению с 1981-1982 гг., когда все рассматриваемые показатели в плесах водохранилища различались в меньшей степени. По-видимому, количественное выражение этой зависимости характеризует изменение трофического статуса, отражая в данном случае его повышение.

Важнейшим фактором развития и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона является свет. Именно проникновением света определяется глубина фотического слоя, в котором за счет фотосинтеза создается суммарный запас органического вещества в толще воды. Вместе с тем, сами клетки водорослей в составе взвешенного вещества оказывают влияние на проникновение и рассеяние света в водной среде. Нами предпринята попытка оценить этот эффект. Несложные расчеты показали, что процентное содержание хлорофилла в составе суммарной взвеси на исследованных участках различалось незначительно (табл. 45). Его заметное снижение отмечено ранней весной и глубокой осенью при возрастании содержания терригенной взвеси, приносимой весенним половодьем или взмученной со дна ветром. В остальное время она колеблется в пределах 0.2-0.5%. Однако этот показатель лишь приближенно отражает содержание водорослей во взвешенном веществе, поскольку не учитывает размерного состава клеток. Довольно тесная корреляция между Хл "а" и суммарной

Количественное выражение зависимости Хл/Н_{общ} и Хл/Р_{общ} (у) от содержания Хл "а" (х).

Плес, участок	Год, месяц	Уравнения регрессии			
		Хл/Н _{общ}		Хл/Р _{общ}	
		у	г	у	г
Волжский	1981-1982, V-X	y = -0.71 + 1.04 x	0.91	y = -0.01 + 0.014 x	0.91
	1989, VII	y = 0.20 + 0.92 x	0.98	y = -0.01 + 0.013 x	0.95
	1993, V-X	y = 1.24 + 1.18 x	0.88	y = 0.05 + 0.012 x	0.82
ст. 1		y = -1.60 + 1.52 x	0.93	y = -0.01 + 0.017 x	0.91
ст. 2		y = -3.31 + 1.59 x	0.93	y = 0.03 + 0.014 x	0.86
ст. 3		y = 4.56 + 0.95 x	0.79	y = 0.14 + 0.008 x	0.61
Главный	1981-1982, V-X	y = 0.14 + 0.92 x	0.93	y = 0.01 + 0.013 x	0.89
	1989, VII	y = 10.1 + 0.52 x	0.83	y = 0.18 + 0.020 x	0.66
Моложский	1981-1982, V-X	y = 4.16 + 0.70 x	0.94	y = 0.04 + 0.012 x	0.97
	1989, VII	y = 5.21 + 0.80 x	0.95	y = 0.04 + 0.019 x	0.98
Шекснинский	1981-1982, V-X	y = -1.39 + 1.24 x	0.95	y = 0.03 + 0.012 x	0.75
	1989, VII	y = 19.0 + 0.18 x	0.61	y = 0.35 + 0.034 x	0.67
Водохранилище	1989, VII				
мелководный		y = 17.1 + 0.31 x	0.70	y = 0.36 + 0.008 x	0.49
глубоководный		y = 9.49 + 0.45 x	0.68	y = 0.31 + 0.006 x	0.35

П р и м е ч а н и е. Данные 1981-1982 гг. по: Минеева, Разгулин, 1995; 1989 г. по: Минеева, 1993б. г - коэффициенты корреляции.

Т а б л и ц а 45

Содержание хлорофилла (Хл. "а") во взвешенном веществе и величины отношения $Z_{\text{и}}/Z_{\text{р}}$ в Волжском плесе в 1992 г. (над чертой) и в 1993 г. (под чертой)

Станция	Хл. "а" (%)		$Z_{\text{и}}/Z_{\text{р}}$	
	пределы	среднее	пределы	среднее
1	0.03-0.24	0.17	0.11-1.0	0.71
	0.05-0.49	0.22	0.37-0.97	0.67
2	0.01-0.54	0.23	0.13-0.97	0.62
	0.03-0.47	0.23	0.05-1.0	0.73
3	0.02-0.29	0.21	0.27-0.87	0.58
	0.05-0.29	0.19	0.11-0.86	0.56

взвесью получена на русловой станции и в закрытом прибрежье. В открытом мелководье, в значительной степени подверженном ветровому перемешиванию и нагону, эта связь недостоверна (рис. 33).

В качестве еще одной, хотя также косвенной характеристики рассматривают отношение прозрачности - фактически измеренной по диску Секки ($Z_{\text{и}}$) и рассчитанной по содержанию Хл "а" ($Z_{\text{р}}$) по формуле (Изместьева и др., 1990):

$$Z_{\text{р}} = 5.7 \text{ Хл "а"}^{-0.44}$$

Отношение $Z_{\text{и}}/Z_{\text{р}}$ должно приближаться к 1, если в составе взвешенного вещества преобладает фитопланктон. Это довольно убедительно демонстрируют летние данные 1989 г.: отношение $Z_{\text{и}}/Z_{\text{р}}$ составило в среднем 0.80 ± 0.015 для глубоководных станций и 0.60 ± 0.02 для мелководных (Минеева, 1993б). По данным сезонных наблюдений 1992-1993 гг. оно изменялось практически в одних и тех же пределах на всех 3 станциях Волжского плеса, но более низкие средние величины были получены для закрытого прибрежья (ст. 3), где возрастало общее содержание взвешенного вещества и хлорофилла.

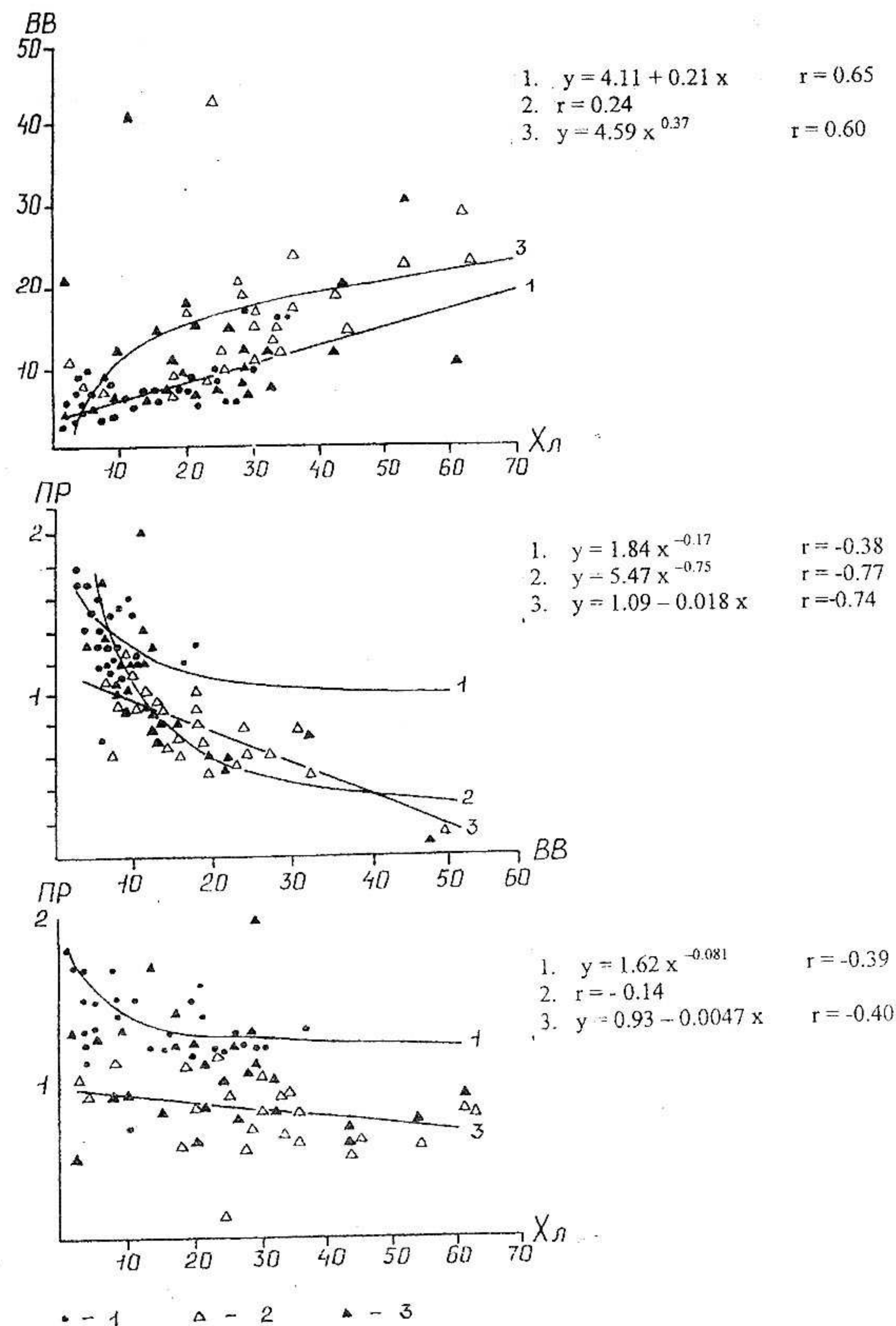
Сопоставление характеристик, влияющих на проникновение света в толщу воды, показало, что условия подводного светового режима мелководий определяются общим количеством взвешенного вещества т.к. именно с этим показателем здесь тесно связана прозрачность

воды. На русловой станции эта связь слабее (рис. 33). Водорослевая компонента (Хл "а") практически не влияет на глубину видимости белого диска в открытом побережье и лишь в незначительной степени связана с прозрачностью воды на русловой станции и в закрытом побережье. В сезонном плане эти зависимости выражены нечетко, по-видимому, в силу изменения как внешних условий (например, штиль-волнение), так и показателей обилия фитопланктона. Тесная зависимость прозрачности от содержания хлорофилла при более высоком коэффициенте корреляции в пелагиали получена в период летнего максимума фитопланктона (июль 1989 г.) в условиях длительного преобладания штилевой погоды (рис. 34).

Интенсивность фотосинтеза в единице объема воды (A_{max}) свидетельствует о высокой, типичной для эвтрофных вод (Винберг, 1960), скорости новообразования органического вещества в водохранилище (табл. 46, 47). На мелководных участках фотосинтез выше по сравнению с русловыми, что соответствует и более высокому содержанию Хл "а". Однако более тесная зависимость фотосинтеза от хлорофилла при более высоких величинах угловых коэффициентов, отражающих фотосинтетическую активность водорослей, получены для глубоководных участков (рис. 35). На мелководных теснота связи уменьшается: незначительно в летний период (июль 1989 г.), когда состав фитопланктона более однородный, а сходные термические условия исключают влияние температурного фактора, и более заметно по данным сезонных наблюдений. Коэффициенты регрессии в уравнениях, рассчитанных для мелководных станций, также становятся ниже, что свидетельствует о снижении ассимиляционной активности хлорофилла. Последнее часто наблюдается при высоких показателях обилия фитопланктона (Сигарева, 1984; Сигарева, Минеева, 1985) и обусловлено конкуренцией клеток за свет (эффект самозатенения) и минеральное питание.

Результаты измерения флуоресценции хлорофилла показали высокую фотосинтетическую активность фитопланктона Волжского плеса. При добавлении в пробу ингибитора электрон-транспортной цепи фотосинтетических реакций (симазина) выход флуоресценции ($Fl_{сим}$) увеличивался в 1.8-2.5 раза по сравнению с исходным (Fl_0) весной

Рис. 33. Характеристика взаимосвязи между показателями, формирующими подводный световой режим в Волжском плесе в 1992-1993 гг. 1-3 номера станций. ПР - прозрачность воды (м), ВВ - взвешенное вещество (мг/л), ХЛ - Хл "а" (мкг/л).



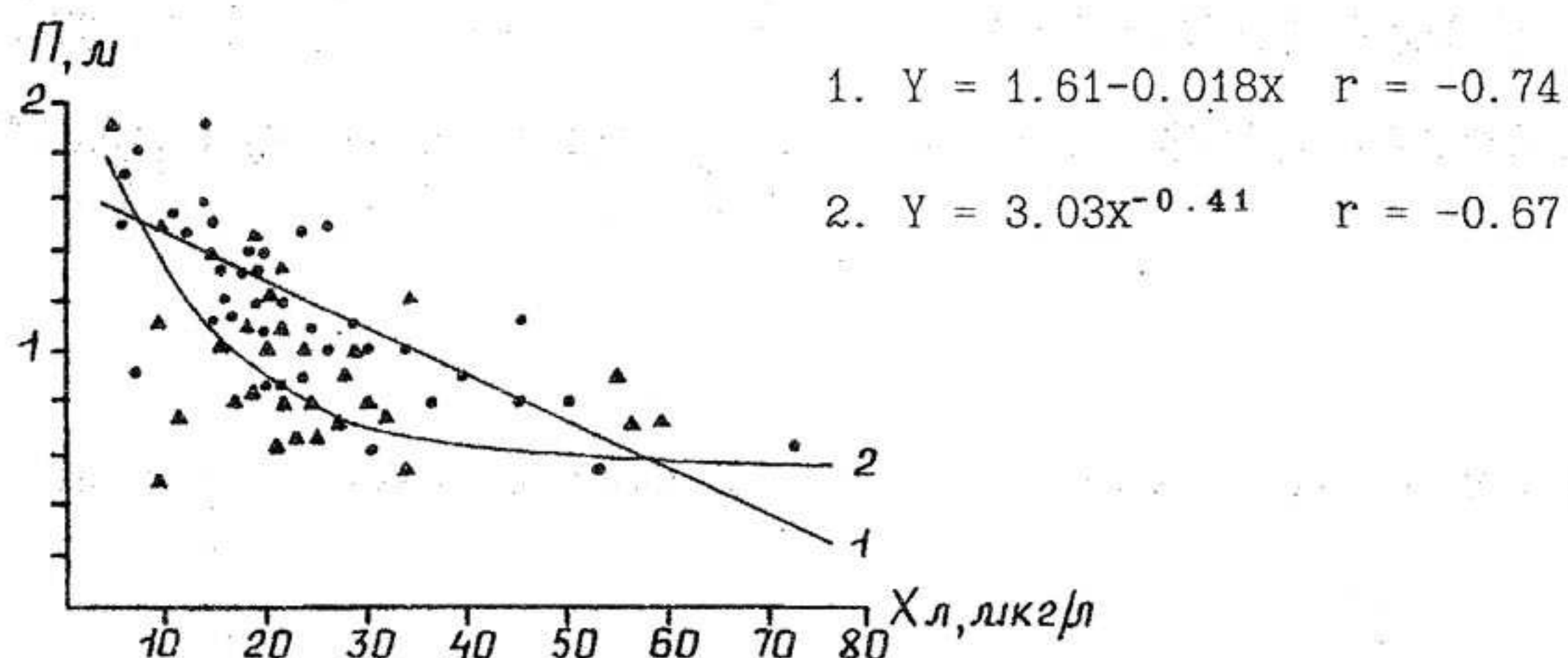


Рис. 34. Зависимость прозрачности воды (П) от содержания хлорофилла (ХЛ) в глубоководной (1) и мелководной (2) зонах водохранилища в июле 1989 г.

Т а б л и ц а 46

Фотосинтез и деструкция органического вещества (мг O_2 /л·сут) в Волжском плесе в 1992–1993 гг.

Станция	Фотосинтез		Деструкция	
	пределы	среднее	пределы	среднее
1	0.49–2.80	1.21	0.13–1.84	0.80
2	1.55–3.12	2.02	0.34–1.53	0.73
3	1.53–2.79	1.93	0.68–1.46	0.93

и летом при высоких концентрациях хлорофилла и в 1.1–1.5 раза при их снижении (рис. 32).

Деструкция органического вещества (R) также идет интенсивно, хотя ее скорость в единице объема воды обычно ниже по сравнению с фотосинтезом. По наблюдениям 1992–1993 гг. отношение A_{\max}/R колеблется в пределах 0.6–10 на русловой станции и 1.1–6.5 в прибрежье. В летний период (1989 г.) преимущественно окисляется легкодоступное свежесинтезированное автохтонное органическое вещество. Об этом свидетельствует тесная корреляционная связь между фотосинтезом и деструкцией (рис. 35). На мелководных участках, принимающих приток аллохтонной органики, эта связь ослабевает, в сезонном плане она не проявляется.

Т а б л и ц а 47

Фотосинтез (мг O_2 /л·ч) и деструкция органического вещества (мг O_2 /л·сут) в водохранилище в июле 1989 г. (по: Минеева, 1993б)

Плес, участок	Фотосинтез		Деструкция	
	пределы	среднее	пределы	среднее
Волжский				
глубоководный	0.32–0.63	0.34	0.41–1.30	0.91
мелководный	0.19–0.68	0.41	0.30–1.64	1.23
Главный				
глубоководный	0.21–0.33	0.26	0.26–1.37	0.68
мелководный	0.10–0.42	0.28	0.51–1.53	0.95
Шекснинский				
глубоководный	0.12–0.80	0.48	0.84–2.27	1.33
мелководный	0.41–1.29	0.49	1.17–4.52	2.18
Моложский				
глубоководный	0.20–0.48	0.30	0.31–1.14	0.65
мелководный	0.34–1.34	0.65	0.51–2.54	1.06

При рассмотрении деструкционных процессов возникает проблема оценки вклада дыхания различных компонентов планктона в суммарное потребление кислорода. Сопоставление скорости деструкции с содержанием хлорофилла продемонстрировало тесную зависимость между этими показателями (рис. 35), позволяющую предположить существенную гетеротрофную активность летнего (июль 1989 г.) фитопланктона мелководной зоны, в составе которого на большинстве станций преобладали синезеленые водоросли (Корнева, 1993).

Глубоководная и мелководная зоны водохранилища принципиально различаются по соотношению продукционно-деструкционных процессов в толще воды, иными словами, по направленности баланса органического вещества. Для мелководий, по-видимому, характерно преобладание автотрофных процессов над гетеротрофными (положительный баланс), т.к. вся мелководная зона является фотосинтезирующей или эвфотной. При прозрачности воды 1–1.5 м граница фотического слоя обычно располагается на глубине 3–4.5 м, а суммарная деструкция ограничена дном. Противоположная картина наблюдается на глубоких

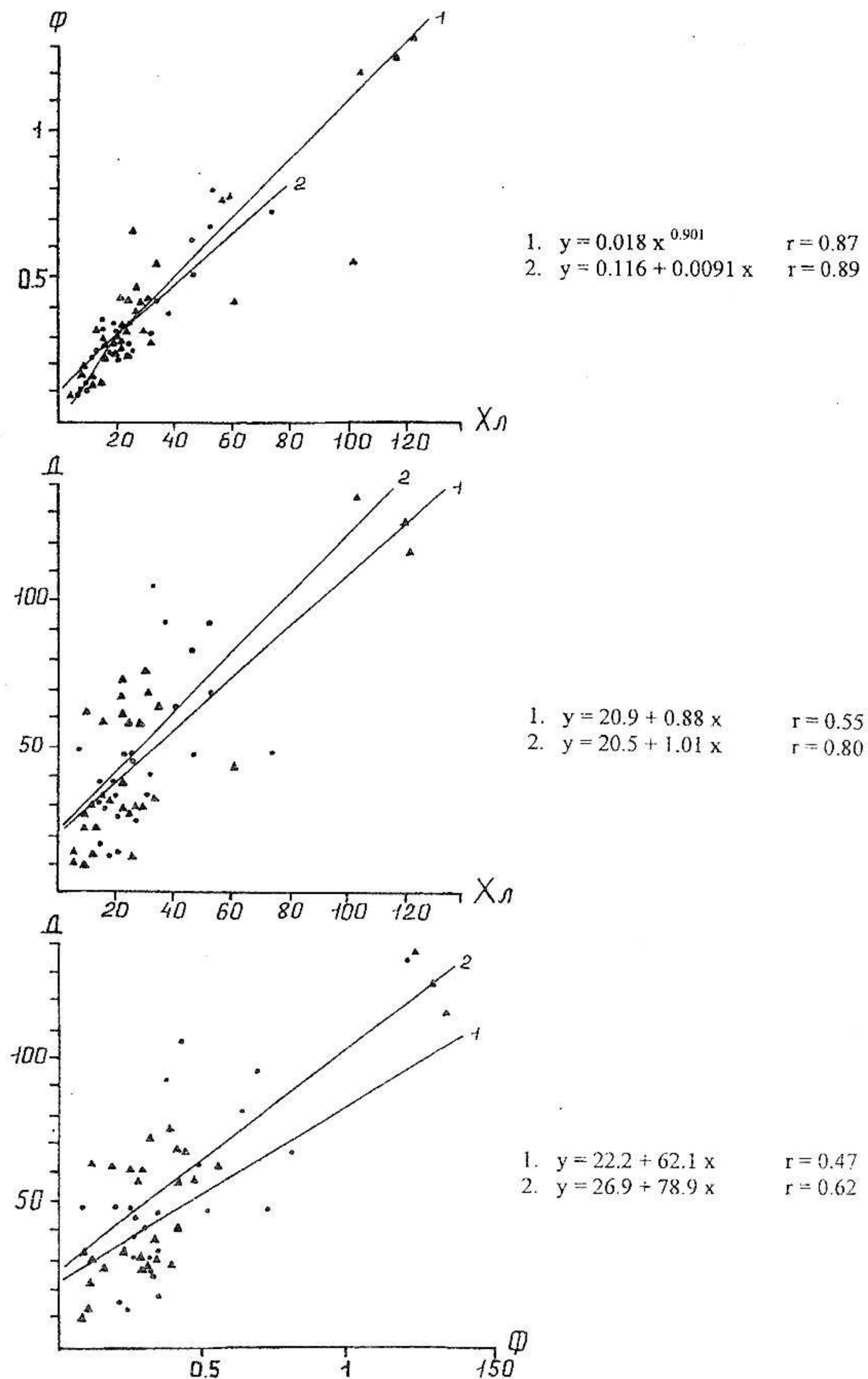
участках. При неизменном содержании растворенного кислорода в толще воды слой, где протекают окислительные процессы, превосходит фотосинтезирующий, и соотношение $\Sigma A/\Sigma R$ становится меньше 1 (отрицательный баланс). Вклад мелководной зоны в фонд синтезированного фитопланктоном органического вещества в Волжском плесе по данным 1992–1993 гг. колеблется в пределах 29–55% (табл. 48), а в целом для водохранилища в летний период (июль 1989 г.) составляет около 16%. При этом лишь небольшая часть органического вещества подвергается биохимическому окислению в пределах мелководной зоны: 4–18% в течение сезона в Волжском плесе и около 9% в целом для водохранилища в разгар лета.

Таким образом, на современном этапе Рыбинское водохранилище относится к умеренно эвтрофным водоемам с характерной для данного трофического типа сезонной динамикой показателей обилия и фотосинтеза фитопланктона. Повышенным содержанием хлорофилла, характерным для эвтрофных и гиперэвтрофных вод, выделяется Шекснинский плес, а также прибрежные мелководья и зоны слияния водных масс различного генезиса, которые можно рассматривать как экотоны. Горизонтальное распределение фитопланктона в водоеме характеризуется значительной крупномасштабной неоднородностью, особенно выраженной в периоды сезонных максимумов. Распределение водорослей в толще воды чаще носит равномерный характер. Вертикальное расслоение выражено летом, когда при устойчивой штилевой погоде отмечается скопление синезеленых водорослей у поверхности.

Особое место в экосистеме водохранилища принадлежит прибрежным мелководьям, занимающим существенные площади в плесах. Фитопланктон мелководной зоны развивается под воздействием комплекса своеобразных внешних условий. К факторам, благоприятствующим его развитию, относится более интенсивный прогрев водной среды и повышенное содержание биогенных веществ. Противоположное воздействие оказывают динамическая нестабильность и высокое содержание взвешенного вещества, за счет чего снижается прозрачность воды и ухудшаются принципиально важные для фотосинтеза условия подводного светового режима. В целом для водохранилища прибрежные мелко-

Рис. 35. Связь между показателями первичной продукции и деструкции в глубоководной (1) и мелководной (2) зоне водохранилища в июле 1989 г.

Φ – фотосинтез ($\text{мг O}_2/\text{л}\cdot\text{ч}$), D – деструкция ($\text{мг O}_2/\text{л}\cdot\text{ч}$), X_L – X_L "а" (мкг/л), остальные обозначения как на рис. 33.



Т а б л и ц а 48

Соотношение первичной продукции (ΣA) и деструкции (ΣR) в мелководной и глубоководной зоне Волжского плеса

Сроки наблю- дения	S, км ²	ΣA за сут			ΣR за сут			ΣA/ΣR
		Γ O ₂ /м ²	т С	% от ΣA	Γ O ₂ /м ²	т С	% от ΣR	
				плеса			плеса	
Мелководный участок								
1992 г.								
3.VI	170	1.01	51.5	32	0.87	44.4	14	1.18
24.VI	168	2.34	117.9	39	0.86	43.3	18	2.74
15.VII	237	2.81	199.8	41	3.22	228.9	17	0.87
среднее		2.05	123.1	37	1.65	92.2	16	1.24
1993								
12.V	170	2.47	126.0	41	2.99	152.5	5	0.82
16.VI	168	2.03	102.3	54	1.04	52.4	9	1.96
14.VII	170	2.70	137.7	55	1.12	57.1	13	2.42
11.VIII	168	1.15	58.0	29	2.13	107.4	4	0.54
13.X	171	0.21	10.8	31	0.77	39.5	5	0.28
среднее		1.71	87.0	42	1.61	81.8	7	1.20
Глубоководный участок								
1992 г.								
3.VI	343	1.08	111.1	68	2.64	271.6	86	0.41
24.VI	329	1.84	181.6	61	2.08	205.3	82	0.87
15.VII	291	3.36	293.3	59	12.9	1124.4	83	0.26
среднее		2.09	195.3	63	5.87	533.8	84	0.36
1993 г.								
12.V	325	1.89	184.2	59	27.6	2691.9	95	0.07
16.VI	333	0.88	87.9	46	5.22	521.	91	0.17
14.VII	325	1.14	111.2	45	3.78	368.	87	0.30
11.VIII	329	1.47	145.1	71	26.2	2585.9	96	0.06
13.X	317	0.25	23.8	69	7.40	703.7	95	0.03
среднее		1.13	1.10	58	14.0	1374.1	93	0.13

П р и м е ч а н и е. S – площадь участка при уровне в момент наблюдения.

водья характеризуются более высокими показателями обилия и фотосинтеза фитопланктона по сравнению с русловыми участками. Так, среднее за сезон содержание хлорофилла в прибрежье Волжского плеса (22–38 мкг/л) было выше, чем на русловой станции в 1.5–2.5 раза, а интенсивность фотосинтеза (2.1–2.6 мг O₂/л·сут) – на 10–30% в 1992 г. и вдвое в 1993 г. В разгар летней вегетации фитопланктона (июль 1989 г.) различия концентраций хлорофилла составили от 20–60% (Волжский и Главный плесы) до 2.3 раза (Моложский и Шекснинский). Устойчивое повышенное обилие фитопланктона на мелководных участках, не наблюдавшееся в начале 70-х годов, свидетельствует о заметном повышении уровня трофии литоральной зоны и дает основание полагать, что мелководьям принадлежит существенная роль в эвтрофировании водохранилища.

Фитопланктон литорали так же, как и пелагической зоны, развивается в условиях достаточной обеспеченности минеральным питанием, о чем свидетельствуют невысокие коэффициенты корреляции хлорофилла с формами азота и фосфора. Более существенным представляется влияние световых условий, которые в значительной степени зависят от присутствия взвешенного вещества. Повышенное содержание последнего значительно ухудшает гидрооптические характеристики, что находит конкретное выражение в снижении глубины фотосинтезирующего слоя.

Суммарное количества органического вещества в толще воды, образованное за счет фотосинтеза на мелководьях Волжского плеса, лишь незначительно уступает первичной продукции руслового участка, а в отдельные периоды может и превышать ее. Противоположная картина наблюдается для аэробной деструкции, основная доля которой приходится на зону пелагиали. В результате мелководья принципиально отличаются от глубоководной зоны направленностью биотического баланса: в среднем за сезон в литорали он положительный, а в русловой части устойчиво отрицательный. Преобладание автотрофной направленности функционирования планктонного сообщества мелководной зоны свидетельствует о ее значительной роли в обогащении водохранилища органическим веществом автохтонного происхождения.

Глава 6

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ¹

Сведения о растительных пигментах в донных отложениях используются как источник информации для оценки трофического состояния водоема в прошлом и настоящем (Давыдова, Трифонова, 1979; Трифонова, 1983; Guilizzoni et al., 1983; Swain, 1985; Adams, Prentki, 1986; Mollar, Scharf, 1986; Zullig, 1986). Однако, не всегда увеличение содержания органического вещества в донных отложениях отражает эвтрофирование (Whiteside, 1983). Несмотря на то, что хлорофилл является индикатором количества автохтонного органического вещества, синтезированного при фотосинтезе, связь между концентрацией пигментов в поверхностном слое донных отложений и первичной продукцией в толще воды не всегда однозначна (Swain, 1985). Соотношение между первичной продукцией и скоростью накопления пигментов в осадках зависит не столько от биотических, сколько от абиотических факторов (рельеф дна, интенсивность взмучивания донных отложений, кислородный режим в гипolimнионе и др.), влияющих на сохранение пигментов (Swain, 1985). Механизм накопления пигментов в донных отложениях в связи с процессами их новообразования и седиментации в водной толще изучается (Hurley, Armstrong, 1990, 1991; Leavitt, Carpenter, 1990), но до конца не выяснен, поэтому необходимо продолжать исследования в разных экологических ситуациях. Рыбинское водохранилище в этом плане представляет несомненный интерес, поскольку занимает значительную площадь со сложной конфигурацией дна и имеет широкий диапазон изменчивости лимнологических характеристик (Рыбинское водохранилище, 1972).

Пигменты в грунтах отложений Рыбинского водохранилища до сих пор не изучались. Только по пигментам наилка выполнена работа в Волжском плесе на ст. 2 (Елизарова, 1996), но она не дает представления о их распределении по всему водохранилищу в толще донных отложений. Наши исследования проводились в профундали на основной

акватории водохранилища в стандартных рейсах ИБВВ РАН. Пробы отбирались стратометром* из верхнего 30-сантиметрового слоя грунта на русловых ст. 1 и 2 в Волжском (рис. 1) и ст. 5, 6, 7, 9 в Главном плесах с июня по октябрь 1993 г. Грунт выталкивали из трубки стратометра, разделяли на слои толщиной 5 см и хранили в закрытой таре в бытовом холодильнике в течение недели. Получение слоев меньшей толщины оказалось невозможным, поскольку многие грунты имели полужидкую консистенцию.

Перед определением пигментов исходный образец грунта тщательно перемешивали до однородной массы, из которой готовили 2 навески для анализа пигментов и 2 - для определения сухого веса грунта. В зависимости от предполагаемой концентрации пигментов вес исследуемого образца изменялся в пределах 0.1-2.0 г.

Пигменты экстрагировались тем же способом, что и при исследовании их содержания в фитопланктоне (Пырина, Сигарева, 1986) с некоторыми модификациями. Оптическую плотность ацетоновой вытяжки измеряли на спектрофотометре СФ-26 на длинах волн 750, 665 и 480 нм до подкисления и повторно на 750 и 665 нм после подкисления. Концентрацию седиментационного хлорофилла рассчитывали как сумму чистого хлорофилла с фео пигментами по формулам Лоренцена (Lorenzen, 1967). Соотношение концентраций желтых и зеленых пигментов ($C_k/C_{хл}$) оценивали по формуле:

$$C_k/C_{хл} = \alpha_{хл} \cdot n \cdot E_{480} / 1.7 \cdot \alpha_k \cdot E_{665},$$

где $\alpha_{хл}$ и α_k - удельные коэффициенты поглощения хлорофилла "а" и каротиноидов, E_{480} и E_{665} - оптические плотности экстракта на длинах волн 480 и 665 нм, n - соотношение оптических плотностей на длине волны 665 нм до и после подкисления - $E_{665}/E_{665к}$. Оно (n) уменьшается от 1.7 до 1.0 по мере увеличения вклада фео пигментов от нуля до 100% (Lorenzen, 1967). Промежуточные величины сняты нами как координаты с прямой линии, проведенной между упомянутыми показателями:

феопигменты, %	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
$E_{665}/E_{665к}$	1.7	1.63	1.56	1.49	1.42	1.35	1.28	1.21	1.14	1.07	1.0

Более подробные величины n можно рассчитать интерполяцией соседних значений.

При использовании удельного коэффициента поглощения хлорофил-

¹ Глава написана Л. Е. Сигаревой и Н. А. Шараловой.

ла, равного 87.7 л/(г·см) (Lorenzen, Downs, 1986) и каротиноидов (по β-каротину) – 223 л/(г·см) (Richards, Thompson, 1952), формула приобретает вид:

$$C_k/C_{хл} = 0.39 \text{ n } E_{480}/1.7 E_{665}.$$

Ее можно использовать и при анализе пигментного индекса E_{480}/E_{665} по литературным источникам, в которых приводится вклад феопигментов. С учетом влияния количества феопигментов (по оптической плотности экстракта на длине волны 665 нм после подкисления) формула еще более упрощается:

$$C_k/C_{хл} = 0.23 E_{480}/E_{665к}$$

Использование в этих формулах удельного коэффициента поглощения только β-каротина оправдано тем, что его оптические свойства более или менее близки к другим каротиноидам водорослей, за исключением некоторых пигментов диатомовых. Однако, один из основных каротиноидов диатомовых – фукоксантин сравнительно быстро разрушается в донных отложениях (Steenbergen et al., 1994; Cariou – Le, Blanchard, 1995) и поэтому почти не влияет на оценку концентраций желтых пигментов в общем экстракте.

При использовании спектрофотометрического метода определения пигментов в общем экстракте само понятие "хлорофилл" в донных отложениях более неопределенно, на наш взгляд, чем в фитопланктоне из-за доминирования дериватов. Здесь предлагается использовать термин седиментационный хлорофилл для обозначения суммы хлорофилла с продуктами его распада – феопигментами.

Как показали наблюдения, в Рыбинском водохранилище содержание седиментационного хлорофилла изменяется в пределах значений (мкг/г сухого осадка), известных для всех трофических типов водоема (Трифенова, 1983; Mollar, Scharf, 1986):

Станция	1	2	5	6	7	9
Минимум	106.2	146.0	1.81	19.0	следы	12.4
Максимум	196.2	346.0	108.2	400.0	187.8	120.6

Наибольшие различия между максимальными и минимальными величинами наблюдаются в донных отложениях Главного плеса (рис. 36–41), имеющего сложный рельеф дна с впадинами и возвышенностями и разно-

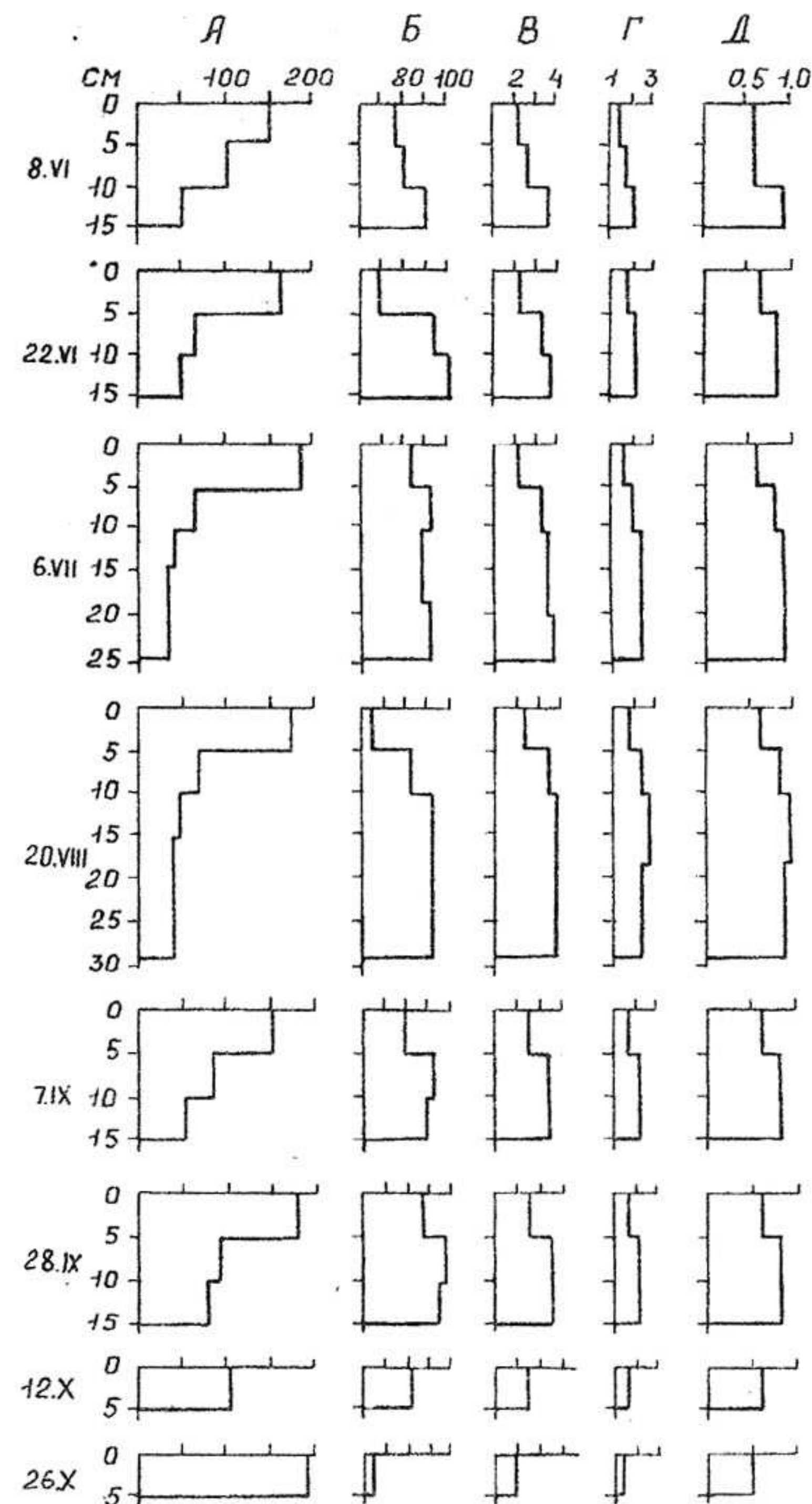


Рис. 36. Пигментные характеристики донных отложений на ст. 1 в Волжском плесе (глубина 11.6 м, серые илы).

По оси абсцисс: А – суммарное содержание хлорофилла с феопигментами (мкг/г сухого осадка); Б – феопигменты (% от суммы с хлорофиллом); В – отношение E_{480}/E_{665} ; Г – отношение $E_{480}/1.7 E_{665к}$; Д – отношение концентраций желтых и зеленых пигментов ($C_k/C_{хл}$), рассчитанное по предлагаемому нами уравнению. По оси ординат – глубина залегания исследуемого образца грунта, см.

типный грунт (от песка до торфянистого ила), характеризующийся неодинаковым содержанием органического вещества (Рыбинское водохранилище, 1972; Законнов, 1993).

Сезонная динамика содержания седиментационного хлорофилла имеет наибольшую вариабельность тоже на станциях центральной части Главного плеса (рис. 40). Здесь заметное увеличение его концентрации в июне и конце октября чередовалось со спадами в июле и

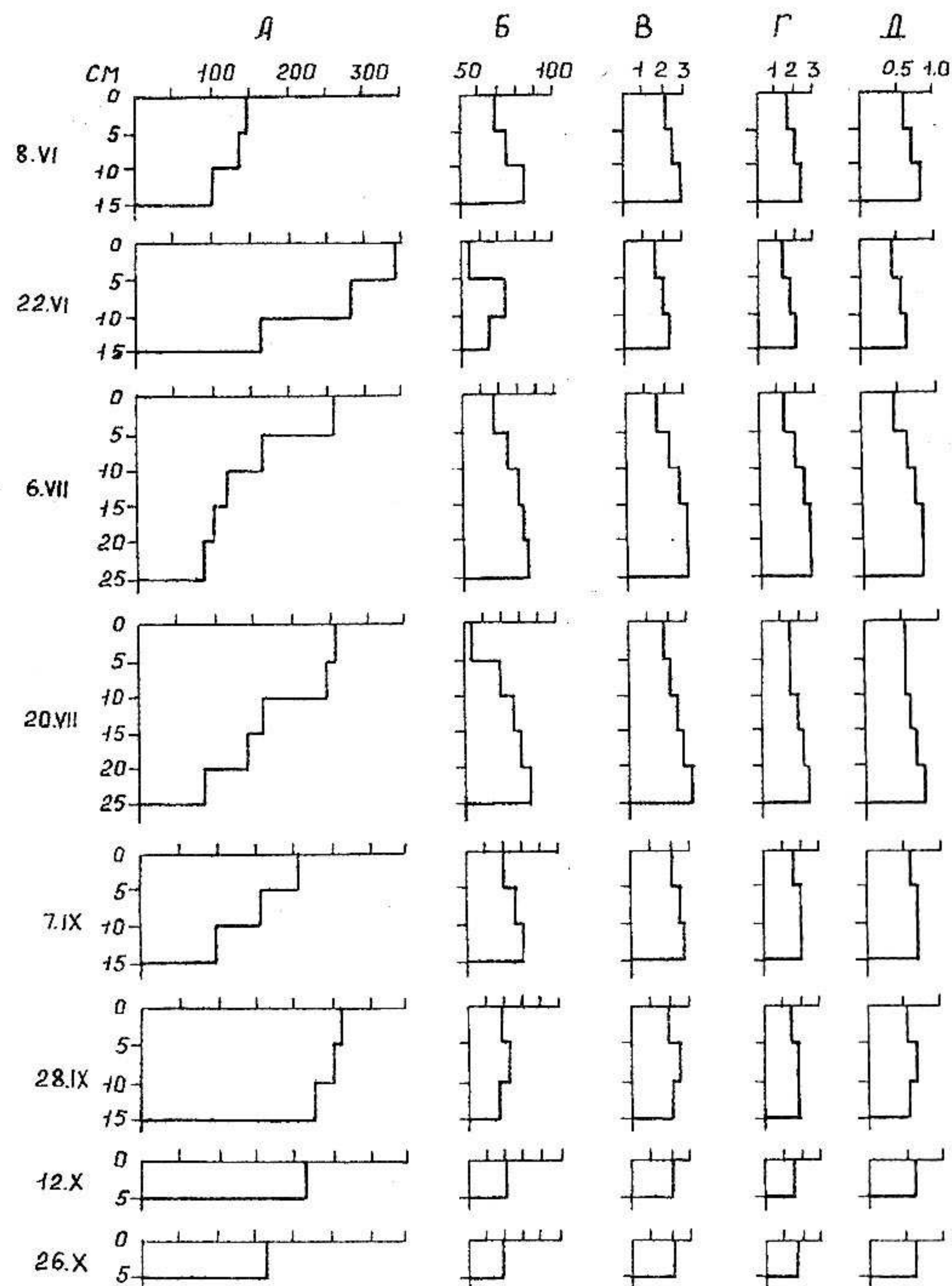


Рис. 37. Пигментные характеристики донных отложений на ст. 2 в Волжском плесе (глубина 13.2 м, грунт - серые и переходные илы). Здесь и далее на рис. 38-41 обозначения те же что и на рис. 36.

конце сентября - начале октября. На остальных станциях амплитуда колебания содержания пигментов была ниже, другими были и сроки подъема и спада его количества.

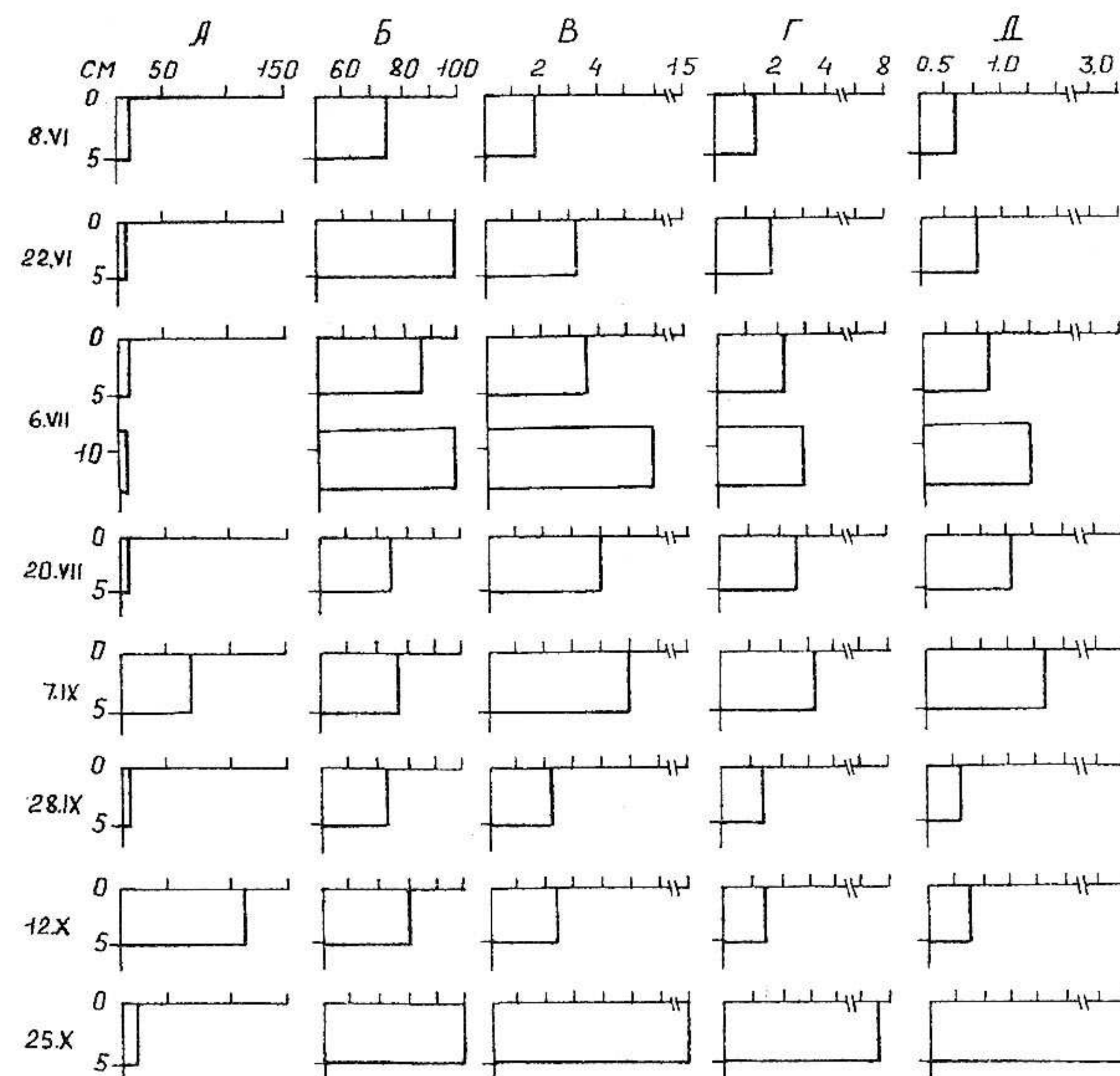


Рис. 38. Пигментные характеристики донных отложений на ст. 5 в Главном плесе (глубина 7.2 м, грунт - илистые пески).

Меньшая вариабельность концентраций седиментационного хлорофилла наблюдалась в Волжском плесе, что связано с большей однородностью грунтов в местах отбора проб. Высокий уровень содержания пигментов, свойственный отложениям этого плеса свидетельствует о значительном накоплении органического вещества растительного происхождения. Этому способствует особое местоположение, исследуемых участков плеса - глубокая котловина бывшего русла Волги с крутыми склонами, куда и "скатывается" оседающий фитопланктон.

Изменения концентраций пигментов на станциях в разные сроки обычно совпадали со сменой типа донных отложений, попавших в про-

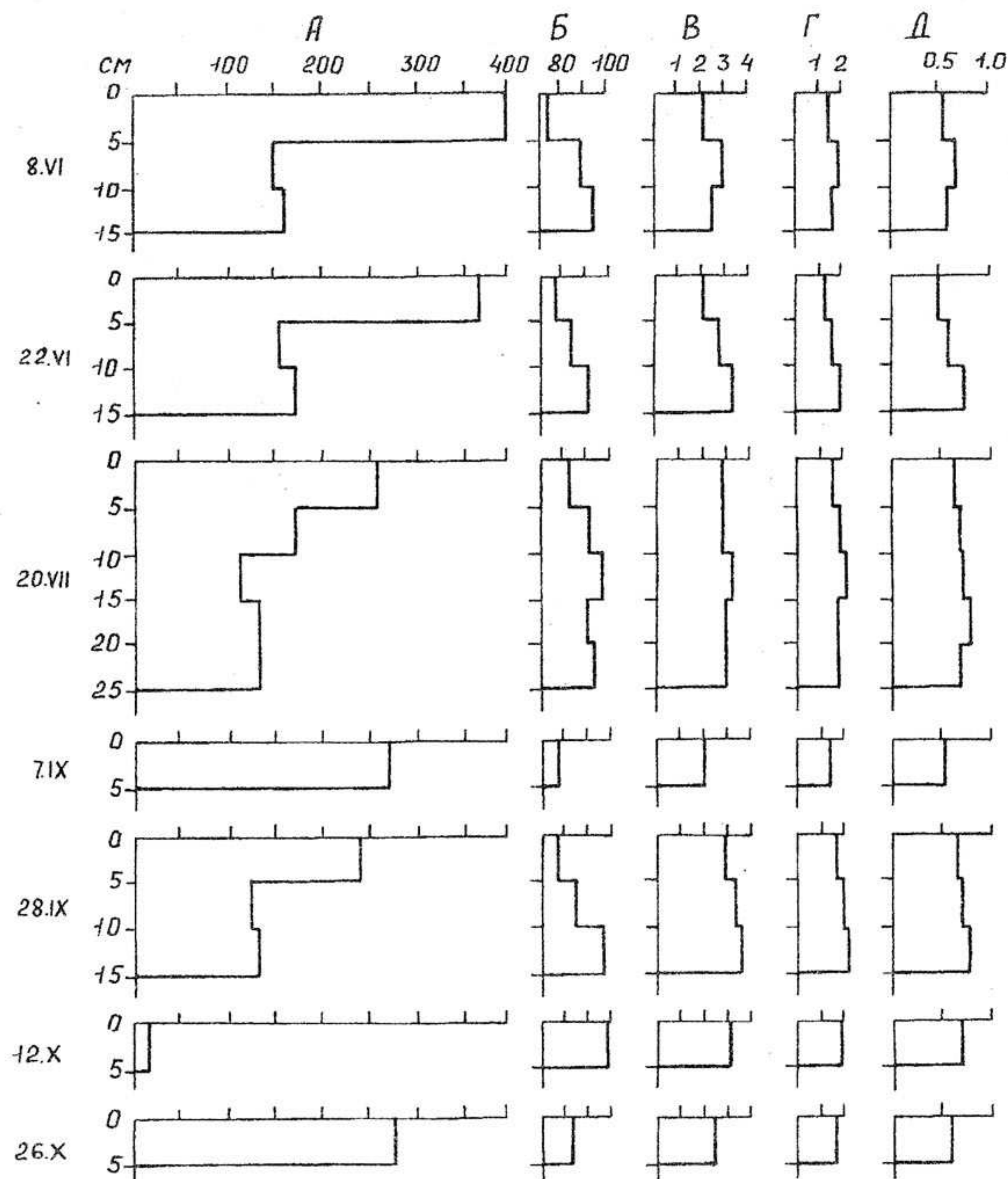


Рис. 39. Пигментные характеристики донных отложений на ст. 6 в Главном плесе (глубина 10.6 м, грунт - серые илы).

бы. При мозаичном распределении грунтов практически невозможно собрать однородный материал. Так, резкое уменьшение содержания пигментов наблюдалось в пробах с песчаным грунтом, а увеличение - с илистым. Причина различий может быть обусловлена изменениями количества органического вещества, которого в илистых грунтах

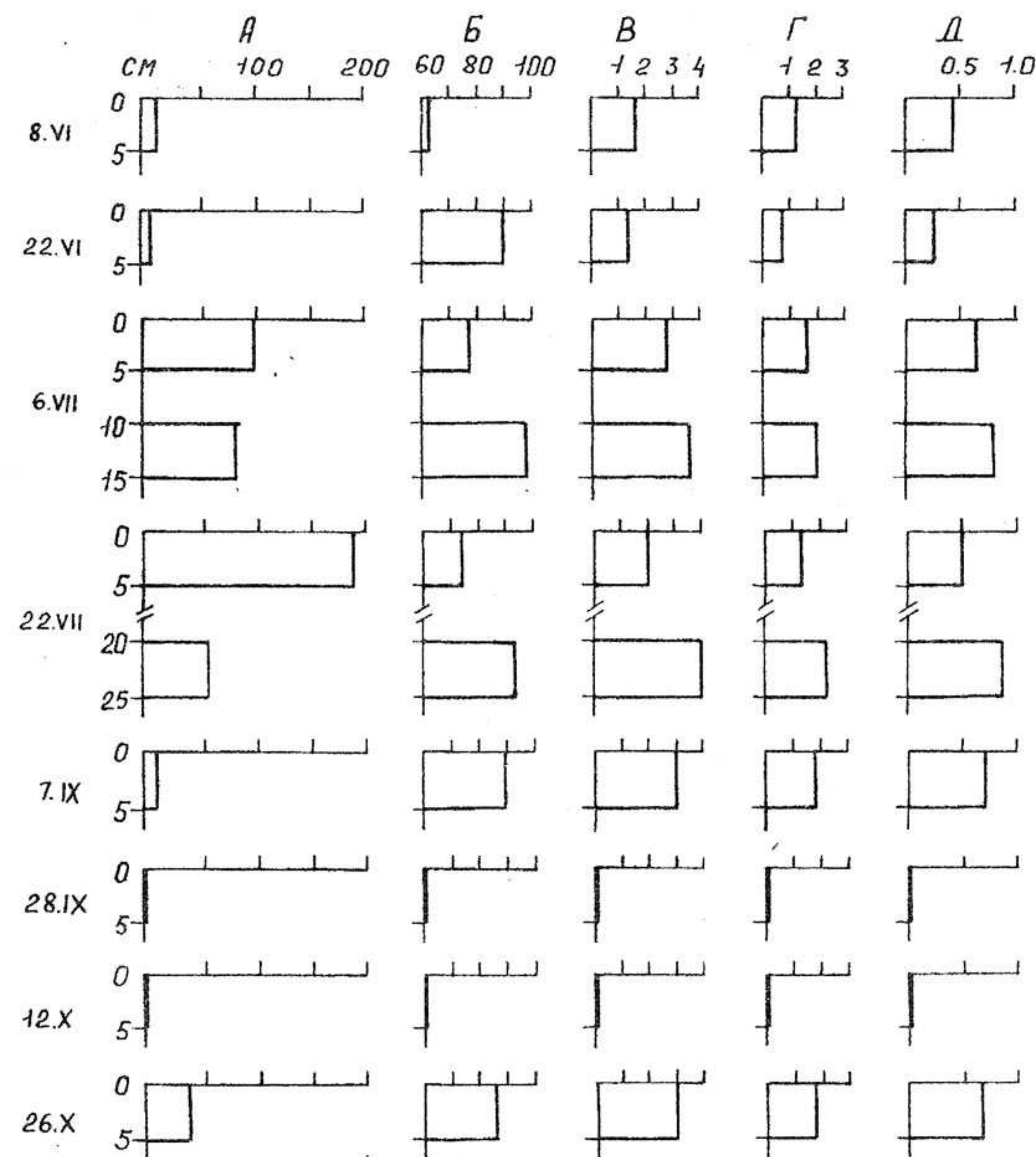


Рис. 40. Пигментные характеристики донных отложений на ст. 7 в Главном плесе (глубина 8.7 м, песчанисто-илистые грунты).

больше, чем в песчаных (Законнов, 1993). Учитывая толщину верхнего исследуемого слоя, образовавшегося за время, многократно превышающее интервал отбора проб, можно полагать, что сезонная динамика и седиментация фитопланктона вряд ли имеют существенное значение для объяснения различий в содержании пигментов в отдельные сроки наблюдений. Например, возраст отложений толщиной 5 см составляет в мезотрофном оз. Красное 26 лет; а в эвтрофном оз. Вишневское - 20 лет (Давыдова, Трифонова, 1979). В волжских водохра-

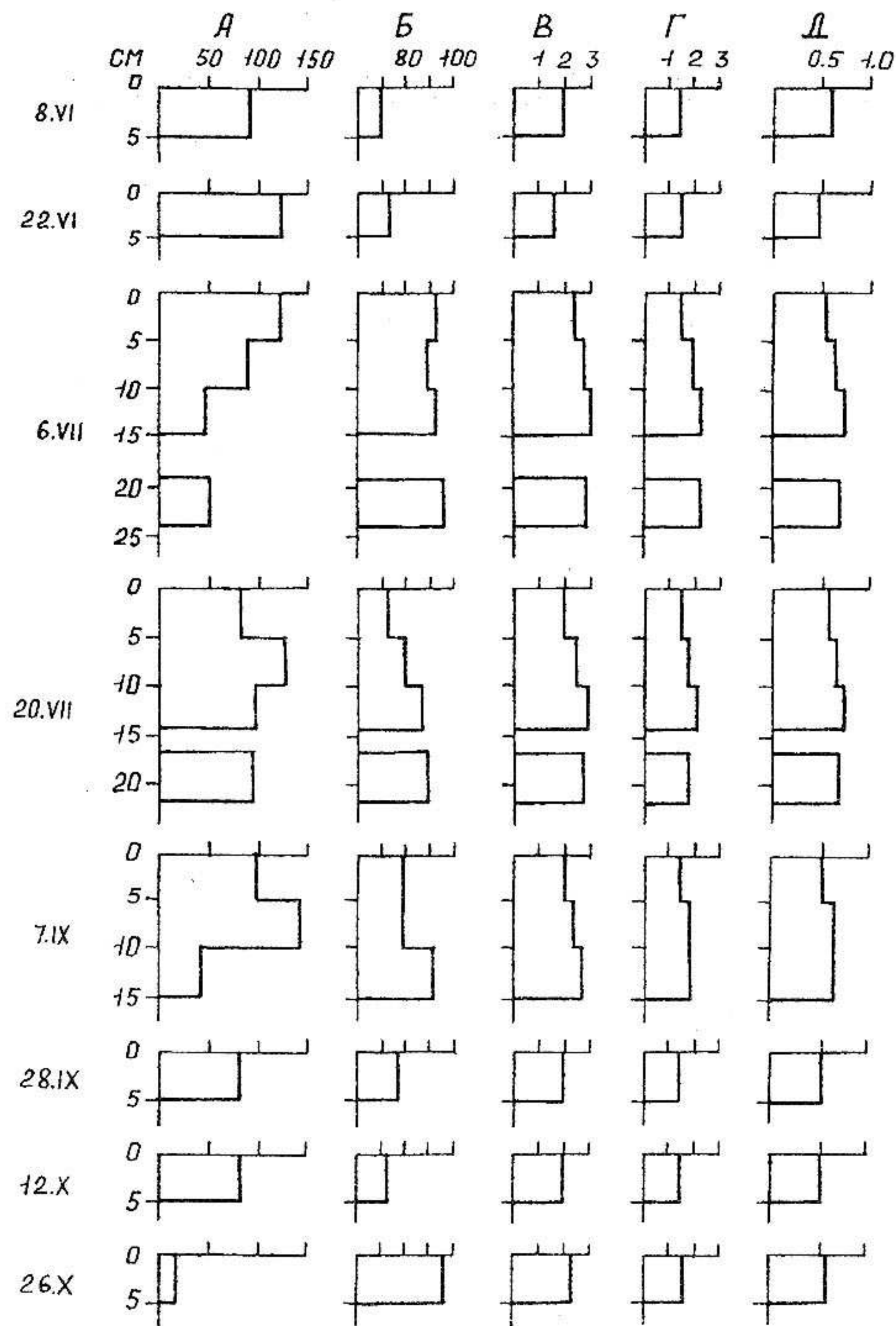


Рис. 41. Пигментные характеристики донных отложений на ст. 9 в Главном плесе (глубина 10 м, песчанисто-илистые грунты).

нилищах при средней скорости осадконакопления, колеблющейся от 1.7 до 6.5 мм в год (Буторин и др., 1986), 5-сантиметровый слой накапливается за 8-30 лет, а в Рыбинском – при скорости 2.5 мм/в год (Законнов, 1993) – за 20 лет. Однако, приуроченность заметных

подъемов в содержании пигментов к июню и октябрю все же не позволяет полностью игнорировать роль "свежего" фитопланктона в обогащении донных отложений органическим веществом, поскольку эти периоды следуют после весеннего и осеннего "цветения" воды диатомовыми. Более того, аналогичное явление согласуется с наблюдениями на других водоемах (Nalera, Quigley, 1987).

Вертикальное распределение пигментов по слоям 5-см толщины характеризуется уменьшением концентраций с глубиной в большинстве случаев. Однако, степень изменения содержания пигментов в нижних слоях по сравнению с верхними неодинакова (рис. 36-41). Устойчивое уменьшение концентраций седиментационного хлорофилла с глубиной отмечалось только в Волжском плесе (рис. 36-37). В Главном же плесе характер вертикальных изменений не был однозначен, даже максимум не всегда находился в верхнем слое (рис. 40-41).

Один из существенных факторов, который мог бы за сравнительно короткое время изменить содержание пигментов, по крайней мере, в верхнем слое осадков – их взмучивание при значительных скоростях ветра. Такие ситуации особенно характерны для Главного плеса, где в штормовые периоды в результате высокой динамической активности водных масс наблюдается увеличение количества взвесей в водной толще за счет размыва донных отложений. Разрушение структуры грунта препятствует накоплению пигментов. С увеличением глубины действие ветра на водные массы ослабевает, и грунты становятся более стабильными. Глубины, до которых распространяется влияние перемешивания при скоростях ветра более 10 м/сек, достигают в Рыбинском водохранилище 10 м (Зиминова, 1966). На основании сведений о глубинах на станциях наблюдений (табл. 49) можно считать, что почти половина исследуемой площади дна подвержена действию гидродинамического фактора.

В Рыбинском водохранилище между содержанием седиментационного хлорофилла и глубиной водного столба обнаружена положительная корреляция. По данным всех наблюдений, коэффициент корреляции составляет 0.59 при изменении глубин в местах отбора проб от 6 до 14 м. В районе одной и той же станции эта связь не всегда прослеживается из-за более сходных условий и меньшей разницы глубин.

С глубиной станций связан и трофический тип донных отложений в профундали водоема: среднее содержание седиментационного хлорофилла (I, мкг/г сухого осадка), близкое к наблюдаемому в мезотрофных водоемах, регистрировалось в Рыбинском водохранилище на глубине (II, м) менее 10, а в эвтрофных – больше 10 м:

Т а б л и ц а 49

Глубина (м) на станциях в разные сроки отбора проб донных отложений

Дата	Станции					
	1	2	5	6	7	9
8.V	10.5	14.0	7.0	11.0	9.5	13.0
22.VI	13.0	14.0	7.0	11.0	7.0	12.0
6.VII	13.0	13.0	7.0	-	11.0	9.0
20.VII	12.0	13.0	8.0	11.0	8.5	13.5
7.IX	10.0	14.5	7.0	11.0	9.0	9.5
28.IX	10.0	14.0	7.0	10.0	7.5	9.0
12.X	12.0	13.0	7.0	6.0	7.5	7.0
26.X	12.5	10.0	7.5	10.0	9.5	7.0

Станция	I	II
1	164.9±13.3	11.6
2	233.6±24.1	13.2
5	26.7±13.7	7.2
6	260.7±50.7	10.6
7	44.6±27.3	8.7
9	83.9±12.1	10.0

Однако зависимость между этими параметрами не универсальна: в одних водоемах она прямая, в других – обратная. Например, в озеровидных расширениях Куйбышевского водохранилища, как и в Рыбинском, концентрации пигментов возрастают по мере увеличения глубины от пойменных участков к русловым (Экология фитопланктона..., 1989; Номоконова, 1991). Аналогичная закономерность обнаружена в трех американских озерах для диапазона глубин 2–13 и 14–38 м (Swain, 1985), в израильском озере Киннерет для глубин от 8 до 41 м (Yacobi et al., 1991). Напротив, в очень глубоких водоемах наблюдается обратная связь: в оз. Байкал на глубине 1350 м концентрация пигментов была меньше, чем на глубине 590 м (Выхристюк, 1980).

Тесная связь ($r = 0.81$) существует между концентрацией седиментационного хлорофилла (рис. 36–41) и влажностью грунта (табл. 50), которая, очевидно, зависит от количества "свежей" органики

Т а б л и ц а 50

Влажность проб грунта (%) в разные сроки наблюдений, в среднем для слоя 0–15 см

Станция	Влажность, %						
	8.VI	22.VI	6.VII	20.VII	7.IX	12.X	26.X
1	74.7	70.9	69.5	70.2	72.6	76.9	75.6
2	67.0	74.2	69.1	72.3	68.6	77.4	71.4
5	34.3	35.5	46.4	47.3	86.5	79.0	40.7
6	85.7	86.1	-	84.4	87.9	39.6	83.7
7	37.3	56.0	77.4	89.0	43.6	26.3	62.3
9	67.3	66.3	64.8	63.1	52.2	61.7	20.6

растительного происхождения, содержащей пигменты. Такая связь прослеживается прежде всего в сезонном аспекте: увеличение концентрации седиментационного хлорофилла совпадает по срокам с нарастанием влажности грунта, а уменьшение – с ее снижением.

В отличие от седиментационного хлорофилла, содержание хлорофилла "а" в водной толще Волжского и Главного плесов в настоящее время сходно и достигает величин, характерных для эвтрофных водоемов (Пырина, Сигарева, 1986; Пырина, Минеева, 1990).

Причины неодинаковой скорости накопления пигментов в поверхностных слоях седиментов даже одного водоема, по всей вероятности, различны. Обнаруженная в осадках концентрация хлорофилла – итог процессов трансформации пигментов не только в грунтах, но и в водной толще.

Условия, складывающиеся в придонном слое воды, влияют не только на содержание пигментов, но и на их состав, соотношение и состояние. Основной фонд седиментационного хлорофилла состоит из продуктов распада – феопигментов (рис. 36–41), содержание которых от суммы с "чистым" хлорофиллом изменяется в верхних 5 см грунта в пределах 50–100% при средних значениях на отдельных станциях 65.2 ± 3.1 – $85.0 \pm 4.9\%$, а в водоеме в целом – $78.1 \pm 3.8\%$.

По вертикали в колонке грунта процентный вклад дериватов хлорофилла чаще всего увеличивается, а общее содержание пигментов уменьшается с глубиной (рис. 36–41). Минимальное относительное количество феопигментов, равное 52–53%, отмечено в верхних слоях

грунта на ст. 2 Волжского плеса. В более глубоких слоях (до 25 см) содержание дериватов увеличивается, но не более, чем до 83–87%. Неполное разрушение хлорофилла в местах его накопления свидетельствует о некоторой устойчивости этого пигмента, которая обеспечивается своеобразными условиями – отсутствием света и кислорода. Подтверждением могут служить озерные отложения 1000-летнего возраста, в которых часть хлорофилла (8–12%) все еще находится в нативной форме (Engstrom et al., 1985). Сомнения в достоверности данных могут возникнуть в связи с недостатками применяемых уравнений Лоренца (Lorenzen, 1967) для расчета концентраций пигментов в общем экстракте, но и более надежный метод высокочувствительной жидкостной хроматографии позволяет обнаружить хлорофилл в донных отложениях в "чистом" виде (Steenbergen et al., 1994).

Полная деградация хлорофилла регистрировалась крайне редко и только в сочетании с минимальными и следовыми концентрациями пигментов, как например, в поверхностных грунтах Главного плеса (рис. 36–41). Не исключено, что она была методическим артефактом, хотя могла быть и в действительности. При более значительном содержании седиментационного хлорофилла в этом же плесе (108–190 мкг/г сухого осадка) он был разрушен на 72–82% и не достигал 100%. По-видимому, степень деградации пигментного фонда, так же, как и скорость его накопления, зависит от условий среды. В неблагоприятных условиях, где не происходит захоронение хлорофиллсодержащей органики даже при обильном развитии фитопланктона, можно ожидать скопления осевших водорослей, но только временно в периоды штилевой погоды. Степень деградации пигментов при этом может быть различной, и в процессе дальнейшей трансформации достигнет 100%.

Показателем состояния растительной органики в донных отложениях служит соотношение концентраций желтых и зеленых пигментов. Однако определить это соотношение весьма сложно из-за методических проблем. Для упрощения задачи в качестве эквивалента соотношения концентраций мы использовали пигментный индекс E_{480}/E_{665} , впервые предложенный в работе на морских гидробионтах (Burkholder et al., 1959), и широко применяемый в исследованиях по экологии фитопланктона волжских водохранилищ в настоящее время. Использование этого индекса для донных отложений позволит оценить соотношение скоростей разрушения каротиноидов и хлорофилла.

Пределы изменения пигментного индекса E_{480}/E_{665} донных отло-

жений Рыбинского водохранилища укладываются в область значений от 1.31 до 15.14 (рис. 36–41) при наиболее часто встречаемых величинах 1.90–3.50. Различия индекса на отдельных станциях в Главном плесе достигали 800%. Связь пигментного индекса с сезонными явлениями погоды не прослеживалась. Можно отметить лишь незначительное повсеместное уменьшение его величин в июне – начале июля и увеличение в октябре, что, вероятно, связано с оседанием фитопланктона, находящегося в эти периоды в различной степени разрушения, а также с неодинаковой скоростью деструкционных процессов в грунтах, зависящей от сезонной температуры.

В среднем по всем наблюдениям, пигментный индекс E_{480}/E_{665} увеличивался от 1.95–4.62 в верхнем (0–5 см) до 2.86–6.03 в более нижних слоях (15–20, 20–25 см). Наименьшие средние значения для верхнего слоя отмечались на самой глубокой ст. 2, наибольшие – на самой мелководной ст. 5. Средние величины индекса для колонки грунта в целом составили в Волжском плесе 2.83, в Главном – 3.47, во всем водоеме – 3.28.

Величины пигментного индекса для донных отложений водохранилища оказались значительно выше, чем для фитопланктона, у которого, по результатам многолетних наблюдений диапазон изменений в среднем составляет 0.88 ± 0.02 – 1.29 ± 0.11 (Пырина, Сигарева, 1986; Пырина, Минеева, 1990). Причины различий – в составе и соотношении пигментов. В донных отложениях обычно более значителен вклад фео пигментов и выше относительное содержание каротиноидов, чем в толще воды.

Пигментный индекс E_{480}/E_{665} , используемый для оценки соотношения концентраций каротиноидов и хлорофилла, зависит от наличия дериватов (Пырина, 1992; Минеева, 1993). Устранить влияние фео пигментов можно, сравнивая величину пигментного индекса с отношением $E_{480}/1.7 E_{665к}$ (модифицированный пигментный индекс), варьирующим только за счет изменений содержания каротиноидов и хлорофилла, если он весь находится в неразрушенной форме (Сигарева, Ляшенко, 1992; Сигарева, 1993). Значения нового индекса уменьшаются по сравнению с исходным индексом (E_{480}/E_{665}) по мере увеличения вклада фео пигментов. Разница между индексами E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7 E_{665к}$ достигает относительного максимума (41% от исходного индекса) при полном превращении хлорофилла в феофитин.

Величины модифицированного пигментного индекса для донных отложений Рыбинского водохранилища изменяются от 0.82 до 8.55 при наиболее часто встречаемых значениях в пределах 1.2–2.4 (рис.

36-41). Диапазоны изменений индекса $E_{480}/1.7E_{665к}$ на отдельных станциях меньше, чем индекса E_{480}/E_{665} . Закономерности сезонной изменчивости модифицированного индекса четко не прослеживаются из-за довольно значительной толщины верхнего слоя грунта, хотя в целом можно отметить на всех станциях приуроченность минимальных значений к летнему периоду, а максимальных - к осеннему (Главный плес). Как и величины пигментного индекса E_{480}/E_{665} , значения модифицированного пигментного индекса в колонке грунта с глубиной увеличиваются: в верхнем 5-сантиметровом слое часто отмечаются значения более близкие к фитопланктону (1.12-1.7), чем в нижних слоях (1.7-2.3). Минимальные величины отмечены на ст. 9, максимальные - на ст. 5. В среднем для Волжского плеса они составляют 1.87, для Главного - 2.08, а для водохранилища в целом - 2.01.

Анализ связи пигментных индексов E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$ с вкладом феопигментов (рис. 42) показывает существование сходной тенденции в изменениях этих показателей по мере увеличения степени деградации хлорофиллового фонда. Однако, изменения исходного индекса E_{480}/E_{665} более значительны, чем модифицированного индекса из-за влияния феопигментов. Сохранение того же характера связи нового показателя с феопигментами, что и исходного, означает, что разрушение хлорофилла до бесцветных продуктов происходит в донных отложениях с большей скоростью, чем каротиноидов.

Пересчет отношения экстинкций в отношение концентраций желтых и зеленых пигментов по предложенной нами формуле показал, что содержание каротиноидов в донных отложениях водохранилища редко превышает концентрацию зеленых пигментов (рис. 36-41). Основная масса результатов пересчета изменяется в пределах 0.5-0.7 (максимальные значения относятся к данным, полученным на самой мелководной ст. 5, минимальные - на самой глубокой ст. 2). От верхних слоев грунта в колонке к нижним наблюдается обычно некоторое нарастание относительной концентрации каротиноидов (рис. 36-41). Аналогичный уровень величин $Sk/S_{хл}$ получен в исследованиях донных отложений эвтрофного оз. Вехтен с использованием более точного метода высокочувствительной жидкостной хроматографии: в слое 0-1 см каротиноиды составляют 0.44 от хлорофилла в сумме с феофитином, а на глубине 4 см - 0.54 (Steenbergen et al., 1994). В то же время, применение стандартной для фитопланктона формулы Парсонса и Стрикленда (Parsons, Strickland, 1963) при анализе пигментов в донных отложениях почти всегда приводило к превышению содержания каротиноидов относительно хлорофилла (Экология фитопланктона...,

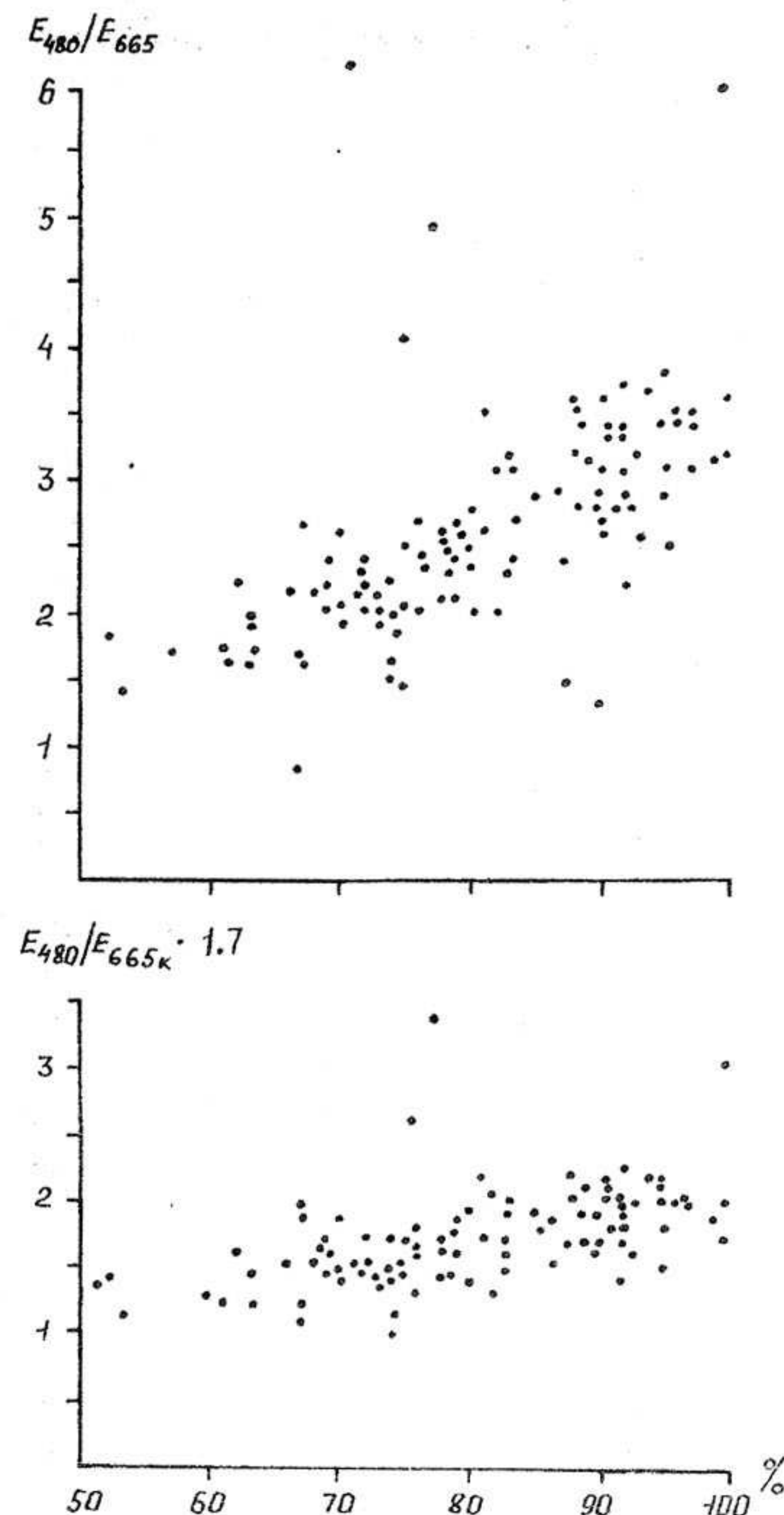


Рис. 42. Связь пигментных индексов E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$ с содержанием феопигментов (%).

1989; Елизарова, 1996).

Таким образом, проведенное исследование показало, что содержание седиментационного хлорофилла в профундали Рыбинского водох-

ранилища изменяется на несколько порядков и составляет в среднем для станций наблюдения 133.1 ± 16.4 мкг/г сухого осадка. Если принять за границу перехода водоема в эвтрофную стадию величину, равную 100 мкг в 1 г сухого осадка грунта (Давыдова, Трифонова, 1979; Трифонова, 1983), можно отнести Рыбинское водохранилище к водоемам этого трофического статуса. Однако значительные различия в содержании пигментов на разных участках дна, превосходящие колебания концентраций хлорофилла в водной толще, которые характеризуют водоем как стабильно эвтрофный, не позволяют провести такую классификацию с высокой степенью надежности.

Основанием для сомнений могут быть и более ранние исследования (Swain, 1985), где показано, что концентрация пигментов в мелководных нестратифицированных эвтрофных озерах может быть такой же низкой, как в меромиктических олиготрофных озерах, и такой же высокой, как в эвтрофных. Главным фактором, регулирующим сохранность пигментов в донных отложениях, является концентрация кислорода в профундали (Swain, 1985). Полагают (Swain, 1985), что содержание кислорода в гипolimнионе во время отложения растительного детрита играет существенную роль в стратиграфии пигментов, поскольку степень их деструкции зависит от окислительно-восстановительных условий (Sun Ming-Yi et al., 1993). В Рыбинском водохранилище концентрация кислорода в придонных слоях водной толщи регулируется гидродинамической активностью, которая усиливается под влиянием штормовых ветров, обычных для осени, а в годы с циклональным типом погоды – для большей части безледного периода. Все это может способствовать разрушению пигментов до их отложения и быть причиной несоответствия концентраций в водной толще и донных осадках.

Несмотря на сходство исследуемых плесов Рыбинского водохранилища по продуктивности фитопланктона и содержанию хлорофилла в водной толще (Пырина, Минеева, 1990), они различаются по условиям, способствующим захоронению растительного детрита (Рыбинское водохранилище, 1972). Глубокие русловые зоны корытообразной формы с крутыми склонами более удобны для накопления пигментов в профундали, чем сравнительно мелководные участки, подверженные сильному ветровому перемешиванию.

Условия, благоприятствующие сохранению пигментов, способствуют уменьшению степени их деградации и сохранению в нативной форме весьма продолжительное время, исчисляемое сотнями и тысячами лет (Zullig, 1986). Поэтому несмотря на то, что в Рыбинском водохра-

нилище феопигменты составляют основную часть седиментационного фонда хлорофилла, полное разрушение всего нативного хлорофилла зарегистрировано только в исключительных случаях в местах с крайне низкими концентрациями пигментов.

Пигментные индексы и отношение желтых и зеленых пигментов позволили установить, что в донных отложениях происходит преимущественная деградация до бесцветных компонентов зеленых пигментов, но относительная концентрация желтых при этом остается сравнительно небольшой и в верхних слоях отложений не достигает 1.0. Только в неблагоприятных условиях для захоронения осевших водорослей концентрация каротиноидов увеличивается по сравнению с концентрацией хлорофилла в несколько раз, но наблюдается это при ничтожно малом содержании пигментов.

В целом для водохранилища, характер количественного распределения растительных пигментов в донных отложениях лучше отражает влияние абиотических, чем биотических факторов, поскольку больше зависит от аккумуляции взвеси и типа грунта, чем от продуктивности фитопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рыбинское водохранилище представляет собой крупный озеровидный водоем со сложной гидрологической структурой. Обширная площадь водного зеркала при небольшой глубине способствует перемешиванию водной толщи и отсутствию ее длительного температурного расслоения. Благоприятный кислородный режим, высокое содержание биогенных элементов в сочетании с пониженной прозрачностью воды создают специфические условия для жизни гидробионтов.

На развитие и фотосинтезирующую деятельность водорослей в значительной степени влияют гидрооптические условия. Продуцирование органического вещества в водоемах определяется глубиной проникновения солнечного света в толщу воды. Относительно низкая прозрачность воды водохранилища обусловлена повышенным содержанием гуминовых веществ и терригенной взвеси и составляет в среднем 0.8–1.5 м. При таких ее значениях глубина фотосинтезирующего слоя относительно не велика: в зависимости от погодных условий (главным образом – интенсивности инсоляции) и прозрачности воды она колеблется на глубоководных станциях в пределах 1–5 м. В мелководной зоне водохранилища формирование подводного светового режима зависит от содержания взвешенного вещества, а фотосинтез практически идет до дна. Сами водоросли в составе взвешенного вещества должны оказывать влияние на проникновение света в толщу воды. Однако этот эффект проявляется лишь на глубоководных участках в периоды максимального развития фитопланктона при устойчивой штилевой погоде. В мелководной зоне прозрачность воды главным образом зависит от присутствия терригенной взвеси, а степень развития водорослей мало влияет на ее изменение.

Подобные световые условия ограничивают использование фитопланктоном биогенного фонда. Этому могут способствовать, по меньшей мере, две причины: недоступность биогенов для водорослей, когда из-за повышенной цветности элементы связываются гуминовыми соединениями с образованием трудноусвояемых комплексов; недоиспользование биогенов из-за малой мощности фотического слоя и относительно низкой прозрачности воды в водохранилище. Указанные

причины трудно разделить, по-видимому, происходит и то и другое.

Анализируя изменения в составе и обилии фитопланктона на протяжении 30 лет, следует с сожалением отметить, что начальная стадия формирования альгоценозов собственно водохранилища была пропущена. Первые сведения были получены лишь спустя 12 лет после образования водохранилища. Мы полагаем, что этот срок был достаточным для организации в нем собственного пелагического фитопланктона. Подобное утверждение согласуется с мнением К. А. Гусевой (1956) и А. Д. Приймайченко (1959 б), которые констатировали, что фитопланктон Моложского плеса был сформирован в течение 5 лет после создания Рыбинского водохранилища. Не исключено, что срок формирования фитопланктона в разных плесах занимал неодинаковое время, но он и не мог сильно различаться в пределах одного водоема.

Известно, что общей закономерностью развития экосистемы в искусственных водоемах в первые годы после их заполнения является так называемая стадия "трофического взрыва", характеризующаяся, в частности, резким увеличением продуктивности и разнообразия фитопланктона (Одум, 1986). Вероятно, это происходило и в Рыбинском водохранилище, в связи с этим уровень биомассы фитопланктона до 1954 г. был несколько выше, чем в последующие годы. Тем более, что в 1954 и 1955 гг. наблюдалось значительное обилие синезеленых водорослей – показателей эвтрофирования, которое постепенно падало в последующие годы и стало нарастать только в 80-е. Причины последнего подъема могут быть далеко не однозначны.

Материалы 30-летних наблюдений показывают, что из интегральных характеристик сообщества фитопланктона значительным межгодовым колебаниям подвергалась биомасса водорослей. Регрессионный анализ выявил, что достоверное увеличение биомассы за 1954–1981 гг. наблюдалось при $P < 0.1$, т.е. оно было крайне незначительным, и следует говорить о тенденции ее увеличения. Однако в многолетней динамике фитопланктона можно выделить по средней многолетней биомассе две фазы: 1954–1970 гг. и 1971–1981 гг., соответствующие по времени глобальной смене макроциркуляционных климатических процессов. Характерно, что во второй фазе биомасса фитопланктона после резкого подъема в 1970–1971 гг. вновь стабилизировалась. В первой фазе биомасса водорослей положительно коррелировала с суммарной падающей солнечной радиацией, а во второй – с температурой воды. Эти особенности были сопряжены с цикликой глобальных климатических изменений. С учетом этого, основную сукцессию фитопланк-

тона Рыбинского водохранилища можно охарактеризовать как циклическую.

Рост биомассы водорослей значительно отставал от увеличения концентрации основного фотосинтетического пигмента – хлорофилла "а", которое отмечалось в Главном плесе водохранилищ с начала 70-х гг. (Пырина, 1995). Каковы же причины относительной стабилизации биомассы водорослей при нарастании концентрации хлорофилла? Вероятно, их несколько. Основные структурные перестройки в фитопланктоне, отмеченные в 60–70-е годы, заключались в увеличении доли мелких диатомовых водорослей из рода *Stephanodiscus*, обладающих более высокой индикаторной значимостью в шкале сапробности, а также в нарастании участия в 70-е годы мелких подвижных криптонад, имеющих миксотрофное питание (по-видимому, это оказало влияние на общий рост сапробности вод водохранилища). Несоответствие в скорости прироста биомассы и содержания хлорофилла могло быть вызвано изменением в составе сообществ в сторону большего участия мелкоклеточных видов, а также возросшей численностью криптофитовых и зеленых водорослей. У последних пул хлорофилла гораздо выше, чем у других групп водорослей. При этом несомненно должно произойти увеличение общего фонда хлорофилла, поскольку появилось большее число организмов – "носителей" хлорофилла "а". Об этом свидетельствует увеличение численности диатомовых, зеленых, криптофитовых и золотистых водорослей после 1970 г.. Разнообразие водорослей в пробах в целом также увеличивалось. Линейная связь соотношения хлорофилл-биомасса с размерными характеристиками фитопланктона подтверждает, что происходит нарастание удельного содержания хлорофилла в единице биомассы водорослей за счет увеличения доли мелкоклеточных представителей. Предположительно возможен недоучет самой мелкой размерной фракции – пикофитопланктона, биомасса которого в Рыбинском водохранилище в отдельных случаях может составлять 15–23 % от общей и численно превалировать над остальными группами водорослей (Корнева, Копылов, 1992). Однако концентрация проб воды для оценки содержания хлорофилла производилась на фильтры с более крупным диаметром пор (2.5 мкм), чем для количественного учета биомассы (1.5 мкм), т.е. недоучет пикофитопланктона происходил и в том и другом случае. Не исключено так же, что определенная часть хлорофилла могла экстрагироваться из водорослей, поглощенных зоопланктоном, инфузориями и т.д., и не учтенных при определении биомассы фитопланктона.

Второй причиной стабилизации биомассы могло быть выедание зо-

опланктоном мелких водорослей, особенно после 1970 г., когда начался рост биомассы зоопланктона (Ривьер, 1988). Кроме зоопланктона водоросли потребляются инфузориями и мальками многих рыб. Существенное и постоянное влияние на биомассу фитопланктона макрозоопланктона, а в период биологической весны – также и микрозоопланктона в Рыбинском водохранилище было продемонстрировано прямыми наблюдениями в опытах *in situ*. В течение сезона выедание водорослей зоопланктоном может составлять 48–60% от общей численности фитопланктона. Эффект выедания оказывал влияние и на изменение структуры альгоценозов.

К особенностям фитопланктона Рыбинского водохранилища относится повышенное содержание мертвых клеток водорослей, которые в среднем составляют 30% от общей численности. Особенно большое их количество содержится в фотическом слое глубоководных станций. Наибольшее число мертвых клеток отмечено у диатомовых (в среднем 40% от их численности), а наименьшее – у зеленых (около 6%). В сезонном аспекте – весной, летом и осенью, количество мертвых клеток составило, соответственно, 40, 52 и 22% от общей численности диатомовых. Есть основание полагать, что у наиболее многочисленной группы фитопланктона водохранилища – диатомовых водорослей – от 22% до 52% их общего количества не принимают участие в продукционном метаболизме.

На фоне многолетней периодичности фитопланктона, обусловленной гидроклиматическими факторами, можно говорить об общей генеральной направленности его развития. Огромный фактический материал, собранный за три десятилетия, позволил на примере одной биотической составляющей, хорошо отражающей процессы эвтрофирования в водоемах, проследить увеличение уровня трофии Рыбинского водохранилища. Об этом свидетельствует постепенное измельчение клеток фитопланктона, появление и устойчивое развитие в составе доминирующих таксонов водорослей – показателей высокого содержания органического вещества в водоемах, увеличение числа пиков биомассы в ее сезонной динамике (появление бимодальности, увеличение вклада летнего максимума) и нарастание сапробности воды, оцененной по индикаторным видам водорослей.

Таксономический состав фитопланктона Рыбинского водохранилища по данным наблюдений за 1953–1995 гг. включает 1048 вида, разновидностей и формы (875 видов). Полный список водорослей пополнен рядом новых таксонов диатомовых и золотистых водорослей, идентифицированных в электронном микроскопе, и сопоставим по количеству

и соотношению таксонов с таковым Куйбышевского водохранилища.

В Рыбинском водохранилище имеются различные экологические условия, которым соответствует разная степень трофии вод. Фитопланктон прибрежных мелководий, развивающийся в условиях низкой прозрачности, повышенной гидродинамической активности, и высокого содержания биогенов, характеризуется более высокими показателями обилия и интенсивностью фотосинтеза по сравнению с пелагической частью. Повышенная фотосинтетическая активность и увеличение концентрации хлорофилла в литорали, по сравнению с пелагиалью, не наблюдавшееся до 70-х годов, свидетельствует о повышении уровня трофии мелководной зоны, что несомненно оказывает влияние на эвтрофирование водоема в целом. Глубоководная и мелководная зоны существенно различаются по соотношению продукционно-деструкционных процессов в столбе воды. В пелагиали из-за больших глубин и ограниченности мощности фотической зоны деструкция преобладает над продукцией. В литорали автотрофные процессы преобладают над гетеротрофными.

По содержанию биогенных элементов (общего фосфора и общего азота), фотосинтетических пигментов и интенсивности фотосинтеза в единице объема воды Рыбинское водохранилище относится к водоемам эвтрофного типа. Высокая эффективность использования лучистой энергии (0.2-0.5%) также характерна для высокопродуктивных водоемов. Содержание седиментационного хлорофилла в профундали Рыбинского водохранилища, которое изменяется на несколько порядков и составляет в среднем для станций 133.1 ± 16.4 мкг/г сырого осадка, подтверждает принадлежность Рыбинского водохранилища к этому трофическому типу. По биомассе фитопланктона водохранилище характеризуется как мезо-эвтрофное с учетом неоднородности его количественного развития на различных участках водоема.

При анализе одного из основных компонентов сообщества Рыбинского водохранилища можно заключить, что к настоящему времени водоем представляет собой стабильно развивающуюся систему, находящуюся в состоянии гомеостаза и быстро адаптирующуюся к изменяющимся внешним условиям.

ЛИТЕРАТУРА

Авинская Е.В. О соотношении концентрации хлорофилла "а" и биомассы фитопланктона // Сб. ГосНИИ оз. и реч. рыб. х-ва НПО по пром. и тепловод. рыбовод. 1988. № 283. С. 13-14.

Адаменко В.Н., Кондратьев К.Я., Поздняков Д.В., Чехин Л.В. Радиационный режим и оптические свойства озер. Л, 1991. 300 с.

Арз Ф.Э., Толстяков Д.Н. О проникновении солнечной радиации в воду // Метеорол. и гидрол. 1969. № 6. С. 58-64.

Асаул З.І. Визначник евгленових водоростей Української РСР. Київ, 1975. 406 с.

Бакастов С.С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 13-22.

Баллестер А. Физиологический круговорот различных пигментов фитопланктона и экологическое значение состава пигментов // Второй международный океанографический конгресс. М, 1966. С. 14.

Балонов И.М. Виды рода *Chrysosphaerella* Laut. из Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1972. Т. VIII. Вып. 3. С. 80-82.

Балонов И.М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плеса Рыбинского водохранилища // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л, 1975. С. 47-66.

Балонов И.М. Род *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Биология, морфология и систематика водных организмов. Л, 1976а. С. 61-81.

Балонов И.М. Виды рода *Synuraceae* Lemm. (Chrysophyta) Волги и ее бассейна (Волга-2) // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. Л, 1976б. №29. С. 16-19.

Балонов И.М. Виды рода *Spiniferomonas* Takahashi (Chrysophyta) в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. Л, 1977. №34. С. 11-14.

Балонов И.М. Виды рода *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) в водоемах бассейна Волги // Биология и систематика низших организмов. Л, 1978. С. 76-102.

Балонов И.М. Новый для флоры СССР вид рода *Chrysosphaerella* Laut. (Chrysophyta) // Биол. внутр. вод.: Информ. бюлл. Л., 1980а. N 45. С. 28-31.

Балонов И.М. О новом виде рода *Chrysosphaerella* (Chrysophyta) // Бот. журн. 1980б. Т.65, N8. С. 1190-1192.

Балонов И.М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968-1972 гг. // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1976. С. 47-66.

Балонов И.М., Кузьмин Г.В. Виды рода *Synura* Ehr. (Chrysophyta) в водохранилищах Волжского каскада // Бот. журн. 1974. Т.59, N11. С. 1675-1686.

Балонов И.М., Кузьмин Г.В. Электронно-микроскопическое изучение видов р. *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада II. *Series Planae* Harris et Bradley // Бот. журн. 1975. Т.60, N9. С. 1289-1296.

Баранов И.В. Основы биопродукционной гидрохимии. М., 1982. 112 с.

Барина С.С. Об аномальных формах водорослей в континентальных водоемах юга Дальнего Востока // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюзн. конф. Черкассы, 1987. С. 26.

Башкатова Е.Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971-1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 84-105.

Белл Л.Н., Чмора С.Н., Корнильев В.П. Прибор для определения количества облучения (фотоинтегратор) // Физиол. раст. 1959. Т. 6. Выпуск 4. С. 504-507.

Березкин В.А. Применение фильтров в актинометрии и методика обработки наблюдений с ними // Геофизический сборник. 1932. Т. 5. Выпуск 3.

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Бокова И.К. Пигментные характеристики фитопланктона водоемов оз. Байкал. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988. 24 с.

Буторин Н.В. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948-1960 гг.) // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1963. Вып. 5(8). С. 303-321.

Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л., 1969. 320 с.

Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Законнов В.В. Формирование грунтового комплекса волжских водохранилищ и его изменения // V Съезд Всесоюзного Гидробиологического общества. Тез. докл. Ч.II. Куйбышев, 1986. С. 23-24.

Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982. 223 с.

Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 150-167.

Былинкина А.А. Содержание азота и фосфора в воде Рыбинского водохранилища в период автотрофной стадии его функционирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 28-41.

Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Водоросли: справочник. Киев, 1989. 405 с.

Визначник прісноводних водоростей УРСР. Киев, 1965. Вып. 3. Ч. 1. 366 с.; Киев, 1968. Вып. 1. Ч. 2. 523 с.; Киев, 1977. Вып. 3. Ч. 2. 386 с.; Киев, 1978. Вып. 10. 511 с.; Киев, 1979. Вып. 6. 498 с.; Киев, 1984. Вып. 8. Ч. 1. 511 с.; Киев, 1986. Вып. 8. Ч. 2. 319 с.

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

Винберг Г.Г. Сравнительные биолимнологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Л., 1986. С. 4-18.

Водоохранилища мира. М., 1979. 287 с.

Волга и ее жизнь / Ред. Н.В. Буторин, Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Л., 1978. 350 с.

Волошко Л.Н. Фитопланктон нижней Волги и некоторых основных рукавов ее дельты // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, N 2. С. 32-37.

Вотинцев Л.Л., Поповская Г.И. О состоянии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl., опускающейся на глубины Байкала // ДАН СССР. 1964. Т. 155, N 3. С. 673-676.

Выхристюк Л.А. Органическое вещество донных осадков Байкала. Новосибирск, 1980. 80 с.

Гапеева М.В., Разгулин С.М., Литвинов А.С. Баланс биогенных

элементов в Рыбинском водохранилище // Антропогенное эвтрофирование природных вод. Черноголовка, 1983. С. 253-254.

Генкал С.И. Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Новости сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 30-32.

Генкал С.И. Метод количественного учета диатомовых водорослей в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах // Гидробиол. журн. 1986. Т. 32, N 1. С. 51-56.

Генкал С.И. Морфология и таксономия некоторых видов диатомовых водорослей рода *Cyclotella* Kutz. // Фауна и биология пресноводных организмов. 1987, Л.: Наука. С. 27-42.

Генкал С.И. Морфология панциря центрических диатомей: аспекты сезонной изменчивости // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. 1990, Л.: Наука. С. 237-253.

Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992а. 128 с.

Генкал С.И. Морфология, экология и распространение в России *Stephanodiscus agassizensis* (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1992б. Т. 77, N 8. С. 78-83.

Генкал С.И. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw. // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 86-87.

Генкал С.И. Новые данные по морфологии, экологии и распространению *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyta) // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ РАН. Л, 1995. N 98. С. 8-13.

Генкал С.И. О морфологической изменчивости *Stephanodiscus hantzschii* Grun. и *Stephanodiscus minutulus* (Kutz.) Cleve et Moller (Bacillariophyta) // Альгология, 1996а. Т. 6, N 4. С. 353-360.

Генкал С.И. Новые данные о морфологии, экологии и распространении диатомовой водоросли *Thalassiosira guillardii* // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ РАН. Л, 1996б. N 100. С. 3-7.

Генкал С.И. О новом для науки представителе рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ РАН. Л, 1997. N 1. С. 32-35.

Генкал С.И., Елизарова В.А. Новые данные по изменчивости диатомовой водоросли *Diatoma elongatum* Ag. в культуре // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1989, N 81. С. 32-36.

Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* - новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биол.

внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ РАН. Л, 1996. N 1. С. 92-93.

Генкал С.И., Корнева Л.Г. Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephanodiscus* Ehr. // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 207-218.

Генкал С.И., Кузьмин Г.В. Новые данные рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Бот. журн. 1978а. Т. 63, N 9. С. 1309-1312.

Генкал С.И., Кузьмин Г.В. Новые данные о структуре панцирей видов *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Бот. журн. 1978б. Т. 63, N 12. С. 1705-1709.

Герасимова Н.А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 199 с.

Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л, 1975. 292 с.

Гиляров А.М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия // Журн. общей биологии. 1969. Т. 30. N 6. С. 652-657.

Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю., Попельницкий В.А., Рыбцов С.А. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, N 3. С. 80-84.

Гусева К.А. Гидробиологическая производительность и прогноз цветения водоема // Микробиология. 1938. Т. 7. Вып. 3. С. 303-315.

Гусева К.А. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 1947. Т. 52, N 6. С. 49-62.

Гусева К.А. "Цветение" воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним (по материалам Учинского водохранилища) // Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва. 1952. Т. 4. С. 3-92.

Гусева К.А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп) // Тр. биол. станции "Борок". 1956. Т. 2. С. 5-23.

Гусева К.А. Мутность и цветность воды Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона // Растительность волжских водохранилищ. Л, 1966. С. 64-75.

Гусева К.А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, N 3. С. 3-8.

Гутельмахер Б.Г. Метаболизм планктона как единого целого. Л, 1986. 155 с.

Давыдова Н.Н., Трифонова И.С. Диатомей планктона и донных отложений и содержание хлорофилла в осадках двух разнотипных озер Карельского перешейка как показатели процесса эвтрофирования // Бот. журн. 1979. Т. 64, N 8. С. 1174-1183.

Далечина И.Н. Фитопланктон Волгоградского водохранилища в 1963-1967 гг. // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1971. Т. 10. С. 30-46.

Девяткин В.Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983. С. 52-70.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 1. Л.: Наука, 1988. 116 с.

Довгий Т.Н. Подводная солнечная радиация на Байкале. Новосибирск, 1977. 103 с.

Довгий Т.Н. Использование пиранометра для измерения энергии подводной солнечной радиации // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 139-146.

Евневич Т.В. О расчете характеристик прозрачности атмосферы // Метеорол и гидрол. 1984. N 5. С. 103-109.

Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, N 2. С. 23-33.

Елизарова В.А. Влияние продолжительного затемнения на жизнеспособность и пигменты некоторых пресноводных планктонных диатомей // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978а. С. 18-35.

Елизарова В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978б. С. 109-121.

Елизарова В.А. О выживании летом форм планктонных диатомей // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 56-66.

Елизарова В.А. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., 1982. С. 57-68.

Елизарова В.А. Скорости деления планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. С. 151-161.

Елизарова В.А. Динамика и пространственное распределение фи-

топланктона в Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. С. 199-236.

Елизарова В.А. Интенсивность роста и продукция массовых планктонных синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище // Биология и экология водных организмов. Л., 1986а. С. 3-15.

Елизарова В.А. О содержании отмерших зеленых водорослей в планктоне Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1986б. N 70. С. 24-27.

Елизарова В.А. Фитопланктон прибрежного мелководья Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1988. N 80. С. 13-17.

Елизарова В.А. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками железа и кремния // Институт биологии внутренних вод АН СССР. Деп. в ВИНТИ 05.07.89. N 4461 - В 89. 1989а. 15 с.

Елизарова В.А. Марганец и медь как факторы роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Деп. в ВИНТИ 05.07.89, N 4460 - В 89. 1989б. 16 с.

Елизарова В.А. Экспериментальная оценка влияния стоков г. Череповца на фитопланктон Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1990, N 89. С. 9-13.

Елизарова В.А. Влияние зоопланктона на интенсивность роста и продукцию сырой биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги. СПб., 1993. С. 55-73.

Елизарова В.А. Содержание растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1996. N 100. С. 7-14.

Елизарова В.А., Королева М.Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов бассейна Волги. Л., 1990. С. 189-199.

Елизарова В.А., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 133-147.

Ермолаев В.И. Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. Новосибирск, 1989. 94 с.

Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложе-

ний волжских водохранилищ. СПб., 1993. С. 3-16.

Зиминова Н.А. Количественная характеристика взвесей Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М-Л, 1963. С. 230-249.

Зиминова Н.А. О влиянии гидрометеорологических условий на процесс взмучивания в Рыбинском водохранилище // Гидрометеорологический режим верхневолжских водохранилищ. Л, 1966. С. 160-166.

Зиминова Н.А., Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Верхней Волги // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. С. 62-68.

Изместьева Л.Р., Кожова О.М., Усенко Н.Б. Динамика хлорофилла "а" в сестоне Иркутского водохранилища // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, N 1. С. 7-14.

Ильинский А.Л. Влияние цветности и мутности воды на фотосинтез водорослей // Растительность волжских водохранилищ. Л, 1966. С. 77-80.

Кириллова Т.В. Радиационный режим озер и водохранилищ. Л, 1970. 253 с.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М, 1984. 207 с.

Кондратьева Т.М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте // Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961. С. 77-82.

Корнева Л.Г. Планктонные альгоценозы побережья Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л, 1983. С. 38-51.

Корнева Л.Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л, 1988. С. 63-79.

Корнева Л.Г. Структура и функционирование фитопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1989. 20 с.

Корнева Л.Г. Вертикальное распределение фитопланктона Рыбинского водохранилища в подледный период // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР. Л, 1990. N 88. С. 3-7.

Корнева Л.Г. Изучение некоторых структурных характеристик фитопланктонных сообществ при оценке состояния водохранилищ // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. ИБВВ РАН. 1992. N 94. С. 3-9.

Корнева Л.Г. Некоторые закономерности изменения структурных

показателей фитопланктона в зависимости от уровня трофии вод // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. междунар. конф. Тольятти, 1993. с. 87.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50-113.

Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. Л, 1994. С. 65-98.

Корнева Л.Г., Копылов А.И. К изучению размерных фракций фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. Л, 1992. N 93. С. 15-20.

Крючкова Н.М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М, 1989. 126 с.

Косинская Е.К. Флора споровых растений СССР. Десмидиевые водоросли. Т. 5. Вып. 1. М-Л, 1960. 706 с.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М-Л, 1966. С. 123-132.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Бакулина А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 5-18.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С. Микробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1972 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977а. С. 114-131.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Саралов А.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества и фиксация молекулярного азота в Рыбинском водохранилище // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977б. С. 131-149.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Карпова Н.С. Характеристика микробиологических и гидрологических процессов в Рыбинском водохранилище в 1974 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977в. С. 149-162.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Характеристика

численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г. // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979. С. 5-20.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С., Ханайченко Н.А. Микробиологические процессы и водный режим Рыбинского водохранилища в 1976 г. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982а. С. 175-190.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С., Романенко В.А. Микробиологические процессы и общая гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 и 1978 гг. // Гидробиологическая характеристика водохранилищ волжского бассейна. Л., 1982б. С. 3-32.

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Романенко В.А., Карпова Н.С. Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1979 г. // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. С. 123-139.

Кузьмин Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги // Тез. докл. второй конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-2. Борок, 1974. С. 85-90.

Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976. С. 3-60.

Кузьмин Г.В., Балонов И.М. О подледном "цветении" воды Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1974. N 21. С. 21-25.

Кузьмин Г.В., Девяткин В.Г. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975. С. 5-31.

Кузьмин В.Г., Елизарова В.А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963-1965 гг. // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967. С. 104-134.

Кузьмин Г.В., Охалкин А.Г., Ильинский А.Л. Фитопланктон как индикатор сапробности вод Главного плеса Рыбинского водохранилища // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978. С. 36-52.

Ларин Д.А. О расчете энергии Солнца, проникающей в глубь водоемов // Вестник МГУ. Сер. 5, География. 1973. N 1. С. 102-106.

Ларионов Ю.В., Скопинцев Б.А. Органическое вещество и взвесь в водохранилищах Верхней Волги // Водные ресурсы. 1980. N 1. С.

Литвинов А.С. Структура течений в верховьях Волжских водохранилищ // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Рыбинск, 1977. С. 18-30.

Литвинов А.С. Временная и пространственная изменчивость поля температуры в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М., 1985. С. 279-283.

Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 3-19.

Максимов В.Н., Федоров В.Д. Применение методов математического моделирования эксперимента. М., 1969. 128 с.

Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 150 с.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М., 1992. 214 с.

Маркевич Г.И., Минеева Н.М., Быкова Л.П., Корнева Л.Г., Корнева Е.А., Жаворонкова О.Д. Вертикальная структура планктона озера Сиверского и ее суточная динамика // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 127-149.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 239 с.

Минеева Н.М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа // Дисс. канд. биол. наук. 03.00.18 - Гидробиология. Борок, 1986. 199 с.

Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 207-218.

Минеева Н.М. Проблемы оценки дыхания фитопланктона. Обзор методов, опыт расчетов. Деп в ВИНТИ 13.05. 1992. N 1580-В92. 23 с.

Минеева Н.М. Пигментные характеристики фитопланктона как показатели ацидных условий (малые лесные озера) // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск, 1993а. С. 124-129.

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

Минеева Н.М., Пырина И.Л. Исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и экология водных организмов. Л., 1986. С. 90-104.

Минеева Н.М., Разгулин С.М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Водные ресур-

сы. 1995. Т. 22, N 6. С. 218-223.

Митропольская И.В. Фитопланктон Рыбинского водохранилища в 1982 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л, 1987. N 74. С. 16-19.

Митропольская И.В. Фитопланктон открытой части Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л, 1992. N 93. С. 20-25.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М, 1985. 136 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М, 1989, 223 с.

Михеева Т.М. Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск, 1992. 62 с.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 3-12.

Науменко Ю.В. Фитопланктон реки Оби // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 1996. 33 с.

Несис К.Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2: Биологическая продуктивность океана. М, 1977. С. 5-14.

Нестерова Д.А. Вертикальное распределение массовых видов фитопланктона на мелководье северо-западной части Черного моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1974. 26 с.

Номоконова В.И. Закономерности первичной продукции фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1991. 24 с.

Одум Ю. Основы экологии. М, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М, 1986. Т. 2. 373 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли / Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. М.: Сов. Наука, 1951. 619 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли / Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. М.: Госиздат, 1953. 652 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. / Матвиенко А.М. М., 1954. 188 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6. Пирофито-

вые водоросли / Киселев И.А. М.: Сов. Наука, 1954. 212 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7. Эвгленовые водоросли / Попова Т.Г. М., 1955. 281 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые (Chlorophyta: Volvocineae) / Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов А.А. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 230 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозеленые водоросли. Xanthophyta / Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 272 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11. (2) Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiaceae (2) / Паламарь-Мордвинцева Г.М. Л., 1982. 624 с.

Охапкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 274 с.

Охапкин А.Г. Видовое разнообразие и сукцессия фитопланктона в эвтрофном водохранилище // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1995. С. 60-61.

Охапкин А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока // Автореф. дис. ... докт. биол. наук., СПб, 1997. 48 с.

Охапкин А.Г., Микульчик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти, 1997. 224 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М, 1982. 287 с.

Петрова Н.А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л, 1968. С. 73-130.

Петрова Н.А. Фитопланктон Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л, 1971. С. 90-103.

Петрова Н.А. Экспериментальное определение потребности водорослей в биогенных элементах // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л, 1982. С. 138-144.

Петрова Н.А. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1986. 33 с.

Петрова Н.А. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л, 1990. 198 с.

Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивнос-

ти донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем, Л, 1988. С. 112-141.

Поповская Г.И. Современное состояние и прогноз развития фитопланктона Байкала // V съезд ВГБО. Тез. докл. Тольятти, 1986. Ч. 1. С. 207-208.

Приймаченко А.Д. К биологии *Melosira italica* (Ehr.) Kutz. в Волге и Рыбинском водохранилище // Бюлл. ИВВ АН СССР. 1959а. N 5. С. 12-14.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. ИВВ АН СССР. Л, 1959б. Т. 1(4). С. 82-101.

Пырина И.Л. Подводный фотоинтегратор // Гидробиол. журн. 1965. Т. I, N 2. С. 61-67.

Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л, 1966. С. 249-270.

Пырина И.Л. Проникновение и спектральный состав солнечного света в оптически различных водах // Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975. С. 349-353.

Пырина И.Л. Соотношение между видимой и общей солнечной радиацией над водоемами верхне-волжского бассейна // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1985. С. 38-40.

Пырина И.Л. Об ослаблении солнечной радиации в природных водах // Первая Верещагинская Байкальская международн. конф.: Тез. докл. Иркутск, 1989. С. 35-36.

Пырина И.Л. Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность растительного планктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль, 1991. С. 253-259.

Пырина И.Л. Содержание хлорофилла и продуктивность фитопланктона озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль, 1992. С. 18-28.

Пырина И.Л. Определение подводной фотосинтетической активной радиации // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб: Гидрометеоиздат 1993. С. 132-138.

Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах. Автореф. дис. ... докт. биол. наук (в форме научного доклада). СПб.: Ин-т озероведения РАН, 1995. 46 с.

Пырина И.Л., Минеева Н.М. Содержание пигментов фитопланктона

в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л, 1990. С. 176-188.

Пырина И.Л., Рутковская В.А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л, 1976. С. 48-60.

Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972-1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л, 1986. С. 65-89.

Пырина И.Л., Башкатова Е.Л., Сигарева Л.Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971-1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 106-132.

Пырина И.Л., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е., Апонасенко А.Д., Филимонов В.С., Митропольская И.В. Пространственное распределение фитопланктона // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб., 1993. С. 55-81.

Разгулин С.М., Гапеева М.В., Литвинов А.С. Баланс биогенных элементов и ионов в Рыбинском водохранилище в 1980 г. // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. С. 81-91.

Разгулин С.М., Гапеева М.В., Литвинов А.С. Сезонная динамика и баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Сб. научн. тр. Яросл. гос. пед. ин-та. 1984, N 206. С. 71-76.

Ривьер И.К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем, Л, 1988. С. 80-111.

Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 205-232.

Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л, 1982. С. 69-87.

Розенберг Г.В. Физические основы спектроскопии светорассеивающих веществ // Успехи физических наук. 1967. Т. 91, N 4. С. 569-608.

Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском во-

дохранилище // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М-Л, 1966. С. 133-153.

Романенко В.И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов Л, 1967а. С. 54-60.

Романенко В.И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л, 1967б. С. 61-74.

Романенко В.И. Продуцирование органического вещества фитопланктоном в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. журн., 1971. Т. 7, № 4. С. 5-10.

Романенко В.И. Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. Л, 1984. С. 48-60.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л, 1985. 294 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин. Л, 1972. 364 с.

Садчиков А.П. Фито- и бактериопланктон мезотрофного озера и его потребление зоопланктоном. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 1980. 23 с.

Салазкин А.А. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика // Изв. ГосНИОРХ. Л, 1976. Т. 108. 194 с.

Саралов А.И. Фиксация молекулярного азота в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 5. С. 33-38.

Сафонова Т.А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск, 1987. 192 с.

Сафонова Т.А., Ермолаев В.И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 152 с.

Семенова Л.М. О питании *Bosmina coregoni* // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 13. С. 39-46.

Сигарева Л.Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984. 20 с.

Сигарева Л.Е. Пигментная модель фитопланктона и ее использо-

вание // Методические вопросы изучения первичной продукции внутренних водоемов. СПб., 1993. С. 120-125.

Сигарева Л.Е., Ляшенко О.А. Пигментные характеристики фитопланктона оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Ч. I. Рыбинск, 1991. С. 32-53.

Сигарева Л.Е., Минеева Н.М. Фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона в различных экологических условиях // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. Ч. 2. Иркутск, 1985. С. 78-80.

Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, 1972. 204 с.

Скопинцев Б.А. Органическое вещество в воде Волги и ее водохранилищ // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л, 1976. С. 25-39.

Смирнов Н.П., Вайновский П.А., Титов Ю.Э. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Л, 1993. С. 20-27.

Смирнова Н.П. Особенности солнечной радиации, проникающей в водную массу озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск, 1986. С. 63-75.

Сорокин Ю.И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции "Борок". Л, 1958. № 3. С. 66-88.

Сорокин Ю.И. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. // Бюл. ИБВ АН СССР. 1961. № 11. С. 3-6.

Сорокин Ю.И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. Л, 1968. № 3. С. 7-10.

Сорокин Ю.И. Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л, 1971. С. 5-16.

Старикова Д.М., Сорокин Ю.И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. Л, 1971. № 11. С. 8-14.

Трифорова И.С. Определение содержания дериватов хлорофилла в донных отложениях как метод оценки эвтрофирования озер // История озер в СССР: Тез. докл. Т. I. 1983. С. 179-180.

Трифенова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разных типов озер Карельского перешейка. Л., 1979. 167 с.

Трифенова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона, Л., 1990. 184 с.

Трифенова И.С. Оценка трофического статуса водоемов по содержанию хлорофилла "а" в планктоне // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб., 1993. С. 158-166.

Трифенова И.С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 77 с.

Унифицированные методы исследования качества вод Ч. III. Методы биологического анализа вод. М., 1975. 174 с.

Фомичев И.Ф., Литвинов А.С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень // Водные ресурсы. 1980. N 4. С. 108-119.

Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность вод Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. Вып. 2(5). С. 246-357.

Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л., 1990. 279 с.

Хоботьев В.Г., Илларионов В.И., Юнасова Т.А. Методика определения живых и мертвых клеток синезеленых и зеленых водорослей с помощью красителей // Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., 1971. С. 181-183.

Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 206 с.

Шаларь В.М. Фитопланктон водохранилищ Молдавии. Кишинев, 1972, 203 с.

Щербак В.И., Жданова Г.А. Влияние планктонных ракообразных на размеры колоний водорослей // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1985. N 67. С. 11-14.

Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л., 1969. 244 с.

Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л., 1989. 399 с.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хоята. Л., 1968. 235 с.

Bergquist A.M., Carpenter S.K., Latino J.C. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages // Limnol., Oceanogr. 1985. V. 30, N 4. P. 1037-1045.

Bergquist A.M., Carpenter S.K. Limnetic herbivory: effects on phytoplankton populations and primary production // Ecology. 1989. V. 67, N 5. P. 1351-1360.

Burkholder P.R., Burkholder L.M. Chlorophyll a in some corals and marine plants // Nature. 1959. Vol. 183, N 4671. P. 1338-1339.

Burns C.W. Insights into zooplankton - cyanobacteria interactions derived from enclosure studies // N.Z.J. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21, N 3. P. 477-482.

Canter H.M., Heaney S.I., Lund J. W. G. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula* // New Phytol. 1990. Vol. 144, N 2. P. 247-263.

Caspers H., Karbe L. Trophie und Saprobilität als Stoffwechsel-dynamischer Komplex. Gesichtspunkte für die Definition der Saprobilitätstufen // Arch. Hydrobiol. 1966. V. 61, N 4. S. 453-470.

Charles D., Smol J.P. New methods for using diatoms and chrysophytes to infer past pH low-alkalinity lakes // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33, N 6. Part 2. P. 1451-1462.

Claesson A. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients. Uppsala, 1978. 27 p.

Clements F.E. Plant succession: Analysis of the development of vegetation. Washington, D.C., Publ. Carnegie Inst., 1916. N 242. 1512 p.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1951. Teil. 1. Bd. 2. N 1. 162 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1952. Teil. 5. Bd. 3. N 3. 153 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1953. Teil 2. Bd. 4, N 1. 158 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1953. Teil 3. Bd. 4, N 5. 255 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1955. Teil. 4. Bd. 5, N 4.

Desortova B. Seasonal development of phytoplankton in Slapy Reservoir with special attention to the spring algae phase // Arch. Hydrobiol. 1989. Beih. 33. Ergebn. Limnol. H. 33. P. 409-417.

Dickson W. Some effect of acidification of Swedish lakes // Verh. Int. Verein. Limnol. 1978. Vol. 20. P. 851-856.

Dixit S.S., Dixit A.S., Evans R.D. Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae) as Indicators of pH in Sudbury, Ontario, Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45, N 8. P. 1411-1421.

Engstrom D.R., Swain E.B., Kingston J.C. A palaeolimnological record of human disturbance from Harvey's Lake, Vermont: geochemistry, pigments and diatoms // Freshwater Biology. 1985. Vol 15, N 3. P. 261-288.

Ettl H. Chlorophyta I. Phytomonadina // Susswasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Jena, 1983. Bd. 9. 807 s.

Ettl H., Gartner G. Chlorophyta II. Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales // Susswasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Jena. 1988. Bd. 10. 436 p.

Faust M.A., Correll D.L. Autoradiographic study to detect metabolically active phytoplankton and bacteria in the Rhode River estuary // Mar. Biol. 1977. Vol. 41. P. 293-305.

Finden D.A., Tipping S., Jaworski G.H.M., Reynolds C.S. Light-induced reduction of natural iron (III) oxide its relevance to phytoplankton // Nature. 1984. Vol. 309, N 5971. P. 783-784.

Forster K. Conjugatophyceae. Zygnematales und Desmidiaceae // Die Binnengewässer Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Stuttgart. 1982. Bd. 16: Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Teil 8. H. 1. 543 s.

Gage M.A., Gorham E. Alkaline phosphatase activity and cellular phosphorus as an index of phosphorus status of phytoplankton in Minnesota lakes // Freshwater Biol. 1985. V. 15. N 2. P. 227-233.

Gallagher J.C. Patterns of cell variability in the diatom *Skeletonema costatum* in batch culture and in natural populations // Estuaries. 1984. Vol. 7, N 1. P. 98-101.

Ganf G.G., Oliver R.L. Vertical separation of light and available nutrients as a factor causing replacement of green algae by blue-green in the plankton of a stratified lake // J. Ecol. 1982. Vol. 70, N 3. P. 829-844.

Genkal S.I., Kiss K.T. New morphological and taxonomical data for *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (Bacillariophyta) // Arch. Protistenkd. 1991. Bd. 140, N 4. P. 289-301.

Genkal S.I., Kiss K.T. Morphological variability of the diatom *Cyclotella atomus* Hustedt var. *atomus* and *C. atomus* var. *gracilis* var. nov. // Hydrobiologia. 1993. Vols. 269/270. P. 39-47.

Golterman H.L. Chlorophyll-phosphate relationships, a tool for water management // Algae and Aquatic Environment. Bristol, 1988. P. 205-224.

Gorham E. Chlorophyll derivatives in surface muds from the English lakes // Limnol. Oceanogr. 1960. Vol. 5, N 1. P. 29-33.

Hakura S., Jmai J., Hoh K. Морфология и прорастание покоящихся спор *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) из донных осадков Хиросимского залива. Внутреннее море. Сето. Япония // Bull. Plankton Soc. Jap. 1992. Vol. 38, N 2. P. 135-145.

Hans P.W., Williams N.G. The relation between adenosine triphosphate and microbial biomass in diverse aquatic ecosystems // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1976. Vol. 61, N 5. P. 659-664.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). I. // Biol. Prace. Bratislava, 1977. Vol. 23, N 4. 192 p.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). II. // Biol. Prace. Bratislava, 1980. Vol. 26, N 6. 196 p.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). III. // Biol. Prace. Bratislava, 1984. Vol. 30, N 1. 310 p.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). IV. // Biol. Prace. Bratislava, 1988. Vol. 34, N 1-2. 263 p.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). V. // Biol. Prace. Bratislava, 1990. Vol. 36. 225 p.

Huston M. A general hypothesis of species diversity // American Naturalist. 1979. Vol. 113. P. 81-101.

James M.R., Forsyth D.G. Zooplankton - phytoplankton interactions in a eutrophic lake // J. Plankton Res. 1990. N 2. P. 455-472.

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1975. Vol. 167. P. 191-194.

Ilmavirta V. Phytoflagellates and their ecology in Finnish brownwater lakes // Hydrobiologia. 1988. Vol. 161. P. 255-270.

Kalf J., Knoechel R. Phytoplankton and their dynamics in oli-

gotrophic and eutrophic lakes // Annual Review Ecol. Syst. 1978. Vol. 9. P. 475-495.

Kalinowska-Kuchanska E. Proba okreslenia stopnia zaleznosci liczby komorek okrzemek zywych i martwych od pory roku i temperatury wody // Acta Pol. Folia bot. 1992. N 9. P. 135-142.

Kirk J.T.O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge, 1983. 401 p.

Komarek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Chlorococcales // Die Binnengewässer Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Stuttgart, 1983. Bd. 16: Das Phytoplankton Süßwassers. Systematik und Biologie. Teil 7. H. 1. 1043 s.

Korneva L.G. Impact of acidification on structural organization of phytoplankton community in the forest lakes of the North-Western Russia // Water Science and Technology. 1996. Vol. 33, N 4-5. P. 291-296.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, 1986. 876 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, 1988. 596 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, 1991a. 576 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthesaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Geamliteraturverzeichnis // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, 1991b. 437 s.

Kuhl A. Algal physiology and biochemistry // Phosphorus. Oxford, 1974. P. 636-645.

Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. Phytoplankton control by grazing zooplankton. A study on the spring clear - water phase // Limnol., Oceanogr. 1986. V. 31, N 3. P. 478-490.

Lane P.A., Blouin A. Qualitative analysis of the pelagic foodwebs of three acid-impacted lakes in Nova Scotia, Canada // Int. Rev. Ges. hydrobiol. 1985. Vol. 70. P. 203-220.

Lehman J.F., Sandgren C.D. Species specific rates of growth and grazing loss among freshwater // Limnol. Oceanogr. 1985.

V. 30, N 1. P. 34-46.

Likens G.E. Primary Production of Inland Aquatic Ecosystems // Primary Productivity of the Biosphere (Eds. H. Lieth, R.H. Whittaker). Berlin, Heidelberg, New-York, 1975. P. 186-202.

Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 2. P. 343-346.

Lorenzen C.J., Downs N.J. The specific absorption coefficients of chlorophyllide *a* and pheophorbide *a* in 90% acetone, and comments on the fluorometric determination of chlorophyll and pheopigments // Limnol. Oceanogr. 1986. Vol. 31, N 2. P. 449-452.

(Lund J.W.G.) Лунд Дж. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов Melosira (Algae) // Бот. журн. 1966. Т. 51, N 2. С. 176-187.

Margalef R. Perspectives in Ecological Theory. Chicago-London, 1968. 111 p.

Mineeva N.M. Evaluation of nutrient-chlorophyll relationships in the Rybinsk Reservoir // Water Science and Technology. 1993. Vol. 28, N 6. P. 25-28.

Mineeva N.M., Litvinov A.S. Long-term variations in chlorophyll content in the Rybinsk Reservoir (Russia) in relation to its hydrological regimen // NATO - Advanced Research Workshop. Management of Lakes and Reservoirs During Global Changes. 1998 (в печати)

Nixdorf B., Hoeg S. Phytoplankton - community structure, succession and chlorophyll content in Lake Muggelsee from 1979 to 1990 // Int. Revue ges. Hydrobiol. 1993. Vol. 78, N 3. P. 359-377.

Ogawa Y., Ichimura S. Phytoplankton diversity in inland waters of different trophic status // Риксуйгаку дзасси. Jap. J. Limnol. 1984. Vol. 45. N 3. P. 173-177.

Ostrowsky M.L., Jacobs H.G., Roowan J. Evidence for the production of extracellular herbivore deterrents by Anabaena flos-aquae // Freshwater Biol. 1983. Vol. 13, N 6. P. 501-506.

Owens O.V.H., Dresler P., Grawford C.C., Tyler M.A., Seliger H.H. // Phytoplankton cages for the measurement in situ of the growth rates of mixed natural populations. Chesapeake Sci. 1977. V. 18, N 4. P. 325-333.

Paerl H.W., Goldman C.R. Heterotrophic assays in the detection of the water masses at Lake Tahoe, California // Limnol. Oceanogr.

nogr. 1972. Vol. 17, N 2. P. 145-149.

Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion on spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Mar. Res. 1963. Vol. 21, N 3. P. 155-163.

Patrick R., Reimer C.W. The diatoms of the United States. Monographs Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1966. Vol. 13 (1). 688 p.

Porter K.G. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton // Science. 1976. V. 192, N 4246. P. 1332-1334.

Pridmore R.D., Vant W.N., Rytherford J.C. Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand) // Hydrobiologia. 1985. Vol. 121, N 4. P. 181-189.

Redfield G.W. The effect of zooplankton on phytoplankton productivity in the epilimnion of a subalpine lake // Hydrobiologia. 1980. V. 70, N 3. P. 217-224.

Reynolds A.E., Mackiernan G.B., Van Valkenburg S.D. Vital and mortal staining of algae in the presence of chlorine-produced oxidants // Estuaries. 1978. Vol. 1, N 3. P. 192-196.

Richards F.A., Thompson T.G. The estimation and characterization of plankton population by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments // J. Mar. Res. 1952. Vol. 11, N 2. P. 156-172.

Riddols A. Aspects of nitrogen fixation in Lough Neagh. II. Competition between *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria redekei* and *Oscillatoria agardhii* // Freshwater Biol. 1985. V. 15, N 3. P. 299-306.

Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // Arch. Hydrobiol. 1966. Vol. 62, H. 1. P. 1-28.

Saraceni C. Il fabbisogno in fosforo e ferro nella coltura di tre specie di diatomee planctoniche del lago Maggiore // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1966. V. 20. P. 177-181.

SCOR-UNESCO Working group N 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic Methodology. UNESCO. Paris, 1966. P. 9-18.

Silver P.A., Hamer J.S. Use of Extant Populations of Scaled Chrysophytes for the Inference of Lakewater pH // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, N 7. P. 1339-1347.

Sladeczek V. System of water quality from the biological point

of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Beih. 7: Ergeb. Limnol. H. 7. 218 p.

Sladeczek V. Zum Verhaltnis Saprobilitat: Trophie // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Vol. 9. P. 79-93.

Sladeczkova A., Sladeczek V. Bioindication within the aquatic environment // Acta Univ. Carolinae. Environmentalica. 1993. Vol. 7, N 1-2. P. 3-69.

Smith V.H. Low nitrogen to phosphorus ratios favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton // Science. 1983. Vol. 221, N 4611. P. 669-670.

Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A. The PEG - model of seasonal succession of phytoplanktonic events in fresh waters // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106. P. 433-471.

Starkweather P.L. Trophic relationship between the rotifer *Brachionus calyciflorus* and the blue-green alga *Anabaena flos-aquae* // Verh. Intern. Ver. Limnol. 1981. Vol. 21, Pt. 3. P. 1507-1514.

Starmach K. Cyanophyta, Glaucophyta // Flora Sladkowodna Polski. Warszawa, 1966. T. 2. 520 s.

Starmach K. Chrysophyta I. Chrysophyceae // Flora Sladkowodna Polski. Warszawa, 1968. T. 5. 598 s.

Starmach K. Euglenophyta // Flora Sladkowodna Polski. Warszawa, 1983. T. 3. 594 s.

Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fischer Verlag. Jena, 1985. Bd. 1. 515 s.

Steenbergen C.L.M., Korthals H.J., Dobrynin E.G. Algal and bacterial pigments in non-laminated lacustrine sediment: studies of their sedimentation, degradation and stratigraphy // FEMS Microbiology Ecology. 1994. Vol. 13, P. 335-352.

Stewart A.J., Wetzel R.G. Cryptophytes and other microflagellates as couplers in planktonic community dynamics // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106, N 1. P. 1-19.

Swain E.B. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // Freshwater Biol. 1985. Vol. 15, N 1. P. 53-75.

Szumiec M. The effect of controlled eutrophication on solar radiation penetrating into the ponds // Acta Hydrobiol. 1975. Vol. 17, N 2. P. 149-182.

Tansley A.G. The British Islands and their Vegetation. Cambridge, 1939.

Tilman D., Kiesling R., Sterner R., Kilham S., Johnson F. Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen // Arch. Hydrobiol. 1986. Bd. 106, N 4. P. 473-485.

Trifonova I.S. Oligotrophic-eutrophic succession of lake phytoplankton // Algae and Aquatic Environment. Bristol, 1988. P. 107-124.

Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Neth. J. of Aquatic Ecology. 1994. Vol. 28 (1). P. 117-133.

Watanabe T., Assai K., Houki A. Numerical simulation of organic pollution in flowing waters // Encyclopedia Environmental Control Technology. 1990. Vol. 4. P. 251-281.

Watson R.A., Osborne P.L. An algal pigment ratio as an indicator of the nitrogen supply to phytoplankton in three Norfolk broads // Freshwater Biol. 1979. Vol. 9, N 6. P. 585-594.

Webster J.T., Hutchinson P. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes revisited // Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39, N 2. P. 365-373.

Wegl R. Index für die Limnosaprobitat // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 s.

Whittaker R.H. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern // Ecological Monographs. 1953. Vol. 23. P. 41-78.

Yentsch C.S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean // Deep-Sea Res. 1965. Vol. 12, N 5. P. 653-666.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1953-1995 гг.)¹

СYANOPHYTA

Chroococcales

Aphanothece clathrata W. et G.S. West	П,	к,	И,	-	β
f. clathrata					
A. clathrata f. brevis (Bachm.) Elenk.	П,	б,	И,	-	-
A. elabens (Bréb.) Elenk.	П,	к,	Гл,	-	-
A. microscopica Näg.	П,	с-а,	Гб,	-	-
A. saxicola Näg. f. saxicola	Л,	с-а,	И,	-	-
A. saxicola f. endophytica (W. et G. West) Elenk.	Э,	к,	И,	-	-
A. saxicola f. minutissima (W. West.) Elenk.	П,	к,	И,	-	-
A. stagnina (Spreng.) B.-Peters. et Geitl.	П,	к,	И,	ИИ,	о-β
Coelosphaerium kuetzingianum Näg. f. kuetzingianum	П,	к,	И,	ИИ,	о-β
C. kuetzingianum f. aerugineum (Lemm.) Elenk. et Woronich.	П,	к,	И,	-	-
C. natans Lemm.	П,	к,	И,	-	-
C. minutissimum Lemm.	П,	к,	Гл,	-	-
C. pusillum van Goor	П,	к,	И,	-	-
Dactylococcopsis acicularis Lemm.	П,	к,	Гб,	-	о-β
D. irregularis G.M. Smith	П,	к,	И,	-	β
D. raphidioides Hansg. f. raphidioides	П,	б,	Гл,	-	о
D. raphidioides f. falciformis Printz	П,	=,	Гл,	-	-
Eucapsis alpina Clem. et Shantz f. alpina	П,	а,	И,	ИИ,	-
E. alpina f. major V. Poljansk.	П,	б,	И,	-	-
E. minor (Skuja) Hollerb.	П,	б,	И,	-	-
Gloeocapsa cohaerens (Breb.) Hollerb.	О,	к,	Ог,	ИИ,	-
G. limnetica (Lemm.) Hollerb. f. limnetica	П,	к,	И,	-	о
G. limnetica f. distans (G.M. Smith) Hollerb.	П,	а,	И,	-	-
G. minima (Keissl.) Hollerb.	П,	к,	Гл,	-	-
G. minor (Kütz.) Hollerb. f. minor	П,	к,	Гл,	-	-
G. minor f. dispersa (Keissl.) Hollerb.	П,	к,	Гл,	-	-
G. minuta (Kütz.) Hollerb. f. minuta	П,	к,	Гл,	-	о
G. minuta f. consociato-dispersa (Elenk.) Hollerb.	П,	б,	И,	-	-
G. punctata Näg. et Hollerb.	О,	к,	Гл,	-	-
G. turgida (Kütz.) Hollerb. f. turgida	Л,	к,	Гл,	-	о
G. turgida f. mipitanensis (Wolosz.) Hollerb.	Л,	к,	И,	-	-
G. turgida f. quaternaria (Zalessky) Hollerb.	Л,	=,	-	-	-
G. turgida f. subnuda (Hansg.) Hollerb.	Л,	к,	Гб,	ИИ,	-
G. vacuolata (Skuja) Hollerb. Gloeotheca sp.	Л,	б,	И,	-	-
Gomphosphaeria aponina Kütz. f. aponina	П,	к,	Гл,	-	β
G. aponina f. delicatula (Vir.) Elenk.	П,	к,	И,	-	-
G. lacustris Chod. f. lacustris	П,	к,	И,	ИИ,	о-β

¹ Список составлен Л.Г. Корневой при участии С.И. Генкала и И.В. Митропольской

Gomphosphaeria lacustris f. compacta (Lemm.) Elenk.	П.	с-а.	И.	-.	β
G. naegeliana (Ung.) Lemm.	П.	б.	И.	Ал.	β
G. rosea (Snow) Lemm.	П.	б.	И.	-.	о-β
Holopedia geminata Lagerh.	П.	к.	И.	-.	-
Merismopedia elegans A. Br.	П.	к.	И.	Ил.	о-β
M. glauca (Ehr.) Näg.	Л.	к.	И.	Ил.	β
M. marssonii Lemm.	П.	к.	И.	-.	-
M. minima G. Beck	О-П.	к.	Ог.	Ал.	-
M. punctata Meyen	П.	к.	И.	Ил.	β
M. tenuissima Lemm.	П.	к.	Ог.	Ил.	β-α
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	П.	к.	Ог.	Ал.	β
M. delicatissima W. et G.S. West	П.	к.	И.	-.	-
M. elachista W. et G.S. West f. elachista	П.	б.	И.	-.	-
M. elachista f. conferta W. et G.S. West	П.	б.	И.	-.	-
M. endophytica (G.M. Smith.) Elenk.	Э.	к.	И.	-.	-
M. grevillei (Hass.) Elenk. f. grevillei	Л.	к.	Ог.	Ал.	о-β
M. grevillei f. pulchra (Kütz.) Elenk.	П.	к.	Гл.	-.	-
M. grevillei f. rivularis (Hass.) Elenk.	П.	к.	Гл.	-.	-
M. holsatica Lemm.	П.	к.	Ог.	-.	-
M. incerta Lemm.	П.	к.	И.	-.	β
M. marginata (Menegh.) Kütz.	П.	к.	Гл.	-.	-
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk.	П.	к.	И.	-.	β
M. viridis (A. Br.) Lemm.	П.	к.	И.	Ал.	о-β
M. wesenbergii Kom.	П.	к.	Ог.	Ал.	β
Pediochloris parallela (Szaf.) Geitl.	О.	=.	-.	-.	-
Pseudoholopedia convoluta (Bréb.) Elenk.	П.	б.	Гл.	-.	β-α
Rhabdoderma lineare Schmidle. et Laut. emend.	П.	ст.	Ог.	-.	β
Hollerb. f. spirale (Wolosz.) Hollerb.					
Rhabdoderma sp.					
Sinechocystis crassa Woronich.	П.	б.	И.	Ал.	-
S. endobiotica Elenk. et Hollerb.	Э.	б.	И.	-.	-
<u>Nostocales</u>					
Anabaena augstumalis Schmidle f. incrassata (Nyg.) Elenk.	П.	б.	И.	-.	β
A. circinalis (Kütz.) Hansg.	П.	к.	И.	-.	о-β
A. contorta Bachm.	П.	к.	И.	-.	-
A. flos-aquae (Lyngb.) Bréb. f. flos-aquae	П.	к.	И.	-.	β
A. flos-aquae f. intermedia (Woronich.) Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. flos-aquae f. spiroides (Woronich.) Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. hassalii (Kütz.) Wittr. f. hassalii	П.	к.	И.	-.	-
A. hassalii f. macrospora (Wittr.) Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. hassalii f. minor V. Poljansk	П.	б.	И.	-.	-
A. lemmermannii P. Richt.	П.	к.	И.	-.	β
A. macrospora Kleb.	П.	к.	И.	-.	о-β
A. oscillarioides Bory	Л.	к.	И.	-.	β
Anabaena planctonica Brunth.	П.	к.	И.	-.	β-α
A. scheremetievi Elenk. f. scheremetievi	П.	к.	И.	Ал.	β
A. scheremetievi f. macrosporoides (Troitzk.)	П.	к.	И.	-.	-

Elenk.

Anabaena scheremetievi f. ovalispora Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. scheremetievi f. ovospora (Kissel.) Elenk.	П.	б.	Гл.	-.	-
A. scheremetievi f. rotundospora Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. solitaria Kleb.	П.	б.	И.	-.	β
A. spiroides Kleb. f. spiroides	П.	к.	И.	Ал.	β
A. spiroides f. contracta (Kleb.) Elenk.	П.	б.	И.	-.	-
A. spiroides f. crassa (Lemm.) Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. spiroides f. meyeriana (Meyer) Elenk.	П.	б.	И.	-.	-
A. spiroides f. woronichiniana Elenk.	П.	б.	И.	-.	-
A. variabilis Kütz.	Л.	к.	И.	-.	β
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs f. flos-aquae	П.	к.	Ог.	-.	β
A. flos-aquae f. gracile (Lemm.) Elenk.	П.	к.	Гл.	-.	-
A. flos-aquae f. klebahnii Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
A. issatschenkoi (Ussaczew) Pr.-Lawr.	П.	к.	Ог.	-.	о-β
Cylindrospermum stagnale (Kütz.) Born. et Flah.	Л.	к.	И.	-.	β-α
Gloeotrichia echinulata (J.S. Smith) P. Richt.	П.	к.	И.	-.	о-β
G. natans (Hedw.) Rabenh.	Л.	к.	Гл.	-.	β
Nodularia spumigena Mert.	П.	к.	Гл.	-.	β
Sphaeronostoc kihlmani (Lemm.) Elenk.	П.	к.	И.	-.	-
S. coeruleum (Lyngb.) Elenk.	Л.	к.	И.	-.	-
Stratonostoc linckia (Roth) Elenk. f. rivulare (Kütz.) Elenk.	Л.	к.	И.	-.	-
<u>Oscillatoriales</u>					
Lyngbya aerugineo-coerulea (Kütz.) Gom.	Л.	к.	И.	-.	-
L. aestuarii (Mert.) Liebm.	Л.	к.	Гл.	-.	-
L. endophytica Elenk. et Hollerb.	Э.	к.	И.	-.	-
L. hieronymusii Lemm.	П.	к.	И.	-.	-
L. limnetica Lemm.	П.	к.	Ог.	Ил.	β-α
Oscillatoria agardhii Gom. f. agardhii	П.	к.	И.	-.	β
O. agardhii f. aequicrassa Elenk.	П.	=.	Ог.	-.	-
O. agardhii f. lemmermannii Elenk.	П.	б.	И.	-.	-
O. agardhii f. wislouchii Elenk.	П.	=.	Ог.	-.	-
O. brevis (Kütz.) Gom.	Л.	к.	Гл.	-.	α
O. chalybea (Mert.) Gom. f. chalybea	Л.	к.	Гл.	-.	α
O. chalybea f. conoidea V. Poljansk.	Л.	б.	Гл.	-.	-
O. granulata Gardner	П.	б.	И.	-.	-
O. ingraca Woronich.	П.	б.	И.	-.	-
O. lacustris (Kleb.) Geitl.	П.	к.	И.	-.	-
O. lauterbornii Schmidle	Л.	к.	И.	-.	р
O. limnetica Lemm. f. limnetica	П.	к.	И.	-.	о-β
O. limnetica f. acicularis (Nyg.) V. Poljansk.	П.	=.	И.	-.	-
O. limnetica f. brevis Nyg.	П.	=.	И.	-.	-
Oscillatoria limosa Ag.	Л.	к.	Гл.	Ал.	α
O. mougeotii (Kütz.) Forti f. mougeotii	Л.	к.	И.	-.	о-β
O. mougeotii f. major Elenk.	Л.	к.	И.	-.	-

Oscillatoria princeps Vauch.	Л,	к,	И,	-	α
O. redekei van Goor	П,	к,	И,	-	β
O. sancta (Kütz.) Gom.	Л,	к,	Гл,	-	α
O. setigera Aptek.	П,	=,	И,	-	-
O. tenuis Ag.	Л,	к,	Ог,	-	α
O. terebriformis (Ag.) Elenk.	Л,	к,	Гл,	-	o
Oscillatoria sp. sp.					
Phormidium foveolarum (Mont.) Gom.	П,	к,	Ог,	-	α
P. fragile (Menegh.) Gom.	П,	к,	Ог,	-	o
P. frigidum F.E. Fritsch.	П,	к,	И,	-	-
P. molle (Kütz.) Gom.	Л,	к,	И,	-	β
P. mucicola Hub.-Pest. et Naum.	Э,	к,	И,	-	o-β
P. tenue (Menegh.) Gom.	Л,	к,	И,	-	o-α
Pseudanabaena catenata Lauterb.	Л,	к,	-	-	α
P. galeata Böcher f. galeata	Л,	=,	Ог,	-	β-α
P. galeata f. tenuis (Bocher.) V. Poljansk.	Л,	=,	Гл,	-	-
Romeria chlorina Bocher	Б,	=,	И,	-	-

CRYSOPHYTA

Chromulinales

Chromulina flavicans (Ehr.) Butschli	Л,	к,	Гл,	-	-
C. freiburgensis Dofl.	Л,	=,	Ог,	-	-
C. ovalis Klebs	Л,	к,	И,	-	o-β
C. rosanofii (Woronin) Butschli	Л,	к,	Гб,	-	o-β
Chrysococcus biporus Skuja	П,	к,	И,	ИИ,	o-β
C. cordiformis Naumann	П,	к,	И,	ИИ,	o-β
C. klebsianus Pasch.	П,	=,	Ог,	-	o-β
C. punctiformis Pasch.	П,	=,	И,	ИИ,	o-β
C. rufescens Klebs var. rufescens	П,	к,	И,	ИИ,	o-β
C. rufescens var. compressa Skuja	П,	=,	И,	-	-
C. triporus Matvienko	П,	=,	И,	ИИ,	o-β
Kephyrion boreale Skuja	П,	б,	И,	-	o
K. campanulaeforme Khmel.	Л,	=,	Ог,	-	-
K. densatum (Schmid) Bourelly	Л,	=,	Ог,	-	-
K. francevi Guseva	Л,	=,	И,	-	-
K. inconstans (Schmid) Bourr.	Л,	б,	И,	-	β
K. laticollis (Conrad) Bourelly	Л,	=,	Ог,	-	-
K. mastigophorum Schmid	Л,	=,	Ог,	-	o-β
K. moniliferum (Schmid) Bourelly	Л,	=,	Ог,	-	o-β
K. mosquense Guseva	Л,	=,	И,	-	-
K. rubri-claustri Conrad	Л,	б,	И,	-	o
K. schmidii (Schmid) Bourr.	Л,	=,	И,	-	-
K. spirale (Lack.) Conr.	Л,	=,	И,	-	β

Ochromonadales

Chrysosphaerella coronacircumspina Wiek et Kristiansen	П,	к,	И,	ИИ,	-
C. brevispina Korsch.	Л,	=,	И,	Ац,	-
Chrysosphaerella longispina Laut.	П,	к,	И,	Ац,	o-β
C. multispina Bradley	Л,	-	И,	-	-
C. triangulata Balonov	П,	=,	-	-	-

Dinobryon bavaricum Jmhof var. bavaricum	П,	б,	И,	-	o
D. bavaricum var. medium (Lemm.) Krieg.	П,	б,	И,	-	-
D. cylindricum Imhof. var. cylindricum	П,	к,	И,	-	o-β
D. cylindricum var. alpinum (Imhof.) Bachm.	П,	с-а,	Гб,	-	-
D. divergens Jmhof var. divergens	П,	к,	И,	-	β
D. divergens var. angulatum (Seligo) Brunnth.	П,	к,	И,	-	-
D. divergens var. schauinslandii (Lemm.) Brunnth.	П,	=,	И,	ИИ,	-
D. pediforme (Lemm.) Steinecke	П,	б,	И,	-	β
D. sertularia Ehr.	П,	к,	И,	-	β
D. sociale Ehr. var. sociale	П,	к,	И,	-	o
D. sociale var. americanum (Brunnth.) Bachm.	П,	к,	И,	-	-
D. sociale var. stipitatum (Stein) Lemm.	П,	к,	И,	-	o
D. spirale Iwan.	Л,	к,	И,	-	o
D. suecicum Lemm.	П,	с-а,	И,	-	o
Epipyxis ramosa (Laut.) Hill. et Asmund	Б,	к,	И,	-	-
Microglena pinctifera (Müller) Ehr.	Л,	к,	И,	-	-
Mallomonas acaroides Perty var. acaroides	П,	к,	И,	Ал,	β
M. acaroides var. echinospora (Nygaard) Fott	П,	-	-	-	-
M. acaroides var. inermis Fott	П,	-	-	-	-
M. acaroides var. striatula Asmund	П,	-	-	-	-
M. akrokomos Ruttn.	П,	к,	И,	Ац,	o
M. allantoides Harris	П,	-	-	-	-
M. annulata Harris	П,	-	-	-	-
M. bolochonzewii Woronich.	П,	=,	Ог,	-	-
M. caudata Iwanoff em. Krieg.	П,	к,	И,	Ал,	-
M. coronata Boloch. var. coronata	П,	с-а,	И,	-	-
M. coronata var. pulchella I. Kiss.	П,	б,	И,	-	-
M. coronifera Matv.	П,	=,	Гб,	-	o-β
M. crassisquama (Asmund) Fott	П,	к,	-	Ац,	-
M. cratis Harris et Bradley	П,	-	Гл,	-	-
M. denticulata Matv.	П,	к,	И,	-	-
M. dubia (Seligo) Lemm.	П,	б,	Ог,	-	-
M. elegans Lemm.	П,	к,	И,	-	o-β
M. eoa Takah.	П,	-	-	-	-
M. fastigata Zach. var. fastigata	П,	к,	И,	-	o
M. fastigata var. macrolepis Conr.	П,	б,	Гб,	-	-
M. heterospina Lund.	П,	-	-	Ац,	-
M. insignis Penard	П,	-	Гб,	-	o
M. longiseta Lemm.	П,	=,	Гб,	-	o
M. monograptus Harris et Bradley	П,	-	-	-	-
M. multiunca Asmund	Л,	-	-	-	-
M. papillosa Harris et Bradley	П,	-	-	Ац,	-
M. producta Iwan.	П,	к,	И,	-	-
M. pumilio Harris	Л,	-	-	-	-
M. punctifera Korsch.	Л,	б,	Гб,	Ац,	-
M. radiata Conrad	Л,	=,	Ог,	-	-
M. striata Asmund var. striata	П,	-	-	-	-
M. striata var. serrata Harris et Bradley	П,	-	-	-	-

Mallomonas teilingii Conr.	П.	=,	Ог.	-	-
M. tonsurata Teil. em. Krieg. var. tonsurata	П.	к.	И.	Ал.	β
M. tonsurata var. alpina (Pasch. et Rutt.) Krieg.	П.	б.	И.	-	-
M. zellensis Fott	П.	-	-	-	-
Mallomonopsis elliptica Matvienko	П.	-	-	-	о
M. paxillata Bradley	Л.	-	-	-	-
Paraphysomonas vestita (Stokes) Saed.	П.	-	-	-	-
Pseudokephyrion entzii Conr.	П.	=,	Ог.	-	о-β
P. minutissimum Conr.	Л.	=,	Ог.	-	-
P. pilidium Schill.	Л.	=,	Ог.	-	-
P. schilleri (Schiller) Conrad	Л.	=,	Ог.	-	-
Spiniferomonas abei Takahashi	П.	-	-	-	-
S. trioralis Takahashi	П.	-	-	Ац.	-
Synura adamsii G.M. Smith	П.	=,	Гл.	-	-
S. biseriata Balonov	П.	-	-	-	-
S. curtispina (Pet. et Hans.) Asmund	П.	-	-	Ал.	-
S. echinulata Korsch. var. echinulata	П.	=,	И.	Ац.	о-β
f. echinulata					
S. echinulata f. leptorhabda Asmund	П.	-	-	-	-
S. echinulata var. multidentata Balonov et Kuzmin	П.	-	-	-	-
S. glabra (Korsch.) Huber - Pest.	Л.	=,	И.	-	-
S. lapponica Skuja	П.	-	-	-	-
S. petersenii Korsch. var. petersenii	Л.	=,	И.	Ац.	β
f. petersenii					
S. petersenii f. kufferathii Pet. et Han.	П.	-	-	-	-
S. petersenii f. prae fracta Asmund	П.	-	-	-	-
S. sphagnicola Korsch.	П.	-	-	Ац.	о
S. spinosa Korsch. var. spinosa f. spinosa	П.	=,	И.	Ац.	-
S. spinosa f. hygaardii Petersen et Hansen	П.	-	-	-	-
S. spinosa var. longispina Petersen et Hansen	П.	-	-	-	-
S. splendida Korsch.	П.	=,	И.	-	-
S. punctulosa Balonov	П.	-	-	-	-
S. uvella Ehr. em. Korsch.	П.	к.	И.	Ац.	β
Uroglena americana Calk.	Л.	к.	Ог.	-	о-β
U. apiculata Reverd.	П.	=,	Ог.	-	-
U. volvox Ehr.	Л.	б.	Ог.	-	β
<u>Stylococcales</u>					
Bitrichia chodatii (Reverdin) Chodat	П.	б.	И.	-	о

BACILLARIOPHYTA

Thalassiosirales

Cyclotellina dubius (Fricke) Round	П.	б.	И.	Ал.	β
Cyclotella atomus Hust. var. atomus	П.	к.	Гл.	Ал.	α
C. atomus var. gracilis Genkal et Kiss	П.	-	-	-	-
C. distinguenda Hust	Л.	к.	И.	Ал.	о
C. estonica Laugaste et Genkal	П.	-	-	-	-
C. meneghiniana Kütz.	П.	к.	Гл.	Ал.	α
C. pseudostelligera Hustedt	П.	к.	И.	Ил.	β(α)

Cyclotella radiosa (Grun.) Lemm.	П.	к.	Гл.	Ал.	о-β
C. stelligera Cl. et Grun.	П.	к.	И.	Ал.	о-β
Skeletonema potamos (Weber) Hasle	П.	к.	Мг.	Гл.	β
S. subsalsum (A. Cl.) Bethge	П.	=,	Гл.	-	-
Stephanodiscus agassizensis Hakansson et Kling	П.	к.	И.	Ал.	о-β
S. binderanus (Kütz.) Krieg.	П.	б.	И.	-	β
S. delicatus Genkal	П.	к.	И.	-	-
S. hantzschii Grun.	П.	к.	И.	Ал.	α-р
S. invisitatus Hohn et Hellerman	П.	к.	И.	Ал.	-
f. invisitatus					
S. invisitatus f. hakanssoniae Genkal et Kiss	П.	-	-	-	-
S. makarovae Genkal	П.	-	-	-	-
S. maximus Genkal	П.	-	-	-	-
S. minutulus (Kütz.) Cleve et Moller	П.	б.	И.	Ал.	α
S. triporus Genkal et Kuzmin var. triporus	П.	-	-	-	-
S. triporus var. volgensis Genkal	П.	-	-	-	-
Thalassiosira bramaputrae (Ehr.) Hak. et Locker	П.	к.	Гл.	Ал.	β
T. guillardii Hasle	П.	-	-	-	-
T. pseudonana Hasle et Heimdal	П.	-	И.	Ал.	α
T. weissflogii (Grun.) Fryxell et Hasle	П.	-	Гл.	Ал.	α
<u>Melosirales</u>					
Aulacosira ambigua (Grun.) Sim.	П.	к.	И.	Ал.	о-β
A. granulata (Ehr.) Sim.	П.	к.	И.	Ал.	β
A. islandica (O. Müll.) Sim.	П.	с-а.	И.	Ил.	о-β
A. subarctica (O. Müll.) Haworth	П.	с-а.	И.	Ал.	-
Melosira varians Ag.	П.	к.	Гл.	Ал.	β
<u>Coscinodiscales</u>					
Actinocyclus normanii (Greg.) Hust. emend Genkal et Korneva	П.	=,	Гл.	Ал.	α
<u>Biddulphiales</u>					
Acanthoceras zachariasii (Brun) Sim.	П.	к.	И.	Ил.	о-β
Rhizosolenia eriensis H. Sm.	П.	к.	И.	Ил.	-
R. longiseta Zachar.	П.	с-а.	И.	Ал.	о
<u>Araphales</u>					
Asterionella formosa Hass.	П.	к.	И.	Ал.	о-β
Diatoma anceps (Ehr.) Kirch.	Л.	с-а.	Гб.	-	о
D. hyemalis (Roth) Heiberg	О.	с-а.	И.	Ал.	χ
D. tenuis Agardh.	П.	б.	Гл.	Ал.	о-β
D. vulgaris Bory var. vulgaris	Л.	к.	И.	Ал.	β
D. vulgaris var. brevis Grun.	О.	к.	И.	Ал.	β
D. vulgaris var. linearis Grun. in V.H.	Б.	к.	И.	Ал.	β
D. vulgaris var. ovalis (Fricke) Hust.	О.	к.	И.	Ал.	-
D. vulgaris var. producta Grun.	О.	б.	И.	Ал.	β
Fragilaria arcus (Ehr.) Cleve var. arcus	Б.	а.	И.	Ал.	β
F. arcus var. recta Cleve	О.	с-а.	Гб.	-	-
F. berolinensis (Lemm.) Lang. - Bert.	П.	к.	И.	Ал.	β
F. bicapitata A. Mayer.	Л.	к.	Гб.	Ал.	о-β
F. brevistriata Grun. in V.H.	Л.	к.	И.	Ал.	о

Fragilaria capucina Desm. var. capucina	П.	к.	И.	Ал.	β
F. capucina var. mesolepta (Rabenh.) Rabenh.	П.	к.	И.	Ал.	-
F. capucina var. rumpens (Kütz.) Lang.-Bert.	Л.	к.	И.	Ил.	o-β
F. capucina var. vaucheriae (Kütz.)	О.	к.	Гб.	Ал.	β-α
Lange - Bertalot					
F. constricta Ehr.	Л.	б.	И.	Ал.	o
F. construens (Ehr.) Grun. var. construens	Л.	к.	И.	Ал.	o-β
F. construens f. binodis (Ehr.) Hust.	О.	к.	И.	Ал.	o
F. construens f. venter (Ehr.) Hust.	О.	к.	И.	Ал.	β
F. crotonensis Kitt.	П.	к.	Гл.	Ал.	o-β
F. dilatata (Bréb.) Lang.-Bert.	Л.	к.	И.	Ал.	o
F. gracilis (Oestr.) Hust.	Л.	к.	И.	-	-
F. fasciculata (C. Agardh) Lange-Bertalot	Л.	к.	Мг.	-	β-α
F. heidenii Oestrup	Л.	б.	И.	-	-
F. leptostauron (Ehr.) Hust.	Л.	б.	Гб.	Ал.	o
F. parasitica (W.Sm.) Grun. var. parasitica	Э.	к.	И.	Ал.	β
F. parasitica var. subconstricta Grun.	Э.	к.	И.	Ал.	β
F. pinnata Ehr.	Л.	к.	Гл.	Ал.	β
F. pulchella (Ralfs ex Kütz.) Lang.-Bert.	О.	к.	Мг.	Ал.	β-α
F. utermoehlili (Hust.) Lang.-Bert.	П.	=	Ог.	-	-
F. virescens Ralfs	Л.	а.	И.	Ил.	o
Meridion circulare (Greville) Ag. var. circulare	Л.	к.	Гб.	Ал.	χ
M. circulare var. constrictum (Ralfs) V.H.	Л.	к.	Гб.	Ал.	β
Opephora martyi Herib.	О.	б.	И.	Ал.	-
Synedra acus Kütz. var. acus	П.	к.	И.	Ал.	o-β(α)
S. acus var. angustissima Grun.	П.	к.	И.	Ал.	o-β(β)
S. acus var. radians Kütz.	П.	к.	И.	Ал.	o-β(β)
S. ulna (Nitzsch.) Ehr. var. ulna	Л.	к.	И.	Ил.	β
S. ulna var. aequalis (Kütz.) Hust.	Л.	к.	И.	-	-
S. ulna var. amphirhynchus (Ehr.) Grun.	Л.	к.	И.	-	-
S. ulna var. danica Kütz.	Л.	к.	И.	Ал.	β
S. ulna var. spathulifera Grun.	Б.	к.	И.	-	-
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	П.	к.	И.	Ил.	o-β(β)
T. flocculosa (Roth) Kütz.	П.	с-а.	И.	Ал.	χ-o(β)
Tetracyclus rupestris (Braun) Grun.	О.	б.	И.	-	χ-o
Raphales					
Achnanthes chlidanos Hohn et Hellerman	Б.	с-а.	Гб.	-	-
A. clevei Grun.	Б.	к.	И.	Ал.	β
A. dispar Cl.	О.	б.	Гл.	Ал.	-
A. exigua Grun.	Б.	к.	И.	Ал.	β
A. hauckiana Grun.	О.	к.	Гл.	-	-
A. hungarica (Grun.) Grun.	Б.	к.	Гл.	Ал.	α
A. lanceolata (Breb.) Grun. var. lanceolata	О.	к.	И.	Ал.	β(α)
A. lanceolata var. frequentissima Lang.-Bert.	О.	к.	И.	-	-
A. lanceolata var. haynaldii (Schaarschmidt) Cleve	О.	с-а.	И.	Ал.	α
A. lanceolata var. elliptica Cl.	О.	с-а.	И.	Ал.	α
A. lanceolata var. rostrata (Oestr.)	О.	к.	И.	Ал.	α
Lang.-Bert.					

Achnanthes linearis (W. Sm.) Grun.	О.	б.	И.	Ил.	o-β
A. marginulata Grun.	О.	с-а.	И.	Ал.	o
A. minutissima Kütz.	О.	к.	И.	Ил.	o-β
A. peragalli Brun et Herib.	О.	б.	И.	Ил.	β
Amphipleura pellucida (Kütz.) Kütz.	Л.	к.	И.	Ал.	o(α-p)
Amphora fagediana Krammer	Л.	б.	И.	-	o
A. libyca Ehr.	Б.	к.	И.	Ал.	-
A. ovalis (Kütz.) Kütz.	Л.	к.	Ог.	Ал.	o-β
A. pediculus (Kütz.) Grun.	Б.	к.	И.	Ал.	β
Bacillaria paradoxa Gmelin	Б.	к.	Мг.	Ал.	β(α)
Caloneis amphisbaena (Bory) Cl.	Б.	к.	И.	Ал.	β-α
C. bacillum (Grun.) Cl.	Б.	б.	И.	Ал.	χ-o(β)
C. silicula (Ehr.) Cl.	Б.	к.	И.	Ал.	o
C. sublinearis (Grun.) Krammer	Б.	б.	Гб.	-	-
C. tenuis (Greg.) Krammer	Б.	к.	Гб.	Ил.	o
Campylodiscus hibernicus Ehr.	П.	к.	И.	Ал.	-
C. noricus Ehr.	П.	к.	И.	Ал.	χ-o
Cocconeis neodiminuta Krammer	О.	б.	И.	Ал.	χ
C. pediculus Ehr.	Э.	к.	Мг.	Ал.	β
C. placentula Ehr. var. placentula	О.	б.	И.	Ал.	β
C. placentula var. euglypta (Ehr.) Cl.	О.	б.	И.	Ал.	β
C. placentula var. intermedia (Herib. et Perag.) Cl.	О.	к.	И.	Ал.	β
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm. var. elliptica	П.	к.	И.	Ал.	β
C. elliptica var. hibernica (W.Sm.) V.H.	П.	к.	И.	Ал.	β
C. solea (Bréb.) W. Sm. var. solea	Л.	к.	И.	Ал.	β
C. solea var. apiculata (W. Sm.) Ralfs	Л.	к.	И.	Ал.	β-α
C. solea var. regula (Ehr.) Grun.	Л.	к.	И.	Ал.	β
Cymbella aequalis W. Sm.	О.	б.	И.	Ал.	β
C. caespitosa (Kütz.) Brun	Л.	к.	Ог.	-	β-α(α)
C. cymbiformis Ag.	Л.	к.	Ог.	Ил.	o
C. cistula (Ehr.) Kirch.	О.	б.	И.	Ал.	o-β(o)
C. cymbiformis Ag.	Б.	к.	И.	Ил.	o
C. elginensis Krammer	О.	с-а.	И.	Ал.	-
C. gracilis (Ehr.) Kütz.	Б.	с-а.	Гб.	Ал.	o
C. hebridica (Grun.) Cl.	О.	с-а.	И.	Ал.	-
C. hybrida Grun.	О.	с-а.	И.	Ал.	-
C. lanceolata (Ehr.) Kirch.	Б.	к.	И.	Ал.	β
C. minuta Hilse ex Rabenh.	О.	к.	И.	Ил.	o
C. naviculiformis Auersw.	О.	б.	И.	Ил.	β
C. prostrata (Berk.) Cl.	О.	к.	И.	Ал.	β
C. silesiaca Bleisch	О.	к.	И.	Ил.	α
C. tumida (Bréb.) V. H.	Б.	ст.	Ог.	Ал.	β-α(o)
C. tumidula Grun.	Б.	к.	Ог.	Ал.	o
Diploneis elliptica (Kütz.) Cl.	Б.	к.	И.	Ал.	o
D. marginestriata Hust.	Б.	б.	И.	Ил.	o
D. oculata (Bréb.) Cl.	Б.	б.	И.	Ил.	β
D. parma Cl.	Б.	б.	-	-	-
D. smithii (Bréb.) Cl. var. pumila (Grun.)	Б.	к.	Гл.	Ал.	-

Hust.

Entomoneis ornata (Bailey) Reimer
E. paludosa (W. Sm.) Reimer
Epithemia adnata (Kütz.) Bréb.
E. sorex Kütz. var. sorex
E. sorex var. gracilis Hust.
E. turgida (Ehr.) Kütz.
Eunotia arcus Ehr.
E. bilunaris (Ehr.) Mills. var. bilunaris
E. bilunaris var. mucophila Lang.-Bert.
E. diolon Ehr.
E. exigua (Bréb. ex Kütz.) Rabenh.
E. faba (Ehr.) Grun.
E. fallax A.Cl. var. fallax
E. fallax var. groenlandica (Grun.)
Lang.-Bert.
E. formica Ehr.
E. monodon Ehr.
E. parallela Ehr.
E. pectinalis (Dillw.? Kütz.) Rabenh.
var. pectinalis
E. minor (Kütz.) Grun.
E. praerupta Ehr.
E. tenella (Grun.) Hust.
E. veneris (Kütz.) De Toni
Gomphonema acuminatum Ehr.
G. augur Ehr.
G. angustatum (Kütz.) Rabenh.
G. angustum Ag.
G. olivaceum (Horn.) Bréb. var. olivaceum
G. olivaceum var. calcareum (Cl.) Cl.
G. parvulum (Kütz.) Grun.
G. truncatum Ehr.
G. ventricosum Greg.
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.
G. attenuatum (Kütz.) Rabenh.
G. nodiferum (Grun.) Reimer
G. scalproides (Rabenh.) Cl.
G. spencerii (W. Smith) Cl.
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.
var. amphioxys
H. amphioxys var. vivax (Hantzsch) Grun.
Navicula amphibola Cl.
N. arenaria Donk.
N. bacillum Ehr.
N. capitata Ehr. var. capitata
N. capitata var. hungarica (Grun.) Ross
N. capitata var. luenenburgensis (Grun.)
Patrick
N. capitatoradiata Germain

П,	к,	И,	ИН,	о
П,	к,	МГ,	ИН,	-
О,	к,	И,	АЛ,	β
Л,	к,	ГЛ,	АЛ,	β
Л,	к,	ГЛ,	-	-
Л,	к,	ГЛ,	АЛ,	β
Л,	к,	И,	ИН,	о
Л,	к,	И,	ИН,	о(β)
Л,	к,	ГБ,	АЦ,	о
Л,	б,	И,	АЦ,	о
Л,	к,	И,	АЦ,	о(α)
О,	с-а,	ГБ,	АЦ,	о
Л,	к,	ГБ,	АЦ,	о
Л,	к,	ГБ,	АЦ,	о
Л,	к,	И,	АЦ,	о
Л,	к,	ГБ,	АЦ,	о
Л,	б,	И,	АЦ,	о
Л,	к,	И,	АЦ,	о(β)
Л,	к,	ГБ,	-	о
Л,	с-а,	ГБ,	АЦ,	о
Л,	с-а,	ГБ,	АЦ,	о
Б,	к,	И,	АЛ,	β
Б,	к,	И,	АЛ,	β
О,	б,	И,	АЛ,	о-β
О,	б,	И,	АЛ,	о
Б,	к,	И,	АЛ,	β
Б,	к,	И,	АЛ,	β
О,	к,	ГЛ,	ИН,	β(α-р)
О,	б,	И,	АЛ,	β
О,	с-а,	И,	-	χ-о
О,	б,	И,	АЛ,	β
Б,	б,	И,	АЛ,	β
О,	б,	И,	АЛ,	β
О,	к,	И,	-	β
Б,	к,	И,	-	-
Л,	к,	И,	ИН,	α
Л,	к,	И,	-	-
Л,	б,	ГЛ,	АЛ,	о
Л,	к,	ГЛ,	-	-
Б,	к,	И,	АЛ,	β
Л,	к,	И,	АЛ,	β-α(α)
Л,	к,	ГЛ,	АЛ,	β
Л,	б,	ГЛ,	АЛ,	-
Л,	к,	И,	АЛ,	β-α

N. cari Ehr.
Navicula cincta (Ehr.) Ralfs
N. cryptocephala Kütz. var. cryptocephala
N. cryptocephala var. lata Poretzky et
Anissimowa
N. cryptotenella Lang.-Bert.
N. costulata Grun.
N. cuspidata (Kütz.) Kütz.
N. decussis Østrup
N. elginensis (Greg.) Ralfs
N. exigua (Greg.) Grun.
N. gastrum (Ehr.) Kütz.
N. goeppertiana (Bleisch) H.L. Smith
N. ignota var. palustris (Hust.) Lund
N. lacustris Greg.
N. lanceolata (Ag.) Ehr.
N. libonensis Schoemann
N. meniscus Schum. var. meniscus
N. meniscus var. upsaliensis Grun.
N. minima Grun.
N. minuscula Grun. var. muralis (Grun.)
Lange-Bertalot
N. mutica Kütz.
N. oculata Krasske
N. oppugnata Hust.
N. pelliculosa (Breb.) Hilse
N. peregrina (Ehr.) Kütz. var. peregrina
N. peregrina var. lanceolata Skv.
N. peregrina var. minuta Skv.
N. placentula (Ehr.) Grun.
N. pseudanglica Lange-Bertalot
N. pupula Kütz. var. pupula
N. pupula var. mutata (Krass.) Hust.
N. pusilla W. Smith
N. radiosa Kütz.
N. recens (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot
N. reinhardtii Grun.
N. rhynchocephala Kütz.
N. scutelloides W. Sm. ex Greg.
N. similis Krasske
N. tripunctata (O.F. Müll.) Bory
N. tuscula Ehr.
N. vanheurckii Patr.
N. veneta Kütz.
N. viridula (Kütz.) Ehr. var. viridula
N. viridula var. rostellata (Kütz.) Cl.
Neidium dubium (Ehr.) Cl.
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm.
N. acicularioides Hust.
N. acula Hantzsch.

О,	к,	ГЛ,	АЛ,	β-α
Б,	к,	ГЛ,	АЛ,	β-α(α)
Л,	к,	И,	АЛ,	α
Л,	к,	И,	-	-
Л,	к,	И,	АЛ,	β
Б,	к,	ГЛ,	АЛ,	β
Л,	к,	И,	АЛ,	α
Б,	к,	ГЛ,	АЛ,	о
Б,	б,	И,	ИН,	β
Б,	к,	И,	АЛ,	β
Б,	к,	И,	ИН,	β
О,	б,	И,	АЛ,	α
Б,	с-а,	ГБ,	ИН,	о
Б,	б,	И,	ИН,	о
Б,	к,	И,	АЛ,	α
Б,	к,	-	-	-
Б,	б,	ГЛ,	АЛ,	β-α(α)
Б,	б,	-	АЛ,	β
Б,	к,	ГЛ,	АЛ,	α-р
Б,	к,	ОГ,	АЛ,	α-р
Б,	к,	И,	ИН,	α
Б,	=	-	-	-
Б,	с-а,	И,	-	о
Б,	к,	И,	АЛ,	-
Б,	к,	МГ,	АЛ,	-
Б,	=	-	-	-
Б,	=	-	-	-
Б,	к,	И,	АЛ,	о-β
Б,	к,	И,	АЛ,	β
Б,	к,	ГЛ,	ИН,	β
Б,	к,	ГЛ,	ИН,	β
Б,	к,	И,	ИН,	-
Б,	б,	И,	ИН,	β
Б,	=	ОГ,	АЛ,	α
Б,	к,	И,	АЛ,	β
Л,	к,	И,	АЛ,	α
Б,	б,	И,	АЛ,	о
Б,	к,	И,	-	-
Б,	б,	И,	АЛ,	β
Б,	б,	И,	АЛ,	β
Б,	б,	И,	АЦ,	χ
Л,	к,	ГЛ,	АЛ,	α
Л,	к,	И,	АЛ,	α
Л,	к,	И,	АЛ,	β
Б,	с-а,	И,	ИН,	β
П,	б,	И,	АЛ,	α
П,	=	-	-	-
О,	б,	И,	АЛ,	β

Nitzschia angustata (W. Sm.) Grun.	Б.	к.	И.	ИН.	$\alpha(o)$
N. capitellata Hust.	Л.	к.	И.	Ал.	$\alpha-p$
N. dissipata (Kütz.) Grun.	Л.	к.	И.	Ал.	β
N. dubia W. Sm.	Б.	к.	Гл.	ИН.	$\beta-\alpha$
N. fonticola Grun.	П.	к.	И.	Ал.	$o-\beta$
N. frustulum (Kütz.) Grun.	Л.	к.	Гл.	Ал.	β
N. fruticosa Hust.	П.	к.	И.	ИН.	α
N. gracilis Hantzsh	П.	к.	И.	ИН.	β
N. heufleriana Grun.	Б.	к.	И.	Ал.	$o-\beta$
N. levidensis (W. Sm.) Grun.	Б.	к.	Мг.	Ал.	α
N. linearis (Ag.) W. Sm. var. linearis	Б.	к.	И.	Ал.	$o-\beta$
N. linearis var. tenuis (W. Sm.) Grun.	Б.	к.	Ог.	ИН.	β
N. palea (Kütz.) W. Sm.	Л.	к.	И.	Ал.	$\alpha(p)$
N. paleacea (Grun.) Grun.	Б-П.	к.	И.	Ал.	$\beta-\alpha$
N. paleaeformis Hust.	Б.	=.	И.	Ац.	β
N. pusilla Grun. emend. Lange-Bertalot	П.	к.	И.	ИН.	β
N. recta Hantzsch.	Л.	к.	Ог.	Ал.	$\alpha-\beta$
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	Л.	к.	Мг.	Ал.	α
N. sigmoidea (Nitzsch.) W. Sm.	П.	к.	И.	Ал.	β
N. sublinearis Hust.	Б.	б.	И.	-.	$o-\beta$
N. vermicularis (Kütz.) Hantzsch	Л.	к.	И.	Ал.	β
Oestrupia zachariasii (Reichelt) Hust.	Б.	б.	Ог.	-.	-
Pinnularia borealis Ehr.	Б.	с-а.	И.	ИН.	$\chi-o(\beta)$
P. braunii (Grun.) Cl.	Б.	с-а.	Гб.	Ац.	o
P. divergentissima (Grun.) Cl.	Б.	с-а.	Гб.	-.	-
P. gibba Ehr. var. linearis Hust.	Б.	к.	И.	Ац.	-
P. microstauron (Ehr.) Cl. var. microstauron	Б.	к.	И.	ИН.	$o(\beta)$
P. microstauron var. brebissonii (Kütz.)	Б.	к.	Ог.	-.	o
Mayer					
P. pulchra Oestr. var. angusta (Cl.) Krammer	Б.	к.	И.	ИН.	-
P. viridis (Nitzsch.) Ehr.	Б.	к.	Ог.	ИН.	β
Rhoicosphaenia curvata (Kütz.) Grun.	О.	к.	Гл.	Ал.	β
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll.	Б.	к.	И.	-.	o
Stauroneis anceps Ehr.	Л.	к.	И.	ИН.	β
S. lauenburgiana Hust.	Б.	б.	-.	-.	-
S. legumen (Ehr.) Kütz.	Б.	б.	И.	Ал.	-
S. phoenicenteron (Nitz.) Ehr.	Б.	к.	И.	Ал.	β
S. prominula (Grun.) Hust.	Б.	к.	-.	-.	-
S. pygmaea Krieg.	Б.	=.	Гб.	-.	-
S. smithii Grun.	Б.	к.	И.	Ал.	β
Surirella angusta Kütz.	Л.	к.	И.	Ал.	β
S. bifrons Ehr.	П.	к.	И.	ИН.	$o-\beta(o)$
S. biseriata Bréb.	П.	к.	И.	Ал.	β
S. brebissonii Krammer et Lange-Bertalot	Л.	к.	Ог.	Ал.	-
var. brebissonii					
S. brebissonii var. kuetzingii Krammer et	Л.	к.	Ог.	Ал.	α
Lange-Bertalot					
S. capronii Bréb.	Б.	к.	И.	Ал.	$\beta(o)$
S. didyma Kütz.	Л.	=.	Гл.	-.	-
S. linearis W. Sm.	Л.	к.	И.	ИН.	β

Surirella minuta Bréb.
S. robusta Ehr.
S. splendida (Ehr.) Kütz.
S. turgida W. Sm.

Л. к. И. Ал. α
Л. к. И. ИН. β
П. к. И. Ал. β
Л. к. И. - . β

XANTHOPHYTA

Heterococcales

Botrydiopsis arhiza Borzi
Characiopsis umbilicata Skuja
Centritractus africanus Fritsch et Rich
C. belonophorus Lemm.
Goniochloris fallax Fott
G. mutica (A. Br.) Fott
G. pulchra Pasch.
G. schmithii (Bourr.) Fott
G. triradiata Pasch.
Ophiocytium capitatum Wolle
O. lagerheimii Lemm.
O. parvulum A. Br.
Pseudostaurastrum hastatum (Reinsch) Chod.
P. enorme (Ralfs) Chod.

Л. к. Гб. - . o
Э. =. Ог. - . -
Л. к. И. Ац. -
П. к. Ог. ИН. $o-\beta$
П. к. Ог. ИН. β
Л. к. Ог. ИН. β
П. к. И. ИН. -
Л. к. Ог. - . $o-\beta$
Л. к. И. - . -
Л. к. И. - . o
Л. к. Ог. - . -
Л. к. Ог. - . o
П. к. Ог. - . $o-\beta$
П. к. И. Ац. -

Tribonematales

Tribonema affine G.S. West
T. ambiguum Skuja
T. angustissimum Pasch.
T. minus Hazen
T. monochloron Pasch. et Geitl.
T. subtilissimum Pasch.
T. viride Pasch.
T. vulgare Pasch.

П. б. Гб. Ац. -
П. б. И. Ал. -
П. к. И. Ал. o
П. к. И. ИН. $\alpha-\beta$
Л. к. Ог. ИН. -
П. б. И. ИН. -
П. к. И. - . $o-\beta$
П. к. И. - . o

CRYPTOPHYTA

Cryptomonadales

Chroomonas acuta Uterm.
Cryptomonas curvata Ehr.
C. erosa Ehr.
C. marssonii Skuja
C. obovata Skuja
C. ovata Ehr.
C. reflexa (Marsson) Skuja
Rhodomonas lens Pasch.

П. к. И. - . $\beta-\alpha$
П. к. Ог. ИН. β
Л. к. Гл. ИН. α
П. к. И. - . $o-\beta$
П. к. И. ИН. o
П. к. И. ИН. α
П. к. Ог. - . $o-\beta$
П. а. И. ИН. $o-\beta$

DINOPHYTA

Gymnodiniales

Gymnodinium aeruginosum Stein.
G. fuscum (Ehr.) Stein.

П. к. И. - . $o-\beta$
Л. б. Гб. - . o

Peridinales

Ceratium hirundinella тип furcoides
(Levander) Schroeder
Glenodinium berolinense (Lemm.) Lind.

П. к. И. ИН. o
П. к. Ог. ИН. $o-m$

Glenodinium gymnodinium Penard	Л,	к,	Ог,	Ин,	о-β
G. penardiforme (Lind.) Schiller	П,	к,	И,	Ин,	-
G. penardii Lemm.	П,	к,	И,	Ин,	о-м
G. pulvisculus (Ehr.) Stein	П,	к,	Ог,	Ин,	-
G. pygmaeum (Lind.) Schiller	П,	к,	И,	Ин,	-
G. quadridens (Stein) Schiller	П,	к,	Ог,	Ин,	-
Peridinium aciculiferum Lemm.	П,	к,	Ог,	Ин,	о-β
P. bipes Stein	П,	к,	Ог,	-	о-β
P. cinctum (O.F.M.) Ehr.	П,	к,	И,	-	о-β
P. latum Pauls	П,	к,	Ог,	Ал,	-

EUGLENOPHYTA

Euglenales

Cryptoglana sp.					
Euglena acus Ehr.	Л,	к,	И,	Ин,	β
E. deses Ehr. f. deses	Л,	к,	Гл,	-	р
E. deses f. intermedia Klebs	Л,	к,	И,	-	-
E. deses f. klebsii (Lemm.) Popova	Л,	к,	Гл,	-	-
E. ehrenbergii Klebs	Л,	к,	И,	Ин,	о
E. granulata (Klebs) Schmitz var. polymorpha (Dang.) Popova	Л,	к,	И,	-	-
E. oxyuris Schmarda	Л,	к,	И,	-	β-α
E. pavlovskoensis (Elenk. et Poljan.) Popova	Л,	к,	Ог,	-	-
E. pisciformis Klebs.	Л,	к,	И,	-	β-α
E. proxima Dang.	Л,	=,	И,	-	α-р
E. spirogyra Ehr. var. spirogyra	Л,	к,	И,	-	β
E. spirogyra var. laticlavus Hubner	Л,	к,	И,	-	-
E. texta (Duj.) Hubner	П,	к,	И,	-	β
E. viridis Perty	Л,	=,	Гл,	-	α-р
Eutreptia viridis Perty	Л,	=,	Гл,	-	β
Lepocinclis marssonii Lemm.	Л,	к,	И,	-	β
L. ovum (Ehr.) Lemm.	Л,	к,	И,	Ин,	α
L. steinii Lemm.	Л,	к,	И,	Ин,	β
Phacus acuminatus Stokes var. acuminatus	Л,	к,	И,	-	β-α
P. acuminatus var. acuticauda (Roll) Pochm	Л,	=,	И,	-	-
P. caudatus Hubner	Л,	к,	И,	Ин,	β
P. curvicauda Swir.	Л,	к,	И,	Ин,	β
P. cylindraceus Popova	Л,	=,	И,	-	-
P. longicauda (Ehr.) Duj. var. longicauda	Л,	к,	И,	Ин,	β-α
P. longicauda var. tortus Lemm.	Л,	к,	И,	Ин,	β-α
P. monilatus Stokes var. monilatus	Л,	к,	Гб,	Ин,	-
P. monilatus var. suecicus Lemm.	Л,	б,	Гб,	-	-
P. oscillans Klebs	Л,	к,	Гб,	-	-
P. parvulus Klebs	Л,	к,	И,	Ин,	β
Phacus pleuronectes (Ehr.) Duj.	Л,	к,	И,	-	β
P. pomiformis (Conrad) Pochman	Л,	=,	Ог,	-	-
P. pumilus Popova	Л,	=,	-	-	-
P. pyrum (Ehr.) Stein	П,	к,	И,	Ин,	о-β
P. skujae Skv.	Л,	к,	И,	Ин,	о-β
Strombomonas acuminata (Schmarda) Defl.	Л,	к,	И,	Ин,	о-β

Strombomonas eurytoma (Stein) Popova	П,	к,	Ог,	-	-
S. fluviatilis (Lemm.) Defl.	П,	к,	И,	Ин,	о-β
S. schauinslandii (Lemm.) Defl.	П,	к,	Ог,	-	β
S. tambowica (Swir.) Defl.	П,	к,	Ог,	Ин,	β
S. vermontii (Defl.) Defl.	Л,	=,	Ог,	-	-
Trachelomonas abrupta Swir.	П,	к,	И,	Ин,	о
T. acanthostoma Stokes sensu Defl. var. minor Drez.	П,	к,	И,	Ин,	-
T. allia Drez.	Л,	к,	И,	Ин,	о-β
T. armata (Ehr.) Stein var. armata	Л,	к,	И,	-	β
T. armata var. steinii Lemm.	Л,	к,	И,	Ин,	-
T. cylindrica Ehr.	Л,	к,	И,	-	β
T. dybowskii Drez.	Л,	к,	И,	Ин,	-
T. euchlora (Ehr.) Awer.	П,	к,	И,	-	β
T. granulata var. poltavica Swir.	Л,	=,	И,	Ин,	-
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl. var. hispida	П,	к,	И,	Ин,	β
T. hispida var. crenulato-collis (Maskell) Lemm.	П,	к,	И,	Ин,	-
T. intermedia Dang.	П,	к,	И,	Ин,	о
T. lacustris Drez. var. lacustris	П,	к,	И,	Ин,	о-β
T. lacustris var. klebsii (Defl.) Popova	Л,	к,	Гл,	-	-
T. lacustris var. sabulata (Skv.) Popova	П,	=,	И,	Ин,	-
T. nigra Swir.	П,	к,	И,	-	-
T. oblonga Lemm. var. oblonga	П,	к,	И,	Ин,	β
T. oblonga var. pulcherrima (Playf.) Popova	П,	к,	Гб,	Ин,	-
T. oblonga var. punctata Lemm.	Л,	к,	И,	-	-
T. planctonica Swir. f. planctonica	П,	к,	И,	Ал,	о-β
T. planctonica f. oblonga (Drez.) Popova	П,	к,	И,	-	-
T. planctonica f. ornata (Skv.) Popova	П,	к,	И,	Ал,	-
T. robusta Swir. emend. Defl.	Л,	к,	Гб,	-	-
T. rotunda Swir.	Л,	к,	И,	Ин,	о
T. scabra Playf.	Л,	к,	И,	Ин,	β
T. similis Stokes	Л,	к,	И,	-	β
T. stokesii Drez. emend. Defl.	П,	=,	И,	Ин,	β
T. verrucosa Stokes	Л,	к,	И,	Ин,	β
T. volvocina Ehr. var. volvocina	П,	к,	И,	Ин,	о-β
T. volvocina var. punctata Playfair	П,	к,	И,	-	-
T. volvocina var. subglobosa Lemm.	П,	к,	И,	Ин,	о-β
T. volvocinopsis Swir.	П,	к,	И,	Ин,	о

Colaciales

Colacium vesiculosum Ehr. f. cyclopicola (Gickl.) Popova	Э,	к,	И,	-	α
--	----	----	----	---	---

CHLOROPHYTA

Chlamydomonadales

Carteria crucifera Korsch.	П,	к,	И,	-	о-β
C. globosa Korsch.	П,	к,	И,	-	-
Chlamydomonas dinobryonis G.M. Smith	П,	к,	И,	-	-
C. globosa Snow	П,	к,	Ог,	Ин,	β

Chlamydomonas kvildensis Ettl	П.	=.	Гб.	Ин.	-
C. monadina Stein var. monadina	П.	к.	И.	-	β
C. monadina var. globulifera Korsch.	П.	=.	Гб.	Ин.	-
C. pertusa Chodat	П.	к.	Ог.	Ал.	β
C. reinhardtii Dangeard	П.	к.	Ог.	Ин.	α
C. sphagnicola (Fritsch) Fritsch et Takeda	П.	к.	Гб.	Ин.	о-β
Chlamydomonas sp. sp.					
Chlorogonium acutiformae Bourr.	П.	к.	И.	-	-
C. euchlorum Ehr.	П.	к.	И.	-	α-р
C. maximum Skuja	П.	б.	И.	-	-
C. minimum Playf.	П.	=.	Гб.	-	β
Coccomonas orbicularis Stein	П.	к.	Ог.	Ал.	β
C. platyformis Jane	Л.	=.	-	-	-
Gloeomonas mucosa (Korsch.) Ettl	П.	=.	Гб.	Ин.	-
G. ovalis Klebs	П.	к.	Гб.	Ин.	β
Hemitoma maendrocystis Skuja	П.	=.	И.	-	-
Phacotus coccifer Korsch.	П.	=.	И.	Ин.	-
Pteromonas aculeata Lemm.	П.	к.	И.	-	β
P. angulosa (Car.) Lemm.	П.	к.	И.	-	β
P. armata Korsch.	Л.	=.	И.	-	-
P. golenkiniana Pasch.	Л.	к.	И.	-	-
P. meyeriana Kabanov	П.	=.	И.	-	-
P. pseudoangulosa Peterfi	Л.	=.	И.	-	-
P. robusta Korsch.	Л.	=.	-	-	-
P. takedana West	П.	=.	Гб.	Ин.	-
P. torta Korsch.	П.	к.	И.	-	-
<u>Volvocales</u>					
Eudorina cylindrica Korsch.	П.	=.	И.	-	о-β
E. echidna Swir.	П.	=.	-	-	-
E. elegans Ehr.	П.	к.	И.	-	β
Gonium pectorale O.F. Müller	П.	к.	И.	-	α
Pandorina charkowiensis Korsch.	П.	к.	И.	-	β
P. morum (O.F. Müll.) Bory	П.	к.	И.	-	β
P. smithii Chod.	П.	=.	И.	-	-
Pasherina tetras (Korsch.) Silva	П.	=.	Ог.	-	β
Pyrobotrys casinoensis (Playf.) Silva	П.	=.	Ог.	-	-
Volvox aureus Ehr.	П.	к.	И.	-	о-β
V. globator Linne	П.	к.	И.	-	о-β
<u>Tetrasporales</u>					
Apiocystis caput - medusae (Bohlin) Korsch.	Э.	=.	И.	-	-
Cecidochloris adnata (Korsch.) Ettl	Э.	=.	Ог.	-	-
Chlamydomonadopsis vermicola (Korsch.) Fott	Э.	=.	-	-	-
Chlorangiopsis piriformis Korsch.	Э.	=.	И.	-	-
Pseudosphaerocystis lacustris (Lemm.) Novakova	П.	к.	И.	-	-
<u>Chlorococcales</u>					
Actinastrum gracillimum G.M. Smith	П.	к.	И.	-	-
A. fluviatile (Schrod.) Fott	П.	к.	И.	-	-
A. hantzschii Lagerh. var. hantzschii	П.	к.	И.	-	β
A. hantzschii var. subtile Wolosz.	П.	к.	И.	-	-

Ankistrodesmus bibraianus (Reinsch) Korsch.	П.	к.	И.	-	β
A. densus Korsch.	Л.	б.	Гб.	-	о
A. falcatus (Corda) Ralfs	Л.	к.	И.	-	β
A. fusiformis Corda	П.	к.	И.	-	β
A. gracilis (Reinsch) Korsch.	П.	к.	И.	Ал.	β
Ankyra judayi (G.M. Smith) Fott	П.	к.	И.	-	β
A. ocellata (Korsch.) Fott	П.	к.	Ог.	-	-
A. paradoxioides Cirik	П.	=.	И.	-	-
Bicuspidella sessilis Fott	Э.	б.	И.	-	-
Botryococcus braunii Kutz.	П.	к.	Гл.	-	о-β
Characiellopsis skujae (Fott) Kom.	Б.	к.	И.	-	-
Characium acuminatum A. Br. in Kütz.	Э.	к.	И.	-	-
C. conicum Korsch.	Б.	к.	И.	-	-
Chlorella ellipsoidea Gern.	Л.	к.	И.	Ин.	-
C. vulgaris Beij.	П.	к.	Ог.	Ин.	α-р
Chlorobion braunii (Näg.) Kom.	Л.	к.	Ог.	Ин.	-
C. saxatile (Kom.-Legn.) Kom.	О.	=.	-	-	-
Chloroplana terricola Hollerb.	Э.	=.	-	-	-
Closteriococcus viernheimensis Schmidle	П.	=.	И.	-	-
Closteriopsis acicularis (G.M. Smith) Bocher et Swale	П.	к.	И.	Ал.	-
C. longissima (Lemm.) Lemm.	П.	к.	И.	-	о-β
Coccomyxa lacustris (Chod.) Pasch.	П.	б.	И.	-	о-β
Coelastrum astroideum De-Not.	П.	к.	И.	Ин.	β
C. cambricum Arch.	Л.	б.	И.	Ин.	о
C. cruciatum Schmidle	Л.	=.	-	-	-
C. indicum Turn.	Л.	к.	Ог.	-	-
C. microporum Næg.	П.	к.	И.	-	β
C. proboscideum Bohl. in Wittr. et Nordst.	П.	б.	Гб.	-	о
C. pseudomicroporum Korsch.	П.	к.	И.	-	β
C. sphaericum Næg.	П.	к.	И.	Ин.	-
Coenochloris mucosa (Korsch.) Hind.	П.	к.	И.	-	-
C. ovalis Korsch.	П.	к.	И.	-	-
C. pyrenoidosa Korsch.	П.	=.	Ог.	-	-
Coenocystis micrococca Kom.	П.	от.	-	-	-
C. planctonica Korsch.	П.	к.	И.	-	-
C. reniformis Korsch.	П.	б.	Гб.	Ин.	-
C. subcylindrica Korsch.	П.	к.	И.	-	-
Crucigenia fenestrata (Schmidle) Schmidle	П.	к.	И.	-	β
C. lauterbornii (Schmidle) Schmidle	П.	к.	И.	-	-
C. quadrata Morr.	П.	к.	И.	-	-
C. tetrapedia (Kirchn.) W. et G.S. West	П.	к.	И.	-	о-β
Crucigeniella apiculata (Lemm.) Kom.	П.	к.	И.	-	β
C. pulchra (W. et G.S. West) Kom.	П.	к.	И.	Ал.	β
C. rectangularis (Näg.) Kom.	П.	к.	И.	-	β-α
Dactylosphaerium jurisii Hind.	П.	=.	И.	Ал.	α
Desmatractum indutum (Geitl.) Pasch.	П.	к.	И.	-	-
Dicellula planctonica Svir.	П.	к.	И.	Ал.	β
Dictyochlorella globosa (Korsch.) Silva	П.	к.	И.	Ин.	-
D. reniformis (Korsch.) Silva	П.	=.	И.	-	-

Dictyosphaerium anomalum Korsch.
 D. chlorelloides (Naum.) Kom. et Perm.
 D. ehrenbergianum Näg.
 D. pulchellum Wood var. pulchellum
 D. pulchellum var. minutum Defl.
 D. sphagnale Hind.
 D. subsolitarium van Goor
 D. tetrachotomum Printz.
 Didymocystis bicellularis (Chod.) Kom.
 D. incospicua Korsch.
 D. inermis (Fott) Fott
 D. lineata Korsch.
 D. planctonica Korsch.
 Didymogenes palatina Schmidle
 Dimorphococcus lunatus A. Br.
 Diplochlorella lunata (Fott) Fott
 Duceclleria chodatii (Ducel.) Teil.
 Eremosphaera gigas (Arch.) Fott et Kalina
 Eutetramorus planctonicus (Korsch.) Bourr.
 E. polycoccus (Korsch.) Kom.
 Fottarella tetrachlorelloides Buck.
 Franceia armata (Lemm.) Korsch.
 F. echidna (Bohl.) Bourr.
 F. elongata Korsch.
 F. ovalis (France) Lemm.
 Franceia sp.
 Fusola viridis Snow
 Golenkinia brevispina Korsch.
 G. radiata Chod.
 Golenkiniopsis longispina (Korsch.) Korsch.
 G. parvula (Voronich.) Korsch.
 G. solitaria (Korsch.) Korsch.
 Granulocystis pseudocoronata (Kors.) Hind.
 G. verrucosa (Roll) Hind.
 Hyaloraphidium arcuatum Korsch.
 H. contortum Pasch.
 H. rectum Korsch.
 Hydrodictyon reticulatum (L.) Lagerh.
 Keratococcus bicaudatus (A. Br.) Boye-Pet.
 Kirchneriella contorta (Schmidle) Bohl.
 var. contorta
 K. contorta var. elegans (Playf.) Kom.
 K. cornuta Korsch.
 K. diana (Bohl.) Comas var. diana
 K. diana var. major (Korsch.) Comas
 K. irregularis (G.M. Smith)
 Korsch. var. irregularis
 K. irregularis var. spiralis Korsch
 K. lunaris (Kirchn.) Moeb.
 K. obesa (W. West) Schmidle

П, =, И, -, β
 Л, к, И, Ал, -
 П, к, И, -, β
 П, к, Ог, ИИ, β
 Л, к, И, -, -
 П, =, Гб, ИИ, -
 П, к, И, -, -
 П, к, -, -, β-α
 Л, к, И, -, β
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, o-β
 Л, к, И, -, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, α
 П, к, И, ИИ, o-β
 П, к, И, -, -
 П, б, И, ИИ, -
 П, к, И, ИИ, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, ИИ, -
 П, к, Ог, ИИ, -
 П, c-a, И, -, -
 П, к, И, ИИ, β
 Л, к, И, ИИ, -
 П, =, И, -, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, -
 П, =, И, -, -
 Л, =, И, -, -
 Л, к, И, -, -
 Л, =, И, -, -
 Б, к, И, -, β
 О, c-a, -, -, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, -
 П, =, Ог, -, -
 П, ст, -, -, m
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, β
 П, =, И, -, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, β

Kirchneriella obtusa (Korsch.) Kom.
 K. subcapitata Korsch.
 Korschikoviella limnetica (Lemm.) Silva
 Korschpalmella microscopica (Korsch.) Fott
 Lagerheimia balatonica (Scherff. in Kol)
 Hind.
 L. chodatii Bern.
 L. ciliata (Lagerh.) Chod.
 L. citrifomis (Snow) Collins
 L. genevensis (Chod.) Chod.
 L. longiseta (Lemm.) Wille
 L. subsalsa Lemm.
 L. wratislaviensis Schröd.
 Micractinium appendiculatum Korsch.
 M. bornhemense (Conr.) Korsch.
 M. pusillum Fres.
 M. quadrisetum (Lemm.) G.M. Smith
 Monoraphidium arcuatum (Korsch.) Hind.
 M. circinale (Nyg.) Nyg.
 M. contortum (Thur.) Kom.-Legn.
 M. griffithii (Berk.) Kom.-Legn.
 M. irregulare (G.M. Smith) Kom.-Legn.
 M. komarkovae Nyg.
 M. minutum (Näg.) Kom.-Legn.
 M. mirabile (W. et G.S. West) Pankov
 M. pusillum (Printz) Kom.-Legn.
 Nephrocystium agardhianum Näg.
 N. limneticum (G.M. Smith) G.M. Smith
 Oocystidium ovale Korsch.
 Oocystis borgei Snow.
 O. elliptica W. West
 O. lacustris Chod.
 O. marssonii Lemm.
 O. novae-semlicae Wille
 O. parva W. et G.S. West
 O. pusilla Hansg.
 O. solitaria Witttr. in Witttr. et Nordst
 O. submarina Lagerh. var. submarina
 O. submarina var. variabilis Skuja
 Oonephris obesa (W. West) Fott
 O. palustris Kom.
 Paradoxia multiseta Svir.
 P. pelletieri Druart. et Reym.
 Pediastrum angulosum (Ehr.) ex Menegh.
 P. biradiatum Meyen
 P. boryanum (Turp.) Menegh. var. boryanum
 P. boryanum var. cornutum (Racib.) Sulek
 P. boryanum var. longicorne Reinsch
 P. duplex Meyen var. duplex
 P. duplex var. gracillimum W. et G.S. West

П, к, И, -, -
 П, =, Ог, -, -
 Э, к, И, -, -
 Л, =, Гб, ИИ, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, β
 П, к, И, ИИ, -
 П, к, И, -, β
 П, к, Ог, -, -
 П, к, Ог, -, -
 П, к, Ог, -, β
 П, к, Ог, -, -
 П, к, И, -, β
 П, =, И, Ал, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, β
 П, к, И, ИИ, -
 П, к, И, ИИ, -
 П, к, И, Ал, β-α
 П, к, И, -, -
 П, к, И, ИИ, β
 П, к, И, ИИ, o
 П, к, И, -, -
 П, =, Ог, -, -
 П, к, И, -, β
 П, =, Ог, -, -
 П, к, Ог, -, o-β
 П, к, И, -, β
 Л, c-a, И, -, -
 П, к, И, -, β-α
 П, =, Ог, -, o
 П, к, И, Ал, β
 П, к, Гл, -, -
 П, =, -, -, -
 О-Б, к, И, ИИ, -
 Л, =, Гб, ИИ, -
 П, к, Ог, -, -
 П, =, -, -, -
 П, б, И, -, o
 П, к, И, ИИ, β
 П, к, Ог, ИИ, β
 П, к, Ог, ИИ, -
 П, к, И, ИИ, -
 П, к, И, -, β
 П, к, И, -, -

<i>Pediastrum duplex</i> var. <i>reticulatum</i> Lagerh.	П.	к.	Гб.	-	-
<i>P. duplex</i> var. <i>subgranulatum</i> Racib.	П.	к.	И.	-	-
<i>P. integrum</i> Näg.	П.	=	И.	-	-
<i>P. kawraiskyi</i> Schmidle	П.	к.	И.	ИИ.	о-β
<i>P. simplex</i> Meyen	П.	к.	И.	-	о-β
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs	П.	к.	И.	-	β
<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> Korsch.	П.	к.	Гб.	-	-
<i>Podohedra bicaudata</i> Geitl.	Э.	=	-	-	-
<i>Polyedriopsis spinulosa</i> (Schmidle) Schmidle	П.	к.	И.	-	β
<i>Pseudocharacium acuminatum</i> Korsch.	Э.	к.	И.	-	-
<i>Pseudodictyosphaerium fluviatile</i> (Hind.) Hind.	П.	=	И.	-	-
<i>Quadricoccus ellipticus</i> Hortob.	П.	к.	И.	-	-
<i>Quadrigula closteriodes</i> (Bohl.) Printz	П.	к.	И.	ИИ.	о-β
<i>Raphidocelis mucosa</i> (Korsch.) Kom.	П.	=	Ог.	-	-
<i>Rayssiella curvata</i> (Bohl.) Kom.	П.	=	Ог.	-	-
<i>Scenedesmus aculeolatus</i> Reinsch	Л.	к.	И.	ИИ.	β
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	П.	к.	И.	-	β
<i>S. acuminatus</i> var. <i>tetradesmoides</i> G.M. Smith	П.	=	-	-	-
<i>S. acutiformis</i> Schröd.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. acutus</i> Meyen	П.	к.	И.	-	β
<i>S. apiculatus</i> (W. et G.S. West) Chod.	П.	к.	И.	-	-
<i>S. armatus</i> Chod.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. bicaudatus</i> Dedus.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. brasiliensis</i> Bohl.	Л.	к.	Ог.	-	β
<i>S. brevispina</i> (G.M. Smith) Chod.	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. calyptratus</i> Comas	П.	=	Гб.	ИИ.	-
<i>S. caudato-aculeolatus</i> Chod.	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. circumfusus</i> Hortob.	П.	к.	И.	-	-
<i>S. costato-granulatus</i> Skuja	П.	к.	-	-	β
<i>S. costatus</i> Schmidle	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. danubialis</i> Hortob.	П.	=	-	-	-
<i>S. denticulatus</i> Lagerh.	П.	к.	И.	ИИ.	β
<i>S. disciformis</i> (Chod.) Fott et Kom.	П.	к.	И.	ИИ.	β
<i>S. dispar</i> (Bréb.) Rabenh.	Л.	к.	Ог.	ИИ.	β
<i>S. ecornis</i> (Ehr.) Chod.	П.	к.	-	-	β
<i>S. ellipsoideus</i> Chod.	П.	с-а.	И.	-	-
<i>S. exaltatus</i> Hortob.	П.	=	И.	-	-
<i>S. gracilis</i> Matv.	П.	=	Гб.	-	-
<i>S. granulatus</i> (W. et G.S. West)	П.	к.	И.	-	-
<i>f. granulatus</i>					
<i>S. granulatus f. elegans</i> Hortob.	П.	к.	И.	-	-
<i>S. gutwinskii</i> Chod. var. <i>heterospina</i> Bodrock.	П.	=	-	-	-
<i>S. helveticus</i> Chod.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. heterocanthus</i> Guerr.	Л.	сг.	-	-	-
<i>S. hystrix</i> Lagerh.	П.	к.	Ог.	Ал.	β
<i>S. incrassatulus</i> Bohl.	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. intermedius</i> Chod. var. <i>intermedius</i>	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. intermedius</i> var. <i>acaudatus</i> Hortob.	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. intermedius</i> var. <i>balatonicus</i> Hortob.	П.	к.	И.	ИИ.	-

<i>Scenedesmus lefevrii</i> Defl.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. longispina</i> Chod.	П.	к.	Ог.	ИИ.	-
<i>S. magnus</i> Meyen	П.	к.	Ог.	ИИ.	о-β
<i>S. morzinensis</i> Defl.	П.	к.	-	-	-
<i>S. nanus</i> Chod.	П.	к.	И.	ИИ.	о-β
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. obtusus</i> Meyen f. <i>obtusius</i>	П.	к.	И.	ИИ.	β
<i>S. obtusus</i> f. <i>alternans</i> (Reinsch) Comp.	П.	=	-	-	-
<i>S. opoliensis</i> P. Richt var. <i>opoliensis</i>	П.	к.	Ог.	ИИ.	β
<i>S. opoliensis</i> var. <i>acaudatus</i> Hortob.	П.	к.	Ог.	-	-
<i>et Nemeth</i>					
<i>S. opoliensis</i> var. <i>bicaudatus</i> Hortob.	П.	-	-	-	-
<i>S. opoliensis</i> var. <i>carinatus</i> Lemm.	П.	к.	Ог.	-	-
<i>S. ovalternus</i> Chod. var. <i>ovalternus</i>	П.	к.	И.	-	-
<i>S. ovalternus</i> var. <i>graevenitzii</i> (Bern.) Chod.	П.	=	-	-	-
<i>S. parisiensis</i> Chod.	Л.	=	-	-	-
<i>S. peccensis</i> Uherk.	П.	=	И.	-	-
<i>S. praetervisus</i> Chod.	П.	к.	Ог.	-	-
<i>S. protuberans</i> Fritsch	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. pseudodenticulatus</i> Hegew. et Schnepf	Л.	к.	-	-	-
<i>S. pseudogranulatus</i> Masj.	О-П.	=	-	-	-
<i>S. pseudohelveticus</i> Kipj.	П.	=	И.	-	-
<i>S. pseudohystrix</i> Masj.	Л.	=	-	-	-
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb.	Л.	к.	Ог.	ИИ.	β
<i>S. rostrato - spinosus</i> Chod.	П.	=	Ог.	-	β
<i>S. semicristatus</i> Uherk.	П.	=	И.	-	-
<i>S. semipulcher</i> Hortob.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. sempervirens</i> Chod.	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	П.	к.	Ог.	-	β
<i>S. smithii</i> Teil.	Л.	к.	-	-	-
<i>S. soli</i> Hortob.	П.	=	-	-	-
<i>S. sooi</i> Hortob. var. <i>collaris</i> (Hortob.) Hortob.	П.	=	-	-	-
<i>S. spinoso-aculeolatus</i> Chod.	П.	=	И.	-	-
<i>S. spinosus</i> Chod.	П.	к.	И.	-	-
<i>S. striatus</i> Dedus.	П.	=	-	-	-
<i>S. tenuispina</i> Chod.	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. velitaris</i> Kom.	П.	к.	И.	ИИ.	о-β
<i>S. verrucosus</i> Roll	П.	к.	И.	ИИ.	-
<i>S. vesiculosus</i> (Prosk.) Peterfi	П.	=	-	-	-
<i>Schroederia nitzschoides</i> (G.S. West) Korsch	П.	к.	И.	-	-
<i>S. robusta</i> Korsch.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. setigera</i> (Schröd.) Lemm.	П.	к.	И.	-	β
<i>S. spiralis</i> (Printz) Korsch.	П.	к.	И.	-	-
<i>Schroederiella papillata</i> Korsch.	П.	=	И.	-	-
<i>Siderocelis ornata</i> (Fott) Fott	Л.	к.	И.	-	β
<i>Sorastrum spinulosum</i> Näg.	П.	к.	И.	ИИ.	о-β
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korsch.) Bourr.	П.	к.	И.	-	-
<i>S. schroeteri</i> Chod.	П.	к.	И.	-	о
<i>Tetrachlorella alternans</i> (G.M. Smith) Korsch.	П.	к.	И.	-	-

Tetrachlorella incerta Hind.	П.	=,	-,	-	-
T. ornata Korsch.	П.	=,	-,	-	-
Tetrademus cumbricus G.S. West	П.	к.	И.	-	-
var. cumbricus					
T. cumbricus var. apiculatus Korsch.	П.	=,	И.	-	-
T. lunatus Korsch.	П.	=,	И.	-	-
T. wisconsinensis G.M. Smith f. sibirica (Printz) Fott et Kom.	П.	=,	И.	-	-
Tetraedron caudatum (Corda) Hansg.	П.	к.	И.	-	β
T. incus (Teil.) G.M. Smith	П.	к.	И.	Ал.	β
T. limneticum Borge	П.	к.	И.	-	o-β
T. longispinum (Perty) Hansg. sensu Gucunski	Л.	к.	Ог.	-	-
T. minimum (A. Br.) Hansg.	П.	к.	И.	-	β
T. pentaedricum W. et G.S. West	П.	к.	И.	-	-
T. triangulare Korsch.	П.	к.	И.	-	β
Tetrastrum elegans Playf.	П.	к.	И.	-	o-β
T. glabrum (Roll) Ahlstr. et Tiff.	П.	к.	И.	-	β
T. peterfii Hortob.	П.	=,	-	-	-
T. punctatum (Schmidle) Ahlstr. et Tiff.	П.	к.	И.	-	β
T. staurogeniaeforme (Schröd.) Lemm.	П.	к.	И.	-	β
T. triacanthum Korsch.	П.	к.	И.	-	β
Treubaria euryacantha (Schmidle) Korsch.	П.	=,	И.	-	-
T. planctonica (G.M. Smith) Korsch.	П.	к.	И.	-	β
T. schmidlei (Schröd.) Fott	П.	к.	И.	-	β
T. setigera (Arch.) G.M. Smith	П.	к.	И.	-	-
T. triappendiculata Bern.	П.	к.	И.	-	-
Trochiscia aciculifera (Lagerh.) Hansg.	П.	к.	Гб.	ИИ.	o
T. granulata (Reinsh) Hansg.	П.	=,	Ог.	-	o
Westella botryoides (W. West) De-Wild.	П.	к.	И.	-	β
Willea irregularis (Wille) Schmidle	Л.	б.	И.	-	-
<u>Ulothrichales</u>					
Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr.	П.	к.	Ог.	-	-
Chaetophora elegans (Roth) Agardh	Б.	к.	Ог.	-	o-β
Elakatothrix acuta Pasch.	П.	к.	И.	-	β
E. gelatinosa Wille	П.	к.	И.	-	o
E. genevensis (Reverd.) Hind.	Л.	к.	Ог.	ИИ.	β
Gloeotila pelagica (Nyg.) Skuja	П.	=,	И.	-	-
Koliella longiseta (Vischer) Hind.	Л.	к.	И.	ИИ.	β
K. sempervirens (Chod.) Hind.	Л.	к.	И.	-	-
K. spirotaenia (G.S. West) Hind.	П.	=,	Ог.	-	β
K. tatrae (Kol.) Hind. var. bratislavensis Hind.	П.	=,	И.	-	-
Microspora stagnorum (Kütz.) Lagerh.	П-Б.	к.	Ог.	-	-
M. amoena (Kütz.) Rabenh.	Б.	к.	Ог.	-	o
Stigeoclonium tenue (Ag.) Kütz.	Б.	к.	Ог.	-	α
Ulothrix mucosa Thuret	Б.	к.	И.	-	-
U. zonata Kütz.	Б.	б.	И.	-	α

Oedogoniales

Oedogonium sp. sp.

Zygnematales

Mougeotia elegantula Wittrock	П.	к.	И.	-	-
M. scalaris Hass.	Л.	к.	И.	-	β
M. viridis (Kütz.) Wittrock.	Л.	к.	И.	-	o-β
Spirogyra calospora Cl.	Б.	к.	Ог.	-	β
S. inflata (Vauch.) Rabench.	Б.	к.	Ог.	-	-
Spirogyra sp., sp					
Zygnema sp.					
<u>Desmidiiales</u>					
Closterium acerosum (Schränk.) Ehr.	П.	к.	И.	Ал.	α
var. acerosum f. acerosum					
C. acerosum var. angolense W. et G. West	Л.	к.	И.	-	-
C. acerosum f. elongatum (Bréb.) Kossinsk.	П.	к.	И.	-	-
C. aciculare Tuff. West var. aciculare	П.	к.	И.	ИИ.	β
C. aciculare var. subpronum W. et G.S. West	П.	=,	И.	ИИ.	-
C. acutum (Lyngb.) Bréb.	П.	к.	Гб.	ИИ.	м
C. gracile Breb.	П.	к.	Гб.	-	o
C. juncidum Ralfs	П.	к.	Гб.	-	-
C. kuetzingii Bréb.	П.	к.	И.	-	o
C. lanceolatum Kütz.	П.	к.	Гб.	-	-
C. moniliferum (Bory.) Ehr.	П.	к.	И.	-	β
C. parvulum Nag. f. parvulum	П.	к.	И.	ИИ.	β
C. parvulum f. majus W. West	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. peracerosum Gay	П.	к.	Ог.	ИИ.	-
C. pronum Breb.	П.	к.	И.	ИИ.	-
Cosmarium bioculatum Bréb. var. bioculatum Schmidle	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. bioculatum var. depressum (Schaarschm.) Schmidle	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. depressum (Näg.) Lund	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. formosulum Hoff	П.	к.	И.	ИИ.	β
C. impressulum Elfv.	П.	к.	И.	ИИ.	β
C. kjelmanii Wille	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. margaritifera Menegh.	П.	к.	И.	-	-
C. meneghinii Bréb.	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. obtusatum Schmidle	П.	к.	И.	ИИ.	β
C. phaseolus Bréb.	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. pyramidatum Bréb.	П.	=,	И.	ИИ.	-
C. truncatellum Perty	П.	к.	И.	ИИ.	-
C. turpinii Breb. var. turpinii	П.	к.	И.	-	o
C. turpinii var. podolicum Gutw.	П.	к.	Ог.	-	-
C. undulatum Corda var. undulatum	П.	к.	И.	-	-
C. undulatum var. crenulatum (Näg.) Wittr.	П.	к.	Гб.	-	-
Cosmoastrum brebissonii (Arch.) Pal.-Mordv.	П.	к.	И.	ИИ.	-
Desmidium schwartzii Ag.	П.	к.	Гб.	-	o
Desmidium sp.					
Euastrum validum W. et G. West	П.	к.	Гб.	-	-
Hyalotheca dissiliens (Sm.) Bréb.	П.	к.	Гб.	-	o
Pleurotaenium trabecula (Ehr.) Näg.	Л.	к.	И.	-	o
Spondilosium planum (Wolle) W. et G.S. West	П.	б.	И.	ИИ.	β
S. secedens (De Bary) Arch.	Л.	к.	И.	ИИ.	β

<i>Staurostrum arachne</i> Ralfs var. <i>curvatum</i> W. et G.S. West	П,	к,	И,	Ин,	-
<i>S. dejectum</i> Bréb.	П,	к,	Гб,	-	о-β
<i>S. echinulatum</i> Bréb.	П,	к,	И,	-	-
<i>S. gracile</i> Ralfs	П,	к,	И,	Ин,	о-β
<i>S. inflexum</i> Bréb.	П,	к,	И,	Ин,	-
<i>S. paradoxum</i> Meyen var. <i>paradoxum</i>	П,	к,	И,	-	-
<i>S. paradoxum</i> var. <i>parvum</i> West	П,	к,	И,	Ин,	-
<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs) Bourr.	П,	к,	И,	Ин,	-
<i>T. granulata</i> (Roy et Biss.) Bourr.	П,	к,	И,	Ин,	-
<i>T. wallichii</i> (Jacobs.) Bourr.	П,	к,	И,	Ин,	-
<i>Xanthidium antilopeum</i> (Bréb.) Kütz.	П,	к,	И,	-	-

Примечание. Условные обозначения эколого-географической характеристики водорослей: Местообитание: П - планктонный, О - обитатель обрастаний, Б - бентосный, Л - литоральный, Э - эпибионтный. Распространение: к - космополитный, а - альпийский, с-а - северо - альпийский, б - бореальный, ст - субтропический, = - вид малоизученный в биогеографическом отношении. Галобность: Мг - мезогалоб, Ог - олигогалоб, Гб - галофоб, И - индифферент, Гл - галофил. Отношение к рН: Ал - алкалофил + алкалобионт, Ин - индифферент, Ац - ацидофил + ацидобионт. Сапробность: ж - ксеносапробный, о - олигосапробный, м - мезосапробный, β - β - мезосапробный, α - α - мезосапробный, р - полисапробный (для диатомовых в скобках приводятся данные по van Dam et al., 1994).

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	5
Глава 1. Лимнические особенности водохранилища.....	7
Проникновение солнечной радиации и параметры зоны фотосинтеза фитопланктона.....	23
Глава 2. Таксономическое разнообразие фитопланктона.....	35
Эколого-флористическая характеристика фитопланктона.....	35
Массовые и редкие виды диатомовых водорослей (Centrophyceae).....	41
Глава 3. Экология и биология водорослей основных систематических групп и массовых видов.....	51
Популяционный рост водорослей в водоеме.....	51
Отмершие клетки в структуре фитопланктона.....	68
Зоопланктон как фактор формирования структуры фитопланктона.....	79
Глава 4. Сукцессия фитопланктона.....	89
Развитие фитопланктона в 1954-1981 гг.	90
Фитопланктон водохранилища в 1982-1989 гг.	114
Сезонная и многолетняя сукцессия фитопланктона в водохранилище.....	124
Глава 5. Первичная продукция фитопланктона.....	149
Продукцирование органического вещества фитопланктоном глубоководной зоны.....	149
Продукцирование органического вещества фитопланктоном мелководной зоны.....	163
Глава 6. Фотосинтетические пигменты в донных отложениях....	190
Заключение.....	208
Литература.....	213
Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона Рыбинского водохранилища (1953-1995 гг.).....	239

CONTENTS

	Page
Introduction	5
Chapter 1. Limnetic features of the reservoir.....	7
Penetration of solar radiation and parameters of photosynthetic zone.....	23
Chapter 2. Taxonomic diversity of phytoplankton.....	35
Ecological and floristic characteristics of phytoplankton.....	35
Mass and rare species of the diatoms (Centrophyceae).....	41
Chapter 3. Ecology and biology of the main systematic groups and mass species.....	51
Populational growth of algae in the reservoir...	51
Dead cells in phytoplankton structure.....	68
Zooplankton as a factor of phytoplankton structure formation.....	79
Chapter 4. Phytoplankton succession.....	89
Development of phytoplankton in 1954-1981.....	90
The reservoir's phytoplankton in 1982-1989.....	114
Seasonal and long-term succession of phytoplankton in the reservoir.....	124
Chapter 5. Phytoplankton primary production.....	149
Phytoplankton of organic matter by phytoplankton in deep-water zones.....	149
Production of organic matter by phytoplankton in shallow sites.....	163
Chapter 6. Plant pigments in bottom sediments.....	190
Conclusion	208
References	213
Taxonomic composition and ecologo-geographical characteristic of phytoplankton from the Ribinsk reservoir (1953-1995).....	239

ЭКОЛОГИЯ ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Редакторы Г.В.Исакова, О.Л.Носкова

Издательство Самарского научного центра РАН
 Лицензия на издательскую деятельность ЛР № 040910 от 10.08.1998 г.
 Подписано в печать с оригинал-макета 01.12.1999 г.
 Формат 84x108/32 Печать офсетная. Усл.печ.л. 17,2
 Тираж 150 экз. Заказ № 56.
 Отпечатано в Институте экологии Волжского бассейна РАН,
 445003, Самарская обл., г.Тольятти, ул.Комзина, 10