


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА 

Н.М. Минеева

**Растительные
пигменты**
в воде волжских водохранилищ



МОСКВА НАУКА 2004

УДК 574
ББК 28.082
М 62

Ответственный редактор
доктор биологических наук *В.Т. Комов*

Рецензенты:
доктор биологических наук *А.Г. Оханкин*,
доктор биологических наук *В.Я. Костяев*

Минеева Н.М.

Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ / Н.М. Минеева. Отв. ред. В.Т. Комов. – М.: Наука, 2004. – 156 с.: ил. – .

ISBN 5-02-033277-1 (в пер.)

В монографии впервые в отечественной литературе обобщены многолетние данные о составе и содержании фотосинтетических пигментов в каскаде водохранилищ р. Волги. Рассмотрена экологическая роль пигментов; проведен мониторинг в отдельных водохранилищах и каскаде в целом. Проанализированы особенности временной и пространственной динамики фитопланктона водохранилищ, обсуждается возможность оценки трофического статуса крупных искусственных водоемов по содержанию хлорофилла.

Для гидробиологов, лимнологов, альгологов, специалистов в области охраны окружающей среды.

По сети АК

Mineeva N.M.

Plant pigments in the waters of the Volga river reservoirs / N.M. Mineeva; ed by V.T. Komov – Moscow: Nauka, 2004. – 156 p.: ill. – ISBN 5-02-033277-1

This book presents the data on phytoplankton photosynthetic pigments including their composition and content in the Volga river reservoirs. Ecological significance of photosynthetic pigments is considered, retrospective analysis of their concentrations in some reservoirs and the whole cascade is carried out. The features of phytoplankton spatial distribution and temporal dynamics as well as associated biotic factors are discussed. New data on chlorophyll content in different size fractions of phytoplankton are given. Approaches for the assessment of reservoirs trophic state are considered and the trophic state of the Volga river reservoirs is evaluated.

The book is intended for hydrobiologists, limnologists, algologists, specialists in the area of the conservation of nature.

ISBN 5-02-033277-1

© Российская академия наук
и издательство "Наука"
(разработка, оформление), 2004

Введение

Ведущая роль в функционировании пресноводных экосистем принадлежит фитопланктону, за счет фотосинтеза которого в крупных озерах и водохранилищах создается фонд органического вещества, составляющий энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме (Винберг, 1960). К наиболее распространенным показателям, используемым при изучении планктонных альгоценозов, относятся фотосинтетические пигменты.

Предложенный более полувека назад спектрофотометрический метод определения пигментов (Richards, Thompson, 1952) дал начало целому направлению гидробиологических продукционных исследований. Метод изложен в руководствах ЮНЕСКО (Lorenzen, Jeffrey, 1980; SCOR-UNESCO, 1966) и принят в России в качестве Госстандарта (ГОСТ 17.04.02-90, 1990). Благодаря своей простоте и доступности он широко используется уже несколько десятилетий и до настоящего времени остается наиболее распространенным при изучении автотрофного звена водных экосистем. Содержание основного пигмента зеленых растений хлорофилла *a* считается универсальным эколого-физиологическим показателем, который отражает обилие и фотосинтетическую активность альгоценозов. Среди прикладных аспектов гидробиологических исследований актуальной остается оценка экологического состояния водных объектов. Для этих целей также используются пигментные характеристики планктона. Содержание хлорофилла положено в основу шкал, разработанных для оценки трофического статуса водоемов и качества воды.

Приоритет в исследованиях пигментов волжского планктона принадлежит И.Л. Пыриной. В середине 50-х годов XX в. она впервые определила содержание хлорофилла, а вскоре впервые использовала спектрофотометрический метод определения пигментов в воде пресных водоемов страны. Позже на водохранилищах Верхней Волги работали В.А. Елизарова, Л.Е. Сигарева, О.А. Ляшенко, Н.Ю. Метелева. Обширные данные для Куй-

бышевского водохранилища получены В.Н. Паутовой и В.И. Номоконовой. Однако при подробных исследованиях, выполненных на отдельных водоемах, целостная картина для всего каскада водохранилищ отсутствует, и предлагаемые вниманию читателей материалы призваны в определенной степени восполнить этот пробел.

В настоящей работе предпринята попытка обобщить собранные на протяжении более двух десятилетий (с 1976 по 2000 г.) собственные разноплановые данные по составу и содержанию фотосинтетических пигментов в воде волжских водохранилищ – крупных искусственных водоемов, расположенных в различных природно-климатических зонах и различающихся морфометрией, гидрологическим режимом, трофическим статусом. Ряд рассматриваемых в книге вопросов для волжских водохранилищ затрагивается впервые. Это касается анализа различных масштабов временной и пространственной динамики фитопланктона, оценки вклада разных размерных фракций в общее обилие сообщества, вопроса о связи показателей обилия фитопланктона с обеспеченностью биогенным питанием в условиях высокой динамической нестабильности водного столба в больших мелководных перемешиваемых водоемах, к разряду которых относятся волжские водохранилища. В основу всех этих построений положено содержание хлорофилла.

Для анализа и обсуждения материалов использованы данные В.А. Елизаровой, Л.Г. Корневой, В.И. Лазаревой, А.С. Литвинова, С.А. Поддубного, И.Л. Пыриной, С.М. Разгулина, Л.Е. Сигаревой, В.В. Соловьевой, полученные в совместных исследованиях и отраженные в совместных публикациях или любезно представленные авторами. Определение биогенных элементов выполнено А.А. Былинкиной, С.В. Монаковой и И.К. Степановой. В сборе полевых материалов принимали участие Т.П. Зайкина, М.Б. Старченко, М.В. Мутовина, Е.Р. Тимофеева. Материалы последних лет получены благодаря содействию В.И. Козловской, Ю.В. Герасимовой и Ю.В. Слынько. Неоценимую пользу принесли конструктивные замечания В.Я. Костяева и А.Г. Охупкина, взявших на себя труд по рецензированию книги, а также советы Л.И. Ершовой по оформлению рукописи при подготовке ее к печати. Считаю своим приятным долгом выразить всем им самую искреннюю признательность.

Глава 1

Экологическая роль фотосинтетических пигментов

Общие представления

Водоросли относятся к фотосинтезирующим автотрофным организмам, использующим солнечную энергию для создания органических соединений из двуокси углерода и воды, при этом энергия солнечного света превращается в химическую энергию. Общие положения физиологии фотосинтеза изложены в литературных источниках (Рабинович, 1951, 1953; Малер, Кордес, 1970; Кретович, 1971; Ленинджер, 1976; Либерт, 1976; Тарчевский, 1977; Бриттон, 1986; Эдвардс, Уокер, 1986; Водоросли, 1989; Саут, Уиттик, 1990; Hallegraeff, 1977; Prezelin, 1981).

Фотосинтетические реакции в клетках эукариот происходят в высокоспециализированных органеллах – пластидах или хлоропластах, которые состоят из мелких мембранных образований (гран), имеющих слоистую (ламеллярную) структуру. В ламеллах и вокруг них локализованы фотосинтетические пигменты. Мембраны состоят из субединиц или физиологических единиц фотосинтеза, включающих определенное количество молекул хлорофиллов, каротиноидов, а также белки, липиды, цитохромы и некоторые металлы. У синезеленых водорослей, которые относятся к прокариотам, фотосинтезирующие структуры организованы проще: они представляют собой сферические частицы хроматофоры, содержащие пигменты, фосфолипиды и весь набор ферментов, необходимых для фотосинтеза. У представителей этого отдела пигменты организованы в фикобилисомы, которые занимают периферическое положение относительно мембраны тилакоида; у синезеленых велика доля хлорофилла Хл *a*, связанного с фотосистемой I (ФСI), и отсутствуют белки светособирающего комплекса ФСII (Бекасова, 1993; Bald et al., 1996).

Фотосинтез начинается с поглощения квантов света пигментами тилакоидных мембран. Существует три класса фотосинте-

тических пигментов: зеленые – хлорофиллы, желтые – каротиноиды, синие и красные – фикобилины. Все растительные фотосинтезирующие клетки содержат Хл *a*, называемый основным пигментом. Присутствие остальных фотосинтетических пигментов, которые относятся к вспомогательным или дополнительным, специфично для различных систематических групп. Примерно треть общего количества хлорофилла у высших растений и зеленых водорослей составляет Хл *b*; в клетках диатомовых, золотистых, динофитовых, криптофитовых и бурых водорослей содержится Хл *c*. Дополнительные пигменты не участвуют в фотосинтетических реакциях, но им принадлежит роль дополнительных светосборщиков, передающих поглощенную световую энергию хлорофиллу *a*, благодаря чему более полно используется видимый спектр. Эффективность передачи этой энергии для многих каротиноидов не превышает 50%, для фукоксантина, перидинина, а также Хл *b* она может достигать 100%.

Свойства хлорофилла были изучены русскими учеными М.В. Ненцким, К.А. Тимирязевым, М.С. Цветом, структура установлена немецкими исследователями Р. Вильштеттером, Г. Фишером и подтверждена Р. Вудвордом, осуществившим в 1960 г. синтез этого пигмента. Хлорофилл представляет собой сложный эфир двухосновной кислоты, метилового спирта и высокомолекулярного непредельного спирта фитола. Молекула пигмента состоит из порфиринового ядра с атомом магния в центре, связанного с четырьмя пиррольными кольцами; кроме них имеется одно циклопентановое кольцо. Пиррольные кольца расположены в виде макроциклической структуры, в которой четыре центральных атома азота координационно связаны с ионом магния, образуя устойчивый комплекс. Липидные свойства хлорофилла – растворимость в жировых растворителях обусловлены наличием фитола. Расщепление сложноэфирной связи между карбоксильной группой и фитольным остатком происходит под действием фермента хлорофиллазы. При удалении фитольной цепи образуется хлорофиллид *a* – промежуточное соединение биосинтеза хлорофилла. Порфириновое ядро отвечает за адсорбционные свойства хлорофиллов, фитольная цепь Хл *a* и Хл *b* обеспечивает включение этих пигментов в тилакоидную мембрану. Хл *c* не содержит фитольной группы, в результате чего его молекулы обладают меньшими размерами и более гидрофильны по сравнению с Хл *a* или Хл *b*.

Состав каротиноидов многообразен (в общей сложности в природных системах идентифицировано около 500 желтых пигментов) и также специфичен. Эти пигменты образуются *de novo* только у растений и фотосинтезирующих бактерий. Животные

Таблица 1. Состав основных желтых пигментов водорослей и максимумы поглощения света ($\lambda_{\text{МАКС}}$, нм) ацетоновым экстрактом (по: Hallegraeff, 1977)

Отдел водорослей	Состав каротиноидов, в скобках $\lambda_{\text{МАКС}}$
Синезеленые	ε-каротин (450, 476), эхинеон, миксоксантофилл (475, 508), кетокаротиноиды (455), осциллаксантин
Диатомовые	ε-каротин, диадиноксантин (447, 476), диатоксантин (450, 480), фукоксантин (449, 480)
Зеленые	α-, β-, γ- каротины, лютеин (448, 477), виолаксантин, неоксантин, криптоксантин, зеаксантин
Золотистые	каротин, диадиноксантин, диатоксантин, фукоксантин
Эвгленовые	каротин, лютеин, виолаксантин, неоксантин
Динофитовые, криптофитовые	каротин, диадиноксантин, перидинин (465), фукоксантин

приобретают каротиноидную пигментацию при потреблении пищи, изменяя структуру пигментов за счет их окисления пищеварительными ферментами. Растительные каротиноиды выполняют светособирающую, светозащитную и стабилизирующую функции, предохраняя хлорофилл от фотоокисления. Содержание желтых пигментов у большинства водорослей возрастает при ярком свете, создавая “защитный экран” или эффективный химический “гаситель” в фотоокислительных реакциях.

Каротиноиды подразделяются на относящиеся к углеводам каротины и продукты их окисления, включающие молекулы кислорода, ксантофиллы. Все они в основном поглощают свет в синей области спектра, при этом максимумы поглощения разных пигментов не совпадают. Основные желтые пигменты водорослей различных отделов приведены в таблице 1, в скобках указаны длины волн, соответствующие максимумам поглощения некоторых из них. У синезеленых, красных и криптофитовых водорослей найдены синие пигменты фикоцианины, красные фикоэритрины и пурпурные аллофикоцианины, относящиеся к билипротеинам и состоящие из белка и простетической группы. Все три типа билипротеинов присутствуют у большинства представителей названных отделов; у первых преобладают фикоцианины, у вторых фикоэритрины. Простетические группы этих пигментов прочно связаны с белком, что обуславливает хорошую растворимость фикобилинпротеидов в воде. Фикобилины поглощают световую энергию в широкой полосе зеленой и желтой областей спектра и с небольшими потерями передают ее хлорофиллу. Различные спектральные типы билипротеинов имеют таксоно-

мическую принадлежность, поэтому к их названию добавляют латинскую букву *C*, *R* или *B* от названия соответствующего отдела водорослей – *Cyanophyceae*, *Rhodophyceae*, *Bangiophyceae* (подкласс красных водорослей).

Пигменты фотосинтеза в хлоропластах растений организованы в два функциональные ансамбля, называемые фотосистемами (ФС) I и II, каждая из которых сопряжена с определенной цепью переноса электронов. Светособирающие комплексы фотосистем представляют собой надсемейство хлорофилл-связывающих белков, которые входят в состав мембран тилакоидов у всех фотосинтезирующих эукариот (Durnford et al., 1999, Grabowski et al., 2001). Обе пигментные системы участвуют во втором этапе фотосинтеза, в результате которого осуществляется перенос водорода, образующегося при фотолизе воды, на промежуточные продукты, возникающие в процессе превращения CO₂ в углеводы. Адсорбционные полосы Хл *a* в интактной клетке формируются несколькими типами хлорофилл-белкового комплекса, максимумы поглощения которых немного смещены. *In vivo* существует, по крайней мере, четыре спектральные формы Хл *a* с различными фотохимическими функциями и низкотемпературными (при 77 °К) максимумами поглощения при 662, 670, 677 и 684 нм. Существование разных спектральных форм Хл *b* и Хл *c* не выявлено. Молекулы Хл *a* в двух пигментных системах по-разному связаны друг с другом и другими соединениями. Формы с максимумами поглощения более 680 нм (так называемый P700-хлорофилл-белковый комплекс) относятся к ФС I. Этот комплекс обязателен для осуществления фотосинтетических реакций и присутствует у всех фотосинтезирующих организмов. Реакционный центр ФС II содержит специфическую форму Хл *a* (P680), поглощающую при 680 нм.

Оптические свойства хлорофилла в ацетоновом экстракте изменяются по сравнению с его нативной формой. Эти изменения связаны с нарушением целостности хлорофилл-белково-липидного комплекса тилакоидов. Отделенный от хлоропласта и протеина мембран при экстрагировании Хл *a* характеризуется двумя максимумами поглощения, расположенными в красной и синей областях спектра около 663–665 и 430 нм. У дополнительных хлорофиллов пики несколько смещены в адсорбционном окне: у Хл *b* они соответствуют длинам волн 643 и 435 нм, у Хл *c* – 630 нм.

Состав фотосинтетических пигментов зависит от систематической принадлежности водорослей. Одну из первых схем филогенетических связей между отделами водорослей не только по морфологическим, но и физиологическим критериям, основан-

Таблица 2. Состав пигментов у основных групп водорослей (по: Гаевский, 2003)

Отделы водорослей*	Состав пигментов
Зеленые, харовые, эвгленовые	Хл <i>a/b</i>
Желтозеленые, рафидофитовые	Хл <i>a/c</i>
Диатомовые, динофитовые, золотистые, бурые	Хл <i>a/c</i> + фукоксантин
Криптофитовые	Хл <i>a/c</i> + фикобилины
Красные	Хл <i>a/d</i> + фикобилины
Синезеленые	Хл <i>a</i> + фикобилины

* – по: Водоросли, 1989.

ным на различиях пигментного состава, приводит Т.В. Седова (1977), выделяя прокариоты (синезеленые и динофитовые) и основной ствол, включающий все остальные отделы. Дальнейший анализ качественного состава фотосинтетических пигментов, который, в частности, приведен в монографии Г.К. Барашкова (1972), позволяет учесть тип светособирающего хлорофилл-белкового комплекса и участие в функции светосбора билипротеинов. Три большие группы водорослей включают: *Chlorophyta* и *Euglenophyta* (Хл *a/b*); *Bacillariophyta*, *Phaeophyta*, *Dinophyta* и *Chrysophyta* (фукоксантин – Хл *a/c*); *Cyanophyta*, *Cryptophyta*, *Rhodophyta* (фикобилинпротеины) (Durnford et al., 1999). Н.А. Гаевский (2003) выделяет четыре типа хлорофилл-белковых комплексов, содержащих соответственно Хл *a*, Хл *a/b*, Хл *a/c* и Хл *a/d*, подразделяя их на шесть групп в зависимости от присутствия фукоксантина или фикобилинов (табл. 2).

Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона

Содержание хлорофилла позволяет выражать биомассу водорослей в единицах важнейшего компонента растительной клетки и широко используется для оценки обилия фитопланктона. Неоспоримое преимущество “хлорофильного” метода определения биомассы заключается в его простоте, экспрессности и более высокой (по сравнению с микроскопическим учетом водорослей) воспроизводимости результатов.

Соотношение между содержанием хлорофилла и биомассой фитопланктона подробно обсуждается либо так или иначе затрагивается в ряде публикаций (Пырина, 1966; Елизарова, 1970, 1973, 1974; 1983, 1993; Михеева, 1970; Винберг и др., 1971; Пырина и др., 1973; Михеева, Бусько, 1975; Трифонова, 1976; 1979, 1990; Бульон, 1983; Измествева, Паутова, 1983; Курейшевич, 1983; Трифонова,

Таблица 3. Содержание хлорофилла в единице сырой биомассы (Хл/Б, %)

Показатели	Пределы	Среднее	Коэффициент вариации, %
Минимальные	0.02–1.90	0.30±0.06	120
Максимальные	0.12–9.70	1.74±0.31	137
Средние	0.10–3.20	0.53±0.08	96

Десортова, 1983; Авинская, 1985; Щур, 1986; Ермолаев, 1989; Измestьева, 1989; Курейшевич, Пахомова, 1989; Паутова, Номоконова, 1989; Озеро Убинское..., 1994; Antia et al., 1963; Talling, 1965, 1966; Ahlgren, 1970; Shindler, Holmgren, 1971; Berman, Pollinger, 1974; Javornicky, 1974; Vollenweider et al., 1974; Keskitalo, 1977; Nicholls, Dillon, 1978; Tolstoy, 1979; Desortova, 1981; Hunter, Laws, 1981; Moustaka-Gouni, 1989; Voros, Padisak, 1991; Kalchev et al., 1996 и мн. др.). Все авторы указывают на то, что удельное содержание хлорофилла в единице биомассы (Хл/Б) колеблется в широких пределах, которые и приводятся в таблице 3 по материалам этих работ. Судя по коэффициентам вариации, наиболее изменчивы предельные значения Хл/Б, более устойчивы – средние.

На основе анализа литературных данных Нихоллс и Диллон (Nicholls, Dillon, 1978) полагают, что выделить водоемы с низким или высоким отношением Хл/Б невозможно, т.к. на этот показатель оказывают влияние многие факторы. Это состав альгоценозов, величина биомассы, физиологическое состояние популяций, обеспеченность водорослей минеральным питанием, световой режим, сезон года, время суток, температурные условия. По-видимому, содержание хлорофилла в клетках водорослей определяется всем комплексом лимнических условий, так как влияние большинства названных факторов в природе неотделимо друг от друга.

Зависимость Хл/Б от содержания биогенов (Трифенова, 1976; Steele, 1962; Steele, Baird, 1965; Ahlgren, 1970) предполагает изменение этого показателя в водах разной трофии. Такая тенденция, отмечается, в частности, для озер Карельского перешейка (Трифенова, Десортова, 1983) и подтверждается при осреднении данных, приведенных в процитированных выше литературных источниках (табл. 4). Отношение Хл/Б становится выше в мезотрофных водоемах по сравнению с олиготрофными и в высоко эвтрофных по сравнению с эвтрофными при отсутствии достоверных различий между мезотрофными и эвтрофными. Все это четко прослеживается и для предельных, и для средних зна-

Таблица 4. Содержание хлорофилла в единице сырой биомассы (Хл/Б) водоемов различного трофического типа (в скобках коэффициент вариации, %)

Трофический тип водоемов	Хл/Б, %		
	Минимальное	Максимальное	Среднее
Олиготрофные	0.11±0.01 (68)	0.46±0.04 (54)	0.18±0.01 (10)
Мезотрофные	0.15±0.02 (59)	1.06±0.12 (65)	0.40±0.03 (48)
Эвтрофные	0.14±0.01 (59)	1.04±0.14 (75)	0.39±0.04 (61)
Высоко эвтрофные	0.23±0.03 (73)	2.51±0.55 (126)	1.03±0.18 (99)

чений Хл/Б. Увеличение Хл/Б сопровождается ростом его варибельности, о чем свидетельствуют коэффициенты вариации средних, достигающие максимума в высоко эвтрофных водах. Сходные средние показатели для олиготрофных и мезотрофных водоемов приведены Г.Г. Винбергом (1960).

Самые противоречивые мнения существуют о зависимости отношения Хл/Б от состава фитопланктона. Различия этого показателя у водорослей разных отделов хорошо прослеживаются на культурах (Пырина, Елизарова, 1971; Tolstoy, 1979): минимальная величина Хл/Б (0.37–0.62%) получена для синезеленых водорослей, более высокая (0.43–0.81%) для диатомей, максимальная (1–2%) для зеленых. В природных сообществах это выражено нечетко, однако чаще всего увеличение Хл/Б также отмечается при высоком относительном обилии зеленых водорослей (Елизарова, 1974; Курейшевич, 1983; Курейшевич, Пахомова, 1989). В упоминаемом выше обзоре (Nicholls, Dillon, 1978) сделано заключение, что в водоемах умеренной зоны состав альгоценозов не оказывает существенного влияния на показатель Хл/Б, по крайней мере, при доминировании представителей основных отделов водорослей – диатомовых, синезеленых, динофитовых и криптофитовых. Это подтверждается многими исследованиями (Елизарова, 1974; Трифенова, 1976, 1979; Курейшевич, 1983; Talling, 1966; Ahlgren, 1970; Desortova, 1981). Если же такая зависимость и существует, то ее эффект перекрывается влиянием более сильных факторов (Трифенова, Десортова, 1983). Свой отпечаток может накладывать разнообразие абиотических условий, формирующих среду обитания гидробионтов в водоемах разного типа и разных природно-климатических зон, а также известный “парадокс планктона” (Hutchinson, 1961), который проявляется в одновременном сосуществовании в сообществах большого числа видов.

Хлорофилл как показатель фотосинтетической и дыхательной активности фитопланктона

Интерес к продукционной способности фитопланктона связан с использованием расчетного метода определения первичной продукции. Удельную фотосинтетическую активность хлорофилла или ассимиляционное число (АЧ) Вильштеттер и Штоль (Willstatter, Stoll, 1918, цит. по Возняк, Кобленц-Мишке, 1987) изначально определили как максимальное количество двуокиси углерода, восстановленного в единицу времени на единицу количества хлорофилла при оптимальных световых условиях. В практику гидробиологических исследований ассимиляционные числа были введены в 1941 г. Маннингом и Джеди. В современной продукционной гидробиологии все чаще оперируют величинами АЧ, полученными при различных условиях среды, времени экспозиции, а также физиологическом состоянии и составе фитопланктона, что придает им экологический смысл (Винберг, 1960; Ковалевская, 1979; Ведерников, 1982). Ассимиляционную активность хлорофилла обычно рассматривают в работах по первичной продукции, связывая с АЧ закономерности подводного фотосинтеза (Harris, 1978; Harris et al., 1980; Westlake et al., 1980). Специальных исследований, посвященных АЧ, немного (Пырина, 1967; Ковалевская, 1970, 1979; Михеева, 1970, 1977; Ведерников, 1976, 1978, 1981, 1982; Сигарева, 1984; Кожова, Паутова, 1985; Возняк, Кобленц-Мишке, 1987; Гольд и др., 1996; Финенко и др., 2002). Вопрос о связи фотосинтеза с содержанием хлорофилла так или иначе затрагивается в работах И.Л. Пыриной с соавторами (1981); Н.М. Минеевой (1982, 1990а, б, 1993), Л.Е. Сигаревой и Н.М. Минеевой (1985), в которых обсуждается влияние сезонного и температурного фактора, обилия водорослей, трофии водоема на АЧ.

С помощью соотношения интенсивности аэробной деструкции и содержания хлорофилла (R_0/X_{cl}) можно оценить дыхательную активность планктона (Anderssen, 1978; Jewson, 1976). Этот показатель назван респираторным числом (Сиротский, Медведева, 1996). Такой подход дает ориентировочные представления о дыхательном потенциале сообщества, в котором гетеротрофной активностью обладают не только бактерии, но и водоросли (Гольд и др., 1993; Ильяш, 1998, 2002; Ganf, 1980).

Глава 2

Организация исследований

Материал и методы анализа

В основу работы положены материалы, полученные во время комплексных экспедиций ИБВВ РАН по водохранилищам р. Волги (рис. 1) в период с 1976 по 2001 гг. Съемки всего каскада выполнены в 1989–1991 гг., наблюдения на Ивановском, Угличском и Горьковском водохранилищах проводили в 90-е гг. XX в., на Рыбинском водохранилище – в течение всего периода исследований, на Шекснинском – в 1976–1977, 1994–1995 гг.

Пробы воды отбирали с борта судна: на русловых станциях пластмассовым батометром Элгморка (длиной 1 м, объемом около 4 л), на мелководных станциях пластмассовым ведром. Для определения пигментов фитопланктон концентрировали на мембранных фильтрах (Мытищинские № 6) с предварительно нанесенной подложкой из стеклянного порошка и мела. Фильтры высушивали в темноте при комнатной температуре и хранили не более месяца в герметичном контейнере в бытовом холодильнике. Определение пигментов проводили в смешанном 90% ацетоновом экстракте (SCOR–UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980). Концентрации хлорофиллов a , b , c , ($X_{cl} a$, b , c) рассчитывали по уравнениям, приведенным в руководстве ЮНЕСКО и модифицированным Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975); уравнения для расчета концентрации феопигментов и “чистого” $X_{cl} a$ приведены в работе Лоренцена (Lorenzen, 1967), для расчета каротиноидов – в работе Парсонса и Стрикленда (Parsons, Strickland, 1963). Кроме этого, вычисляли относительное содержание феопигментов (% от суммы с “чистым” $X_{cl} a$), а также соотношение каротиноидов и $X_{cl} a$, выраженное через отношение их концентраций (K/X_{cl}) или оптических плотностей ацетонового экстракта в соответствующих максимумах поглощения (E_{480}/E_{664}) (Watson, Osborne, 1979).

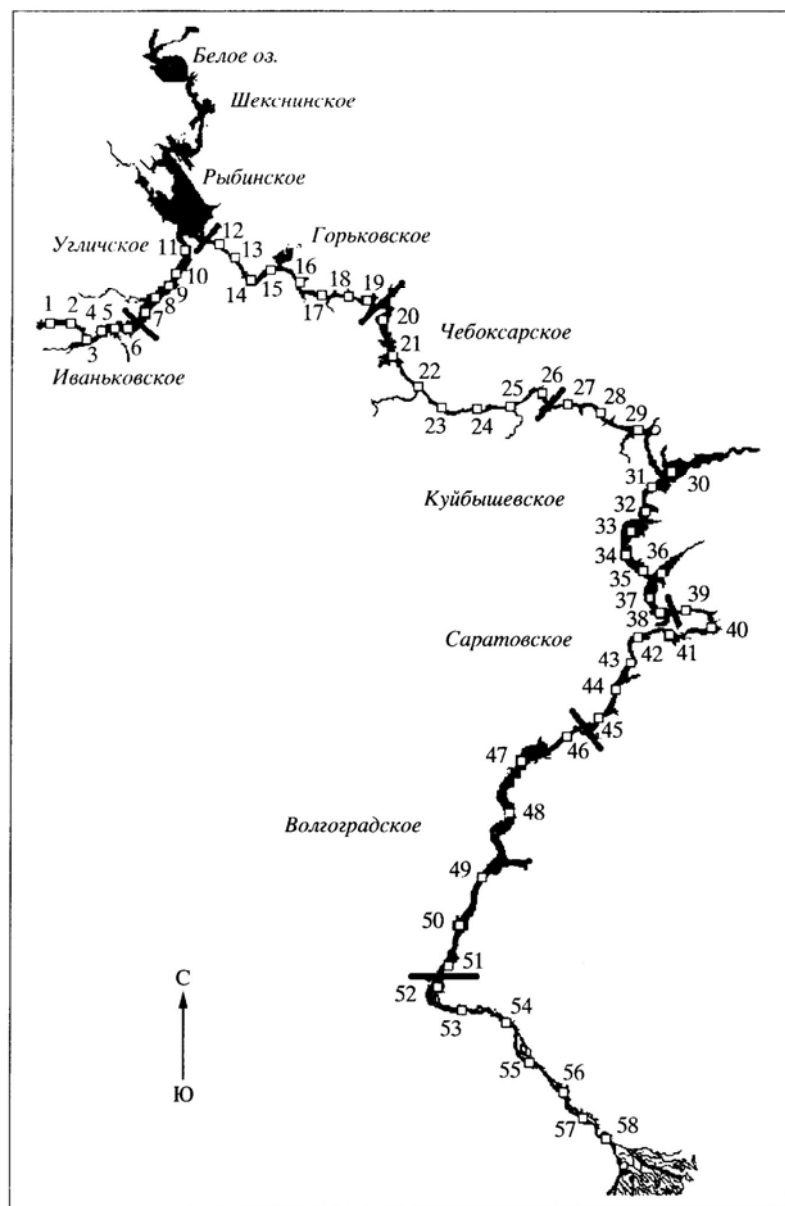


Рис. 1. Карта-схема водохранилищ волжского каскада: цифры – номера станций

При определении хлорофилла в разных размерных фракциях фитопланктона (Средняя и Нижняя Волга в августе 1990 г., Волжский плес Рыбинского водохранилища в апреле–октябре 1993 г. и июне–августе 1997 г.) использовали метод дробной фильтрации, для оценки вклада фракций в общее обилие альгоценозов измеряли флуоресценцию хлорофилла в исходной и затем в фильтрованной воде непосредственно после отбора проб из водоема. Использование наряду со стандартным спектрофотометрическим методом более оперативного и высокочувствительного флуоресцентного открывает дополнительные возможности исследования продуктивности альгоценозов, одна из которых – определение малых количеств хлорофилла в воде без концентрирования проб и экстрагирования пигментов. Флуоресценцию измеряли с помощью флуориметра Квант-7 в красной области спектра ($\lambda = 680$ нм) при возбуждении синим светом ($\lambda = 430$ нм) (Шавыкин, 1983; Шавыкин, Рыжов, 1989; Методические рекомендации..., 1990). Использовали также флуориметр Фл-300 и модификацию флуоресцентного метода, разработанную в Красноярском государственном университете (Гольд и др., 1984, 1986; Гаевский и др., 1993). Флуоресценцию измеряли в красной области спектра ($\lambda = 680$ нм) при возбуждении хлорофилла светом ($\lambda = 400, 515$ и 540 нм) у представителей основных систематических групп фитопланктона (диатомовые, синезеленые и зеленые водоросли). Концентрацию хлорофилла рассчитывали на персональном компьютере по программе, составленной авторами метода (Гольд и др., 1986). Во всех случаях содержание хлорофилла в некотором количестве проб исходной воды параллельно анализировали стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966). Результаты двух методов показали хорошую сходимость; в обоих случаях линии регрессии проходят через начало координат (рис. 2).

При выделении размерных фракций фитопланктона Рыбинского водохранилища в 1997 г. использовали мельничный газ № 76 с размером ячеи 64 мкм, через который пропускали 1 л природной воды. Затем содержимое стаканчика доводили до прежнего (1 л) объема водопроводной водой, а небольшое количество фильтрата пропускали через мембранный фильтр с порами 3–5 мкм. Таким образом выделяли сетной планктон, а также фракции, близкие по размерам к наннопланктону и ультрапланктону, включающему мелкоклеточный пикопланктон. В 1990 и 1993 гг. для фильтрации использовали только мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 и 0.9 мкм, отделяя микро- и наннопланктон от ультра- и пикопланктона. Небольшой объем кюветы не требовал большого количества

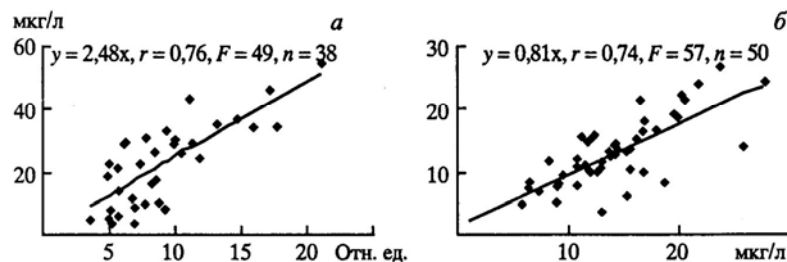


Рис. 2. Соотношение между концентрациями Хл *a* в Рыбинском водохранилище по определениям стандартным спектрофотометрическим и флуоресцентным методами:

a – флуориметр “Квант”, IV–X 1993 г.; *б* – флуориметр ФЛ-300 VI–VIII 1997 г.; по оси ординат концентрации, определенные спектрофотометрически, по оси абсцисс то же – флуориметрически

ва фильтрованной воды, что позволило проводить фильтрацию “самотеком”, без использования вакуумного компрессора, и не травмировать клетки водорослей.

Несмотря на то, что метод фильтрации обладает рядом недостатков (Михеева, 1989), а дробная фильтрация дает довольно условное разделение фитопланктона (Микаэлян, Ведерников, 1989), этот метод остается одним из наиболее распространенных и доступных в такого рода исследованиях (Измествьева и др., 1994; Uehlinger, Bloesch, 1989; Fahnenstiel et al., 1994; Takamura, Nojiri, 1994).

При обработке данных использовали стандартные программные пакеты для персонального компьютера: Statgrafics, Excel, QPRO, Table Curve. Их сочетание позволяет реализовать стандартный статистический, регрессионный и многомерный анализ (Лакин, 1968; Андрукович, 1973; Закс, 1976), восстанавливать отдельные пропуски в больших рядах данных с помощью методики полиномиальной аппроксимации, осуществлять процедуру полиномиального сглаживания при регрессионном анализе больших рядов. Оценивая тесноту связи между переменными с помощью коэффициента детерминации R^2 , связь считали слабой при $R^2 < 0.10$, умеренной при $R^2 = 0.10–0.50$ и сильной при $R^2 > 0.50$, что соответствует величинам обычных коэффициентов парной корреляции $r < 0.3$, $0.3–0.7$ и > 0.7 , приводимым как пограничные для указанных категорий тесноты связи между двумя переменными (Лакин, 1968). Для характеристики математических зависимостей между переменными использованы регрессионные уравнения, коэффициенты в которых значимы по критерию Стьюдента ($t_{0.05} \geq 1.96$).

Характеристика района исследований

Водохранилищами называют искусственные внутренние водоемы с замедленным водообменом, биологический режим которых зависит от водного стока реки и от большого числа абиотических факторов, прямо или косвенно связанных с зарегулированием (Кожова, Ербаева, 1992; Эдельштейн, 1998). С точки зрения потока энергии и ее качества (Одум, 1986а, б) эти водные объекты соединяют признаки природной движимой Солнцем, а также субсидируемой системы. В качестве энергетических субсидий выступают как природные, так и антропогенные факторы, разделить которые довольно сложно, поскольку и динамические явления (энергия волн, течений, циркуляционных вихрей и т.д.), и аллохтонные поступления в виде органического вещества и биогенных элементов имеют смешанное происхождение. Дополнительное поступление биогенов и гидродинамическая активность создают специфические условия для существования биологических сообществ этих водоемов.

Гидростроительство, начатое в 30-е годы XX в., превратило крупнейшую реку Европы Волгу в суперсистему, состоящую из девяти водохранилищ, восемь из которых образуют каскад. Сама система включает также Шекснинскую ветвь и каскад из трех водохранилищ на р. Каме. Подробная характеристика волжских водохранилищ приводится в соответствующих литературных источниках (Буторин, 1969; Рыбинское водохранилище..., 1972; Гидрометеорологический режим..., 1975, 1978; Волга и..., 1978; Ивановское водохранилище..., 1978, 2000; Буторин и др., 1982; Куйбышевское водохранилище..., 1983; Государственный водный..., 1986; Литвинов, 2000; Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002).

Бассейн р. Волги и ее притоков расположен в основном в средней части Русской равнины. Площадь бассейна составляет 1360 тыс. км², с севера на юг он простирается от 61°55' (исток р. Вишерка) до 45°35' (дельта р. Волги) с.ш., с запада на восток от 32°05' до 60°22' в.д. В пределах Русской равнины четко выражена широтная зональность с переходом от лесной зоны с подзонами южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов через зону лесостепей, степей к полупустыни и пустыни в дельте. Бассейн реки относится к умеренному климатическому поясу, однако с удалением от Атлантики континентальность климата возрастает. В соответствии с районированием климатических областей и подобластей (Алисов, 1956), Ивановское и Угличское водохранилища расположены в юго-западной подоблас-

ти атлантико-континентальной лесной области, Шекснинское, Рыбинское и Горьковское – в ее северо-западной подобласти, Чебоксарское, Куйбышевское и Саратовское – в ее юго-восточной подобласти, а Волгоградское – в восточной подобласти атлантико-континентальной степной области. Главные различия климатических областей определяются особенностями радиационного режима, преобладающими типами атмосферной циркуляции, а также степенью увлажненности, показатель которой отражает соотношение количества осадков и испаряемости. Основная часть водосбора Волги находится в зоне достаточной (а на севере – избыточной) увлажненности, лишь в юго-восточной части имеет место недостаток влаги.

Протяженность р. Волги составляет 3530 км, в пределах ее водосбора насчитывается около 151 тыс. рек и речек длиной более 10 км, 2600 из них являются ее непосредственными притоками. Основная роль в водном питании рек волжского бассейна принадлежит снеговому покрову (53%), грунтовым водам (30%) и дождевым осадкам (17%). До зарегулирования средний многолетний сток (1896–1936 гг.) р. Волги у г. Твери составлял 5.7 км³ при среднем многолетнем расходе 182 м³/с. После зарегулирования средний многолетний расход у г. Волгограда составляет 241 м³/с.

Волгу подразделяют на три основные части: граница Верхней Волги определяется местом впадения р. Шексны. Этот участок включает Верхневолжское водохранилище и незарегулированную часть общей протяженностью около 450 км, а также Ивановское, Угличское и Рыбинское водохранилища. Средняя Волга, к которой относятся Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища, ограничена плотиной Волжской ГЭС, Нижняя Волга (Саратовское и Волгоградское водохранилища) – плотиной Волгоградской ГЭС. Участок длиной 450 км от плотины до устья называется Волго-Ахтубинской поймой. Вместе с разветвленной дельтой он считается самостоятельной физико-географической провинцией со своеобразными природными условиями. Все водохранилища каскада относятся к равнинным. Их основные морфометрические характеристики приведены в таблице 5.

Первое звено Волжского каскада – **Ивановское водохранилище**, заполненное в 1937 г., расположено в подзоне хвойно-широколиственных лесов лесной зоны. Его берега низкие, лишь в немногих местах умеренно возвышенные. Зеркало водохранилища имеет расчлененную лопастную форму. Водохранилище разделено на три плеса: Волжский, расположенный от зоны выкли-

Таблица 5. Основные морфометрические характеристики водохранилищ и показатели условного водообмена (по: Авакян, Широков, 1990; Литвинов, 2000; Экологические проблемы..., 2001)

Водохранилище	V, км³		S,	L,	D,	H, м		K _{вод} год ⁻¹
	Полный	Полезный	км²	км	км	Средняя	Максимальная	
Шекснинское	6.50	1.85	1669	167	45	3.9	17.0	0.80
Верхняя Волга								
Ивановское	1.12	0.81	327	120	8.0	3.4	19.0	10.6
Угличское	1.24	0.81	249	143	5.0	5.0	23.2	10.1
Рыбинское	25.42	16.67	4550	250	26.0	5.6	30.4	1.9
Средняя Волга								
Горьковское	8.70	3.9	1591	430	15.0	5.5	21.0	6.1
Чебоксарское*	12.60	5.4	1270	341	10.0	4.7	21.0	20.9
Куйбышевское	57.30	33.90	6150	510	27.0	9.3	41.0	4.2
Нижняя Волга								
Саратовское	12.87	1.75	1831	312	20.0	7.0	31.0	19.1
Волгоградское	31.45	8.25	3117	540	17.0	10.0	41.0	8.0

Примечание. V – объем, S – площадь, L – длина, D – максимальная ширина, H – глубина, K_{вод} – коэффициент условного водообмена; * – проектные данные.

нивания подпора до устья р. Созь, приплотинный Ивановский и Шошонский в пойме рек Шоши и Ламы.

Угличское водохранилище, созданное в 1939–1943 гг., имеет типично долинную удлинённую форму со слабо развитой береговой линией. Берега низкие или умеренно возвышенные. Большая часть водохранилища лежит в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, а северный участок доходит до границы с подзоной южной тайги. По морфометрическим характеристикам и особенностям гидрологического режима в водохранилище выделяют три участка (Ефимова, 1975): верхний от Ивановского гидроузла до устья р. Медведица – наиболее узкий, принимающий воды Ивановского водохранилища и р. Дубны; средний от устья р. Медведица до с. Прилуки – принимающий воды рек Медведица и Нерль; нижний от с. Прилуки до Угличского гидроузла – наиболее глубокий.

Рыбинское водохранилище, заполнение которого длилось с 1940 по 1949 гг., расположено в подзоне южной тайги в обширной Молого-Шекснинской низине. Водохранилище имеет сложную конфигурацию с озеровидным Главным плесом в центре и

обособленными речными отрогами (Волжский, Моложский, Шекснинский плесы) по периферии. В плесах, кроме расширений, имеются заливы, протоки, русловые участки притоков вплоть до границ выклинивания их подпора. При создании водохранилища были затоплены не только русла рек, но и поймы, надпойменные террасы, а также обширное междуречье Мологи и Шексны. В водохранилище впадает 64 реки, в том числе Молога, Шексна, Суда, Ухра, Согожа, дающие более половины общего притока.

К северу расположено образованное в 1963 г. и сообщающееся с Рыбинским **Шекснинское водохранилище**, которое не относится непосредственно к каскаду и составляет шекснинскую ветвь системы. Водохранилище входит в состав Волго-Балтийского водного пути; протекающая по водоразделу р. Вытегра соединяет его с бассейном Балтийского моря. Водосбор водохранилища расположен в пределах средней тайги, где преобладают хвойные леса с незначительной примесью широколиственных пород. В пределах водохранилища выделяют три морфометрически разнородных участка: речная часть от плотины до бывшего истока р. Шексны (с. Крохино), Белое озеро, а также расположенный к северу еще один речной участок – Ковжинский, включающий водораздельный канал до Пахомовского гидроузла. В водохранилище впадает более 40 рек, самые крупные из которых – Шола и Кема – дают около половины всего притока.

Горьковское водохранилище – четвертое в каскаде, заполненное в 1955–1957 гг., расположено в подзоне южной тайги. Зеркало водохранилища имеет сложную конфигурацию, его отдельные части носят черты водоемов разного типа. В верхнем участке между городами Рыбинск и Ярославль затоплена только пойма и первая надпойменная терраса, в среднем затоплена обширная низина, называемая Костромским расширением, ниже г. Юрьеvec начинается расширенная озеровидная часть водохранилища, низовья больших притоков, рек Унжа и Немда подтоплены и превращены в заливы-эстуарии.

Самое молодое **Чебоксарское водохранилище** расположено на границе двух подзон лесной зоны: левый берег – в подзоне южной тайги, правый – в подзоне смешанных хвойных и широколиственных лесов. Его создание было начато в 1981 г., однако уровень так и не доведен до проектной отметки. Водохранилище делится на верхнюю часть (до впадения р. Оки), среднюю (от р. Оки до р. Суры) и нижнюю (до плотины Чебоксарской ГЭС). В верхней части Волга пересекает Балахнинскую низменность, оба берега здесь низкие, вода по своему генезису близка к воде Горьков-

ского водохранилища. Для средней и нижней частей характерна асимметрия берегов (правый высокий, левый пологий и низкий). Правобережье сильно распаханно, левобережье сохранило луговые и лесные ландшафты. На этом участке в р. Волгу впадает 28 рек, крупнейшие из которых Ока, Сура, Ветлуга и Керженец.

Куйбышевское водохранилище, созданное в 1955–1957 гг., по площади занимает второе место в мире среди водохранилищ, образованных в речных долинах. Выше Казани оно располагается в подзоне хвойно-широколиственных лесов, южнее – в зоне лесостепи. Водохранилище имеет сложную конфигурацию, расширенные участки шириной 15–20 км чередуются с узкими проливами. Согласно районированию, предложенному Н.А. Дзюбаном (1960), оно подразделяется на восемь плесов (Волжский, Камский, Волго-Камский, Тетюшинский, Ундорский, Ульяновский, Новодевиченский и Приплотинный), в то же время Ю.И. Горин (1971) по характеристикам водных масс выделяет четыре участка: волжский протяженностью около 250 км от г. Чебоксары до д. Антоновка выше устья р. Камы; камский (210 км) от г. Набережные Челны до убежища Атабаево; район формирования водных масс собственно водохранилища (160 км) до г. Ульяновска; и далее район сформировавшейся водной массы водохранилища (140 км) – до плотины. В водохранилище впадает около 100 рек, крупнейшая из которых р. Кама.

Саратовское водохранилище, заполненное в 1967–1968 гг., коренным образом отличается от остальных водохранилищ каскада: не накапливая запаса воды, по облику и конфигурации, сохранившей изгибы реки, оно напоминает скорее медленно текущую реку, чем водоем замедленного водообмена. Это водохранилище недельного регулирования стока. Его правый берег расположен в зоне лесостепи, левый – в степи. Самые крупные притоки водохранилища – реки Сызранка, Самара, Чапаевка, Чагра, Малый Иргиз.

Волгоградское водохранилище, созданное в 1958–1960 гг., вытянуто вдоль русла Волги. Большая его часть расположена в степной зоне, а в левобережной части ниже впадения р. Еруслан начинается зона полупустыни. Типично степные реки Еруслан и Большой Иргиз – основные притоки водохранилища. Для Нижней Волги в целом характерно сокращение объема боковых поступлений.

Согласно существующим классификациям водохранилищ (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998), по общему объему воды Куйбышевское водохранилище относится к категории крупнейших, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Саратовское, Вол-

гоградское – очень крупных, Ивановское, Угличское, Шекснинское – крупных. По площади водного зеркала крупными считаются Ивановское и Угличское водохранилища, остальные – очень крупными; по показателю средней глубины три нижних характеризуются как среднеглубокие, остальные – неглубокие. Шекснинское водохранилище характеризуется небольшой интенсивностью внешнего водообмена, Рыбинское – средней, Куйбышевское – значительной, Ивановское, Угличское, Горьковское, Волгоградское – большой, Чебоксарское и Саратовское – очень большой.

Одной из основных характеристик водоема, интегрирующей воздействие факторов, связанных с колебаниями климата и антропогенной деятельностью на водосборе, является водный баланс. Поверхностный сток служит главным приходным компонентом водного баланса всех водохранилищ каскада, обеспечивая 94–99% поступления, большую часть которого формирует волжский поток. Доля атмосферных осадков составляет около 2% поступления для русловых участков и 10% для озеровидных, возрастая в летнее время до 20–25%. В расходной части водного баланса основным компонентом является сток, составляющий 98–99% в русловых и 85–94% в озеровидных водохранилищах (Литвинов, 2000; Современное состояние..., 2002).

Водный режим водохранилищ определяют внутривековые циклы колебаний общей увлажненности над территорией Евразии продолжительностью от 19 до 33 лет (Шнитников, 1969) и обусловленные ими изменения в стоке рек. Период существования и наиболее активных исследований волжских водохранилищ охватывает три фазы водности: многоводную (1951–1962 гг.), маловодную (1963–1976 гг.) и вновь многоводную (с 1977 г.). С наличием этих фаз связана значительная межгодовая изменчивость элементов водного баланса и интенсивности водообмена. Уровенный режим формируется под влиянием работы гидротехнических сооружений, регулирующих сток рек. Большие годовые амплитуды уровня присущи Ивановскому, Угличскому и Куйбышевскому водохранилищам. В мелководном озеровидном Рыбинском и других водохранилищах с озеровидными участками выражены сгонно-нагонные денивеляции уровня. Создание водохранилищ изменило проточность водоемов, снизив скорости течения на 60–70%. Своеобразный режим течений сложился в верхних и нижних бьефах ГЭС, где при больших объемах сработки могут возникать обратные стоковые течения. Для мелководных озеровидных акваторий, подверженных сильному волновому воздействию в период открытой воды, характерны ветровые тече-

ния, за счет которых возникает сложная система циркуляции отдельных слоев воды. Таким примером может служить Рыбинское водохранилище.

Средняя продолжительность безледного периода составляет от 214 сут. в Рыбинском до 264 сут. в Волгоградском водохранилище. Для всех водохранилищ характерна неустойчивая температурная стратификация в период открытой воды и небольшое расслоение при ледоставе. Термический режим отдельных водохранилищ обусловлен их географическим положением, морфометрией и проточностью. На озеровидных акваториях могут отмечаться горизонтальные температурные неоднородности. Прибрежные мелководья характеризуются быстрой кратковременной сменой температур в зависимости от погодных условий.

В водохранилищах существуют речные и собственные водные массы, границы между которыми выражены нечетко и часто представляют собой зоны трансформации вод. Формирование водных масс определяется интенсивностью внешнего и внутреннего водообмена. Весной участки, прилегающие к устьям рек, заполнены их водными массами. В летне-осенний период эти площади сокращаются. Зимой при интенсивной сработке речные водные массы вытесняют воды водохранилища. Волжская вода существенно трансформируется при поступлении в Рыбинское водохранилище, в котором формируется новая водная масса, поступающая в Горьковское водохранилище, ее дальнейшая трансформация происходит ниже впадения р. Оки; в Куйбышевском водохранилище велика роль р. Камы (Буторин, 1969).

Гидрохимический режим в каскаде водохранилищ, особенно на реках, текущих в меридиональном направлении и пересекающих различные природные зоны, формируется при взаимодействии зональных, аazonальных и интерзональных факторов (Пидгайко и др., 1968; Фортунатов, 1970). Гидрохимические особенности волжских вод определяются условиями водосборного бассейна, характером антропогенного воздействия, а также зависят от водности, гидрологического режима и метеорологических условий на разных реках бассейна.

Формирование преобладающей части стока Волги в лесной зоне при избыточной увлажненности обуславливает относительно низкое содержание солей на всем протяжении реки. Воды верховья гидрокарбонатно-кальциевые с невысоким содержанием щелочных металлов, хлоридов и сульфатов. Наиболее существенно солевой состав меняют воды р. Оки, которым свойственна высокая минерализация и содержание ионов сильных кислот (в первую очередь – сульфатов) при относительном снижении ги-

дрокарбонатной составляющей. Ниже впадения Оки более минерализованные воды прижаты к правому берегу почти до устья Суры. Далее неоднородность вод поддерживается Сурой, Ветлугой и другими притоками: правобережными минерализованными сильно, левобережными – менее (Литвинов, Законнова, 1986, 1994). В Куйбышевском водохранилище сильно влияние Камы, сток которой формируется на Урале, а расход воды почти равен волжскому. Ниже ее впадения в собственно водной массе водохранилища кальций и гидрокарбонаты остаются преобладающими компонентами, но примерно вдвое по сравнению с волжскими водами возрастает содержание хлоридов. Сумма хлоридов и сульфатов приближается к содержанию гидрокарбонатов, возрастает содержание щелочных металлов. Боковая приточность Нижней Волги мала и не влияет на солевой состав вод, который в Саратовском водохранилище такой же, как в приплотинной части Куйбышевского. Соотношение главных составляющих ионного состава сохраняется и в Волгоградском водохранилище, а также на нижнем незарегулированном участке.

Волжские воды характеризуются довольно высоким содержанием растворенного кислорода, однако на мелководных озерах и водоемах кислородный режим может ухудшаться при продолжительной жаркой штилевой погоде (лето 1972 г.). Разница содержания O_2 между поверхностным и придонными горизонтами обычно невелика. Для водохранилищ Верхней Волги характерно высокое содержание окрашенного органического вещества (ОВ) гумусовой природы, что определяется в основном природными свойствами водосбора. Межгодовые и сезонные колебания таких показателей как цветность и содержание органического углерода в значительной степени зависят от водности года. В водоемах Средней и особенно Нижней Волги содержание гумуса снижается.

Содержание и состав взвеси в водохранилищах определяется стоком взвешенных наносов рек, переформированием берегов и ложа, развитием фитопланктона. Режим мутности изменился с созданием водохранилищ. Ее сезонный ход характеризуется максимальным содержанием взвеси в период весеннего половодья, минимумом зимой и отдельными всплесками в летне-осенний период. Эти показатели резко различаются в глубоководных и прибрежных участках, где количество взвеси может быстро возрастать. Прозрачность реки до зарегулирования снижалась вниз по течению, а в настоящее время наблюдается противоположная картина.

Таблица 6. Показатели антропогенной нагрузки водохранилищ

Водохранилище	Города, расположенные в береговой зоне	Общее население, тыс. чел.	Условная плотность населения, чел./км ² акватории	Показатель антропогенной нагрузки
Шекснинское	Белозерск, Липин Бор, Кириллов	(70.4)*	42.0	0.49
Ивановское	Тверь, Конаково	498.7	1525.1	1.90
Угличское	Дубна, Кимры, Калязин, Углич	217.8	874.7	1.68
Рыбинское	Череповец	370.9	81.5	0.75
Горьковское	Рыбинск, Тутаев, Ярославль, Кострома, Кинешма, Юрьевец, Пучеж, Чкаловск	1390.6	874.0	1.68
Чебоксарское	Городец, Заволжье, Балахна, Бор, Нижний Новгород, Козьмодемьянск, Чебоксары	2080.2	1926.1	1.99
Куйбышевское	Новочебоксарск, Звенигово, Волжск, Зеленодольск, Казань, Чистополь, Ульяновск, Тольятти, Жигулевск	2912.6	473.6	1.44
Саратовское	Самара, Октябрьск, Сызрань, Хвалынский, Балаково	1658.6	905.8	1.69
Волгоградское	Вольск, Маркс, Саратов, Энгельс, Камышин, Николаевск, Волжский	1613.6	517.7	1.48

* – ориентировочно.

Для волжских вод характерно относительно высокое содержание азота и фосфора, связываемое в основном с влиянием антропогенных факторов. Весной в водохранилище поступают талые воды с водосбора, значительно освоенного в сельскохозяйственном и промышленном отношении. Среди минеральных форм азота преобладают нитраты, заметную долю от общего фосфора составляет его растворенная минеральная форма. Весенние воды второй фазы половодья с относительно небольшим содержанием биогенов задерживаются в водохранилищах примерно до середины лета. В этот период высокие концентрации общего азота и фосфора поддерживаются за счет выделения их из донных отложений, а также сброса сточных вод. В периоды интенсивной вегетации фитопланктона содержание аммонийного и нитратного

азота, фосфатного фосфора и кремния минимально, а по мере отмирания водорослей концентрации биогенов увеличиваются.

Качество воды озер и водохранилищ зависит от особенностей водосбора. Однако бесспорные утверждения о высокой антропогенной нагрузке, которой подвержен бассейн Волги (Конобеева, Салтанкин, 1997), как правило, не подкреплены количественными оценками. Нами предпринята попытка такой оценки, основанная на предлагаемом Г.А. Фруминим (Frumin, 2002) показателе антропогенной нагрузки K , который рассчитывается по формуле (1):

$$K = -0.97 + 0.901 \lg PD \quad (1),$$

где PD – плотность населения в регионе (чел./км²).

Используя приведенные К.К. Эдельштейном (1998) данные по численности населения волжских городов на 1992 г., мы рассчитали этот показатель для условной “плотности населения” на единицу площади водохранилищ. Результаты этих расчетов, приведенные в табл. 6, весьма ориентировочны, так как не учитывают население сельской местности, а также промышленный потенциал регионов, но они могут быть полезными для оценки качества природной среды. Вполне очевидно, что максимальную антропогенную нагрузку испытывают Ивановское и Чебоксарское водохранилища, минимальную – Рыбинское, Шекснинское и довольно существенную – остальные водохранилища каскада.

Глава 3

Состав и содержание растительных пигментов в воде волжских водохранилищ

Изученность пигментов планктона

Исследования фотосинтетических пигментов планктона волжских водохранилищ были начаты в конце 50-х годов XX в. Анализ многочисленных литературных источников показывает, что данные, накопленные к настоящему времени для разных водоемов, неравноценны: наиболее подробно изучены Рыбинское и Куйбышевское водохранилища, в меньшей степени – Шекснинское, Ивановское, Угличское, Горьковское, и лишь отдельные материалы получены для Чебоксарского, Саратовского и Волгоградского.

Определение пигментов в Шекснинском водохранилище проводили в 1973, 1976, 1977, 1994 и 1995 гг. (Пырина, и др., 1981; Минеева, 1982, 1985, 1995, 2002). Наиболее подробные сведения для Ивановского водохранилища были получены при проведении первых исследований на этом водоеме в 1958 г. (Пырина, 1966), затем в 70-е годы XX в. (Елизарова, 1976; Ивановское водохранилище..., 1978; Пырина, Сигарева, 1978; Сигарева, 1984; Тарасенко, Луценко, 1984) и в дальнейшем в 1985–1991 гг. (Метелева, 1994; Минеева, 1995; Минеева, Соловьева, 1995; Ляшенко, 1996; Соловьева, 1998) и 1995–2000 гг. Первые определения пигментов в планктоне Угличского водохранилища были выполнены в конце 70-х годов XX в. и затем периодически проводились с 1985 г. (Ляшенко, 1989; Метелева, 1990; Минеева, 1995; Минеева, Соловьева, 1995; Соловьева, 1998; Ляшенко и др., 2001). Для Рыбинского водохранилища получены наиболее обширные материалы, отраженные в многочисленных оригинальных и обобщающих публикациях (Пырина, 1966, 1991, 1995, 2000а; Елизарова, 1973, 1978; Минеева, 1986, 1993, 1999; Минеева, Пырина, 1986; Пырина и др., 1986, 1993; Пырина, Сигарева, 1986; Пырина, Минеева, 1990; Mineeva, Litviniv, 1998). Сведения о пигментах планк-

тона Горьковского водохранилища до наших наблюдений отсутствовали. Единичные определения пигментов на участке Волги, занятом в настоящее время Чебоксарским водохранилищем, были выполнены только в 1958 и 1972 гг. (Пырина, 1966; Ковалевская, Карабанович, 1975), т.е., задолго до его заполнения. Полученные нами данные, относящиеся к 1989–1991 гг., являются первыми для этого водоема. Первые исследования пигментов планктона Куйбышевского водохранилища были выполнены в 1958 г. (Пырина, 1966) и после многолетнего перерыва продолжены в 1985–1991 гг. (Экология фитопланктона..., 1989; Номоконова, 1991; Минеева, 1995; Минеева, Соловьева, 1995; Соловьева, 1998). Единичные сведения о пигментах планктона водохранилищ Нижней Волги были получены в 1958 и 1960 гг. (т.е. до заполнения Саратовского водохранилища и в первые годы существования Волгоградского), а также в 1972 г. (Пырина, 1966; Ковалевская, Карабанович, 1975).

Динамика хлорофилла *a* в водохранилищах

В течение всего периода наблюдений содержание хлорофилла (*Хл*) *a* в **Шекснинском водохранилище**, отражающее динамику биомассы фитопланктона, изменялось в небольших пределах – от минимальных около одного до максимальных 19 и 22 мкг/л в 70-е и 90-е годы, соответственно. Диапазон наиболее часто встречаемых концентраций составил 3–10 мкг/л (рис. 3). В 70-е годы сезонная динамика *Хл a* характеризовалась весенним и осенним максимумами и продолжительным летним спадом (табл. 7), что типично для малопродуктивных водоемов (Трифенова, 1986).

В речной части водохранилища по содержанию и сезонным изменениям *Хл a* выделялись три участка с различной продуктивностью альгоценозов. В верхнем полностью повторялась сезонная динамика фитопланктона Белого озера с весенним и осенним максимумами и летним спадом, на двух других отмечался летний подъем *Хл a*. В целом содержание пигмента было самым низким перед плотиной и наиболее высоким в средней части плеса. В Белом озере более низкими величинами выделялись фарватер и центральные станции, более высокими – северный и южный прибрежные участки, а максимальными – устье р. Ковжа. Воды этого самого крупного притока, по данным гидрохимических наблюдений, богаты общим фосфором, однако из-за чрезвычайно высокого содержания мелкодисперсной минеральной взвеси (Былинкина и др., 1982) фитопланктон

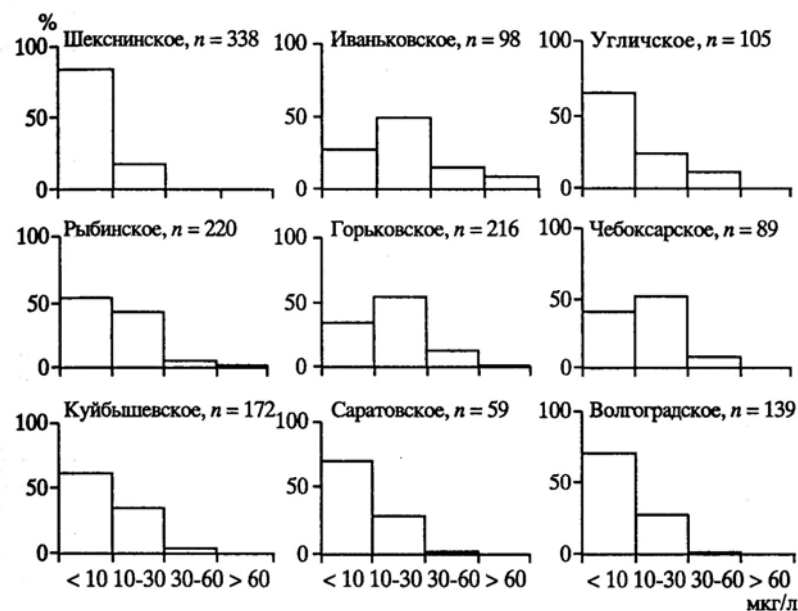


Рис. 3. Частота встречаемости концентраций хлорофилла в водохранилищах (% от общего числа наблюдений *n*)

данного участка находится в угнетенном состоянии (Корнева, Минеева, 1986). Средние за вегетационный сезон двух лет наблюдения концентрации *Хл a* в речной части были достоверно выше, чем в озере (табл. 8).

В 90-е годы XX в. содержание *Хл a* в водохранилище в целом оставалось таким же, как в 70-е годы, однако в его сезонной динамике и пространственном распределении появились некоторые новые черты. Если ранее максимальные концентрации пигмента отмечались весной и (или) осенью, то в 1995 г. они были зафиксированы в летний период (табл. 9). В речной части по обилию фитопланктона по-прежнему отчетливо выделялись три участка, но соотношение величин для них изменилось. Концентрации хлорофилла плавно снижались от истока р. Шексны к плотине, где, как и в 70-е годы, они были минимальными, но самые высокие значения получены не для среднего, а для верхнего участка, испытывающего влияние белозерских вод. Средние величины в августе 1994 г. в озерной части были выше, чем в речной, а в мае и июле 1995 г. наблюдалась противоположная картина, однако все

Таблица 7. Сезонные изменения содержания хлорофилла (мкг/л) в Шекснинском водохранилище по данным 1976–1977 гг.

Период наблюдения	Хлорофилл, мкг/л			
	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее
	Речная часть		Белое озеро	
Май	3.5–13.7	7.5±0.4	2.2–11.1	6.6±0.3
Июнь	1.9–7.1	4.1±0.4	0.2–6.4	2.5±0.5
Июль	–	–	0.9–9.3	2.6±0.3
Август	2.0–10.9	5.3±0.4	0.6–11.8	4.8±0.7
Сентябрь	3.2–16.4	6.8±1.0	3.7–13.8	8.1±0.9
Октябрь	1.7–14.4	6.3±0.7	2.2–19.1	7.2±0.6

Таблица 8. Среднее за вегетационный сезон содержание хлорофилла в Шекснинском водохранилище

Год	Хлорофилл, мкг/л		t-критерий
	Речная часть	Белое озеро	
1976	7.4±0.7 мкг/л	3.7±0.4 мкг/л	4.59
1977	7.2±0.6 мкг/л	5.5±0.5 мкг/л	2.18

Таблица 9. Содержание хлорофилла в Шекснинском водохранилище в летний период 1994–1995 гг.

Год, месяц	Хлорофилл, мкг/л				t-критерий
	Речная часть		Белое озеро		
	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее	
1994, VIII	3.2–9.9	6.5±0.8	3.0–18.1	8.1±1.1	1.22
1995, V	5.7–12.8	9.5±1.7	3.9–13.0	8.1±1.0	1.18
VII	5.4–21.5	14.3±1.4	7.2–22.1	12.4±2.0	0.79

эти различия статистически недостоверны. По содержанию хлорофилла водохранилище по-прежнему является мезотрофным, однако выявленные тенденции свидетельствуют об изменениях в сторону повышения трофии.

Содержание Хл *a* в **Иваньковском водохранилище** изменяется в широких пределах от 2.9 до 96 мкг/л. Диапазон наиболее часто встречаемых концентраций составляет 10–20 мкг/л (рис. 3). Сезонная динамика Хл *a* характеризуется довольно высокими весенними величинами, последующим их снижением в нача-

Таблица 10. Сезонные изменения содержания хлорофилла (мкг/л) в плесах Иваньковского водохранилища по данным 1986–1988 гг.

Сезон	Волжский плес	Иваньковский плес	Шошинский плес
Весна	4.8 – 24.2	5.3 – 16.6	10.9 – 41.7
	11.6 ± 3.6	8.8 ± 1.4	25.8 ± 8.9
Лето	6.7 – 22.0	2.9 – 27.1	28.6 – 67.1
	14.2 ± 2.0	13.3 ± 1.9	45.6 ± 8.0
Осень	2.4 – 14.0	0.6 – 22.0	19.1 – 45.8
	6.0 ± 1.9	8.2 ± 1.8	26.6 ± 6.4

Примечание. Данные О.А. Ляшенко (1999); над чертой пределы, под чертой среднее с ошибкой.

ле лета, новым нарастанием до максимальных значений во второй половине лета и значительным снижением осенью (табл. 10).

Более низкое обилие фитопланктона присуще речным Волжскому и Иваньковскому плесам, наиболее высокое – мелководному озеровидному Шошинскому. В водохранилище отмечены значительные межгодовые колебания Хл *a* (табл. 11). Максимальные (летние) концентрации в разные годы различаются в 3.7–4.4 раза, средние – в 3.3 раза. На протяжении всего периода исследований для водохранилища отмечаются концентрации Хл *a*, присущие эвтрофным водам.

Диапазон концентраций Хл *a* в **Угличском водохранилище** (0.6–73.1 мкг/л) почти так же широк, как и в Иваньковском (табл. 10). Однако и средние для водоема показатели, составившие 3.9–15.2 мкг/л летом и 7.5–9.2 мкг/л за сезон (Ляшенко и др., 2001), и наиболее часто встречаемые (5–10 мкг/л, рис. 3) существенно ниже. Величины, близкие к максимальным, отмечаются редко. Сезонная динамика Хл *a* (мкг/л), как и в Иваньковском водохранилище, характеризуется наличием весеннего и летнего максимумов, разделенных раннелетней депрессией, и новым снижением осенью (табл. 12).

Повышенное содержание Хл *a* характерно для среднего участка, принимающего воды основных притоков – рек Кашинка, Нерль и Медведица, наименьшее – для глубоководного приплотинного расширения. Содержание пигмента в верхней части изменчиво и зависит от режима работы Иваньковской ГЭС. Обилие водорослей на самом участке невелико, а периодически отмечаемые высокие концентрации обусловлены поступлением из более продуктивного Иваньковского водохранилища. По содер-

Таблица 11. Содержание хлорофилла в плесах Ивановского водохранилища в разные годы (средние за лето (1) и вегетационный сезон (2) величины)

Год	Плеси						Литературный источник
	Волжский		Иваньковский		Шошинский		
	1	2	1	2	1	2	
1958	14.6	10.9	15.5	13.6	21.2	12.2	Пырина, 1966
1970	9.6	9.0	8.3	7.8	21.4	23.0	Елизарова, 1976
1973	31.6	24.4	26.4	18.2	61.7	53.5	Пырина, Сигарева, 1978
1974	14.6	15.9	14.5	15.2	58.1	47.8	То же
1978	—	6.1	—	6.2	—	29.2	Сигарева, 1984
1979	23.2	—	11.4	—	42.3	—	Данные автора
1985	5.2	5.2	10.2	4.6	32.9	16.8	Метелева, 1994
1986	14.5	9.4	14.2	18.4	62.0	34.9	Ляшенко, 1999
1988	19.9	19.2	20.0	17.3	67.0	42.7	То же
1989	9.0	—	14.0	—	63.4	—	Соловьева, 1998
1991	31.6	—	16.1	—	27.6	—	Данные автора
1995	27.8	—	21.7	—	68.1	—	То же
1997	13.8	—	11.2	—	76.8	—	То же
1998	15.0	—	6.7	—	62.4	—	То же
2000	10.6	—	21.2	—	56.2	—	То же

Таблица 12. Сезонные изменения содержания хлорофилла в Угличском водохранилище

Месяц	Хлорофилл, мкг/л	
	Пределы	Среднее
Май	2.5–14.8	8.2±0.8
Июнь	1.8–11.5	4.8±0.8
Июль – август	0.6–73.1	12.1±1.2
Сентябрь – октябрь	0.5–22.4	5.3±0.9

жанию хлорофилла, которое в течение 20-летнего периода варьировало незначительно и не изменилось по сравнению с 1979 г. (табл. 13), Угличское водохранилище характеризуется как мезотрофное.

В течение всего периода наблюдений с 1969 г. содержание Хл а в Рыбинском водохранилище изменялось от минимальных 1–3 мкг/л до максимальных 100–150 мкг/л. Сезонный ход Хл а, который характеризуется весенним, летним, а в отдельные годы еще и осенним подъемами, подробно рассматривается в главе 5. Из четырех плесов водохранилища наиболее интенсивным развитием фитопланктона характеризуется Шекснинский, принима-

Таблица 13. Содержание хлорофилла в Угличском водохранилище в летний период разных лет

Год	Хлорофилл, мкг/л		Литературный источник
	Пределы	Среднее	
1979	5.4–27.0	15.4±3.0	Данные автора
1985	4.4–25.8	11.2±2.9	Метелева, 1990
1986	11.2–22.4	16.6±2.6	Ляшенко, 1989
1987	3.2–7.6	4.9±1.0	То же
1988	12.6–21.5	15.8±2.0	Ляшенко, 2000
1989	2.2–12.3	6.3±0.8	Соловьева, 1998
1991	4.3–32.4	14.5±2.7	Минеева, 1995
1995	4.4–21.7	11.7±1.5	Ляшенко и др., 2001
1997	2.1–9.2	3.9±0.7	Данные автора
1998	0.6–18.6	6.1±1.5	То же
1999	4.4–73.1	23.5±4.7	То же
2000	2.2–17.0	10.1±1.0	То же

Таблица 14. Среднее за вегетационный сезон содержание хлорофилла (мкг/л) в плесах Рыбинского водохранилища

Год	Волжский плес	Главный плес	Моложский плес	Шекснинский плес
1980	7.8±1.4	9.8±0.73	5.9±0.9	18.8±3.3
1981	19.7±3.6	21.0±3.23	14.1±3.4	23.2±3.6
1982	15.3±3.3	11.6±0.93	8.7±1.0	16.3±1.5

ющий сточные воды г. Череповца и, соответственно, содержащий повышенное количество биогенов (табл. 14).

По содержанию хлорофилла в 90-е годы XX в. водохранилище характеризуется как умеренно эвтрофное (рис. 3), однако за период исследования выявлены заметные изменения в трофии водоема. Подробнее этот вопрос будет рассмотрен в главе 5.

В Горьковском водохранилище концентрации Хл а близки к таковым в Ивановском и Рыбинском и составляют от 3 до 88 мкг/л при наиболее часто встречаемых 10–20 мкг/л (рис. 3). Весенние величины обычно не превышают 13–18 мкг/л, максимальные (60–88 мкг/л) отмечаются в разгар лета и свидетельствуют о формировании летнего пика фитопланктона, осенью они достигают 15–20 мкг/л, что характерно для осеннего максимума (табл. 15).

Для участков водохранилища отмечены различия концентраций Хл а, отражающие ярко выраженную в летний период неодно-

Таблица 15. Сезонные изменения содержания хлорофилла в Горьковском водохранилище

Месяц	Хлорофилл, мкг/л		Месяц	Хлорофилл, мкг/л	
	Пределы	Среднее		Пределы	Среднее
Май	7.5–18.5	11.8±0.4	Август	5.5–88.3	27.0±2.3
Июнь	2.7–14.3	5.9±0.4	Октябрь	5.9–19.5	12.6±1.1

родность распределения фитопланктона по акватории. Это связано со значительной протяженностью водоема, наличием морфометрически разнородных участков и поступлением речных вод различного генезиса. Минимальное обилие водорослей отмечается ниже шлюза на речном участке, характеризующемся сложной гидродинамической ситуацией (Литвинов, 2000). Через шлюзовые камеры сюда поступают водные массы Волжского, а через плотину ГЭС – Главного плеса Рыбинского водохранилища; большой объем последних обуславливает высокие скорости течения, а также формирование разнонаправленных потоков воды. Весной и осенью, когда в составе фитопланктона преобладают диатомовые водоросли, содержание хлорофилла здесь представлено такими же величинами, как в Рыбинском водохранилище, однако летом, когда наряду с диатомовыми в массе развиваются синезеленые, оно становится заметно ниже.

Формирование зон с повышенной продуктивностью в водохранилище, по-видимому, связано с антропогенным воздействием. Увеличение концентрации хлорофилла, как правило, происходит на участках, расположенных вблизи промышленных центров – городов Рыбинска, Ярославля, Костромы, Кинешмы, а также ниже поступления подогретых вод Костромской ГРЭС. Кроме этого, оно часто отмечается и в озеровидном приплотинном расширении, что может быть результатом замедления скорости течения, а также поступления вод притоков – рек Елпать, Немда, Унжа. Содержание хлорофилла в водохранилище представлено величинами, типичными для водоемов эвтрофного типа.

В Чебоксарском водохранилище концентрации Хл *a* изменялись в таких же широких пределах, как в остальных водохранилищах каскада. Диапазон наиболее часто встречаемых значений составил 10–20 мкг/л (рис. 3). В сезонном ходе Хл *a* не выявлен раннелетний минимум, характерный для фитопланктона большинства водоемов (табл. 16). В начале июня, когда происходит сезонная смена сообществ, содержание Хл *a* было уже доволь-

Таблица 16. Сезонные изменения содержания хлорофилла в Чебоксарском водохранилище

Месяц	Хлорофилл, мкг/л		Месяц	Хлорофилл, мкг/л	
	Пределы	Среднее		Пределы	Среднее
Май	3.2–16.8	9.1±0.4	Август	3.0–77.9	19.8±1.7
Июнь	3.2–28.5	12.5±0.8	Октябрь	6.0–18.8	11.1±0.3

но высоким: до 16.5–28.5 мкг/л в 1990 и 1991 гг. при температуре воды 11–13 °С и 16–20 °С, соответственно. Ранний прогрев повлек за собой более интенсивный рост обилия водорослей в 1991 г. Повышенные концентрации пигмента отмечались на участке между городами Нижним Новгородом и Васильсурском – ниже впадения крупных притоков – рек Оки, Ветлуги, Керженца и Суры, объем поступления которых значителен, а воды богаты биогенными соединениями (Охапкин, 1994). В августе в период летнего максимума сохранялся большой диапазон концентраций: от 3–7 до 35 мкг/л в 1991 г. и до 60 мкг/л в 1989 г. Повышенные величины отмечены на тех же участках, что и в июне, а у плотины происходило их значительное снижение. В октябре содержание Хл *a*, составившее 6–14 мкг/л, плавно снижалось от верхнего речного участка к нижнему озерному. Чебоксарское водохранилище характеризуется высоким, типичным для эвтрофных вод содержанием Хл *a*, таким же, как в Ивановском и Горьковском. Аналогичные концентрации пигмента отмечались на этом участке р. Волги и до создания водохранилища: 11–22 мкг/л осенью 1958 г. (Пырина, 1966), 27 мкг/л в августе 1972 г. (Ковалевская, Карабанович, 1975).

В Куйбышевском водохранилище также отмечен широкий спектр содержания Хл *a*: от 2 до 152 мкг/л по нашим данным и до 180 мкг/л по данным В.И. Номоконовой (1991). Сезонная динамика пигмента (Номоконова, 1991), сходная с динамикой в Рыбинском водохранилище, характеризуется наличием нескольких максимумов, типичных для водоемов со средней продуктивностью фитопланктона. Представленные ниже величины не отражают ее ход в полной мере, однако демонстрируют общую тенденцию (табл. 17). Во все сезоны в водохранилище отмечается значительный размах концентраций пигмента, свидетельствующий о пространственных различиях в распределении водорослей планктона по акватории этого водоема со сложной гидрологической структурой. Диапазон наиболее часто встречаемых концентраций выражен менее четко, чем в других водохранили-

Таблица 17. Сезонные изменения содержания хлорофилла в Куйбышевском водохранилище

Месяц	Хлорофилл, мкг/л		Месяц	Хлорофилл, мкг/л	
	Пределы	Среднее		Пределы	Среднее
Май	2.3–14.3	6.3±0.3	Август	3.5–152.3	15.1±1.6
Июнь	1.8–11.6	4.8±0.3	Октябрь	1.9–11.0	5.1±0.3

Таблица 18. Содержание хлорофилла в Саратовском и Волгоградском водохранилищах в разные годы

Год	Хлорофилл, мкг/л			Литературный источник
	Максималь- ный	Средний		
		За лето	За сезон	
Саратовское водохранилище				
1958	6.1	4.5	—	Пырина, 1966
1960	41.7	26.3	—	То же
1972	34.6	16.5	—	Ковалевская, Карабанович, 1975
1989	16.6	9.2	—	Соловьева, 1998
1990	55.6	13.4	7.4	Данные автора
1991	16.3	10.4	—	То же
Волгоградское водохранилище				
1958	8.9	4.5	—	Пырина, 1966
1960	144	38.5	—	То же
1972	15.6	10.9	—	Ковалевская, Карабанович, 1975
1989	17.4	10.6	—	Соловьева, 1998
1990	17.4	8.5	5.0	Данные автора
1991	11.2	6.9	—	То же

цах (рис. 3). Однако сопоставление собственных и литературных (Номоконова, 1991) данных, полученных в 80-е и 90-е годы XX в., дает основание отнести Куйбышевское водохранилище к водоемам умеренно эвтрофного типа. В конце 50-х гг. распределение концентрации пигмента по акватории водоема было более равномерным (Пырина, 1966).

Саратовское и Волгоградское водохранилища характеризуются самым низким для волжского каскада содержанием хлорофилла, которое по данным 1989–1991 гг. не превышает 15–17 мкг/л при наиболее часто встречаемых ниже 10 мкг/л (рис. 3). Единственная высокая величина (55 мкг/л) была зафиксирована в верхнем двухметровом слое в приплотинной части Саратовского водохранилища летом 1990 г. Имеющиеся данные

не позволяют дать подробную ретроспективную картину развития трофического статуса водохранилищ, так как до настоящего времени для них выполнены лишь единичные определения пигментов (табл. 18). Тем не менее, их анализ показывает, что уровень развития фитопланктона в обоих водохранилищах практически не изменился по сравнению с концом 50-х и началом 70-х годов. Резкий подъем хлорофилла в Волгоградском водохранилище в 1960 г. (на третий год его существования) соответствует классической “вспышке трофии” (Баранов, 1961) на раннем этапе становления водохранилища, обусловленной высвобождением биогенных веществ за счет интенсификации биохимических процессов, а также снижением интенсивности водообмена. По содержанию хлорофилла оба водохранилища относятся к водоемам мезотрофного типа. Однако в годы с другими условиями водности (1989–1991 гг. были многоводными) для этих водоемов получены более высокие показатели (Паутова, Номоконова, 2001), характерные для эвтрофных вод.

Содержание хлорофилла *a* в волжском каскаде

При исследовании фитопланктона р. Волги лишь в единичных случаях во время так называемых “сквозных” рейсов были охвачены несколько водохранилищ (Пырина, 1966; Ковалевская, Карабанович, 1975). Данные, относящиеся ко всему каскаду, до работ автора (Минеева, 1995) отсутствовали. Однако именно они воссоздают картину пространственного распределения фитопланктона, позволяют выявить в сравнительном плане тенденции сезонных изменений, дать сравнительную оценку уровня развития, состояния и продуктивности планктонных альгоценозов в водоемах различных географических зон.

Наблюдения, выполненные в начале июня 1990 и 1991 гг., относятся к периоду сезонной смены планктонных сообществ – завершению вегетации весенних форм и началу развития летних, при этом обычно наблюдается снижение показателей обилия фитопланктона. Содержание Хл *a* в водохранилищах Средней Волги было невысоким (рис. 4). В Горьковском и Куйбышевском средние для водоема величины составили 5–6 мкг/л при крайних значениях от 3–4 до 12–14 мкг/л, в Рыбинском и Чебоксарском водохранилищах они были в 1.5–2 раза выше.

В разгар лета в августе повышенными концентрациями Хл *a* выделялись Ивановское, Горьковское и Чебоксарское водо-

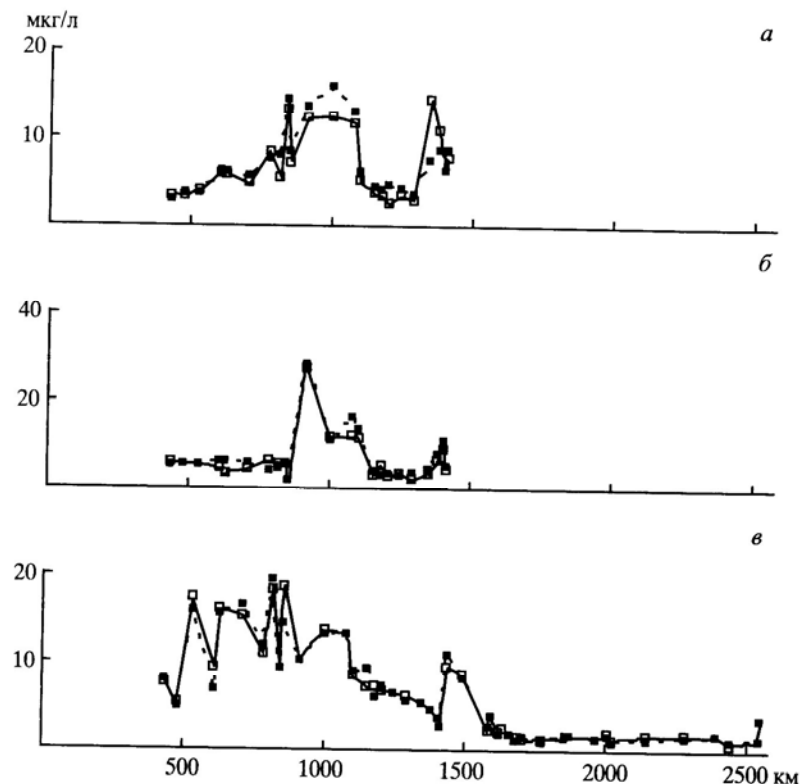


Рис. 4. Содержание хлорофилла в воде водохранилищ волжского каскада в раннелетний и осенний периоды (1 – в слое 0–2 м, 2 – от поверхности до дна):

а – июнь 1990 г., б – июнь 1991 г., в – октябрь 1990 г.

охранилища (1989 и 1991 гг.), а самыми низкими – Угличское (1989 г.), Саратовское (1989, 1990 гг.) и Волгоградское (1989–1991 гг.); Рыбинское и Куйбышевское водохранилища занимали промежуточное положение (рис. 5). Распределение водорослей в водной толще в большинстве случаев было равномерным. Различия концентраций пигмента в верхнем двухметровом слое и целом столбе воды не превышали 30% и были статистически недостоверными.

Увеличение содержания хлорофилла в фотическом (0–2 м) слое в 1.5–4 раза по сравнению с тотальной (от поверхности до дна) пробой наблюдалось во всех водохранилищах, но лишь на

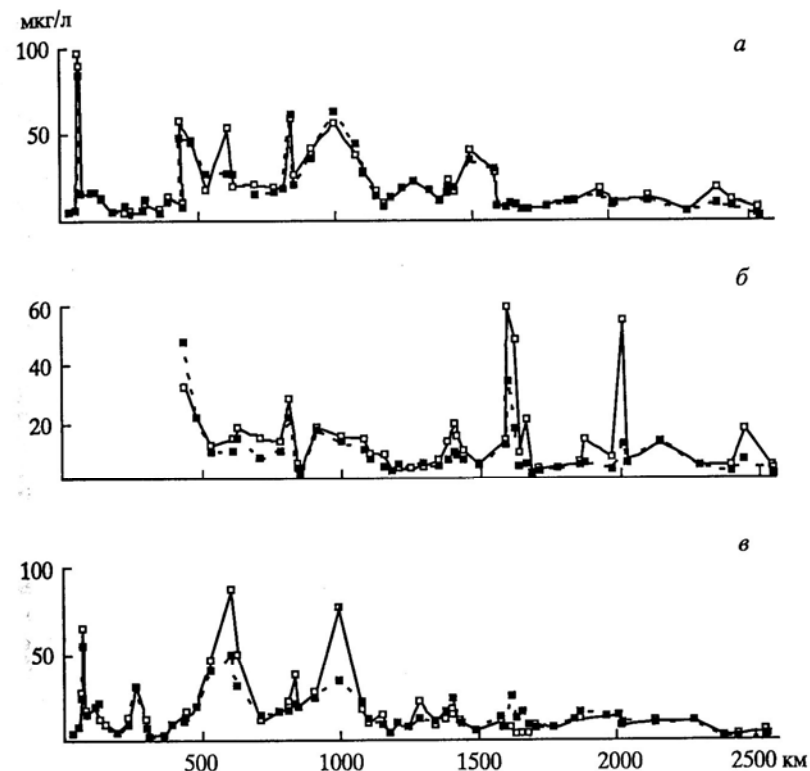


Рис. 5. Содержание хлорофилла в воде водохранилищ волжского каскада в летний период (август):

а – август 1989 г., б – август 1990 г., в – август 1991 г.

отдельных участках, где возрастало обилие синезеленых водорослей. Однако содержание пигмента у поверхности могло быть и ниже, чем в целом столбе воды. На станциях Нижней Волги эти различия были значительными, почти двукратными летом 1991 г. (Минева, 1995), что, вероятно, связано с влиянием высоких скоростей течения на вертикальное распределение диатомовых водорослей, преобладающих на этом участке (Волга и..., 1978).

Концентрации пигмента выше 30–60 мкг/л, характерные для “цветения” воды различной интенсивности (Сиренко, Гавриленко, 1978) и отражающие различную степень экологического неблагополучия водоема (Критерии оценки..., 1992), также отмеча-

лись лишь локально, в основном в водохранилищах Верхней и Средней Волги.

Поздней осенью в октябре 1990 г. содержание Хл *a* в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах было довольно высоким для данного периода (11–12 мкг/л) и свидетельствовало о наличии осеннего пика в развитии фитопланктона. В Куйбышевском водохранилище оно снижалось почти вдвое по сравнению с Чебоксарским и было близким к средним для водоема, но значительно ниже типичных для осеннего максимума величин, которые по данным 1986 г. отмечались в ноябре (Экология фитопланктона..., 1989). В водохранилищах Нижней Волги содержание пигмента не превышало 2 мкг/л (рис. 4).

Состав и содержание дополнительных пигментов

Использование спектрофотометрического метода дает возможность количественного определения не только основного пигмента фотосинтеза Хл *a*, но и других компонентов пигментного аппарата водорослей: дополнительных хлорофиллов – *b* и *c*, желтых пигментов каротиноидов, продуктов распада хлорофилла феофигментов. Этим показателям уделяется гораздо меньше внимания, однако каждый из них выполняет определенную роль в процессе фотосинтеза и несет важную информацию о состоянии водорослевого сообщества как элемента экосистемы. Рассмотрение всего набора пигментных характеристик в различных экологических условиях представляет интерес для более глубокого понимания особенностей функционирования альгоценозов.

На фоне широкого спектра концентраций Хл *a* и их выраженных различий в разных водохранилищах содержание дополнительных хлорофиллов, продуктов превращения хлорофилла, а также состав зеленых пигментов характеризуется значительным сходством (табл. 19). Хл *a* преобладает в общем фонде зеленых пигментов, его относительное количество изменяется в близких пределах: осредненные для каждого водохранилища по всем срокам наблюдения величины составляют 70–84%. Если коэффициенты вариации (C_V) концентраций Хл *a* колеблются от 64 до 118%, то относительное содержание этого пигмента гораздо стабильнее, и C_V составляет лишь 12–24%. Самое высокое относительное количество Хл *a* (95–99%) отмечается в период летнего максимума фитопланктона на участках, где в массе развиваются синезеленые водоросли, не содер-

Таблица 19. Пигментный состав планктона водохранилищ

Параметры	Шекснинское	Иванковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское
n	344	98	105	220	216	89	172	59	120
Хл <i>a</i> , мкг/л									
X	6.5	25.5	11.7	11.7	17.9	14.6	11.5	8.1	8.9
m	0.2	2.4	1.3	0.8	1.0	1.4	1.0	1.0	1.0
min	0.6	2.9	0.6	0.8	2.7	3.0	1.8	1.2	0.8
max	25.6	96.4	73.1	116.6	88.2	77.9	152.3	55.6	17.6
C_V	63.5	93.3	111.5	96.6	80.0	88.4	117.6	95.0	97.7
Хл <i>b</i> , %									
X	78.7	83.1	79.4	84.4	83.0	70.3	73.1	78.9	79.5
m	0.6	1.0	1.0	0.7	0.9	1.5	1.3	1.3	1.2
min	36.1	46.9	43.2	42.9	46.0	33.8	28.7	44.1	22.2
max	98.1	96.3	97.1	99.9	99.9	93.2	95.1	91.3	99.3
C_V	14.1	11.9	12.4	12.5	15.8	19.8	23.8	13.0	16.7
Хл <i>b</i> , %									
X	7.0	5.4	7.0	4.9	3.8	8.7	7.1	3.9	4.9
m	0.3	0.5	0.5	0.4	0.4	0.8	0.6	0.5	0.6
min	0.4	0.1	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
max	42.9	22.7	25.0	26.2	22.8	28.0	32.2	19.0	35.6
C_V	85.1	92.6	70.6	108.8	157.3	81.6	117.1	104.7	132.7
Хл <i>c</i> , %									
X	14.4	11.4	13.5	10.7	13.4	21.0	19.9	17.2	15.6
m	0.4	0.6	0.6	0.5	0.6	0.9	0.8	0.9	0.7
min	0.1	1.6	1.4	0.1	0.1	6.7	3.7	8.2	0.1
max	61.3	30.4	33.1	31.0	35.1	46.7	43.0	43.1	42.2
C_V	55.1	53.7	48.6	62.4	58.2	39.7	50.9	40.9	51.1

Таблица 19 (продолжение)

Параметры		Водохранилища							
		Шекснинское	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Волгоградское
n		344	98	105	220	216	89	172	120
Феопигменты, мкг/л									
X	1.8	5.1	2.5	3.0	4.0	4.6	2.6	2.2	
m _x	0.1	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3	0.1	0.1	2.2
min	0.1	0.4	0.2	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	0.2
max	10.4	20.1	8.0	15.5	26.7	18.2	9.2	3.9	0.0
C _y	94.3	67.5	67.9	93.9	70.4	65.2	62.5	53.3	88.8
Феопигменты, %									
X	23.2	25.9	31.0	28.1	25.1	32.4	26.7	27.0	26.4
m _x	0.9	1.5	1.8	1.2	0.9	1.8	1.2	1.9	1.3
min	0.1	1.6	0.5	0.6	1.5	1.6	1.4	1.1	1.9
max	82.3	71.5	79.1	80.6	98.0	84.8	91.3	80.8	89.7
C _y	71.0	57.7	59.1	63.1	55.2	52.8	60.5	54.1	53.1
Каротиноиды, мкг/л									
X	5.2	18.8	8.8	10.2	15.6	13.2	10.1	6.9	7.6
m _x	0.2	1.7	0.9	0.8	0.8	1.0	0.8	0.9	0.7
min	0.1	2.4	0.1	0.3	2.6	3.1	2.8	1.6	0.9
max	19.7	72.6	52.7	134.9	87.3	64.2	126.1	49.8	14.4
C _y	62.7	91.0	104.3	111.9	76.8	70.8	104.8	95.6	98.1

Таблица 19 (окончание)

Параметры		Водохранилища							
		Шекснинское	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Волгоградское
n		344	98	105	220	216	89	172	120
E ₄₈₀ /E ₆₆₄									
X	1.03	0.90	1.07	1.10	1.05	1.11	1.10	1.02	1.14
m _x	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03
min	0.42	0.63	0.67	0.60	0.70	0.74	0.69	0.76	0.72
max	2.76	1.32	1.71	1.90	2.23	1.80	2.33	1.59	2.35
C _y	24.2	16.8	19.7	20.2	21.8	20.7	29.0	19.2	25.4
K/H _л									
X	0.86	0.77	0.85	0.90	0.94	1.04	1.05	0.96	1.03
m _x	0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.03	0.03	0.04	0.03
min	0.51	0.50	0.45	0.41	0.46	0.64	0.59	0.67	0.63
max	2.47	1.18	1.55	1.73	1.99	2.12	2.41	2.51	3.06
C _y	26.7	19.5	27.10	22.2	25.5	30.6	39.5	35.1	33.0

Примечание. n – объем выборки, X – среднее, m_x – стандартная ошибка, min и max – пределы, C_y – коэффициент вариации, %.

жащие Хл *b* и Хл *c*. Однако при типичном для водохранилищ р. Волги смешанном составе фитопланктона среднее относительное содержание Хл *a* в разных водоемах в разгар лета составляет в основном 80–90%. Величины ниже 70% отмечаются в основном в весенний, раннелетний и осенний периоды. В целом для каскада более высокое относительное количество Хл *a* отмечено в Ивановском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, в озеровидных расширениях которых в летний период складываются благоприятные условия для развития синезеленых водорослей. Минимальная величина получена для Чебоксарского водохранилища, характеризующегося самой высокой проточностью.

Дополнительные хлорофиллы содержатся у представителей определенных таксонов: Хл *b* в клетках зеленых и эвгленовых водорослей, Хл *c* – диатомовых, золотистых, динофитовых и криптофитовых (Водоросли, 1989; Саут, Уиттик, 1990). Это наиболее распространенные обитатели пресных вод в умеренных широтах и, в частности, в водохранилищах р. Волги. Относительное содержание дополнительных хлорофиллов значительно ниже, по сравнению с Хл *a*. Средняя для водохранилищ доля Хл *b* колеблется в пределах 3.8–8.7%, Хл *c* – 10.7–21%. Оба показателя характеризуются более высокой изменчивостью, чем относительное количество Хл *a*. Коэффициенты вариации для относительного содержания Хл *b* в разных водоемах составляют 71–157%, для Хл *c* – 40–62%. Оба показателя возрастают в весенний и осенний периоды и становятся ниже летом. Соотношение основного и дополнительных хлорофиллов соответствует составу фитопланктона, для которого характерно преобладание диатомовых и зеленых в начале лета, диатомовых и синезеленых в разгар лета и диатомовых осенью (Волга и..., 1978; Охапкин, 1994; Охапкин и др., 1997; Экология фитопланктона..., 1999; Современная экологическая..., 2000).

Продукты распада хлорофилла феопигменты представлены типичными для пресных вод величинами (Бульон, 1978, 1983). Их концентрации невелики и составляют в среднем для водохранилищ 1.8–5.1 мкг/л при более высоких значениях в Ивановском, Горьковском и Чебоксарском – водоемах с повышенным содержанием Хл *a*. Среднее для водохранилищ относительное количество феопигментов, несмотря на широкий диапазон отдельных значений, представлено еще более близкими величинами, чем их концентрации, и составляет 23–32% от суммы с “чистым” Хл *a*. Оба показателя характеризуются средней степенью изменчивости при соответствующих коэффициентах вариации 53–94% и

53–71%. Увеличение доли феопигментов обычно отмечается весной или в начале лета и осенью, а снижение – в разгар летней вегетации фитопланктона. Изменение относительного количества феопигментов находится в хорошем соответствии с динамикой пигментного индекса E_{480}/E_{664} (отношением желтых и зеленых пигментов) и, по-видимому, также отражает состояние фитопланктона.

Состав каротиноидов многообразен (в общей сложности в природных системах идентифицировано около 500 желтых пигментов) (Бриттон, 1986) и так же, как наличие дополнительных пигментов, специфичен (Водоросли, 1989), но стандартное определение в смешанном ацетоновом экстракте позволяет оценить лишь их суммарное содержание без идентификации отдельных пигментов. Хлорофилл, в отличие от каротиноидов, более лабилен и легко разрушается при неблагоприятных условиях (Баллестер, 1966), поэтому преобладание желтых пигментов считается признаком физиологического неблагополучия водорослей (Margalef, 1967; Paerl et al., 1983; Foy, 1987). Это отмечается при старении популяций; при истощении минерального питания (в основном азотного); на больших глубинах при недостатке света, или у поверхности при избыточной освещенности, если вспомнить о светозащитной функции каротиноидов (Тарчевский, 1977; Эдвардс, Уокер, 1986; Prezelin, 1981). Количественное соотношение желтых и зеленых пигментов рассматривают как характеристику физиологического состояния фитопланктона, условий его обитания и обеспеченности биогенным питанием. Эти вопросы обсуждаются в многочисленных публикациях (Баллестер, 1966; Кобленц-Мишке, 1971; Пырина и др., 1981; Курейшев, 1983; Первичная продукция..., 1983; Минеева, 1993б; Yentsch, Vaccaro, 1958; Margalef, 1960, 1964; Talling, 1966; Zevenboom, Mur, 1978; Watson, Osborne, 1979) и, в частности, в работах, посвященных пигментам планктона Рыбинского водохранилища (Елизарова, 1975; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Сигарева, 1986; Пырина, Минеева, 1990). Обычно используют три близкие по смыслу показателя, которые тесно связаны между собой (Минеева, Пырина, 1986; Бокова, 1988) – пигментные индексы, выраженные через отношение оптических плотностей ацетонового экстракта в соответствующих максимумах поглощения E_{430}/E_{665} (Margalef, 1960) и E_{480}/E_{664} (Talling, 1966; Watson, Osborne, 1979), а также принятое в физиологии растений отношение концентраций каротиноидов и Хл *a* (К/Хл). Следует, однако, отметить, что каждый из них не лишен определенных недостатков: для отношения К/Хл это связано с про-

цедурой расчета каротиноидов фитопланктона смешанного состава; для пигментных индексов – с отсутствием единого максимума поглощения желтых пигментов, а также способностью Хл а поглощать в синей (430 нм) области спектра.

В водохранилищах р. Волги значения пигментного индекса E_{480}/E_{664} изменяются в одном и том же диапазоне, средние близки к единице (табл. 19), свидетельствуя о том, что фитопланктон функционирует в пределах своей физиологической нормы. В сезонном цикле преобладание каротиноидов над хлорофиллом отмечается в начале лета ($E_{480}/E_{664} > 1$), что типично для периодов спада в развитии водорослей при смене сообществ. В августе пигментный индекс снижается и колеблется около единицы. В октябре величины E_{480}/E_{664} оставались неизменными в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, но значительно выросли в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском. Как отмечалось выше, для пигментного индекса характерны те же тенденции, что и для процентного содержания дериватов хлорофилла. Изменение обоих показателей соответствует степени развития фитопланктона. Во время сезонных максимумов в водоеме присутствуют жизнеспособные активные клетки, признаками физиологического благополучия которых и являются пониженные величины пигментных характеристик: преобладание зеленых пигментов над желтыми (E_{480}/E_{664} ниже или незначительно выше единицы), а также присутствие активной формы хлорофилла (невысокое относительное содержание феопигментов). При низких концентрациях хлорофилла, свидетельствующих о спаде развития сообщества, оба показателя возрастают.

По соотношению желтых и зеленых пигментов И.К. Бокова (1988) выделяет водоемы “каротиноидного” и “хлорофилльного” типа, в которых, соответственно, содержание каротиноидов выше, чем хлорофилла и наоборот. Такое подразделение имеет вполне определенный экологический смысл и соответствует направленности метаболизма сообщества или баланса органического вещества в экосистеме: положительной в первом случае (первичная продукция в столбе воды превышает деструкцию) и отрицательной во втором (первичная продукция ниже деструкции) (Одум, 1975, 1986а, б). Преобладание каротиноидов над хлорофиллом при отрицательном балансе органического вещества в водной толще отмечено нами для озер Дарвинского заповедника, которые характеризуются широким диапазоном цветности и рН (Минеева, 1993б). По осредненному за весь период исследований отношению К/Хл (табл. 19) большинство водохранилищ можно

Таблица 20. Коэффициенты корреляции Хл а с остальными пигментными характеристиками

Параметры	Шекснинское	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское
n	344	98	105	220	216	89	172	59	120
r _{0.05}	0.113	0.195	0.174	0.138	0.138	0.205	0.159	0.250	0.174
Хл b	0.199	-0.005	0.382	0.073	-0.273	0.017	-0.167	0.072	-0.081
Хл c	0.478	0.651	0.856	0.600	0.238	0.583	0.399	0.748	0.652
Хл abc	0.965	0.991	0.995	0.995	0.987	0.974	0.980	0.992	0.992
% Хл а	0.339	0.409	0.309	0.335	0.450	0.521	0.425	0.364	0.359
% Хл b	-0.338	-0.417	-0.298	-0.296	-0.401	-0.429	-0.339	-0.301	-0.334
% Хл c	-0.223	-0.317	-0.236	-0.293	-0.462	-0.503	-0.454	-0.356	-0.326
Фео	0.613	0.729	0.483	0.751	0.645	0.527	0.410	0.234	0.545
% Фео	0.028	-0.579	-0.578	-0.285	-0.406	-0.369	-0.359	-0.489	-0.246
К	0.934	0.963	0.984	0.956	0.950	0.963	0.967	0.986	0.976
E ₄₈₀ /E ₆₆₄	-0.351	-0.391	-0.514	-0.252	-0.325	-0.261	-0.353	-0.412	-0.354

Примечание. n – объем выборки, r_{0.05} – критическое значение коэффициента корреляции при P < 0.05.

назвать водоемами “хлорофилльного” типа, а Чебоксарское, Куйбышевское и Волгоградское тяготеют к “каротиноидному” или смешанному типу. Однако это не всегда соответствует выражению биотического баланса, который в водохранилищах р. Волги, характеризуется в основном отрицательной направленностью (Минеева, 2003).

Во всех водохранилищах пигментные характеристики изменяются в тесной взаимосвязи с основным пигментом (табл. 20). Это отражает общебиологические закономерности фотосинтетической продуктивности альгоценозов. В ряде случаев исключение составляет лишь Хл *b*, связанный с наличием в составе сообществ зеленых водорослей, дающих ощутимые всплески развития лишь в определенные периоды. Близкая к функциональной зависимость получена для суммарного содержания зеленых пигментов, а также каротиноидов. Этим еще раз подтверждается возможность использования обоих показателей наравне с хлорофиллом *a* для характеристики обилия фитопланктона и трофии водоема.

Обращает на себя внимание тесная связь с хлорофиллом концентрации феопигментов во всех водохранилищах, кроме Шекснинского. Механизмы превращения хлорофилла и факторы, оказывающие влияние на этот процесс, подробно рассмотрены в литературе. Известно, что феопигменты хорошо сохраняются в донных отложениях, особенно в анаэробных условиях (Laevastu, 1958; Gorham, Sanger, 1972; Rybak, Rybak, 1982) и могут поступать в толщу воды при взмучивании седиментов (Елизарова, 1975; Moss, 1970). К факторами феофитинизации хлорофилла относят выедание водорослей зоопланктоном (Currie, 1962; Lorenzen, 1967; Moreth, Yentsch, 1970; Glooschenko et al., 1972, 1974; Daley, 1973; Hallegraeff, 1977) и неблагоприятные световые условия (Ведерников и др., 1973; Yentsch, 1965). Последний эффект может быть обратимым, т.к. на свету исходное количество активного хлорофилла восстанавливается, что, в частности, отмечалось нами при проведении суточных наблюдений на Сиверском озере (Маркевич и др., 1982). Феофитинизация хлорофилла может происходить под действие фермента хлорофиллазы (Moreth, Yentsch, 1970) из класса эстераз с оптимумом активности при pH 5.9. В листьях высших растений активность этого фермента особенно высока в мае и сентябре, т.е. в периоды наибольшей интенсивности образования и распада хлорофилла (Кретович, 1971). Жизненный цикл водорослей гораздо короче, а сообщество может включать не один десяток видов, популяции которых находятся на разных фазах роста. Это дает основание предположить наличие по-

стоянной хлорофиллазной активности в планктонных альгоценозах. Все перечисленные факторы присущи водной среде и определяют содержание феопигментов в воде водохранилищ, выделить какой-то определенный из них довольно трудно. По-видимому, образование феопигментов в водной толще исследованных водоемов происходит сходным путем; основным источником деградированного хлорофилла в большинстве случаев служит сес-тон и клетки водорослей в его составе.

Глава 4

Хлорофилл как показатель пространственного распределения фитопланктона водохранилищ

Факторы пространственной гетерогенности фитопланктона

Для открытой воды, в которой обитает фитопланктон, характерна нестабильность, обусловленная совокупностью зональных и аazonальных факторов: географическим положением, приходом солнечной энергии, погодными условиями, геохимическими процессами, поступлениями с водосбора. С изменчивостью внешних условий связано развитие и распределение гидробионтов, которое регулируется физическими, химическими и биологическими процессами. Изучение реакции сообществ на множественное влияние внешних факторов остается актуальным, и планктонные системы служат наиболее подходящим объектом для этих целей (Reynolds, 1987, 1990).

Физические процессы определяют пространственное распределение планктона, связанное с горизонтальной и вертикальной неоднородностью водного столба (Harris, 1987а, б). Гидродинамическое воздействие служит дополнительным источником внешней энергии, способствующей перераспределению организмов и питательных веществ (Одум, 1975, 1986; Margalef, 1978). Пространственная гетерогенность среды считается важным стабилизирующим фактором функционирования экосистемы (Hino, 1981).

Водохранилищам свойственна сложная гидродинамическая структура, которая определяется сочетанием генетически и качественно разнородных водных масс. Взаимодействие водных масс обуславливает пространственную неоднородность и временную изменчивость полей гидрофизических и гидрохимических характеристик. Эта изменчивость отражается в комплексе разномасштабных процессов, развивающихся в результате внешнего воздействия в

сочетании с морфометрическими особенностями водоема. Крупномасштабные (длиннопериодные) процессы охватывают в пространственном аспекте целые водоемы, а по времени – многолетние и сезонные изменения; мезомасштабные, нижний предел которых определяется морфометрией водоема и его отдельных участков, по времени занимают от нескольких часов до синоптических периодов в несколько суток; мелкомасштабные – от нескольких сот метров до турбулентных пульсаций, диссипирующих механическую энергию в тепловую, ограничены непродолжительными периодами времени (Экологические факторы..., 1993).

Аналогичными категориями характеризуют временную и пространственную динамику фитопланктона, в распределении которого различают мелкомасштабные кластерные зоны (размером менее 10 м), турбулентные (10–1000 м) и крупномасштабные (более 1000 м) зоны (Sandusky, Horne, 1978). Мелкомасштабное распределение (*small-scale patchiness*) характеризуется размерностью метры и часы (мм и сек), размерность крупномасштабного распределения или пятнистости (*large-scale patchiness*) оценивается километрами и сутками (Reynolds, 1984). Экологическое значение пятнистости фитопланктона состоит в обеспечении ряда конкурентных преимуществ (затенение одних форм другими, использование более теплых поверхностных вод для быстрого горизонтального перемещения, выделение альгицидов, образование хелатных соединений металлов, избегание выедания: Sandusky, Horne, 1978). Пятнистость определяется гидродинамическими процессами, репродуктивностью водорослей, прессом зоопланктона, биогенным лимитированием (Hino, 1981).

Особенности вертикального распределения хлорофилла

Одной из отличительных черт водохранилищ Волги является редкое и непродолжительное наличие плотностной стратификации водной толщи в период открытой воды. Это определяет характер вертикального распределения водорослей. На большом материале, полученном для Рыбинского водохранилища при отборе проб с разных глубин, показано, что различия в распределении фитопланктона в толще воды выражены в основном летом в штилевую погоду при массовом развитии синезеленых водорослей (Минеева, 1986; Пырина, Минеева, 1990; Mineeva, Litvinov, 1998). Скопления их чаще отмечаются в шестиметровом слое, соответствующем средней глубине водохранилища, но довольно

Таблица 21. Содержание хлорофилла в фотическом слое и целом столбе воды в водохранилищах Волги (средние для водоемов величины и достоверность различий между ними по критерию Стьюдента)

Водохранилище	Год, месяц	Хл <i>a</i> (мкг/л) в слое		<i>t</i> -критерий
		0–2 м	Поверхность – дно	
Иваньковское	1989, VIII	33.4±6.8	25.6±6.0	0.86
	1991, VIII	24.5±9.0	23.9±10.6	0.04
Угличское	1989, VIII	5.7±1.3	6.3±1.4	0.31
	1991, VIII	14.5±4.6	12.2±5.0	0.34
Рыбинское	1989, VIII	13.9±3.4	14.8±4.0	0.17
	1990, VI	8.9±2.2	8.7±2.3	0.06
	1990, VIII	19.4±3.8	15.8±2.9	0.75
	1990, X	11.2±2.0	9.6±1.7	0.61
	1991, VI	7.2±1.3	5.9±0.9	0.82
	1991, VIII	15.0±2.4	10.6±2.8	1.19
Горьковское	1989, VIII	33.6±6.3	33.8±3.3	0.03
	1990, VI	5.9±1.2	6.2±1.3	0.17
	1990, VIII	18.2±2.1	17.1±3.4	0.28
	1990, X	12.3±1.3	12.5±1.3	0.11
	1991, VI	5.4±0.3	5.8±0.2	1.11
	1991, VIII	31.9±9.2	17.0±1.5	1.60
Чебоксарское	1989, VIII	28.3±6.6	28.7±8.1	0.04
	1990, VI	8.2±1.5	9.2±1.6	0.46
	1990, VIII	10.1±1.8	8.4±1.9	0.65
	1990, X	11.3±1.3	10.9±0.9	0.25
	1991, VI	12.6±2.2	13.0±3.8	0.09
	1991, VIII	24.8±9.3	17.0±5.4	0.73
Куйбышевское	1989, VIII	17.2±2.2	16.2±1.9	0.34
	1990, VI	6.5±1.5	5.9±0.9	0.34
	1990, VIII	26.0±8.2	10.5±2.6	1.80
	1990, X	4.8±1.2	5.0±1.3	0.11
	1991, VI	4.7±0.9	6.2±1.4	0.90
	1991, VIII	9.0±1.5	11.9±1.6	1.32
Саратовское	1989, VIII	9.7±1.4	9.2±0.9	0.30
	1990, VIII	13.4±5.2	5.1±1.5	1.53
	1990, X	1.5±0.2	1.5±0.2	0.00
	1991, VIII	10.4±1.6	11.6±3.8	0.29
Волгоградское	1989, VIII	10.6±1.8	7.7±1.4	1.27
	1990, VIII	8.5±1.8	6.0±1.5	1.07
	1990, X	1.6±0.4	1.4±0.2	0.45
	1991, VIII	6.9±1.6	6.1±1.9	0.32

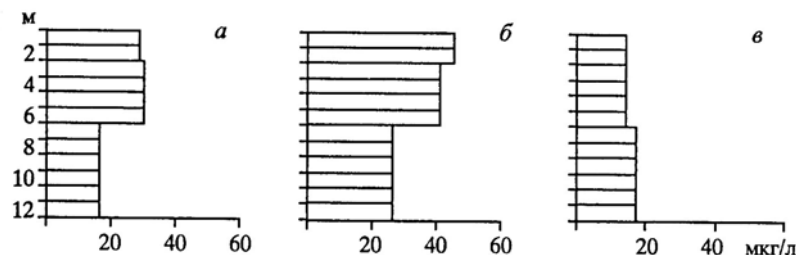


Рис. 6. Распределение концентраций хлорофилла в толще воды на станции центральной части Рыбинского водохранилища в августе 1986 г.: а – 9 VIII (ясно, штиль), б – 13 VIII (ясно, штиль), в – 15 VIII (пасмурно, ветер)

быстро нарушаются ветром, как это показано на примере одной из станций центральной части (рис. 6). При расчете средних показателей для отдельных сроков наблюдения или вегетационного сезона эти различия становятся несущественными.

В каскаде водохранилищ содержание Хл *a* в верхнем двухметровом слое и столбе воды от поверхности до дна достоверно не различается (табл. 21), что дает основание говорить о равномерном распределении водорослей в водной толще.

Это соответствует отсутствию плотностной стратификации как в условиях проточности в водохранилищах руслового типа, так и при частом ветровом перемешивании в озеровидном Рыбинском. Среднее за безледный период содержание Хл *a* в верхнем двухметровом слое этого водоема только в его озеровидном Главном плесе достоверно выше, чем в целом столбе воды ($t > 1.96$, $P < 0.05$), в трех речных плесах различия были незначимы по критерию Стьюдента (табл. 22).

Таблица 22. Среднее за вегетационный сезон содержание хлорофилла в фотическом слое и целом столбе воды Рыбинского и достоверность различий между ними по критерию Стьюдента

Плес	Хлорофилл (мкг/л) в слое				t-критерий	
	0–2 м		0 м–дно			
	1981 г.	1982 г.	1981 г.	1982 г.	1981 г.	1982 г.
Волжский	14.4±2.3	10.9±2.3	10.0±1.3	8.8±1.4	1.66	0.78
Главный	18.2±1.8	11.6±0.7	12.9±1.0	9.6±0.5	2.57	2.32
Шекснин- ский	22.0±4.4	15.4±1.3	18.0±2.5	14.8±1.3	0.79	0.33
Моложский	11.3±2.2	7.8±0.4	8.8±1.3	7.5±0.3	0.98	0.47

Характеристика горизонтального распределения хлорофилла

Во всех водохранилищах четко выражена разномасштабная горизонтальная неоднородность фитопланктона. *Микромасштабное распределение* характеризует отдельные станции, где обилие организмов меняется на расстоянии 0.1–10 м. Оно обусловлено как присутствием морфологически различающихся форм водорослей, так и внутренней нестабильностью водной среды, которая проявляется в динамических процессах соответствующего масштаба (конвекционные токи, циркуляции Лангмюра, пассивные и ветровые течения, апвеллинг, сейшевые волны). Эта неоднородность, содержащая случайное число организмов со случайным пространственным распределением, неустойчива и меняется при скорости ветра более 3–5 м/сек (Sandusky, Horne, 1978; Reynolds, 1984, 1987).

Десятикратный отбор проб метровым батометром из слоя воды 0–1 м был выполнен в 1980 г. на ст. Коприно (Волжский плес Рыбинского водохранилища) при разных плотности и составе фитопланктона, в условиях гомотермии при умеренном ветре и состоянии поверхности 1–2 балла. По времени, занимавшему 15–20 мин., это соизмеримо с физиологическими процессами в клетке, не затрагивающими скоростей роста (Reynolds, 1984). Изменения в среде не происходят за такой короткий срок, но на водоросли влияют даже небольшие флуктуации освещенности, которые могут менять фотосинтетическую фиксацию углерода (Harris, 1987). Ответ клетки на физиологическом уровне (Harris, 1986) может выражаться в осуществлении альтернативных путей метаболизма (фотосинтез, дыхание, фотодыхание, накопление, экскреция) (Reynolds, 1990). В течение такого периода среднее содержание хлорофилла и его изменчивость, оцененная через коэффициенты вариации C_v невелика (табл. 23).

Эти изменения превосходят погрешность аналитического определения хлорофилла, оцениваемую в 2.5–4% (Минеева, 1987). За такой временной интервал клетки водорослей могут перераспределяться в толще воды и даже “преодолевать” плотностные градиенты при наличии последних (Reynolds, 1990). В горизонтальном направлении за счет только турбулентных процессов водоросли в поверхностном слое могут переноситься со скоростью 0.03 м/с (Reynolds, 1984), тогда за 15–20 мин их перемещение достигает 30–40 м или более, если принять во внимание ветровое воздействие. Если же рассматривать эти результаты как ошибку

Таблица 23. Характеристика условий и краткосрочной изменчивости содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище (ст. Коприно, 1980 г.)

Дата	Температура воды, °С	Прозрачность, м	Хл <i>a</i> , мкг/л	C_v , %	Доминирующие водоросли
18 VI	20.1	1.2	22.6±0.7	8.9	Диатомовые
26 VIII	18.1	0.9	78.3±3.6	14.4	Синезеленые
16 IX	15.5	1.2	2.0±0.1	18.3	Диатомовые

отбора проб, то и она невелика (для оз. Онтарио приводится более высокая величина $C_v = 76\%$ (Harris, 1987)).

Мезомасштабное распределение фитопланктона оценивали по данным полигонных съемок, выполненных за 4–5 ч (Угличское водохранилище, июль 1999 г.) или 10–12 ч (Рыбинское, май – сентябрь 1987 г.). Расстояние между станциями составляло сотни метров в первом случае и 2–3 км во втором. Временной интервал, в течение которого проводились съемки, соизмерим уже не только с физиологическими, но и экологическими процессами, длящимися около 10^5 с (около одних сут.) и затрагивающими воспроизводство клеток (Reynolds, 1990). Напомним, что для альгоценозов водохранилища скорости роста составляют 0.5–5 удвоений в сут. (Елизарова, 1982, 1993). Внешнее, как правило ветровое, воздействие такого временного масштаба играет важную роль в пространственном распределении фитопланктона (Harris, 1986).

На полигоне площадью 14×23 км, расположенном в западной части Главного плеса Рыбинского водохранилища (рис. 7), наблюдения, начатые в конце мая, захватили период интенсивного прогрева водной толщи. В это время в водоеме присутствуют водные массы трех типов: зимние воды водохранилища с температурой 3.2 °С и электропроводностью 215 мкСим/см, весенние речные воды (6.4 °С и 130 мкСим/см), а также воды, образовавшиеся при их трансформации и смешении (11.9 °С и 170 мкСим/см). К середине июня различия сгладились и оставались небольшими до конца сезона (Экологические факторы..., 1993). Начало съемок захватило весенний пик фитопланктона и дальнейшие типичные для водохранилища сукцессионные изменения (Рыбинское водохранилище..., 1972; Экология фитопланктона..., 1999), связанные с сезонной сменой сообществ (Пырина и др., 1993). Наибольшая горизонтальная неоднородность была отмечена в период пика в конце мая при температуре воды 7–10 °С. В дальнейшем на фоне прогрева воды содержание Хл *a* снизилось, достигнув минимальных величин в сере-

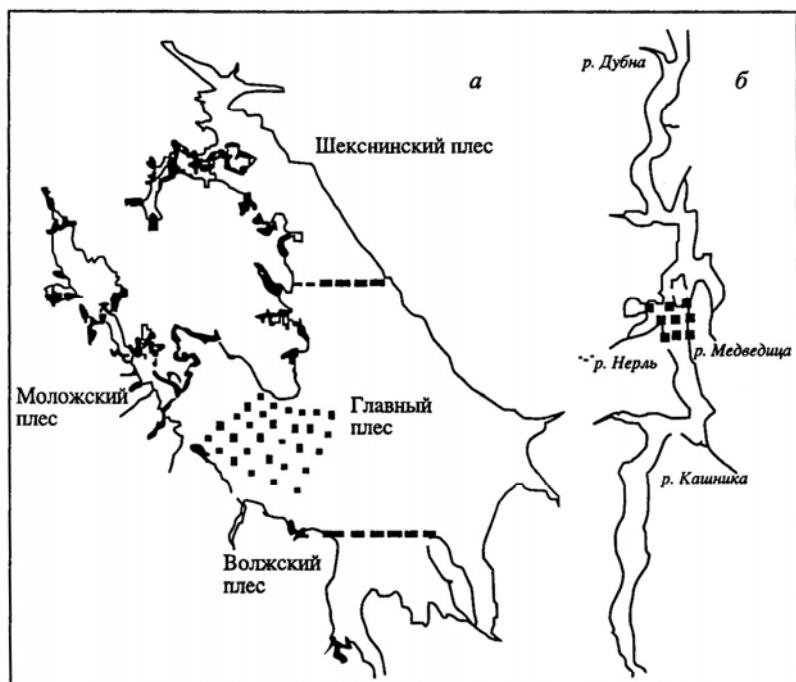


Рис. 7. Расположение станций наблюдения на полигонах Рыбинского (а) Угличского (б) водохранилищах

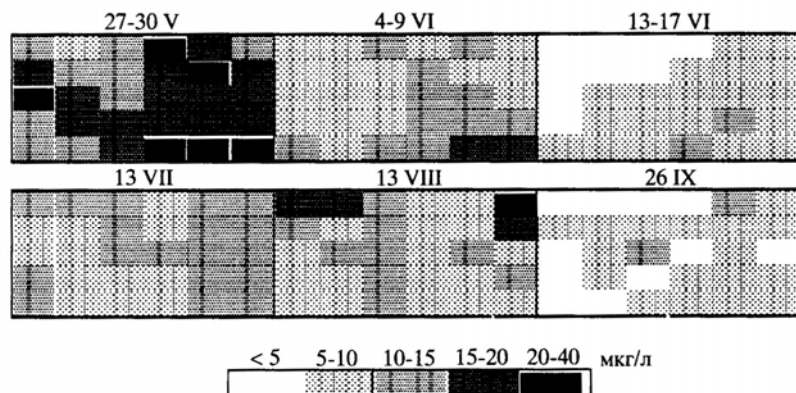


Рис. 8. Распределение концентраций хлорофилла на полигоне в Рыбинском водохранилище в 1987 г.

дине июня, и его распределение по акватории полигона стало более равномерным. В июле содержание Хл *a* лишь немного выросло по сравнению с июнем, распределение было довольно однородным при небольшом увеличении по периферии полигона. В августе содержание пигмента оставалось на том же уровне, но пятнистость распределения стала заметнее. В разгар лета при низкой интенсивности солнечной радиации в сочетании с усиленными ветрами, обуславливающими перемешивание водной толщи, не был отмечен типичный для водохранилища максимум, формируемый синезелеными водорослями. В сентябре концентрации немного снизились, и распределение выровнялось (рис. 8).

Распределение хлорофилла в пределах исследованной акватории в целом характеризовалось средней степенью изменчивости. Различия между крайними величинами в течение сезона составили 1.8–6.8 раза при коэффициентах вариации средних 17–56% (табл. 24). Для абиотических же показателей получены низкие величины C_v , соответствующие более однородному их распределению.

Судя по величинам коэффициента детерминации R^2 , зависимость содержания хлорофилла от приведенных в табл. 24 абиотических характеристик меняется в ходе сезонной сукцессии, становясь то сильнее, то слабее (табл. 25). Более низкие R^2 свидетельствуют о том, что распределение водорослей в эти периоды регулируется другими факторами (это может быть содержание биогенов, пресс зоопланктона, гидродинамика).

В течение всего вегетационного сезона на полигоне отмечались локальные пятна с повышенными концентрациями пигмента (рис. 8). Результаты численного моделирования, выполненного С.А. Поддубным (Экологические факторы..., 1993), показали, что распределение планктона связано со структурными элементами циркуляции водных масс. Наибольшие скопления водорослей в южной и восточной частях полигона были приурочены к областям антициклонических круговоротов и находились вблизи зон дивергенции потоков. В большинстве случаев выявлялась тенденция к постепенному увеличению концентрации хлорофилла по направлению от циклонических вихрей к антициклоническим с понижением на периферии антициклонов и повышением на периферии циклонов. Пространственно-временная динамика пятен определялась динамикой антициклонических круговоротов, смещение пятен происходило в направлении перемещения вихрей.

Таблица 24. Характеристика мезомасштабного распределения Хл *a* и абиотических параметров в Рыбинском водохранилище в 1987 г.

Показатели	Пределы (min-max)	Среднее с ошибкой	C _v , %	max/min
27 V, n = 12, h = 4.5–11.0 м, скорость ветра 8.0–10.5 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	8.6–49.3	21.6±3.5	55.5	5.7
Т °С	7.2–10.5	8.2±0.3	13.9	1.5
Пр, см	50–130	92±6	22.8	2.6
Цв, град	40–110	57±6	34.7	2.8
Эл, мкСим/см	187–214	198±4	7.1	1.1
30 V, n = 29, h = 7.0–19.0 м, скорость ветра 0.0–4.2 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	9.2–25.0	15.8±0.7	18.0	2.7
Т °С	7.8–14.2	9.7±0.3	15.6	1.8
Пр, см	80–150	121±4	16.5	1.9
Цв, град	40–90	54±2	18.6	2.3
Эл, мкСим/см	130–214	172±4	13.1	1.6
4 VI, n = 30, h = 5.5–14.0 м, скорость ветра 2.2–6.6 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	7.7–23.1	11.4±0.6	28.2	3.0
Т °С	11.2–14.3	12.8±0.2	9.3	1.3
Пр, см	110–200	153±4	14.0	1.8
Цв, град	50–85	65±2	17.9	1.7
Эл, мкСим/см	117–185	168±3	11.0	1.6
6 VI, n = 29, h = 5.0–13.0 м, скорость ветра 0.5–3.9 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	4.8–17.3	9.5±0.5	28.6	3.6
Т °С	13.7–17.9	15.8±0.2	7.3	1.3
Пр, см	50–170	141±4	15.7	3.4
Цв, град	50–70	57±1	11.7	1.4
Эл, мкСим/см	147181	165±2	5.4	1.2
9 VI, n = 14, h = 7.5–16.0 м, скорость ветра 1.1–8.4 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	5.1–9.9	7.7±0.3	16.7	1.9
Т °С	12.4–16.2	14.9±0.3	8.3	1.3
Пр, см	100–155	135±4	11.3	1.6
Цв, град	65–110	80±5	21.5	1.7
Эл, мкСим/см	116–157	135±3	9.0	1.4
13 VI, n = 28, h = 5.0–12.5 м, скорость ветра 0.6–7.6 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	2.6–14.4	5.5±0.4	40.3	5.5
Т °С	12.7–18.4	15.5±0.3	11.5	1.4
Пр, см	100–210	172±5	15.5	2.1
Цв, град	45–70	59±1	11.7	1.6
Эл, мкСим/см	151–180	170±1	4.3	1.2

Таблица 24 (окончание)

Показатели	Пределы (min-max)	Среднее с ошибкой	C _v , %	max/min
15 VI, n = 27, h = 6.0–15.0 м, скорость ветра 1.9–5.4 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	2.0–12.6	5.7±0.5	42.7	6.3
Т °С	14.2–16.6	15.7±0.1	4.0	1.2
Пр, см	100–200	180±5	15.2	2.0
Цв, град	45–75	60±2	16.7	1.7
Эл, мкСим/см	133–177	163±3	8.1	1.3
17 VI, n = 29, h = 6.5–14.0 м, скорость ветра 0.5–6.7 м с ⁻¹				
Хл, мкг/л	2.9–20.2	6.6±0.7	53.1	7.0
Т °С	14.7–23.0	17.5±0.4	13.6	1.6
Пр, см	100–210	171±5	17.2	2.1
Цв, град	50–70	61±1	9.9	1.4
Эл, мкСим/см	146–178	166±2	5.8	1.2
13 VII, n = 30, h = 6.0–14.0 м				
Хл, мкг/л	7.0–16.0	10.7±0.4	22.2	2.3
Т °С	16.5–17.2	17.0±0.1	1.3	1.0
Пр, см	115–170	137±3	12.1	1.5
13 VIII, n = 30, h = 5.5–13.0 м				
Хл, мкг/л	6.2–28.2	10.9±0.8	39.9	4.5
Т °С	16.2–17.0	16.8±0.1	1.1	1.0
Пр, см	90–160	131±3	11.8	1.8
26 IX, n = 29, h = 6.5–12.5 м				
Хл, мкг/л	3.4–12.2	6.1±0.4	36.7	3.6
Т °С	10.1–10.8	10.3±0.1	1.5	1.1
Пр, см	100–140	123±2	8.5	1.4

Примечание. Здесь и далее: Хл – хлорофилл, Т – температура воды, Пр – прозрачность, Цв – цветность, Эл – электропроводность, h – глубина, n – число станций.

Исследования на полигоне Угличского водохранилища были выполнены летом 1999 г. в районе устья р. Нерль (рис. 7). И здесь, в речной части долинного водохранилища распределение фитопланктона в пределах небольшого участка характеризовалось средней степенью изменчивости. В июле в условиях максимального для данного года прогрева (при температуре воды около 25 °С) в средней части водохранилища начали интенсивно развиваться синезеленые водоросли, и на полигоне было зафиксировано высокое, близкое к максимальному для всего многолетнего периода, содержание Хл *a*. Через месяц на спаде развития летнего сообщества пространственные различия сгладились, коэффициент вариации средней стал существенно ниже (табл. 26). Почти двукратное различие в содержании хлорофилла отмечено

Таблица 25. Коэффициент множественной корреляции R^2 между содержанием хлорофилла в Рыбинском водохранилище и абиотическими характеристиками, приведенными в табл. 24 (1987 г.)

Дата	R^2	Дата	R^2	Дата	R^2
27 V	0.38	9 VI	0.27	13 VII	0.42
30 V	0.24	13 VI	0.16	13 VIII	0.09
4 VI	0.54	15 VI	0.68	26 IX	0.24
6 VI	0.59	17 VI	0.25		

Таблица 26. Содержание хлорофилла на полигоне Угличского водохранилища в 1999 г.

Дата	Хлорофилл, мкг/л		C_v , %
	Пределы	Среднее	
8 VII	31.1–73.1	45.3±5.7	35.3
24 VIII	4.7–8.1	6.7±0.3	15.1

для станций, расположенных на одном разрезе у правого и левого берега (рис. 9).

Горизонтальное распределение планктона в узких долинных водохранилищах в пределах русловой зоны связано с особенностями структуры течений. Для исследованного участка показана явно выраженная поперечная циркуляция вод и, в соответствии с этим, зависимость распределения фитопланктона непосредствен-

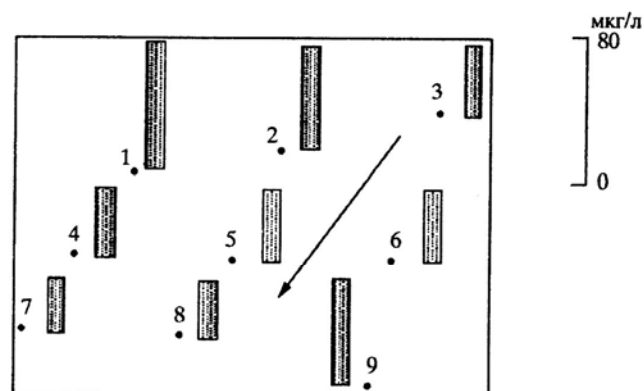


Рис. 9. Распределение концентраций хлорофилла на полигоне в устье р. Нерль (Угличское водохранилище) 8 июля 1999 г.: цифры – номера станций, стрелка – направление течения

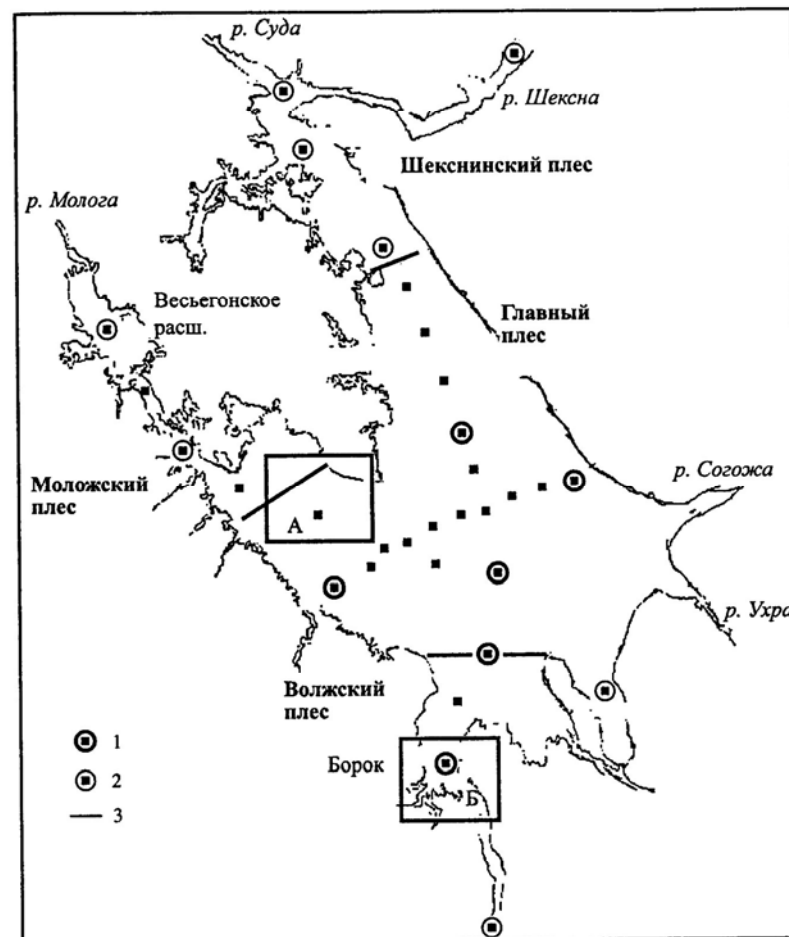


Рис. 10. Схема расположения станций на Рыбинском водохранилище, в том числе:

1 – станции многолетних наблюдений; 2 – станции наблюдений 1981–1982 гг.; 3 – границы плесов; А – полигон, Б – район исследований 1993 и 1997 гг.

но от характера поперечного переноса (Поддубный, 2000). Наибольшие концентрации хлорофилла были отмечены у правой (ст. 1) или у левой (ст. 9) границы русловой зоны в зависимости от направления поперечной циркуляции воды соответственно по часовой или против часовой стрелки.

Аналогичные механизмы определяют горизонтальное распределение фитопланктона и в Горьковском водохранилище (Поддубный, 2000), где по наблюдениям 1992 г. различия между концентрациями хлорофилла на правобережной и левобережной станции составили 20–70% в мае и возросли до 3.5 раз в августе (Охапкин и др., 1997).

Представление о *макромасштабном распределении* фитопланктона дают материалы съемок, выполненных на большой акватории в возможно более сжатые сроки. Такие наблюдения были выполнены на Иваньковском, Рыбинском, Горьковском и Волгоградском водохранилищах. Схема расположения станций наблюдения представлена на рис. 10 и 11.

Учитывая протяженность водохранилищ, такие наблюдения обычно проводятся в течение нескольких суток. По отношению к альгоценозам это соответствует экологическому отклику, затрагивающему скорости роста (Reynolds, 1990), а по отношению к внешним изменениям соизмеримо с синоптическими процессами. Изменение обилия фитопланктона по акватории связано и с переносом, и с ростом организмов. Дискретность таких изменений оценивается интервалом от одних до 10–14 сут (Harris, 1987).

Крупномасштабная пространственная неоднородность фитопланктона в волжских водохранилищах выражена наиболее ярко. Это связано с их размером, наличием морфометрически разнородных участков, поступлением вод притоков и присутствием водных масс различного генезиса. В разгар лета при устойчивом температурном режиме, умеренной и слабой изменчивости характеристик водных масс (прозрачность, цветность, электропроводность) содержание хлорофилла колеблется в широких пределах в водохранилищах всех трофических типов независимо от их положения в каскаде (табл. 27). Доля вариации хлорофилла (R^2), обусловленная действием рассмотренных факторов, снижается от верхних водохранилищ к нижним:

	Ивань- ковское	Рыбинское	Горьковское	Волго- градское
R^2	0.84	0.79	0.53	0.27

Характер макромасштабного распределения фитопланктона в разные сезоны демонстрируют данные, полученные на Рыбинском водохранилище (табл. 28). В период сезонных максимумов фитопланктона (май, июль–август) предельные концентрации Хл а различаются в 7–17 раз, и коэффициенты вариации средних могут превышать 100%. В периоды сезонной депрессии различия

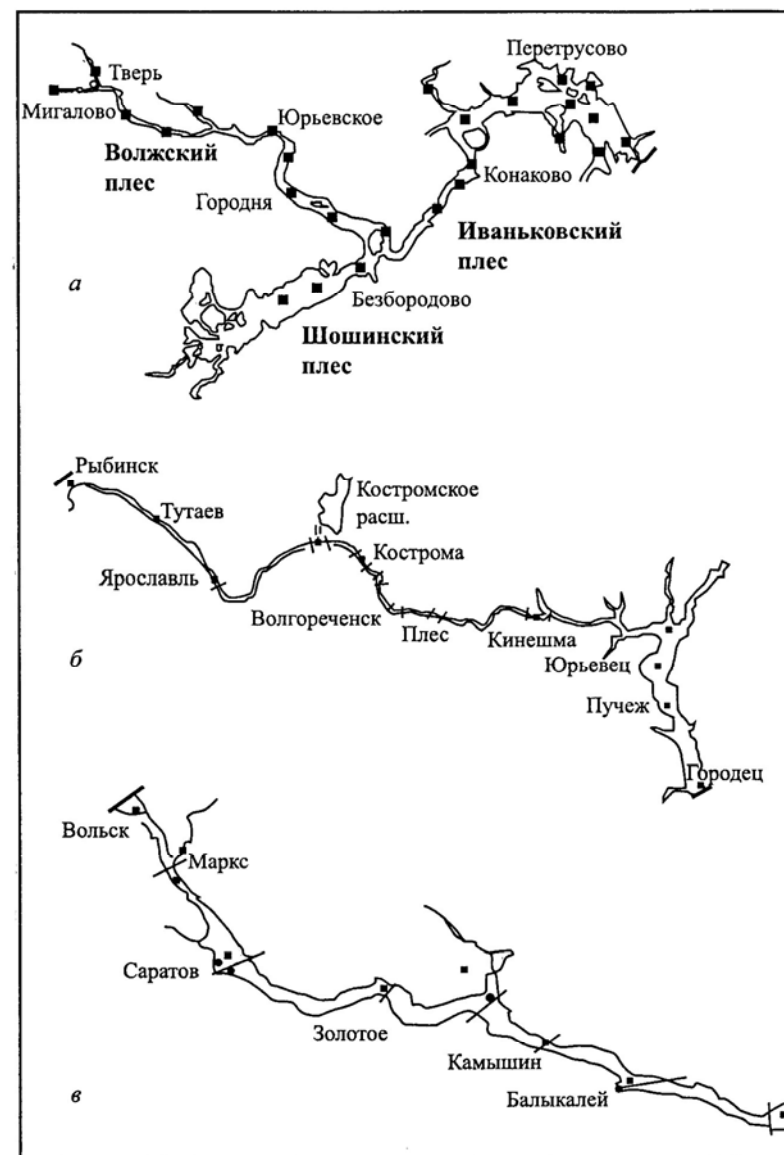


Рис. 11. Схема расположения станций на Иваньковском (а), Горьковском (б) и Волгоградском (в) водохранилищах. Линии – расположение разрезов из трех станций

Таблица 27. Характеристика макромасштабного распределения концентраций хлорофилла и некоторых абиотических характеристик в водохранилищах Волги

Параметры	Пределы (min-max)	Среднее с ошибкой	C _v , %	max/min
Иваньковское водохранилище, VIII 1995 г., n = 26, h = 1.5–15.0 м				
Хл, мкг/л	11.0–74.5	27.4±3.0	56.2	6.8
T, °C	19.3–23.8	21.2±0.2	4.4	1.2
Пр, см	40–195	103±6	29.0	4.9
Цв, град	50–110	67±2	18.7	2.2
Эл, мкСм/см	164–404	211±8	20.2	2.5
Рыбинское водохранилище, VIII 1986 г., n = 28, h = 2.5–14.0 м				
Хл, мкг/л	6.3–102.4	20.5±3.4	91.5	16.3
T, °C	20.4–22.4	21.2±0.1	2.4	1.1
Пр, см	45–160	123±5	21.1	3.6
Цв, град	40–55	48±1	9.0	1.4
Эл, мкСм/см	157–185	170±1	4.4	1.2
Горьковское водохранилище, VIII 1992 г., n=27, h=4.5–16.0 м				
Хл, мкг/л	7.3–51.9	25.8±2.3	46.7	7.1
T, °C	19.4–23.1	20.9±0.2	4.9	1.2
Пр, см	45–145	92±4	21.1	3.2
Цв, град	40–45	42±0.5	5.9	1.1
Волгоградское водохранилище, VIII 1990 г., n = 35, h = 1.0–29.0 м				
Хл, мкг/л	1.6–44.2	10.0±1.2	72.4	27.6
T, °C	20.4–23.0	21.6±0.1	2.9	1.1
Пр, см	75–260	144±6	24.8	3.5
Цв, град	20–40	32±1	16.2	2.0
Эл, мкСм/см	273–310	288±2	4.1	1.1

в пространственном распределении фитопланктона выражены в меньшей степени, разница между минимальными и максимальными концентрациями пигмента снижается до трехкратной при коэффициентах вариации средних около 30%. Повышенное обилие фитопланктона характерно для ряда участков. Это прибрежные мелководья с высоким содержанием биогенов и более интенсивным прогревом (Минеева, 1993а), где концентрирование фитопланктона может происходить за счет нагонных явлений (Брагинский и др., 1968); воды богатого биогенами Шекснинского плеса (Минеева, 1986, 1993а); зоны слияния различных водных масс (Пырина и др., 1993), которые можно рассматривать как экотоны. В центральной озеровидной части водохранилища одним из факторов, способствующих образованию устойчивых скоплений планктона, служит крупномасштабная циркуляция

Таблица 28. Макромасштабное распределение Хл а в Рыбинском водохранилище в разные периоды сезонного цикла фитопланктона.

Год	Дата наблюдения	Хлорофилл, мкг/л		n	C _v , %	max/min
		Пределы	Среднее			
1986	9–11 VIII	6.3–102	20.5±3.4	27	91	16.2
	13–15 VIII	7.3–73.9	23.7±3.0	28	69	10.1
	19–21 VIII	4.3–53.4	17.0±1.9	27	62	12.4
1989	12–31 VII	6.7–72.9	24.4±2.5	36	61	10.9
1992	25–27 V	1.4–20.0	8.2±0.5	44	44	14.3
	24–25 VIII	7.1–52.1	21.9±2.5	12	75	7.3
1993	2–3 VI	7.0–19.2	11.5±0.6	11	34	2.7
	6–8 VIII	9.7–116	27.0±4.3	13	105	11.9
1994	2–5 VI	5.1–17.4	9.5±0.5	18	34	3.4
1995	1–4 VII	7.1–78.6	24.8±3.2	17	87	11.1

вод, формирующаяся при различных гидрометеорологических условиях (Поддубный, 1988). При различных ветрах скопления фитопланктона формируются в зонах вихревых образований – участках с наибольшей изменчивостью направления и наименьшей скоростью горизонтального переноса вод (Поддубный и др., 1990). Горизонтальное распределение фитопланктона находится “в противофазе” с гидрологической ситуацией. Максимальные пространственные градиенты хлорофилла 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.

Гетерогенное распределение концентраций хлорофилла по акватории выявлено для всех водохранилищ каскада. Это связано с собственной сезонной периодичностью водорослей в водоеме, на которую накладывается влияние вышележащих водохранилищ на нижележащие, влияние боковой приточности, изменения показателей обилия фитопланктона в водохранилищах долинного типа от верхних участков к нижним, а также на участках с различными скоростями течения. Наибольшие различия между минимальными и максимальными концентрациями отмечены во время сезонных максимумов фитопланктона. В разгар лета крайние значения различались в 6–33 раза в Иваньковском, Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах и в 2–11 раз в Угличском, Саратовском и Волгоградском; ранним летом – в 5–9 раз (водохранилища Средней Волги), осенью – в 3–6 раз. В периоды сезонной депрессии (июнь 1991 г. в Горьков-

Таблица 29. Изменчивость содержания хлорофилла и некоторых абиотических характеристик в каскаде волжских водохранилищ в летний период

Показатель	Год, месяц	n	Пределы (min-max)	Среднее с ошибкой	C _{гр} , %	max/min
Хл, мкг/л,	1989, VIII	60	2.6–96.4	19.6±2.5	99.1	37.1
	1990, VIII	45	2.6–60.0	14.0±1.7	94.2	23.3
	1991, VIII	55	2.4–88.3	16.5±2.3	105.7	36.8
T, °C	тот же	55	17.9–23.8	20.3±0.2	6.4	1.3
Пр, м	тот же	55	0.8–2.1	1.3±0.1	24.5	2.6
Цв, град	тот же	55	30–70	45±1	21.9	2.3
Эл, мксим/см	тот же	55	171–439	263±7	21.0	2.6

ском водохранилище, октябрь 1990 г. в Саратовском и Волгоградском) различия в горизонтальном распределении фитопланктона были невелики. Увеличение концентраций хлорофилла происходило, как правило, ниже поступления крупных притоков, воды которых богаты биогенными элементами (Волга и ее жизнь, 1978). Это реки Нерль, Медведица и Кашинка (Угличское водохранилище), Кострома (Горьковское), Ока, Ветлуга и Сура (Чебоксарское), Кама, Черемшан и Уса (Куйбышевское). Именно влиянием Оки, дающей до 40% суммарного притока в Чебоксарское водохранилище и формирующей в нем свою водную массу (Литвинов, Законнова, 1986), обусловлена значительная горизонтальная неоднородность в распределении фитопланктона, наблюдаемая на этом участке и в предыдущие годы (Волга и..., 1978). Кроме этого рост концентраций хлорофилла отмечался в озеровидных, в том числе и приплотинных расширениях Ивановского, Куйбышевского, Горьковского и Саратовского водохранилищ, что было связано с замедлением скоростей течения. В нижних бьефах плотин в ряде случаев содержание хлорофилла оставалось неизменным по сравнению с верхними. Это отмечалось в верхней части Угличского, Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ.

Для всего волжского каскада коэффициенты вариации среднего содержания хлорофилла близки к 100%, а предельные концентрации пигмента различаются в 23–37 раза. Фоновые же показатели гораздо стабильнее и меняются в 1.5–2.6 раза несмотря на весьма значительную протяженность каскада (табл. 29).

Макромасштабное распределение хлорофилла и районирование водохранилищ

Одним из возможных методов изучения пространственной структуры полей различных параметров может служить экологическое районирование водных объектов по комплексу различных характеристик на станциях наблюдения. Это дает представление о разномасштабности гидрологических, гидрохимических и биологических процессов, позволяет выделить зоны с различной биологической продуктивностью, а также оптимизировать сеть наблюдений при контроле качества воды (Россолимо, 1964; Литвинов, 2000).

Для анализа большого числа переменных и характеристики связи между ними широко используется метод главных компонент (МГК), который дает возможность описания и классификации объектов (Андрукович, 1973; Крамбейн и др., 1973). Использование многомерной статистики позволило провести районирование отдельных водохранилищ, а также всего каскада, выявив участки, различающиеся обилием фитопланктона и абиотическими условиями.

Подробные пространственные съемки были выполнены на четырех водохранилищах (рис. 10, 11), расположенных в различных климатических зонах. Для каждого из этих водохранилищ, а также всего каскада (рис. 1), две первые главные компоненты включали от 53 до 70% суммарной дисперсии. По тесноте связи с переменными первую главную компоненту для Ивановского водохранилища можно назвать компонентой хлорофилла и прозрачности, для Рыбинского – хлорофилла, для Горьковского – хлорофилла, температуры и цветности, для Волгоградского – глубины, прозрачности и цветности. Наибольшие весовые нагрузки для второй главной компоненты принадлежат цветности в Ивановском водохранилище, цветности и электропроводности в Рыбинском, глубине и прозрачности в Горьковском, температуре в Волгоградском (табл. 30). В Волгоградском водохранилище высокий вклад хлорофилла получен лишь для третьей главной компоненты. Для всего каскада близкие коэффициенты связи с первой главной компонентой получены для всех переменных, кроме температуры, которая вносит значительный вклад во вторую главную компоненту. Ординация станций наблюдения в пространстве двух первых главных компонент (рис. 12) показывает, что во всех водохранилищах выделяются участки, характеризующиеся сходным обилием фитопланктона или своеобразием абиотических условий. В Ивановском это эвтрофный Шошинский

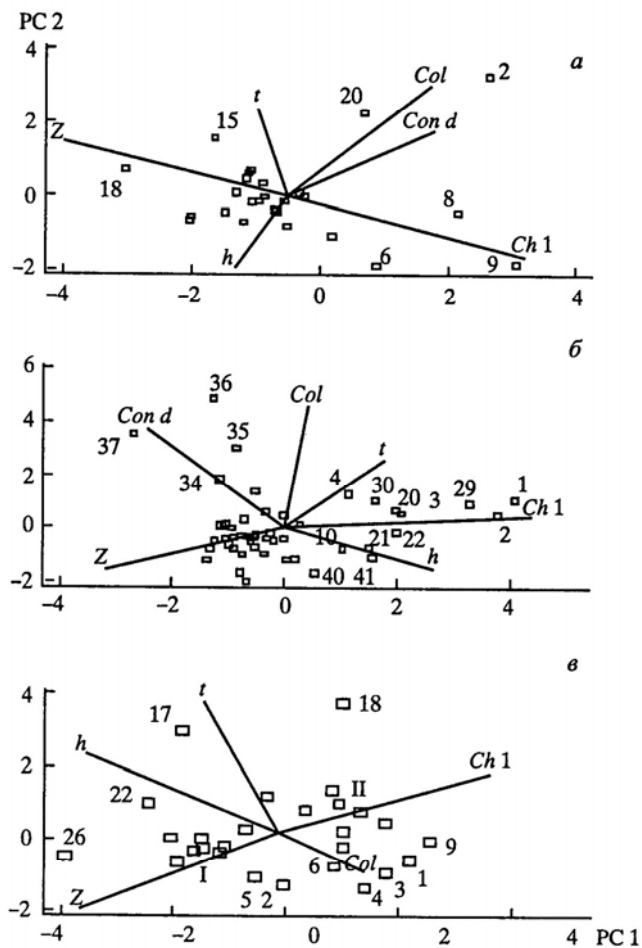
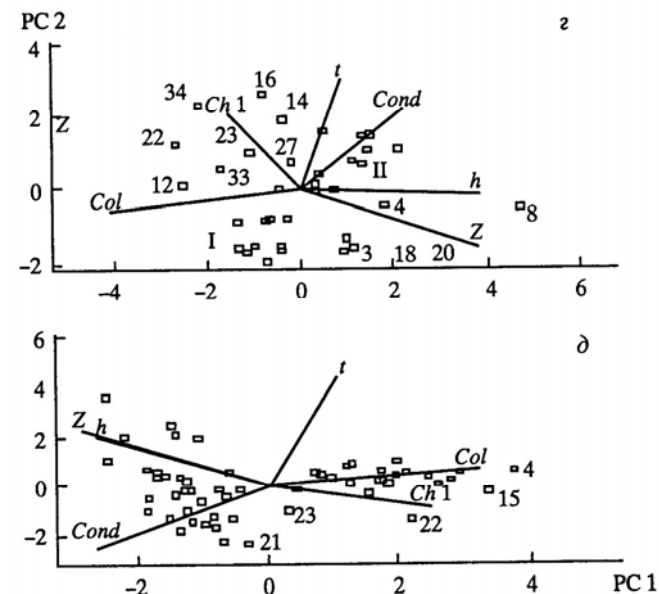


Рис. 12. Характеристика макромасштабного распределения хлорофилла в водохранилищах Волги (ординация станций наблюдения в координатах первой и второй главных компонент PC1 и PC2):

а – Ивановское водохранилище (август 1995 г.), б – Рыбинское водохранилище (август 1986 г.), в – Горьковское водохранилище (август 1992 г.), г – Волгоградское водохранилище (август 1990 г.), д – весь каскад (август 1991 г.); *h* – глубина станций, *t* – температура воды, *Z* – прозрачность, *Col* – цветность, *Cond* – электропроводность, *Ch* – хлорофилл; цифры – номера станций (см. рис. 1, 8 и 11)



плес (станции 8, 9) и отшнурованное от русла затопленное оз. Видогощ (ст. 6) с высоким обилием фитопланктона; речные воды притоков рек Орша и Созь (станции 2 и 20), отличающиеся электропроводностью и цветностью; принимающий теплые воды ГРЭС Мошковичский залив (ст. 15); русловые участки (ст. 18) с высокой прозрачностью. В пределах Рыбинского водохранилища выделяется Моложский плес с повышенной цветностью и электропроводностью (станции 34–37), а также участки с максимальным содержанием хлорофилла: станции 1, 2, 29 (60–100 мкг/л), станции 3, 4, 10, 20–22, 30, 40, 41 (30–50 мкг/л). В Горьковском водохранилище, где наблюдениями была охвачена лишь речная часть, выделяются станции 1–6 и 9 с более низкой температурой воды, а также зона теплового сброса (станции 17, 18) и расположенные ниже нее правобережные станции (22 и 26). Два кластера объединили станции с различным содержанием хлорофилла (14.4 ± 1.0 и 34.3 ± 3.4 мкг/л).

Для Волгоградского водохранилища в левой верхней четверти облако точек сформировали мелководные станции (12, 22, 23) и устьевой участок р. Б. Иргиз (станции 33 и 34). В правую нижнюю четверть попали глубокие русловые станции с невысоким (3–6 мкг/л) содержанием хлорофилла. Два кластера образовали станции с различной цветностью и минерализацией воды (соот-

Таблица 30. Весовые нагрузки первой (над чертой) и второй (под чертой) главных компонент

Водохранилище	Хл	h	T	Пр	Цв	Эл
Иваньковское	<u>-0.62</u>	<u>0.13</u>	<u>0.08</u>	<u>0.58</u>	<u>-0.36</u>	<u>-0.36</u>
	<u>-0.31</u>	<u>-0.36</u>	<u>0.39</u>	<u>0.32</u>	<u>0.60</u>	<u>0.40</u>
Рыбинское	<u>0.65</u>	<u>0.38</u>	<u>0.21</u>	<u>-0.45</u>	<u>-0.02</u>	<u>-0.42</u>
	<u>0.15</u>	<u>-0.19</u>	<u>0.45</u>	<u>-0.24</u>	<u>0.66</u>	<u>0.50</u>
Горьковское	<u>0.54</u>	<u>-0.22</u>	<u>0.56</u>	<u>0.08</u>	<u>0.58</u>	-
	<u>-0.14</u>	<u>0.65</u>	<u>0.27</u>	<u>0.69</u>	<u>0.04</u>	-
Волгоградское	<u>0.25</u>	<u>-0.55</u>	<u>-0.03</u>	<u>-0.51</u>	<u>0.55</u>	<u>-0.28</u>
	<u>0.43</u>	<u>-0.03</u>	<u>0.66</u>	<u>0.31</u>	<u>-0.24</u>	<u>0.46</u>
Весь каскад	<u>0.40</u>	<u>-0.40</u>	<u>0.17</u>	<u>-0.46</u>	<u>0.51</u>	<u>-0.42</u>
	<u>-0.14</u>	<u>0.31</u>	<u>0.74</u>	<u>0.38</u>	<u>0.10</u>	<u>-0.42</u>

Таблица 31. Средние значения характеристик для выделенных классов в 1990 и 1991 гг. (см. рис. 1)

Класс, станции	Хл а, мкг/л	T, °C	Пр, см	O ₂ , мг/л	O ₂ , %	Цв, град	Эл, мСим/см
Июнь							
I, 14,15	5.0±0.45	13.3±0.9	105±7	8.5±0.54	80±4	65±7	184±6
II, 16,17	4.7±0.4	14.3±1.5	108±3	8.3±0.7	78±5	62±5	186±0.4
III, 25-29	3.4±0.3	15.7±1.0	116±6	7.8±0.5	77±4	57±9	240±4
Август							
I, 12-14, 16-20, 22	19.4±2.5	19.5±0.2	100±3	8.9±0.2	93±2	50±1	189±5
II, 24-29, 36, 40, 41	8.0±0.8	19.9±1.2	145±5	7.7±0.2	82±2	41±1	292±6
III, 33, 34, 37, 38, 42-44, 46-48	15.4±3.0	20.5±0.2	151±4	8.8±0.2	94±2	36±1	273±5
IV, 49-55	5.3±1.0	22.4±0.2	151±7	8.4±0.1	93±1	33±1	296±4

ветственно 36±1 и 29±1 град, 277±1 и 298±2 мСим/см). При рассмотрении данных для всего каскада в правой половине графика четко выделился кластер, включивший станции Иваньковского, Угличского и Горьковского водохранилищ, среди которых станции 4 и 15 характеризовались самым высоким содержанием хлорофилла. В левом нижнем углу сконцентрировались станции Чебоксарского, Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. Отдельно стоящие точки 21-23 – станции Чебоксарского водохранилища ниже впадения одного из двух крупнейших притоков

Таблица 32. Характеристики станций, образующих отдельные классы в июне и августе 1990 г. (над чертой) и 1991 г. (под чертой).

Станции	Хл а, мкг/л	T, °C	Пр, см	O ₂ , мкг/л	O ₂ , мкг/л	Цв, град	Эл, мСим/см
Июнь							
12	<u>3.2</u>	<u>11.3</u>	<u>110</u>	<u>9.7</u>	<u>89</u>	<u>60</u>	<u>175</u>
	<u>6.3</u>	<u>16.3</u>	<u>120</u>	<u>7.0</u>	<u>70</u>	<u>50</u>	<u>195</u>
13	<u>6.2</u>	<u>11.6</u>	<u>140</u>	<u>9.5</u>	<u>86</u>	<u>65</u>	<u>182</u>
	<u>5.8</u>	<u>14.8</u>	<u>110</u>	<u>7.8</u>	<u>76</u>	<u>50</u>	<u>183</u>
18	<u>8.3</u>	<u>11.1</u>	<u>100</u>	<u>9.9</u>	<u>88</u>	<u>65</u>	<u>184</u>
	<u>6.3</u>	<u>18.3</u>	<u>100</u>	<u>7.6</u>	<u>78</u>	<u>60</u>	<u>191</u>
19	<u>14.3</u>	<u>11.1</u>	<u>105</u>	<u>10.4</u>	<u>93</u>	<u>75</u>	<u>138</u>
	<u>5.6</u>	<u>16.8</u>	<u>110</u>	<u>7.4</u>	<u>74</u>	<u>50</u>	<u>191</u>
20	<u>7.7</u>	<u>11.0</u>	<u>60</u>	<u>9.7</u>	<u>89</u>	<u>70</u>	<u>147</u>
	<u>7.5</u>	<u>16.2</u>	<u>100</u>	<u>7.4</u>	<u>73</u>	<u>50</u>	<u>185</u>
21	<u>12.1</u>	<u>11.4</u>	<u>80</u>	<u>10.8</u>	<u>97</u>	<u>75</u>	<u>159</u>
	<u>28.0</u>	<u>20.3</u>	<u>100</u>	<u>6.9</u>	<u>74</u>	<u>50</u>	<u>410</u>
22	<u>14.1</u>	<u>11.7</u>	<u>80</u>	<u>10.3</u>	<u>93</u>	<u>75</u>	<u>181</u>
	<u>12.1</u>	<u>18.9</u>	<u>90</u>	<u>7.8</u>	<u>81</u>	<u>60</u>	<u>189</u>
23	<u>10.8</u>	<u>12.6</u>	<u>110</u>	<u>9.4</u>	<u>87</u>	<u>70</u>	<u>286</u>
	<u>12.3</u>	<u>18.9</u>	<u>95</u>	<u>7.0</u>	<u>73</u>	<u>60</u>	<u>269</u>
24	<u>5.2</u>	<u>13.0</u>	<u>100</u>	<u>9.1</u>	<u>84</u>	<u>65</u>	<u>304</u>
	<u>11.6</u>	<u>18.8</u>	<u>100</u>	<u>6.7</u>	<u>70</u>	<u>50</u>	<u>254</u>
30	<u>12.4</u>	<u>15.0</u>	<u>110</u>	<u>10.8</u>	<u>107</u>	<u>75</u>	<u>258</u>
	<u>3.7</u>	<u>20.2</u>	<u>130</u>	<u>6.6</u>	<u>70</u>	<u>50</u>	<u>246</u>
31	<u>7.9</u>	<u>16.0</u>	<u>140</u>	<u>10.8</u>	<u>107</u>	<u>70</u>	<u>241</u>
	<u>4.4</u>	<u>20.4</u>	<u>100</u>	<u>7.0</u>	<u>75</u>	<u>50</u>	<u>248</u>
32	<u>6.1</u>	<u>17.3</u>	<u>90</u>	<u>9.6</u>	<u>91</u>	<u>70</u>	<u>228</u>
	<u>9.3</u>	<u>20.9</u>	<u>110</u>	<u>7.2</u>	<u>75</u>	<u>40</u>	<u>272</u>
Август							
15	<u>18.8</u>	<u>18.6</u>	<u>100</u>	<u>8.0</u>	<u>83</u>	<u>50</u>	<u>181</u>
	<u>88.3</u>	<u>20.6</u>	<u>110</u>	<u>9.0</u>	<u>97</u>	<u>50</u>	<u>179</u>
21	<u>18.0</u>	<u>19.1</u>	<u>65</u>	<u>7.4</u>	<u>78</u>	<u>50</u>	<u>322</u>
	<u>27.7</u>	<u>20.1</u>	<u>90</u>	<u>8.8</u>	<u>94</u>	<u>40</u>	<u>439</u>
23	<u>13.9</u>	<u>19.3</u>	<u>110</u>	<u>6.6</u>	<u>69</u>	<u>50</u>	<u>276</u>
	<u>22.8</u>	<u>19.3</u>	<u>120</u>	<u>7.6</u>	<u>80</u>	<u>50</u>	<u>300</u>
30	<u>19.6</u>	<u>22.5</u>	<u>100</u>	<u>11.8</u>	<u>131</u>	<u>35</u>	<u>285</u>
	<u>24.2</u>	<u>17.9</u>	<u>100</u>	<u>8.8</u>	<u>90</u>	<u>40</u>	<u>341</u>
31	<u>17.4</u>	<u>23.3</u>	<u>50</u>	<u>10.2</u>	<u>115</u>	<u>50</u>	<u>263</u>
	<u>9.6</u>	<u>18.2</u>	<u>120</u>	<u>7.7</u>	<u>79</u>	<u>45</u>	<u>329</u>

Таблица 32 (окончание)

Станции	Хл а, мкг/л	T, °C	Пр, см	O ₂ , мкг/л	O ₂ , мкг/л	Цв, град	Эл, мСм/см
32	5.2	22.4	120	9.4	104	40	259
	5.8	18.5	120	8.0	83	30	326
35	152	21.1	190	12.0	130	35	253
	7.4	19.8	150	8.3	88	40	307
39	2.6	20.1	160	6.9	74	40	248
	9.2	19.9	150	8.3	88	40	278
45	55.6	21.2	150	11.8	128	30	268
	15.0	20.3	125	9.0	96	50	271
56	8.2	22.7	110	8.6	96	35	319
	7.0	22.4	110	8.7	97	30	300
57	11.4	22.8	110	8.7	98	30	320
	7.0	22.4	110	8.7	97	30	300

р. Волги – р. Оки, водная масса которой на большом расстоянии от устья четко прослеживается в водохранилище (Литвинов, Законнова, 1986). Левый верхний угол занимают станции Волгоградского водохранилища.

При проведении аналогичной обработки данных 1990 и 1991 гг. для 46 станций Средней и Нижней Волги с использованием большего числа абиотических параметров в разгар лета более четко выделялись четыре класса, включающие от 7 до 10 станций и соответствующие географической зональности каскада (табл. 31).

В первый класс вошло большинство станций Горьковского водохранилища и верхний участок Чебоксарского, во второй – оставшиеся станции Чебоксарского водохранилища, большая часть Куйбышевского и верхняя часть Саратовского. Третий класс объединяет нижний участок Саратовского водохранилища и верхний Волгоградского, четвертый – нижнюю часть Волгоградского и станции незарегулированного участка Нижней Волги. Классы характеризовались чередованием относительно высокого и низкого содержания хлорофилла, плавным увеличением прозрачности и температуры, а также снижением цветности. Два класса с высоким содержанием хлорофилла характеризовались высокой насыщенностью воды кислородом. Лишь 11 станций из 46, расположенные ниже притоков (ниже Костромского расширения в Горьковском водохранилище, р. Оки в Чебоксарском,

рек Камы и Усы в Куйбышевском), а также нижний бьеф Куйбышевской ГЭС и верхний бьеф Саратовской ГЭС образовали отдельные классы со значительными межгодовыми различиями показателей (табл. 32).

В начале лета, когда в водохранилищах еще сохраняется весенняя неоднородность водных масс, большинство станций образуют отдельные классы с контрастными для двух лет наблюдения характеристиками. Лишь немногие станции Средней Волги объединяются в классы. Два класса (1 – Ярославль – Кострома, 2 – Юрьевец – Плес) выделяются в пределах Горьковского водохранилища, один класс объединяет две нижние станции Чебоксарского и три верхние станции Куйбышевского водохранилищ. Для классов было характерно снижение хлорофилла на фоне увеличения температуры воды, прозрачности и электропроводности, а также снижения цветности и содержания растворенного кислорода (Литвинов, Минеева, 1997).

Глава 5

Хлорофилл как показатель временной динамики фитопланктона водохранилищ

Характеристика различных масштабов временной изменчивости

Изменчивость во времени, отражающая отклик организмов и сообществ на флуктуации внешней среды, складывается из разномасштабных процессов. Это происходящие на внутриклеточном уровне менее чем за 10 с биохимические процессы; длящиеся 10–10⁵ с физиологические процессы, за которыми следуют экологические (более 10⁵ с или более 1 сут), сезонные и годовые (10⁶–10^{7.5} с), межгодовые (10^{7.5}–10⁹ с) и долговременные (более 10¹⁰ с) процессы (Reynolds, 1990). Все временные масштабы, в той или иной степени затрагивающие ход фотосинтетических реакций, направленность метаболизма, скорости роста и формирования новых генераций водорослей, перекрываются и взаимодействуют между собой. В обобщенном виде эти изменения представлены в табл. 33.

Доступные для нас средства исследования позволяют начать характеристику временных изменений с суточных (циркадных) ритмов, обусловленных регулярной сменой дня и ночи, когда температурный пик наступает позже светового, а температурный минимум близок к рассвету (Reynolds, 1990). Такие наблюдения были проведены в разные фазы сезонного цикла развития фитопланктона на Рыбинском (июнь 1987 г. и июль 1980 г.) и Ивановском (июль 1979 г.) водохранилищах. В обоих случаях пробы отбирали из каждого метра водного столба. В течение суток содержание хлорофилла изменялось в 1.8–2.7 раза при невысоких коэффициентах вариации средних 14–21% (рис. 13, табл. 34), тогда как для среднесуточного содержания хлорофилла в поверхностных пробах из оз. Онтарио коэффициент вариации составил 91% (Harris, 1987).

Таблица 33. Схема взаимодействия разномасштабной временной изменчивости фитопланктона (по: Harris et al., 1980)

Временной интервал		Отклик фитопланктона		
10 ³ сут	Годовые циклы	Адаптация на уровне сообществ	Адаптация на уровне организмов	
10 ²	Сезонные			
10 ¹	сукцессии			
1	Суточные ритмы			
10 ⁻¹	Физиологический контроль			Физиологическая
10 ⁻²				регуляция
10 ⁻³				особей
10 ⁻⁴				

К исходу суток обилие фитопланктона редко возвращается к начальному, что наблюдалось также в условиях стратифицированного Сиверского озера (Маркевич и др., 1982). Из трех рассматриваемых для водохранилищ случаев в одном отмечен тренд к нарастанию хлорофилла, в другом – к снижению, а в третьем – отсутствию каких-либо изменений. Вероятно каждая ситуация зависит от фазы сезонной сукцессии сообщества. Суточные флуктуации активности фитопланктона связаны с изменениями скоростей фотосинтеза и клеточного деления, питательных потребностей, плавучести, биолюминесценции и т.д. Обилие водорослей в течение суток регулируется ритмикой их размножения (Елизарова, 1982), ритмикой питания зоопланктона (Крючкова, 1989), миграциями подвижных форм и переносом с токами воды “пассивных”. Репродукция фитопланктона происходит в основном в вечерние или ночные часы, а потребление фитофагами – в ночное время (Maulood et al., 1978). Суточный период, соизмеримый со скоростями роста водорослей, рассматривается как некий экологический масштаб, в пределах которого реализуются механизмы физиологической адаптации, позволяющие оптимизировать удельную фотосинтетическую продуктивность (Reynolds, 1990). В ответ на изменения освещенности изменяется содержание пигментов в клетке. В этом проявляется хроматическая адаптация, происходящая в период, соизмеримый с временем генерации (от нескольких часов до нескольких суток), и у новых поколений развиваются новые фотосинтетические возможности.

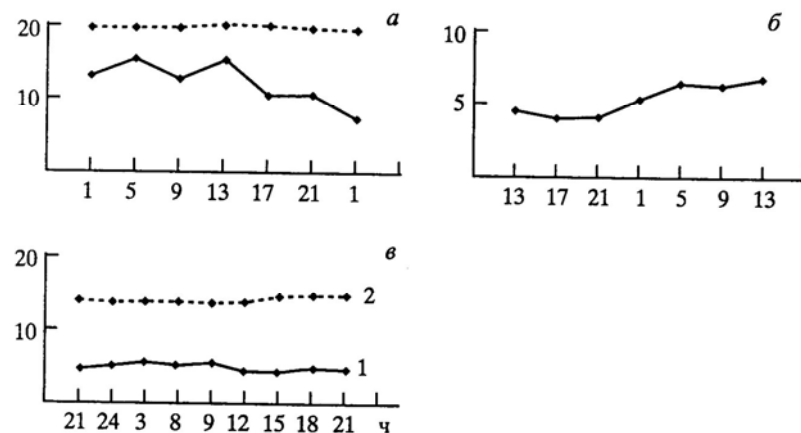


Рис. 13. Суточные изменения содержания хлорофилла и температуры воды в Рыбинском (а – 13–14 июня 1987 г., б – 10–11 июля 1980 г.) и Ивановском (в – 29–30 июля 1979 г.) водохранилищах (1 – хлорофилл, мкг/л, 2 – температура воды, °С)

Реакция на краткосрочные воздействия формирует отклик сообщества на более длительное воздействие экологического характера (формирование пищевого резерва для животных, поток ОВ, ход деструкции). Потенциальные скорости роста водорослей реагируют на внешние изменения с временным масштабom порядка “недели – месяцы”, из которых складываются наиболее регулярные годовые или сезонные циклы (Reynolds, 1990). Циклические изменения теплообмена, температуры, устойчивости водного столба, солнечной радиации, содержания биогенов хотя и различаются в разных водоемах, но, в то же время, подчиняются и общим закономерностям. Анализу сезонной изменчивости фитопланктона озер и водохранилищ посвящено большое число работ (в том числе Трифонова,

Таблица 34. Характеристика суточной вариабельности концентраций хлорофилла

Водохранилище	Дата наблюдения	Хлорофилл, мкг/л		С _у , %
		Пределы	Среднее	
Иваньковское	29–30 VII 1979 г.	7.4–20.2	14.0±0.4	18.6
Рыбинское	13–14 VI 1987 г.	3.4–6.1	5.2±0.3	14.4
То же	10–11 VII 1980 г.	3.2–7.0	5.0±0.2	21.1

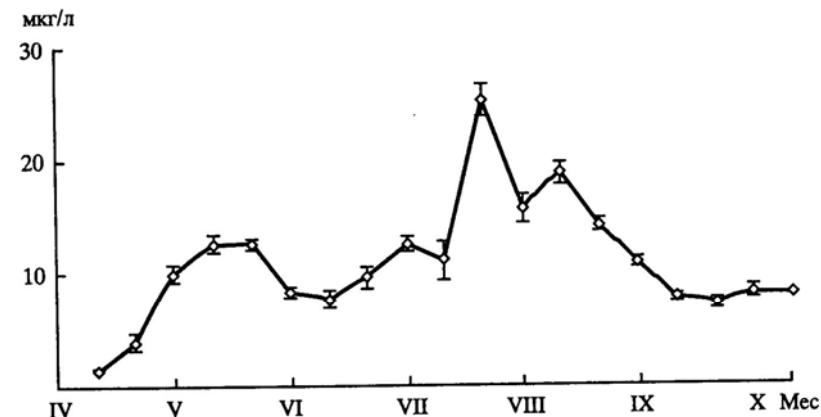


Рис. 14. Сезонная динамика хлорофилла в Рыбинском водохранилище (по данным 1969–1984 гг.)

1986, 1990; Паутова и др., 2001; Kalff, Knoechel, 1978; Sommer et al, 1986 и др.).

Из волжских водохранилищ в этом плане наиболее подробно исследовано Рыбинское, где сезонные наблюдения ведутся с 1969 г. на шести постоянных станциях Волжского и Главного плесов (Елизарова, 1973, 1978; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Сигарева, 1986; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, 1991, 2000а). Сезонный ход хлорофилла, как правило, характеризуется весенним, летним, а в отдельные годы еще и осенним подъемами (рис. 14), межгодовые различия выражены во времени наступления пиков, их продолжительности, а также абсолютных величинах концентраций.

Весенний максимум содержания хлорофилла 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 с незначительным смещением во времени. В этот период снижается объем притока, в связи с чем завершается весеннее поступление аллохтонных веществ, но продолжается интенсивное поступление солнечной энергии (ее суточные суммы составляют 16–25 МДж/м²) и прогрев водной толщи, однако температура воды в Главном плесе обычно ниже, чем в Волжском (табл. 35).

Интенсивная циркуляция вод обеспечивает высокое содержание биогенов и создает благоприятные условия для вегетации диатомовых водорослей – доминантов весеннего сообщества (Эко-

Таблица 35. Содержание хлорофилла и температура воды в Рыбинском водохранилище в периоды сезонных максимумов фитопланктона (данные 1969–1984 гг.)

Плес	Сезон	Температура воды, °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

Таблица 36. Характеристика связи содержания хлорофилла в плесах Рыбинского водохранилища с некоторыми факторами среды в разные сезоны года ($n = 16$, $r_{0.05} = 0.50$)

Фактор	Волжский плес		Главный плес	
	Весна	Лето	Весна	Лето
Солнечная радиация	0.35	0.75	0.14	0.32
Температура воды	-0.42	-0.34	0.48	0.25
Уровень	0.10	-0.21	-0.10	0.13
Объем поступления	-0.24	0.48	0.21	0.45

логия фитопланктона..., 1999). Весеннее содержание хлорофилла не зависит от абиотических условий, которые являются основополагающими для формирования гидрологического режима. Коэффициенты корреляции между хлорофиллом и рядом факторов среды незначимы (табл. 36).

Весенний максимум непродолжителен, в конце мая – начале июня содержание хлорофилла 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. В период летнего максимума также не обнаруживается корреляции хлорофилла с перечисленными гидрологическими характеристиками (единственное исключение – энергия солнечной радиации для фитопланктона Волжского плеса: табл. 36). Осеннее содержание хлорофилла обычно ниже 10 мкг/л, но в отдельные годы (1975, 1979, 1980, 1982) оно возрастало до 20–30 мкг/л. Развитие осеннего максимума происходит при температуре воды 5–6 °С в Волжском плесе и 2.2–4.4 °С в Главном. Самые высокие концентрации отмечены в те годы, когда поздней осенью в октябре преобладала

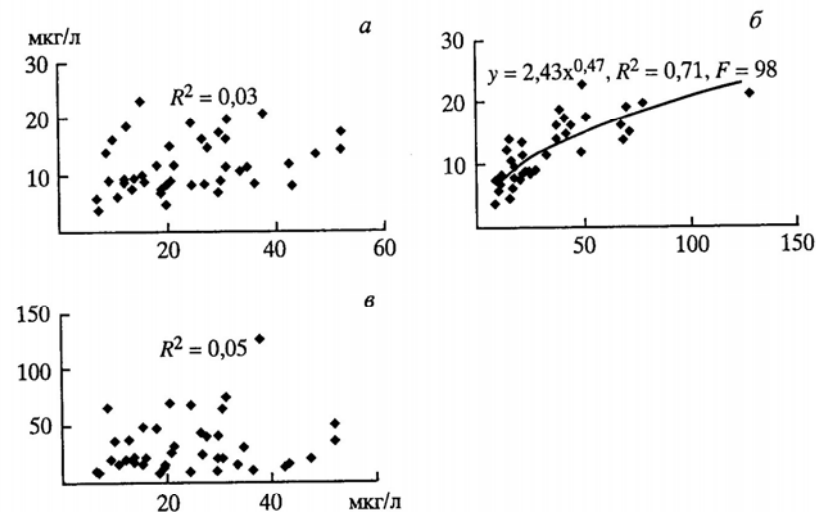


Рис. 15. Связь между средними и максимальными концентрациями хлорофилла в Рыбинском водохранилище по данным 1969–1984 гг.

По оси ординат: а, б – средние за вегетационный сезон, в – максимальные летние; по оси абсцисс: а, в – максимальные весенние, б – максимальные летние концентрации

солнечная погода (1975, 1980), и световые условия благоприятствовали вегетации фитопланктона.

В годовом цикле именно максимальные летние величины определяют среднее за сезон обилие фитопланктона в водохранилище, что подтверждается тесной корреляцией между этими показателями. Весенние величины мало влияют на средние за сезон, связь между весенними и летними максимальными значениями также не выявляется (рис. 15).

Отсутствие парной корреляции между хлорофиллом и абиотическими характеристиками отнюдь не является свидетельством того, что последние не оказывают влияния на развитие фитопланктона. Это влияние часто бывает не прямым, а опосредованным, проявляется с некоторым запаздыванием (Девяткин и др., 2000б, 2001; Harris, 1987), или же действие факторов перекрывается. Так, летняя вегетация фитопланктона в конечном итоге определяется именно гидрометеорологическими условиями. Невысокое обилие водорослей отмечено в многоводные (1978 и 1980) годы при низком поступлении солнечной энергии и низкой температуре воды, а максимальное – в годы с преобладанием солнечной жаркой штилевой погоды (1972, 1973, 1981),

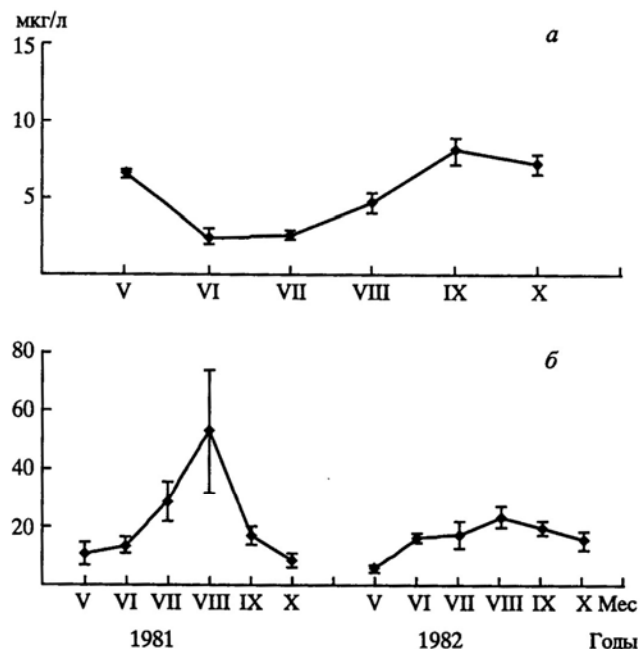


Рис. 16. Сезонная динамика хлорофилла в Белозерском плесе Шекснинского водохранилища в 1976–1977 гг. (а) и Шекснинском плесе Рыбинского (б)

в том числе маловодные (1972 и 1973). Такие периоды, как правило, характеризуются низкой ветровой активностью и благоприятны для развития синезеленых. Множественный регрессионный анализ показывает, что с климатическими и гидрологическими факторами (солнечная энергия, скорость ветра, уровень, температура воды, прозрачность) были связаны 21% сезонной изменчивости хлорофилла в 1981 г. и 23% в 1982; с гидрохимическими условиями (цветность, общий, нитратный и аммонийный азот, общий и фосфатный фосфор, кремний) – 39% в оба года; с показателями зоопланктона¹ (численность и биомасса фитофагов и всего сообщества) – 36% и 65%. По-видимому, регулирующее влияние абиотических факторов на развитие фитопланктона относительно постоянно, а влияние зоопланктона может быть самым мощным и по-разному проявляться в

¹ Данные В.И. Лазаревой.

разные годы с их своеобразными условиями. Сильный пресса фитофагов выявлен при относительно низком обилии водорослей и отсутствии массовой вегетации синезеленых прохладным ветреным летом 1982 г.

Рассмотренные сезонные изменения хлорофилла – не единственный возможный вариант для водохранилищ, в которых, как и в озерах (Трифенова, 1986; Kalfa, Knoehel, 1978), сезонный ход определяется уровнем трофии. В Белом озере (Шекснинское водохранилище), трофический статус которого в конце 70-х годов XX в. оценивался как мезотрофный (ближе к границе олиготрофии), были выявлены весенний и осенний подъемы при продолжительной летней депрессии. В эвтрофном Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, принимающем богатые биогенами стоки Череповецкого промышленного комплекса, прослеживается один продолжительный летний максимум (рис. 16), как в Днепровских (Приймаченко, 1981), а также гиперэвтрофном польском Шветокржиском водохранилище (Burchardt, Panczakowa, 1979).

Вариабельность внутрисезонного содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище, как и в других водоемах (Harris, 1987), оценивается в 64–98% (табл. 37).

Анализу межгодовой изменчивости фитопланктона в озерах и водохранилищах также посвящено много работ (Трифенова, 1986, 1990; Девяткин, Вайновский, 1993; Девяткин и др., 2000а,б, 2001; Пырина, 2000а; Talling, Heney, 1988). Располагая многолетними рядами данных и современной вычислительной техникой, можно выделять стохастические погодные межгодовые различия, отделять их от циклического тренда и от подчиненного тренда, периодичность которого больше периода наблюдения 25–40 лет (Reynolds, 1990; George, Hewitt 1998; George, 2002).

В Рыбинском водохранилище за период с 1969 по 1984 гг. содержание хлорофилла изменялось в пределах 0.2–127 мкг/л. Коэффициент вариации, составивший 97.3%, не отличается от полученных для отдельных лет наблюдения. Средние за вегетацион-

Таблица 37. Коэффициенты вариации среднего за вегетационный сезон содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище

Год	C _v , %	Год	C _v , %	Год	C _v , %	Год	C _v , %
1969	82.0	1973	80.9	1977	90.5	1981	98.5
1970	64.6	1974	90.8	1978	77.0	1982	84.1
1971	74.1	1975	87.5	1979	64.8	1983	82.9
1972	78.1	1976	85.0	1980	66.7	1984	88.2

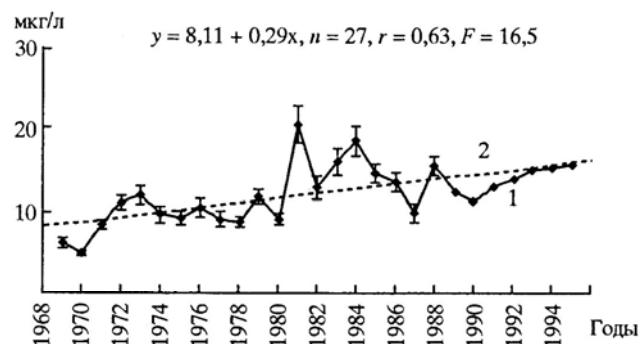


Рис. 17. Многолетние изменения содержания хлорофилла (1) в Рыбинском водохранилище (2 – линия тренда)

ные сезоны разных лет (4.9–20.6 мкг/л) различаются в 4.2 раза и обнаруживают устойчивую тенденцию к увеличению, которая удовлетворительно аппроксимируется линейным уравнением (рис. 17).

Анализу факторов межгодовой изменчивости фитопланктона посвящено много работ, в которых рассмотрены самые разнообразные характеристики от традиционных (температура, прозрачность и т.д.) до космических (солнечная и геомагнитная активность) (Девяткин и др., 1996; Пырина, 2000а). Результаты корреляционного анализа, выполненного для средних за 1969–1984 гг. показателей, демонстрируют слабую связь содержания Хл а с гидрометеорологическими факторами, из которых значимое влияние оказывают температура воды и скорость ветра (табл. 38).

Время существования Рыбинского водохранилища охватывает две многоводные (до 1969 г. и с 1976 г.) и одну маловодную (1969–1975 гг.) фазы внутривековых циклов общей увлажненности (Шнитников, 1969). Для периодов с различной водностью выявляются существенные различия морфометрических, гидрологических, а также ряда климатических характеристик, и только поступление солнечной энергии, относящееся к зональным факторам, остается неизменным (табл. 39).

Использование многомерной статистики позволило связать межгодовые колебания Хл а с условиями водности, во многом определяющими режим водохранилищ. С первой главной компонентой (ГК1), содержащей в себе более 40% суммарной дисперсии, связаны уровень водохранилища и коэффициент условного

Таблица 38. Характеристика связи среднего за вегетационный сезон содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище с некоторыми факторами среды ($n = 16$, $r_{0.05} = 0.50$)

Фактор	r	Фактор	r
Солнечная радиация	0.37	Скорость ветра	0.52
Температура воды	0.53	Уровень	0.13
Коэффициент водообмена	0.39		

Таблица 39. Морфометрические, климатические, гидрологические характеристики Рыбинского водохранилища и содержание хлорофилла в различные по водности годы

Показатель	Маловодная фаза (1969–1975 гг.)	Многоводная фаза (1976–1984 гг.)	t -критерий
Площадь водохранилища, км ²	3789±115	4073±139	2.34
Объем поступления, км ³ /год	24.43±2.14	36.03±1.21	4.72
Осадки, км ³ /год	2.00±0.15	2.45±0.12	2.34
Объем поступления/Осадки	11.2±0.5	13.8±0.4	4.06
К водообмена, год ⁻¹	1.47±0.07	1.95±0.04	5.95
Уровень, м БС	100.3±0.3	100.9±0.1	2.23
Солнечная радиация, МДж/м ² сут.	14.6±0.3	14.6±0.4	–
Скорость ветра, м/с	4.1±0.2	5.2±0.1	4.92
Т воды, °С	13.8±0.2	13.4±0.4	0.89
Прозрачность, см	148±5	117±2	5.76
Хлорофилл, мкг/л*	10.3±1.4 мкг/л	11.6±1.1 мкг/л	0.73
	8.4±1.1 мкг/л	11.7±1.6 мкг/л	1.70

* Над чертой – в Волжском плесе, под чертой – в Главном плесе.

водообмена, с ГК2 (около 30% суммарной дисперсии) – хлорофилл, температура воды и солнечная радиация (рис. 18). В соответствии с ординацией лет наблюдения в пространстве двух главных компонент четко выделяются два периода, первый из которых (1969–1975 гг.) относится к маловодной (регрессивной) фазе цикла общей увлажненности, второй (1976–1984 гг.) – к многоводной (трансгрессивной). Это прослеживается для различающихся морфометрическими показателями участков водохранилища: речного Волжского и озеровидного Главного плесов, в которых многолетнее изменение хлорофилла (как будет показано ниже) происходит по-разному. Повышенное обилие фитопланктона отмечается в годы с преобладанием жаркой и солнечной (1972, 1973, 1975, 1981), либо пасмурной, но теплой (1983, 1984) погоды, обеспечивающей длительный и устойчивый прогрев вод-

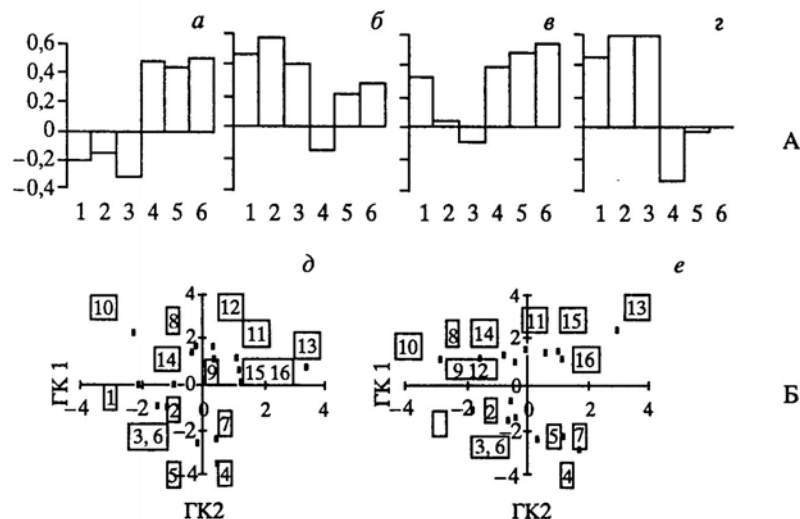


Рис. 18. Весовые нагрузки параметров (А: 1 – Хл а, 2 – солнечная радиация, 3 – температура воды, 4 – уровень, 5 – скорость ветра, 6 – коэффициент условного водообмена) и ордината лет наблюдения (Б: 1–16 годы с 1969 по 1984) в координатах ГК1 (а, в) и ГК2 (б, г) в Волжском (а, б, д) и Главном (в, г, е) плесах Рыбинского водохранилища

ной толщ. Среди этих лет 1972 и 1973 характеризуются самой низкой водностью (Mineeva, Litvinov, 1998).

Среднее для второго периода содержание хлорофилла в Волжском плесе осталось на прежнем уровне, а в Главном стало достоверно выше (табл. 39). Здесь мы сталкиваемся с различной направленностью сукцессионных изменений, отражающих состояние экосистемы водохранилища. Рассмотрению этого вопроса посвящается следующий раздел. Аналогичные межгодовые изменения отмечены для Куйбышевского (Номоконова, 1991) и Братского (Первичная продукция..., 1983) водохранилищ.

Многолетняя динамика хлорофилла как показатель изменения трофического статуса водохранилищ

Реальность XX в. потребовала сосредоточить усилия на изучении процессов, связанных с изменением трофического состояния водоемов: сначала эвтрофированием, а в последние годы – деэвтрофированием. Чрезвычайно полезным и информативным

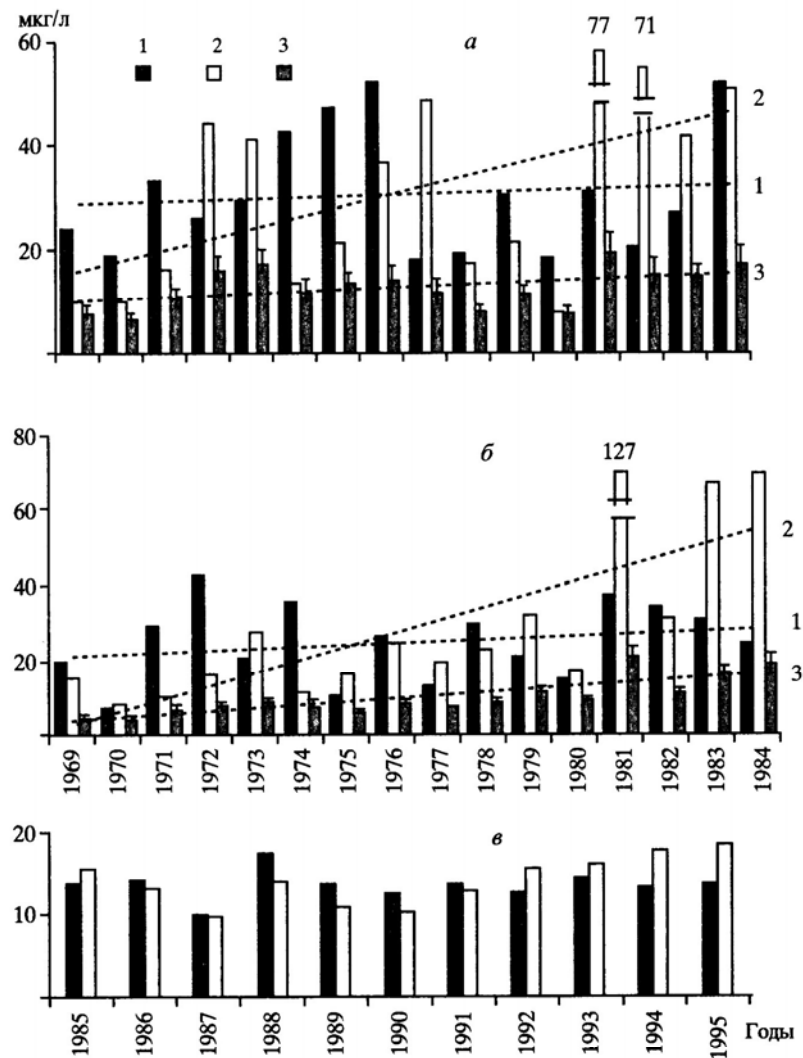


Рис. 19. Многолетние изменения содержания хлорофилла в Волжском (а) и Главном (б) плесах Рыбинского водохранилища (а, б):

1 – весенний максимум, 2 – летний максимум, 3 – среднее за сезон, пунктир – линии тренда; в – среднее за сезон в Волжском (1) и Главном (2) плесах

показателем, чутко реагирующим на изменения трофического статуса, оказался хлорофилл, отражающий не потенциальную (как содержание биогенов), а реализованную биомассу фито-планктона (Трифенова, 1993).

В Рыбинском водохранилище, для которого получены наиболее подробные данные, прослеживается достоверное увеличение средних за вегетационный сезон концентраций хлорофилла в озеровидном Главном плесе, занимающем около 70% площади водохранилища. Среднегодовой прирост хлорофилла за период 1969–1984 гг. составил 0.84 ± 0.15 мкг/л ($r = 0.82$) и несколько снизился в последующее десятилетие: расчет, выполненный по данным И.Л. Пыриной (2000а) оценивает его равным 0.52 ± 0.24 мкг/л ($r = 0.58$). В Волжском плесе изменения средних за сезон показателей не носят направленного характера (рис. 19). В наименее подверженном антропогенному влиянию Моложском плесе среднее содержание хлорофилла также осталось неизменным, а в Шекснинском плесе, в который поступают богатые биогенами сточные воды Череповецкого промышленного комплекса, в начале 80-х годов XX в. оно стало вдвое выше по сравнению с началом 70-х (рис. 20). Речные плесы, расположенные по затопленным руслам трех больших рек и принимающие их собственные (р. Молога) или трансформированные в результате создания водохранилищ (реки Волга и Шексна) воды, традиционно характеризовались более высокой продуктивностью сообществ по сравнению с озеровидным Главным плесом (Рыбинское водохранилище..., 1972). Однако с конца 70-х годов среднее содержание хлорофилла в Главном плесе стало таким же, как в Волжском, а в отдельные годы даже выше.

За 16 лет наблюдений изменилось внутрисезонное соотношение величин. В первые годы летний максимум хлорофилла был или ниже весеннего, или соизмерим с ним, а с начала 80-х годов стал устойчиво выше. При этом максимальные весенние концентрации остались без изменений, а максимальные летние достоверно возросли, их ежегодный прирост составил 2.5 ± 1.0 мкг/л ($r = 0.56$) в Волжском плесе и 4.2 ± 1.3 мкг/л ($r = 0.77$) в Главном.

Общий уровень содержания хлорофилла хорошо отражают наиболее часто встречаемые концентрации, которые в начале наблюдений во всех плесах были ниже 10 мкг/л. В Волжском плесе эти величины увеличились до 10–20 мкг/л в начале 70-х годов XX в. и оставались неизменными в течение 80-х–90-х годов. В Главном плесе их диапазон 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

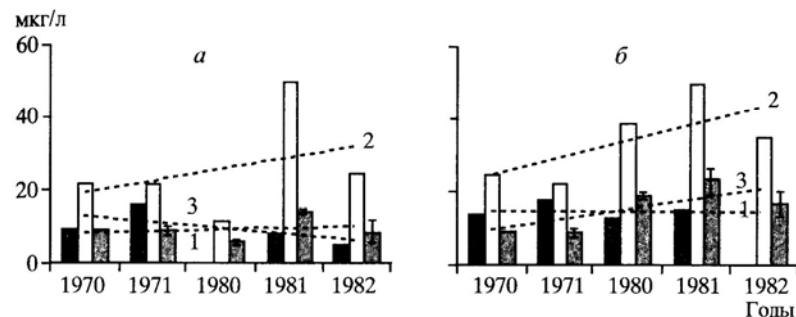


Рис. 20. Многолетние изменения содержания хлорофилла в Моложском (а) и Шекснинском (б) плесах Рыбинского водохранилища. Обозначения, как на рис. 19а

80-х годов и не изменился до середины 90-х годов (рис. 21). В Шекснинском плесе диапазон модальных значений хлорофилла также вырос до 10–20 мкг/л в начале 80-х годов, а в Моложском плесе он остался неизменным (рис. 22).

В начале наблюдений средние за сезон, максимальные летние и наиболее часто встречаемые концентрации хлорофилла в водохранилище соответствовали водам мезотрофного типа. В дальнейшем на большей части акватории эти показатели претерпели изменения, отражающие направленность развития экосистемы. Наиболее отчетливо эти изменения прослеживаются для основной акватории водохранилища – Главного плеса, а также наиболее антропогенно трансформированного Шекснинского. Здесь отмечено увеличение всех названных показателей, свидетельствующее о повышении уровня трофии участков. 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 сохраняло этот статус на протяжении последующих лет. Однако в начале 90-х гг. содержание хлорофилла несколько снизилось, о чем свидетельствует увеличение доли “мезотрофных” (менее 10 мкг/л) величин на гистограмме распределения концентраций пигмента (рис. 21), и водохранилище характеризуется как умеренно эвтрофное.

Если экстраполировать тенденции, выявленные для Рыбинского водохранилища на другие водохранилища каскада, не охваченные столь же подробными наблюдениями, то оказывается, что Ивановское и Угличское сохраняют свой трофический ста-

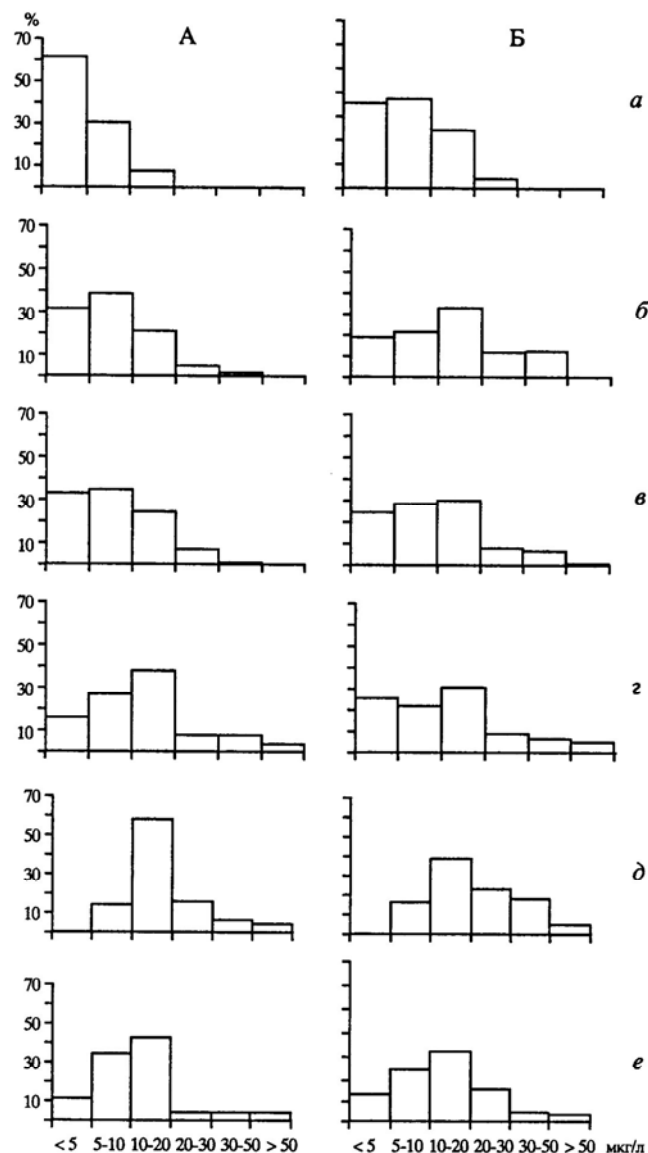


Рис. 21. Многолетние изменения частоты встречаемости концентраций хлорофилла (% от общего числа наблюдений n) в Главном (А) и Волжском (Б) плесах Рыбинского водохранилища:

a – 1969–1970 гг. ($n = 106$ и 45 , соответственно); *б* – 1971–1974 гг. ($n = 154$ и 90); *в* – 1975–1979 гг. ($n = 228$ и 120); *г* – 1980–1984 гг. ($n = 252$ и 123); *д* – 1986–1989 гг. ($n = 138$ и 44); *е* – 1990–1995 гг. ($n = 99$ и 77)

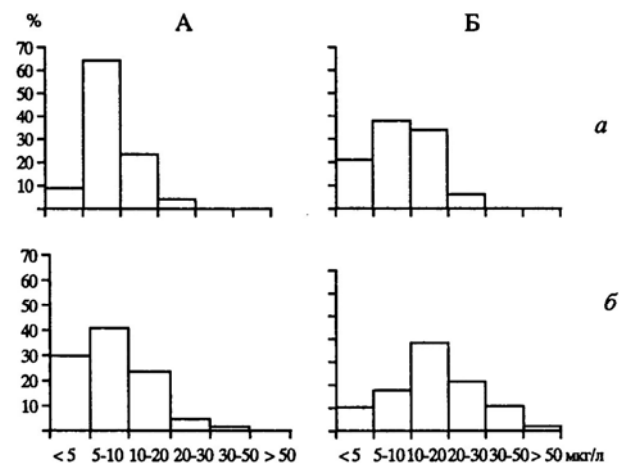


Рис. 22. Многолетние изменения частоты встречаемости концентраций хлорофилла (% от общего числа наблюдений n) в Моложском (А) и Шекснинском (Б) плесах Рыбинского водохранилища:

a – 1970–1971 гг. ($n = 47$ в обоих плесах); *б* – 1980–1982 гг. ($n = 127$ и 175 , соответственно)

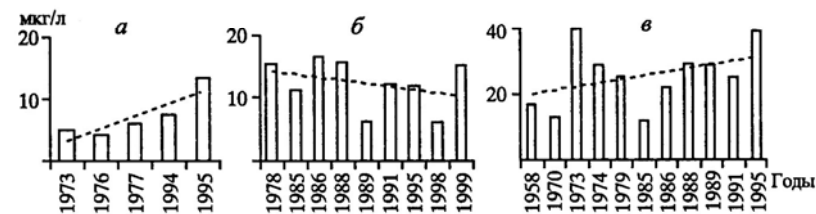


Рис. 23. Многолетние изменения содержания хлорофилла в Шекснинском (а), Угличском (б) и Ивановском (в) водохранилищах (летние показатели, пунктир – линии тренда)

тус на протяжении последних десятилетий. Летние концентрации Хл *a* в этих водоемах достоверно не изменились, однако в Ивановском обнаруживается тенденция к их небольшому росту, а в Угличском – к снижению. Что касается повышения трофии Ивановского водохранилища, то оно в основном происходит по “макрофитному” пути (Пырина, 2000б).

В Шекснинском водохранилище зафиксировано увеличение летнего содержания хлорофилла, свидетельствующее о некотором повышении трофии этого водоема (рис. 23).

Оценивая современное трофическое состояние водохранилищ Волги, следует вспомнить классификацию, предложенную И.В. Барановым (1961). В соответствии с этим прогнозом в настоящее время водохранилища каскада должны находиться в 3-ей фазе своего развития (фаза постепенного повышения трофии), которой должно соответствовать эвтрофное состояние Иваньковского, Угличского и Куйбышевского водохранилищ, мезотрофное для Рыбинского и Горьковского и (по аналогии с расположенными в той же биогидрохимической зоне) ультраэвтрофное для водохранилищ Нижней Волги. Полученные нами данные позволяют внести некоторые коррективы и дополнения. Действительно, самое “старое” водохранилище каскада Иваньковское по содержанию хлорофилла относится к эвтрофному типу, но данный статус устойчиво сохраняется по крайней мере на протяжении трех последних десятилетий. Развитие указанной фазы прослеживается для Рыбинского водохранилища, которое в настоящее время характеризуется как умеренно эвтрофное. К эвтрофному типу относятся Горьковское, а также созданное в начале 80-х годов XX в. Чебоксарское водохранилище, которое расположено в районе повышенной антропогенной нагрузки и сразу приобрело черты эвтрофного водоема, несмотря на максимальную для каскада проточность. Куйбышевское водохранилище относится к мезотрофно-эвтрофным при устойчивом эвтрофном статусе его нижнего участка. Водохранилища долинного типа Угличское, Саратовское и Волгоградское – мезотрофные. Однако в годы с другими условиями водности (1989–1991 гг. были многоводными) для этих водоемов получены более высокие показатели (Паутова, Номоконова, 2001), характерные для эвтрофных вод. Это свидетельствует о неустойчивом состоянии водохранилищ, замыкающих каскад, принимающих минимальный объем боковых притоков и, следовательно, в наибольшей степени зависимых от стока р. Волги.

Глава 6

Содержание хлорофилла в разных размерных фракциях фитопланктона

Количественная оценка размерной структуры альгоценозов привлекает к себе пристальное внимание в связи с необходимостью более полного и детального понимания механизмов их функционирования и формирования продуктивности в разнотипных водоемах. Одним из подходов к решению этой проблемы является определение хлорофилла в различных размерных фракциях фитопланктона.

Присутствие разноразмерных организмов определяет жизненную стратегию сообщества, влияя на такие процессы и свойства как плавучесть, седиментация, продуцирование органического вещества, дыхание, скорость роста, поток углерода, потребление биогенов, выедание зоопланктоном (Uehlinger, Bloesch, 1989). Соотношение мелких (ультра-, наннопланктон) и крупных (сетной планктон) форм изменяется во времени и различается в озерах различных трофических типов. Считается, что вклад мелкоклеточной фракции в обилие и продуктивности фитопланктона связан с трофическим состоянием водоема. Наиболее значительный вклад в общую первичную продукцию водоросли нанно- и пикопланктона вносят и в пресных, и в морских олиготрофных водах (Берсенева, Крупаткина, 1990; Hargy-Wood et al., 1988). Мелко-размерные организмы создают существенную долю органического вещества в водных экосистемах, несмотря на относительно небольшую их биомассу по сравнению с сетным планктоном. Это достигается более высокими показателями фотосинтетической активности, потребления биогенов и воспроизводства мелкоклеточного планктона, для которого характерны низкие скорости оседания (Михеева, 1988б; Кирикова, 1988; Пархоменко, Георгиева, 1988; Бондаренко, Гусельникова, 1989; Садчиков, Козлов, 1993; Fogg, 1986a, b; Hargy-Wood et al., 1988; Lafond et al., 1990). Мельчайшая фракция водорослей, названная автотрофным пикопланктоном (Sieburth et al., 1978), активно исследуется в последние

два десятилетия (Суханова, Ратькова, 1977; Михеева, 1989, 1996; Корнева, Копылов, 1992; Михеева, Лукьянова, 1996; Романенко, Копылов, 2000; Fogg, 1986b; Stockner, 1988; Voros et al., 1991; Komarkova, 2002). Эти организмы, распространенные повсеместно, характеризуются высокими продукционными показателями и играют важную роль в пелагических пищевых цепях (Fahnenstiel et al., 1986; Weisse, 1988). В озерах относительная значимость мелкого фитопланктона оценивается тем же порядком величин, как и в океане (Uehlinger, Bloesch, 1989). В состав как морского, так и пресноводного пикопланктона входят в основном мельчайшие синезеленые из родов *Synechococcus* и *Synechocystis*, а также зеленые (*Chlorella*) и диатомовые (*Cyclotella*) водоросли. Остальные размерные фракции включают представителей самых разнообразных таксонов (Михеева, 1996).

Анализируя мировую литературу, Т.М. Михеева (1988б) выделяет следующие размерные группы планктона (мкм):

микропланктон (сетной планктон)	от 20–50 до 200–10000
наннопланктон	от 2–15 до 20–60 мкм
ультрапланктон	0.45 до 3–15 мкм
пикопланктон	<2 мкм

Следует отметить, что границы размерных классов не унифицированы и весьма расплывчаты. При обсуждении данных мы будем придерживаться классификации И.А. Киселева (1969) и с определенной долей допущения относить фракции, выделенные с помощью дробной фильтрации к микропланктону (сетному планктону более 50 мкм), наннопланктону (5–50 мкм) и ультрапланктону (менее 5 мкм).

В Волжском плесе Рыбинского водохранилища, по наблюдениям 1997 г., в летний период количество хлорофилла во фракции, которую задерживает планктонная сетка (условно микропланктон), колеблется в пределах 6–82%, через фильтр с порами 3–5 мкм (ультрапланктон) проходит от 2 до 49%, а в промежуточной фракции с условными размерами 5–50 мкм (наннопланктон) содержится от 10 до 86%. В среднем по результатам 35 определений на семи станциях это составляет:

микропланктон	45.3±2.7%
наннопланктон	41.1±2.5%
ультрапланктон	13.6±1.3%

Приводимые в литературе данные также демонстрируют широкий диапазон вклада размерных групп в общее обилие фитопланктона в пресных (Измestьева и др., 1988, 1994; Aleya, Devaux, 1988; Aleya, Amblard, 1989; Uehlinger, Bloesch, 1989; Hopercraft, Rofit, 1990) и мор-

Таблица 40. Относительное содержание хлорофилла в размерных фракциях фитопланктона на разных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища в июне–августе 1997 г.

Станция	h, м	Пр, м	Цв, град	Хл, мкг/л исходный	Хл (% от исходного) во фракциях		
					>50 мкм	50–5 мкм	<5 мкм
1	1.7	1.10	95	14.7±2.1	63.2±3.9	20.3±5.4	16.5±7.5
2	2.0	1.19	90	15.8±2.6	54.4±7.2	28.7±6.5	16.9±2.4
3	1.9	1.17	85	16.0±2.3	68.1±3.8	19.7±6.7	12.2±1.7
4	1.4	1.21	85	11.4±1.2	58.7±10.0	28.8±11.2	12.5±1.7
5	1.5	1.23	85	12.1±1.5	59.9±3.0	28.4±4.9	11.7±1.5
6	3.9	1.47	80	11.2±1.6	56.0±5.2	36.8±6.0	7.2±1.5
7	12.0	1.70	80	11.0±1.8	55.9±8.5	34.6±9.8	9.5±2.2

Примечание. h – глубина станции, Пр – прозрачность, Цв – цветность.

ских (Крупаткина, Стельмах, 1987; Стельмах, 1987; Берсенева, Крупаткина, 1990; Weber, El-Sayed, 1987) водоемах. Эти оценки чаще базируются именно на содержании хлорофилла.

Вклад размерных групп фитопланктона меняется на разных биотопах водохранилища. В полузащищенной литорали Волжского плеса (станции 1–5, табл. 40) отмечено более высокое относительное количество хлорофилла мелкой фракции, а в открытом побережье (ст. 6) и пелагиали (ст. 7) в условиях более сильного динамического воздействия оно снижается. Прибрежные мелководья Рыбинского водохранилища характеризуются рядом особенностей, к которым относится неустойчивый температурный режим, пониженная прозрачность и более высокое, по сравнению с глубоководными акваториями, содержание биогенов (Минеева, 1999). Все это, вероятно, и создает благоприятные условия для преимущественного развития мелких форм.

В 1993 г., когда измерения проводили без предварительной фильтрации через мельничный газ, флуоресценция микро- и наннопланктона (фракция крупнее 5 мкм) в течение сезона составляла 18.3–82.8% от исходной (в среднем 56.1±1.4%), соответственно для ультрапланктона она варьировала в пределах 17.2–77.0% (среднее 43.0±1.4%). Последнее хотя и не противоречит литературным данным об относительном участии мелкоклоточных водорослей (Стельмах, 1987, 1988; Юнев, Салдан, 1987), но превышает величины, полученные нами в 1997 г. после удаления крупных форм. Следует с сожалением констатировать, что дробная фильтрация не дает полного и четкого разделения фитопланктона, и представленные результаты лишь приближенно оценивают

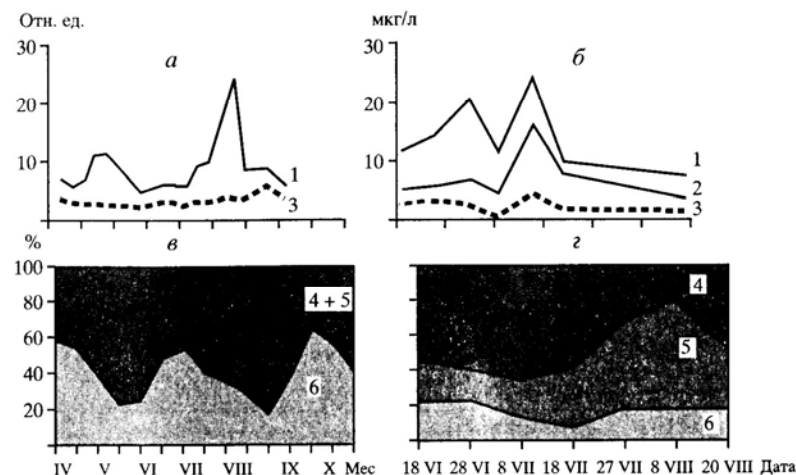


Рис. 24. Динамика содержания хлорофилла в различных размерных фракциях фитопланктона Рыбинского водохранилища в апреле–октябре 1993 г. (а, в) и июне–августе 1997 г. (б, г):

а, б – абсолютные величины; в, г – относительный вклад: 1 – исходная вода, 2 и 4 – сетной планктон, 3 и 5 – наннопланктон, 6 – ультрапланктон

вклад фракций в общее содержание хлорофилла. Не сопоставляя между собой данные двух лет наблюдения (1993 и 1997 гг.), мы попытаемся использовать их для анализа динамики различных размерных групп и определяющих ее факторов.

Сезонный ход содержания Хл *a*, который традиционно характеризуется весенним и осенним подъемами, идентичен для концентрационных показателей разных размерных групп. Синхронное изменение обилия общего фитопланктона и его отдельных фракций отмечается и для других водоемов (Watson, McCauley, 1988; Takamura, Nojiri, 1994). Доля крупноклеточных фракций составляет 33–40% ранней весной и осенью и возрастает до 57–61% в летние месяцы. Для мелкоклеточной фракции отмечены низкие (менее 8%) значения весной и в разгар лета, незначительное (до 10%) увеличение в начале лета и более существенное (до 13–18%) осенью. Относительный вклад крупноклеточных фракций в содержание хлорофилла возрастает в его максимумах, а мелкоклеточных – на спадах (рис. 24).

Преобладание сетного планктона при высоком содержании хлорофилла и пикопланктона – при низком (Hoppercraft, Rofit, 1990; Pinel-Alloul et al., 1996) отражает общую тенденцию сниже-

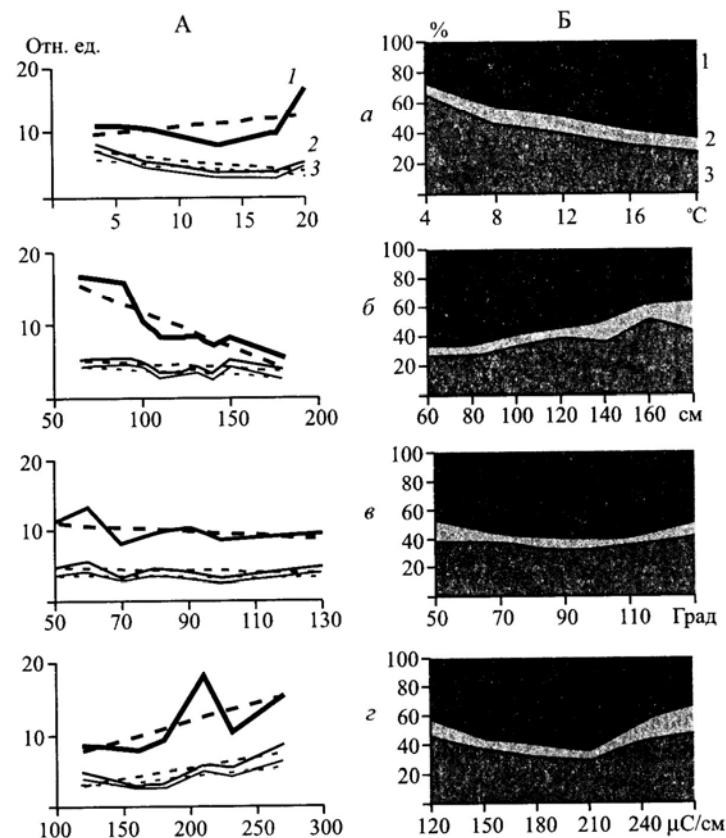


Рис. 25. Связь абсолютного (А) и относительного (Б) содержания хлорофилла в различных размерных фракциях фитопланктона Рыбинского водохранилища с факторами среды (апрель–октябрь 1993 г.). А:

1 – исходная вода, 2, 3 – ультрапланктон, пунктир – соответствующие линии тренда; Б: 1 – микро- и наннопланктон, 2, 3 – ультрапланктон. а – температура воды, б – прозрачность, в – цветность, г – электропроводность, д – общий азот, е – общий фосфор

ния относительных показателей обилия мелкоклеточных водорослей с ростом трофии (Михеева, 1988а, в). Это может быть обусловлено интенсивным выеданием последних (Watson, McCauley, 1988). Однако в Иркутском и Братском водохранилищах, имеющих разную трофность, таких различий не выявлено (Измествева и др., 1988).

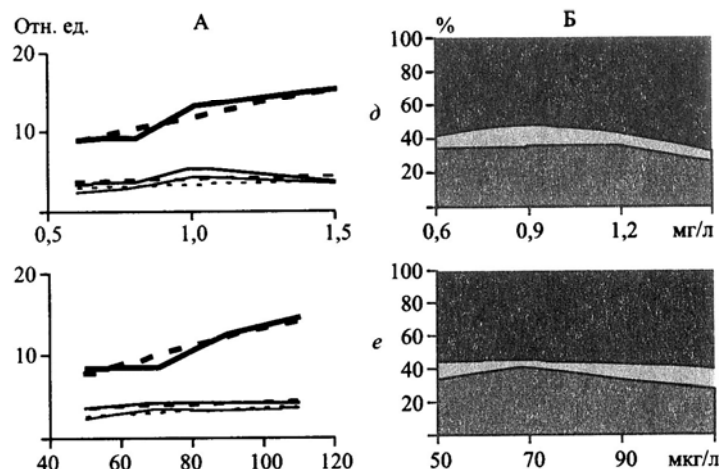


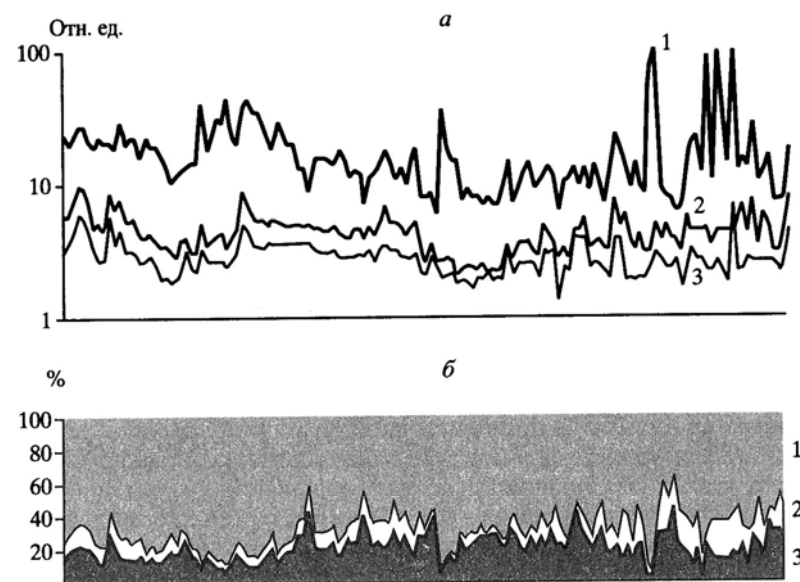
Рис. 25 (окончание)

При анализе связи количества хлорофилла в размерных фракциях с факторами среды оказывается, что в сезонном плане мелкоклеточные формы тяготеют к низкой температуре и высокой прозрачности воды, но нейтрально относятся к цветности (рис. 25). По-видимому, мелкоклеточные водоросли более требовательны к световым условиям; вывод же о доминировании мелкого фитопланктона в холодный период сделан ранее Т.М. Михеевой (1988в).

Вклад мелкоклеточных и крупноклеточных водорослей в общее обилие фитопланктона зависит от гидрохимических условий – содержания азота и фосфора, электропроводности, pH (Watson, McCauley, 1988; Pinel-Alloul et al., 1996). Для градиента электропроводности в Рыбинском водохранилище наблюдается

Таблица 41. Вклад размерных фракций фитопланктона (%) в общую флуоресценцию в водохранилищах волжского каскада (август 1990 г.).

Водохранилище	n	Фракция фитопланктона (условные размеры, мкм)		
		>5	1–5	<2
Горьковское	28	73.5±1.2	9.8±0.6	16.1±1.2
Чебоксарское	21	77.0±2.4	6.9±0.6	16.1±1.8
Куйбышевское	26	64.7±1.7	11.4±0.8	23.9±1.0
Саратовское	17	72.2±1.7	5.6±0.7	22.2±0.8
Волгоградское	53	68.6±2.3	11.2±1.7	21.3±1.4



Горьковское Чебоксарское Куйбышевское Саратовское Волгоградское

Рис. 26. Распределение абсолютных (а) и относительных (б) показателей флуоресценции хлорофилла различных размерных групп фитопланктона в водохранилищах Средней и Нижней Волги. Обозначения 1–3, как на рис. 25

увеличение относительного вклада мелкоклеточных водорослей как при самой высокой так и самой низкой минерализации, отмечаемой соответственно в период весеннего половодья и осенью, т.е. при низких температурах воды. Содержание биогенов положительно влияет на общее обилие фитопланктона. При концентрациях общего азота выше 0.9 мг/л немного увеличивается относительное содержание Хл а крупноклеточных водорослей. Для градиента общего фосфора никаких изменений не выявлено. Относительная доступность азота и фосфора считается важным фактором, регулирующим обилие и доминирование мелкой фракции (Takamura, Nojiri, 1994). Известно, что критический уровень общего фосфора, при котором биомасса наннопланктона выше, чем пикопланктона, составляет 20–30 мкг/л (Pinel-Alloul et al., 1996). Это – пограничные величины для озер мезотрофного и эвтрофного типов (Sakamoto, 1966). В водохранилищах р. Волги, в том числе и в Рыбинском, содержание фосфора гораздо выше

(Минеева, Разгулин, 1995) и редко оказывает регулирующее воздействие на развитие фитопланктона. Подобного рода связи не выявляются в пределах водоемов одного трофического уровня (Takamuga, Nojiri, 1994). Тем не менее тенденция к возрастанию хлорофилла мелкоклеточной фракции с ростом фосфора отмечена для небольших канадских озер со средним содержанием TP 9–12 мкг/л (Lafond et al., 1990).

В **волжском каскаде** основной вклад в интенсивность флуоресценции (64–77%) вносила самая крупная (более 5 мкм) фракция фитопланктона (табл. 41).

Высокие показатели флуоресценции (16–24%) получены для воды, пропущенной через фильтр с диаметром пор 0.9 мкм, относительное содержание этой размерной группы увеличивается с севера на юг. Вклад промежуточной фракции (условные размеры 2–5 мкм) во всех случаях был наименьшим и составлял 7–11% исходной флуоресценции во всех водохранилищах. В пяти исследованных водохранилищах флуоресценция размерных групп и общего фитопланктона демонстрируют идентичный ход, характеризующий их распределение по акватории водоемов. Относительное участие мелкоклеточных фракций, как и в Рыбинском водохранилище, снижается в максимумах флуоресценции (рис. 26).

Глава 7

Хлорофилл как показатель трофического статуса водохранилищ

Подходы к оценке трофического состояния водоемов

К важнейшим прикладным аспектам гидробиологических исследований относится оценка состояния водных экосистем, в первую очередь – определение трофического состояния водоемов. Термины и понятия, характеризующие трофию, были изначально разработаны для озер. До сих пор основу многочисленных классификаций составляют классические трофические категории: олиготрофия, мезотрофия и эвтрофия (OECD, 1982).

В настоящее время утверждение, что в качестве главного критерия трофии служат развитие фитопланктона и условия, определяющие это развитие (Винберг, 1960), не вызывает возражений. К этим условиям в первую очередь относятся поступление и содержание биогенных веществ, доступных для фотоавтотрофов – водорослей и высших водных растений, а также динамические процессы, отражающие водообмен (проточность) и условия перемешивания (Баранов, 1961; Россолимо, 1977; Гусаков, 1987; Likens, 1975; Margalef, 1975; Schindler, 1978; Vollenweider, 1979, 1989; OECD, 1982; Sladeček, 1990 и мн. др.). Из биогенных элементов чаще всего речь идет о фосфоре, который первоначально рассматривали как основной фактор, регулирующий развитие пресноводного фитопланктона (Vollenweider, 1979; OECD, 1982). Однако не менее важную роль в развитии водорослей играет и азот (Hoyer, Jones, 1983; Lambou et al., 1983; Prepas, Trew, 1983; Pridmore et al., 1985), присутствие которого, в частности, определяет биологическое потребление фосфора (Smith, 1982).

Исследования были направлены на оценку темпов эвтрофирования, предотвращение его последствий и развитие принципов управления водными экосистемами. Итогом их стала разработка методических подходов, классификаций трофности и прогнозов ее изменения. Трофическая классификация рассматривается как

Таблица 42. Содержание хлорофилла, общего азота (TN) и общего фосфора (TP) в водах разной трофии

Показатель	Олиготрофные	Мезотрофные	Эвтрофные	Источник сведений
Хл а, мкг/л	< 1 1.7 0.3–3	1–10 4.7 2–15	> 10 14.3 10–500	Винберг, 1960 Vollenweider, 1979 Likens, 1975
TP, мкг/л	8.0 5–10	26.7 10–30	84.4 > 30	Vollenweider, 1979 Likens, 1975
TN, мг/л	0.66 0.25–0.60	0.75 0.50–1.10	1.9 > 0.50	Vollenweider, 1979 Likens, 1975

полезный инструмент для управления озерами и водохранилищами, показатели состояния которых находятся в тесном взаимодействии (Lind, Terrell, 1990). Оценка трофических условий может быть либо качественная (номенклатурная), либо количественная (нумерическая). Понятия олиготрофия, мезотрофия, эвтрофия, прочно вошедшие в обиход лимнологов, послужили основой для разработки количественных критериев трофии. Сделав заключение о том, что наилучшим показателем для трофической классификации озер служит хлорофилл, Г.Г. Винберг (1960) предложил шкалу граничных концентраций пигмента для вод разной трофии. Все последующие шкалы (Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; Трифонова, 1993; Sakamoto, 1966; Likens, 1975; Vollenweider, 1979; OECD, 1982 и др.) отличаются от нее лишь незначительно, их авторы также отдают предпочтение этому показателю. Колоссальная работа по выявлению зависимостей между содержанием хлорофилла и биогенных веществ (общего фосфора, общего азота), а также содержанием хлорофилла и прозрачностью воды пополнила шкалы трофности этими показателями (табл. 42).

Следующим этапом стали попытки формализовать трофические шкалы, заполнив их непрерывным рядом величин. Таким образом появились разнообразные индексы трофического состояния (ИТС), наиболее распространенными из которых можно назвать индексы Карлсона (Carlson, 1977), рассчитываемые по содержанию хлорофилла, общего фосфора и прозрачности, а также ИТС, предложенный В.В. Бульоном (1985) и удачно сочетающийся с концентрациями хлорофилла по шкале трофности Г.Г. Винберга (1960).

За много лет существования и исследования водохранилищ так и не было выработано единого мнения относительно их мес-

та на трофических шкалах. Основные трудности оценки трофии искусственных водоемов связывают с их интенсивным водообменом, повышенным количеством неводорослевой взвеси, наличием градиентов лимнологических характеристик и пульсирующими поступлениями с водосбора, обусловленными высокими величинами отношения площадей бассейна и зеркала (Lind, Terrell, 1990). Маргалеф (Margalef, 1975) считает, что для водохранилищ нужна некая промежуточная типология, включающая условия проточности, поступление биогенов и трофию в ее классическом понимании. В противоположность этому существует мнение, выработанное при подведении итогов международной программы по изучению эвтрофирования, о том, что с определением трофии водохранилищ умеренной зоны дело обстоит более или менее благополучно (OECD, 1982; Vollenweider, 1989). В том, что критерии трофии, предложенные для озер, пригодны и для водохранилищ, был уверен И.В. Баранов (1961). Ю.М. Лебедев (1988) также считал, что нет необходимости разрабатывать градацию трофности для проточных систем, в частности водотоков, где интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла укладываются в те же пределы, что и в озерных водоемах.

Оценка трофического статуса водоема, как правило, базируется на количественных зависимостях показателей биологической продуктивности вод от содержания в них элементов минерального питания (азота и фосфора), обеспеченность которыми оказывает определяющее влияние на развитие и фотосинтез фитопланктона (Хатчинсон, 1969). Поступление в водоем биогенных соединений зависит от геохимических особенностей и освоенности водосборного бассейна (Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990). Распределение питательных веществ в водоеме определяется физическими факторами, а также биологическими процессами потребления и рециклинга. Основные биогенные элементы относятся к лабильным (неконсервативным) быстро оборачивающимся субстратам (Harris, 1986).

Азот входит в состав аминокислот и белков, в том числе – пигментных комплексов, поэтому от обеспеченности этим элементом зависит содержание хлорофилла в клетке (Мирославова, Козлова, 1988; Rodhe, 1948; Talling, 1966; Foy, Fitzsimons, 1987). Круговорот азота включает разнонаправленные процессы – азотфиксацию, нитрификацию, аммонификацию, денитрификацию, которые в конечном итоге замыкаются на поступлении газообразного азота в водоем из атмосферы и выделении его обратно в атмосферу. В водной среде существуют три растворимые формы минерального азота (нитриты, нитраты, аммоний), пре-

вращение которых происходит за счет деятельности бактерий. Способностью к азотфиксации обладают также некоторые сине-зеленые водоросли (Кузнецов, 1970).

Фосфор, единственным источником которого служит литосфера, относится к веществам с высоким коэффициентом биологического поглощения. Он присутствует в клеточном материале в составе многих соединений: фосфатных групп, входящих в структуру нуклеиновых кислот, фосфолипидов, макроэргических соединений (АТФ), участвующих в энергетических и анаболических процессах. Фосфор ассимилируется из среды в ходе фотосинтеза, хемосинтеза, разложения органических остатков. Способность запасать этот элемент в клетке обуславливает определенную независимость водорослей от его содержания в среде (Sommer, 1985; Harris, 1986). С геохимическими процессами в бассейне связано поступление фосфора в поверхностные воды, которые наряду с промышленными и бытовыми стоками являются источником его поступления в водоемы (Коплан-Дикс, Алексеев, 1988; Harris, 1986). Круговорот фосфора в природе носит односторонний характер: он не возвращается в исходную фазу (как азот – в газообразное состояние). У исследователей нет единого мнения в отношении форм существования фосфора в водоеме. Разными методами выделяют до восьми взаимосвязанных между собой фракций, формирующих его общий фонд. В наиболее общем виде они могут трактоваться как растворенный и взвешенный фосфор, формирующие его общий фонд (Элементы круговорота..., 1987). Биологически доступный фосфор включает органический растворенный фосфор, коллоидальный фосфор и ортофосфаты (Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990). Основная масса общего фосфора в водоеме существует в виде взвешенной фракции. Растворенный неорганический фосфор, содержащийся в меньших количествах, характеризуется высокой (от нескольких минут) скоростью оборачиваемости (Harris, 1986).

Характеристика трофического состояния волжских водохранилищ

При исследовании водохранилищ для оценки их трофического состояния на протяжении многих лет автор использует содержание хлорофилла *a*, характеризующее не потенциальную (как фосфор), а наличную биомассу фитопланктона. Чтобы убедиться в правильности такого выбора, необходимо рассмотреть ос-

Таблица 43. Предельные значения (жирный шрифт) и частота встречаемости (% от общего числа наблюдений *n*) концентраций общего азота (TN), общего фосфора (TP) и их отношения в водохранилищах р. Волги

Показатель	Шекснинское водохранилище, (n = 76)	Рыбинское водохранилище, (n = 97)	Верхняя Волга (n = 69)	Средняя Волга (n = 55)	Нижняя Волга (n = 31)
	V-X 1976–1977 гг.	V-X 1981–1982 гг.	VI, VIII, 1990, 1991 гг.		
TN, мг/л	0.30–0.97	0.55–2.50	0.68–3.00	0.53–2.10	0.62–1.44
< 0.5	32.4	0	13.1	0	0
0.5–1.0	67.6	41.2	30.4	45.5	45.2
1.0–2.0	0	54.7	53.6	50.9	54.8
> 2.0	0	4.1	2.9	3.6	0
TP, мкг/л	27–316	32–340	24–252	28–248	64–145
< 50	41.9	10.3	23.6	1.8	0
50–100	44.6	72.3	47.8	40	19.4
100–200	10.8	16.4	27.5	50.9	80.6
> 200	2.7	1.0	1.1	7.3	0
TN/TP	2–19	6–39	6–44	6–16	6–17
< 10	26.7/58.7*	13.4	27.5	51.0	83.9
10–15	60.3/32.6	43.4	29.0	46.9	14.9
> 15	13.0/8.7	43.2	43.5	2.1	1.2

* Перед чертой – речная часть, после черты – Белое озеро.

тальные рекомендуемые для этих целей показатели и проанализировать взаимосвязи между ними.

Зависимости между показателями обилия фитопланктона (как правило – хлорофиллом) и содержанием биогенов хорошо известны для малых озер с устойчивым гидрологическим режимом (Трифонов и др., 1986; Dillon, Rigler, 1974; Nichols, Dillon, 1978 и др.), для больших озер и водохранилищ они гораздо сложнее. Причина кроется в разнообразии и сложности динамических процессов, а также разнородности водных масс крупных водоемов (Петрова и др., 1983).

Наиболее низким (0.30–0.97 мг/л) содержанием общего азота при не свойственном водоемам лесной зоны высоком содержании общего фосфора (27–316 мкг/л) характеризуется самое северное Шекснинское водохранилище (табл. 43, рис. 27).

В Белом озере мощным источником фосфора служат донные отложения, создающие высокую внутреннюю фосфорную нагрузку. При частых ветровых перемешиваниях происходит взму-

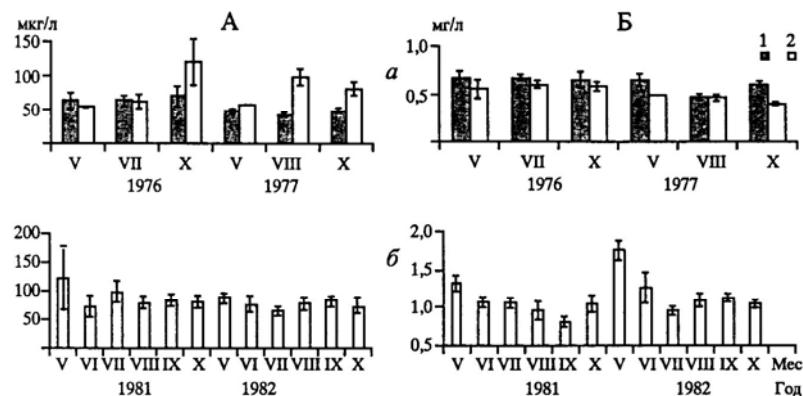


Рис. 27. Сезонная динамика содержания общего фосфора (А) и общего азота (Б) в воде Шекснинского (а) и Рыбинского (б) водохранилищ (по: Былинкина и др., 1982; Минеева, Разгулин, 1995)

1 – речная часть, 2 – Белое озеро

чивание седиментов, тонкодисперсная фракция которых особенно богата фосфором. Большое количество взвешенного фосфора поступает в озеро с мутными водами р. Ковжи белозерской (Былинкина и др., 1982).

Сезонные изменения общего азота в водохранилище выражены слабо (рис. 27). Что касается общего фосфора, то его значительным подъемам в осенний период, а также летом 1977 г. предшествовали или сопутствовали штормовые ветра.

В Рыбинском водохранилище содержание биогенов выше, чем в Шекснинском: для общего азота существенно (его предельные концентрации составляют 0.55–2.50 мг/л), для общего фосфора лишь незначительно. Сезонные изменения общих форм азота и фосфора невелики и находятся на грани достоверности. В мае содержание TN и TP повышено за счет поступлений с водосбора, в июне оно снижается и затем несколько возрастает в середине лета и осенью (рис. 27).

Во всех водохранилищах каскада в летний период концентрации общего азота и фосфора изменяются в близких пределах: от 0.53 до 3.0 мг/л и от 24 до 252 мкг/л, соответственно (табл. 43). Максимальные концентрации TN в 1990 г. отмечены в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах, в 1991 г. – в Рыбинском, Чебоксарском и Волгоградском; TP – в Ивановском, Угличском (1991 г.), Чебоксарском (оба года) и Куйбышевском (1990 г.) водохранилищах (рис. 27).

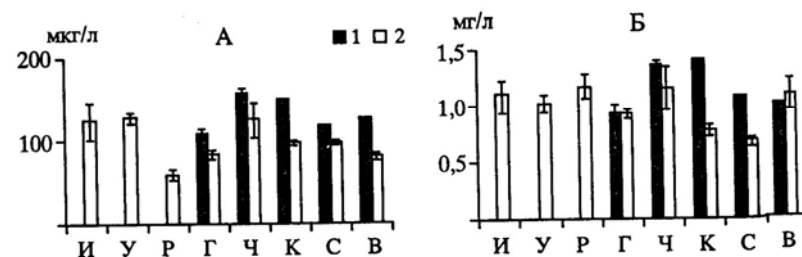


Рис. 28. Среднее содержание общего фосфора (А) и общего азота (Б) в воде водохранилищ волжского каскада в августе 1990 (1) и 1991 (2) гг.: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское

Диапазон наиболее часто встречаемых концентраций (табл. 43) демонстрирует увеличение содержания биогенов в севера на юг. Для общего азота эти величины в Шекснинском водохранилище ниже 1 мг/л, в волжском каскаде выше 1 мг/л; для общего фосфора они ниже 100 мкг/л в Шекснинском, Ивановском, Угличском, Рыбинском водохранилищах, но выше 100 мкг/л в водохранилищах Средней и Нижней Волги.

Если ориентироваться на градации трофии по биогенам, то во всех водохранилищах средние концентрации и общего азота, и общего фосфора (табл. 44) превышают (и в подавляющем большинстве случаев значительно) границу, установленную между мезотрофными и эвтрофными водами озер как по общему фосфору (30 мкг/л), так и по общему азоту (0.50–0.75 мг/л) (Sakamoto, 1966; Likens, 1975; Vollenweider, 1979; OECD, 1982). Заметим, что для водотоков приводится несколько иной диапазон концентраций биогенов: при содержании общего фосфора 20–90 мкг/л реки характеризуют как мезотрофные (Kelly, Whitton, 1998). Однако, как неоднократно подчеркивалось, водохранилища занимают промежуточное положение между речными и озерными системами.

По концентрациям хлорофилла выделяются мезотрофные (Шекснинское, Угличское, Саратовское, Волгоградское), эвтрофные (Ивановское, Горьковское, Чебоксарское) и умеренно эвтрофное (Куйбышевское) водохранилища. Рыбинское водохранилище характеризовалось как эвтрофное в 80-е годы XX в., однако в 90-е при несколько снизившемся содержании хлорофилла (средняя по данным 1993–2000 гг. концентрация составляет 11.7 ± 0.8 мкг/л) оно перешло в разряд умеренно эвтрофных.

Регрессионный анализ не выявляет существенной связи между содержанием хлорофилла и биогенных элементов. В Шекс-

Таблица 44. Среднее содержание хлорофилла, общего азота и общего фосфора в водохранилищах р. Волги

Водохранилище	Период наблюдения	Хлорофилл, мкг/л	Общий азот, мг/л	Общий фосфор, мкг/л
Шекснинское	1976, 1977, V–X VII–VIII	6.5±0.2 4.3±0.3	0.56±0.01 0.57±0.02	69±4 64±7
Иваньковское	1991, 1995, VIII	25.5±2.4	1.00±0.05	102±8
Угличское	1989, 1991, VIII	7.9±0.8	1.02±0.08	127±6
Рыбинское	1981, 1982, V–X VII–VIII	14.2±0.6 17.0±0.7	1.07±0.03 0.96±0.03	78±3 75±4
	1989, VII	24.4±2.5	1.18±0.11	59±7
Горьковское	1990, 1991, VI, VIII	17.9±1.0	1.02±0.02	71±3
Чебоксарское	то же	14.6±1.4	1.32±0.10	139±12
Куйбышевское	то же	11.5±1.0	1.12±0.07	122±6
Саратовское	1990, 1991, VIII	8.1±1.0	0.88±0.07	107±4
Волгоградское	то же	8.9±1.0	1.02±0.03	117±3

нинском водохранилище сезонные изменения хлорофилла слабо зависят от содержания общего фосфора и абсолютно не связаны ни с присутствием азота, ни с его отношением к фосфору (TN/TP). Доля объясненной вариации хлорофилла становится выше при совместном учете азота, фосфора и TN/TP. Сезонная динамика хлорофилла в Рыбинском водохранилище не связана ни с азотом, ни с фосфором, ни с их соотношением (табл. 45), однако в отдельные периоды сезонного цикла эта зависимость прослеживалась: в мае, июне, августе и октябре 1981 г. – для общего азота, в июне и октябре 1982 г. – общего фосфора (Минеева, Разгулин, 1995). Если рассматривать водохранилища каскада, то в наибольшей степени развитие фитопланктона зависит от наличия минерального питания в Верхней Волге: в значительной степени от обеспеченности азотом, в меньшей – фосфором.

Для Средней Волги наличие фосфора, а также азота объясняют лишь 20% изменчивости хлорофилла; введение в регрессионную модель отношения TN/TP усиливает это влияние. Для Нижней Волги доля вариации хлорофилла, связанная с биогенами, невелика. Известно, что и потребности клеток в минеральном питании, и потребление биогенов определяется световыми условиями (Ahlgren, 1970; Berman, Pollinger, 1974; Nicholls, Dillon, 1978). Во всех рассматриваемых случаях показатели подводного светового режима (цветность и прозрачность) усиливают тесноту связи между хлорофиллом и биогенами, наиболее существенно в Шекснинском водохранилище (табл. 45).

Таблица 45. Характеристика связи содержания хлорофилла с биогенными элементами, прозрачностью и цветностью воды (R^2)

Показатели	Шекснинское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Верхняя Волга	Средняя Волга	Нижняя Волга
TP	0.10	< 0.01	0.19	0.20	0.12
TN	< 0.01	< 0.01	0.48	< 0.01	0.03
TN/TP	0.02	< 0.01	< 0.01	< 0.01	0.02
TN+TP	0.11	< 0.01	0.52	0.20	0.12
TN+TP+TN/TP	0.27	0.02	0.52	0.30	0.12
TN+TP+TN/TP+Пр+Цв	0.40	0.08	0.59	0.33	0.16

Слабая связь содержания хлорофилла с азотом и фосфором наблюдается часто и объясняется неоднозначно, поскольку развитие фитопланктона в водоеме зависит не только от обеспеченности клеток минеральным питанием, но и от ряда других факторов. Важную роль, кроме световых условий, могут играть пресс зоопланктона, динамика водных масс (Pridmore et al., 1985), а также неодинаковая потребность в биогенных элементах экологических группировок (Петрова, 1986) и отдельных видов водорослей (Сиренко, 1972; Петрова, 1982; Sakamoto, 1966; Smith, 1983). Для фитопланктона Рыбинского водохранилища последнее было показано экспериментально (Елизарова, Королева, 1990). Кроме этого, оперируя общим азотом и фосфором, мы не учитываем их доступные для клеток формы. Между тем в Рыбинском водохранилище в различные периоды вегетационных сезонов 1981, 1982 и 1993 гг. отмечалась достоверная корреляция хлорофилла с фосфатами, а также нитратным и аммонийным азотом (Минеева, Разгулин, 1995; Минеева, 1999). Отрицательный характер этой связи указывает на потребление биогенов водорослями.

Реакция фитопланктона на присутствие биогенов определяется отношением концентраций азота и фосфора. Считают (Sakamoto, 1966; Chiaudani, Vighi, 1974; Claesson, 1978), что развитие водорослей лимитировано азотом при $TN/TP < 10$, фосфором при $TN/TP > 15–17$, а в диапазоне $TN/TP = 10–15$, близком к соотношению элементов в клетке (Harris, 1986), биогенное лимитирование отсутствует. Такой подход часто встречается в исследованиях экологии фитопланктона. Судя по величинам отношения TN/TP, которое представлено широким диапазоном величин (см. табл. 43), во всех водохранилищах встречается каждая из трех перечисленных ситуаций. В сезонном аспекте азотное лимитирование наиболее типично для фитопланктона Белого озера (59%

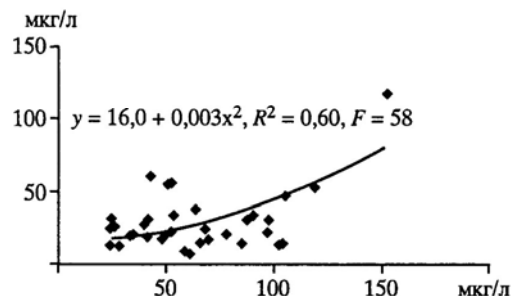


Рис. 29. Связь между содержанием хлорофилла (ось ординат) и общего фосфора (ось абсцисс) в Рыбинском водохранилище (июль, 1989 г.)

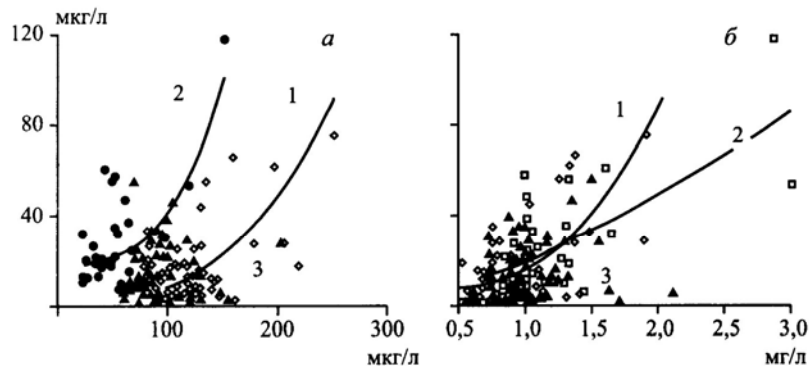


Рис. 30. Зависимость содержания хлорофилла (Хл) от содержания общего фосфора (ТР, а) и общего азота (ТН, б) в водохранилищах Волги при разном соотношении ТН/ТР.

1 – ТН/ТР < 10 ($n = 68$):

$$Хл = -7.76 + 0.0016 ТР^2 (R^2 = 0.65, F = 127),$$

$$Хл = 4.35 + 11.58 ТН^3 (R^2 = 0.79, F = 248);$$

2 – ТН/ТР > 15 ($n = 37$):

$$Хл = 16.34 + 2.38 \cdot 10^{-5} ТР^3 (R^2 = 0.61, F = 55.4),$$

$$Хл = -14.65 + 33.64 ТН (R^2 = 0.65, F = 67.1);$$

3 – ТН/ТР = 10–15 ($n = 46$):

$$\text{для ТР } R^2 = 0.02, \text{ для ТН } R^2 = 0.05.$$

При расчете регрессий данные сглажены

случаев), в речной части Шекснинского водохранилища отношение ТН/ТР в основном сбалансировано с точки зрения потребностей фитопланктона, в Рыбинском водохранилище одинаково часто отмечается отсутствие биогенного лимитирования, либо наличие такового по фосфору. Последнее типично для летнего фитопланктона всей Верхней Волги (ТН/ТР > 15 в 43% случаев). С продвижением вниз начинает преобладать азотное лимитирование фитопланктона, особенно существенное в двух нижних водохранилищах (84% случаев).

Отношение ТН/ТР может служить лишь для косвенной оценки биогенного контроля развития водорослей, тем более что фактором, предотвращающим лимитирование биогенами даже при невысоком их содержании, считается динамическая активность (Sommer et al., 1986). (Напомним, что водохранилища р. Волги характеризуются значительными концентрациями биогенных веществ и активной гидродинамикой.) Однако это отношение несет полезную информацию. По наблюдениям 1989 г. получена тесная корреляция между хлорофиллом и ТР в Рыбинском водохранилище (рис. 29). В этот период величины ТН/ТР были выше 15, что считается свидетельством фосфорного лимитирования фитопланктона.

Довольно частые ситуации отсутствия биогенного лимитирования фитопланктона (ТН/ТР = 10–15) могут быть одной из причин слабой зависимости его обилия (хлорофилла) от содержания азота и фосфора в каждом из водохранилищ. Весьма интересная картина получается при анализе летних данных, относящихся ко всему каскаду, при ранжировании их по показателю ТН/ТР (рис. 30). Действительно, в интервале ТН/ТР от 10 до 15 хлорофилл не связан ни с азотом, ни с фосфором. Однако высокие коэффициенты корреляции хлорофилла с обоими элементами получены как при предположительном азотном, так и фосфорном лимитировании. При этом увеличение концентраций каждого из них вызывает наиболее интенсивный прирост хлорофилла именно в том случае, когда данный элемент является лимитирующим.

Отсутствие прямой корреляции между содержанием хлорофилла и биогенов в водохранилищах р. Волги ставит под сомнение возможность оценки их трофии по концентрациям азота и фосфора, но в то же время вряд ли служит свидетельством отсутствия их влияния на фитопланктон. Последнее скорее носит более сложный характер, связанный с наличием доступных форм биогенов и направленностью их потоков. Результаты многомерного анализа дают несколько иное представление о связи

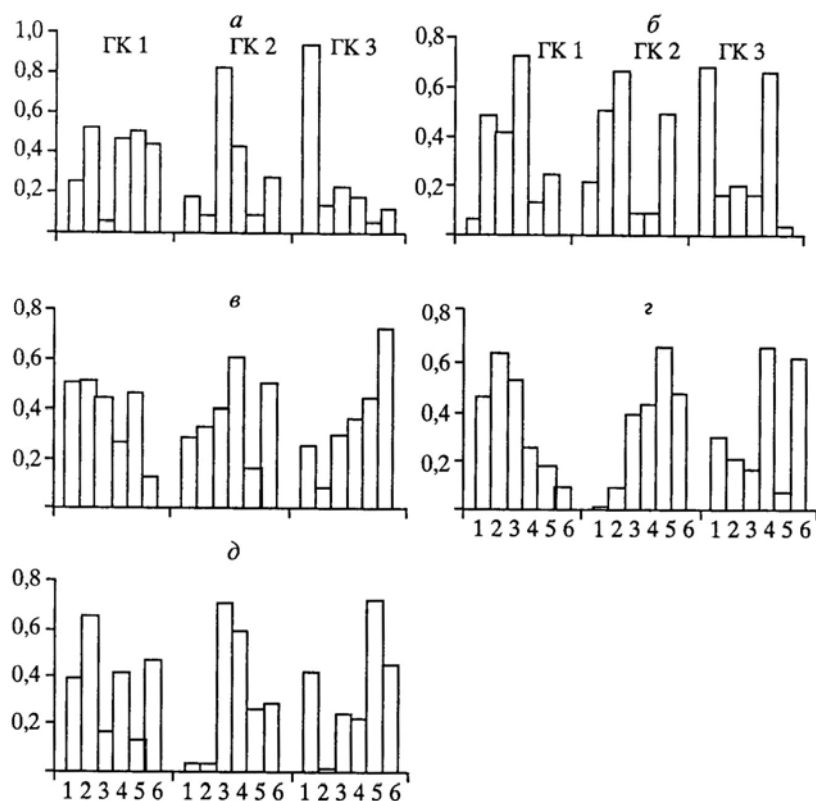


Рис. 31. Характеристика связи переменных с I–III главными компонентами (ГК1–ГК3):

1 – хлорофилл, 2 – общий фосфор, 3 – общий азот, 4 – TN/TP, 5 – прозрачность, 6 – цветность; а – Шекснинское водохранилище, б – Рыбинское водохранилище, в, г, д – Верхняя, Средняя и Нижняя Волга, соответственно

показателей фитопланктона с обсуждаемыми выше факторами. Три главные компоненты (ГК 1–3), рассмотрением которых мы ограничиваемся, включают в себя около 89% суммарной дисперсии в Шекснинском водохранилище, 72% в Рыбинском, 79–85% в водохранилищах Верхней, Средней и Нижней Волги. В двух первых случаях это отражает тенденции сезонных изменений, в последнем – зональных географических (рис. 31).

В Шекснинском водохранилище с ГК1 наиболее тесно связаны абиотические показатели: общий фосфор, отношение TN/TP, прозрачность и цветность. ГК2 можно назвать компонентой азо-

та, ГК3 – компонентой хлорофилла. В Рыбинском две первые главные компоненты характеризуют гидрохимический режим (наибольшие весовые нагрузки связывают ГК1 с TN, TP и TN/TP, а ГК2 – с TN, TP и цветностью), ГК3 – содержание хлорофилла и прозрачность. В волжском каскаде в летний период с ГК1 во всех случаях тесно связаны хлорофилл и биогены, в верхних водохранилищах еще и прозрачность, а в нижних – цветность; с ГК2 – отношение TN/TP, а также цветность (Верхняя и Средняя Волга), прозрачность (Средняя Волга) и азот (Средняя и Нижняя Волга). Высокие весовые нагрузки связывают ГК3 с цветностью, а также TN/TP (Средняя Волга), хлорофиллом и прозрачностью (Нижняя Волга) (рис. 31). Из этого следует, что в сезонном аспекте среду обитания фитопланктона в Рыбинском водохранилище главным образом формируют биогены, в Шекснинском – биогены и показатели подводного светового режима. В каскаде водохранилищ в летний период сами водоросли планктона наряду с биогенными элементами играют важную роль в формировании внутриводоемного режима, что, вероятно, имеет принципиальное значение при оценке экологической ситуации.

Поскольку в большинстве случаев для водохранилищ каскада не удалось выявить непосредственной связи биогенов с содержанием Хл а, была предпринята попытка оценить ее косвенно. Такая связь между содержанием хлорофилла и биогенными веществами прослеживается для так называемого отклика фитопланктона на азот и фосфор, выраженного через отношение концентраций Хл/TP и Хл/TN. Этот термин *отклик* (“response” или “efficiency”) вслед за Калфом и Нохелем (Kalff, Knoechel, 1978) использует Г.Г. Винберг (1986), а сами показатели обсуждаются в публикациях последних лет (Трифенова, 1994; Golterman, 1988), в том числе и автором (Минеева, 1993а, 1999; Минеева, Разгулин, 1995; Mineeva, 1993). Эти отношения по сути представляют собой угловые коэффициенты в уравнениях зависимости содержания хлорофилла от общего азота и общего фосфора.

Во всех исследованных водоемах оба отклика изменяются в довольно близких пределах (табл. 46): Хл/TP от минимальных 0.01–0.08 до максимальных 0.31–1.41 мкг/мкг, Хл/TN от 1.3–6.1 до 43.1–56.9 мкг/мг. Средняя величина Хл/TP в Рыбинском водохранилище выше, чем в Шекснинском, а средние Хл/TN не отличаются друг от друга. Такие же значения Хл/TP (средние 0.24–0.29 при лимитах 0.01–2.8) получены для озер США (Lambou et al., 1982).

Для Рыбинского водохранилища прослежены сезонные изменения обоих показателей с максимумами в июне и августе–сентя-

Таблица 46. Величины Хл/ТР (мкг/мкг) и Хл/ТН (мкг/мг) в исследованных водоемах

Показатель	Шекснинское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Верхняя Волга	Средняя Волга	Нижняя Волга
	V-X 1976, 1977	V-X 1981, 1982	VI, VIII 1990, 1991		
Хл/ТР, мкг/мкг	0.01–0.31 0.13±0.01	0.01–0.57 0.19±0.01	0.08–1.41 0.39±0.03	0.02–0.93 0.22±0.02	0.01–0.41 0.10±0.01
Хл/ТН, мкг/мг	2.0–46.2 13.1±0.7	1.3–43.1 13.0±0.9	6.1–56.9 24.0±1.1	1.9–46.1 11.7±0.9	1.5–44.5 11.5±1.0

Примечание. Над чертой пределы, под чертой среднее с ошибкой.

бре (Минеева, Разгулин, 1995). При средних за безледный период концентрациях Хл *a*, характерных для мезотрофных и слабо эвтрофных вод, получены более низкие средние значения Хл/ТР, составившие 0.10–0.15, а при концентрациях, типичных для эвтрофных вод (более 15 мкг/л) они возросли до 0.18–0.23. Отношение Хл/ТН демонстрирует аналогичную тенденцию, составляя в первом случае 6–12, во втором – 13–20. Такая же картина наблюдается при сравнении обеих характеристик в более продуктивной мелководной и менее продуктивной глубоководной зонах Рыбинского водохранилища (Минеева, 1999). Все это указывает на более высокий выход хлорофилла на единицу содержания общего азота и общего фосфора в эвтрофных водах, что может быть обусловлено, в частности, большей эффективностью использования биогенов (в частности – фосфора) доминирующими в этих условиях синезелеными водорослями по сравнению с представителями других отделов (Kalff, Knoechel, 1978). В Шекснинском водохранилище средние за два вегетационных сезона величины, составившие 0.10–0.17 для Хл/ТР и 11–15 для Хл/ТН, соответствуют его мезотрофному статусу. В волжском каскаде в летний период максимальные значения Хл/ТР и Хл/ТН получены для Верхней Волги. Отношение Хл/ТР плавно снижается к водохранилищам Нижней Волги, а Хл/ТН становится существенно ниже уже в Средней Волге и далее не меняется (табл. 46).

При рассмотрении отдельных водохранилищ (табл. 47) оказывается, что летние величины откликов (средние для водоемов) в мезотрофных и эвтрофных соответственно составляют: для Хл/ТР 0.09–0.12 и 0.21–0.28 мкг/мкг, для Хл/ТН – 10–15 и 14–27 мкг/мг. Однако в Чебоксарском и Куйбышевском водо-

Таблица 47. Величины Хл/ТР (мкг/мкг) и Хл/ТН (мкг/мг) в водохранилищах каскада

Водохранилище	Хл/ТР	Хл/ТН	Водохранилище	Хл/ТР	Хл/ТН
Шекснинское	0.11	9.7	Чебоксарское	0.11	11.0
Иваньковское	0.28	26.9	Куйбышевское	0.11	12.5
Угличское	0.09	11.8	Саратовское	0.12	15.1
Рыбинское	0.21	16.9	Волгоградское	0.09	5.0
Горьковское	0.28	13.9			

Таблица 48. Коэффициенты корреляции между откликами и содержанием хлорофилла (1), общего фосфора (2), общего азота (3)

Водохранилище	Хл/ТР				Хл/ТН			
	1	2	3	4*	1	2	3	4*
Шекснинское	0.622	–0.374	–0.050	0.709	0.954	0.168	–0.315	0.727
Рыбинское	0.896	–0.317	–0.033	0.465	0.904	–0.090	–0.298	0.457
Верхняя Волга	0.617	–0.427	0.252	0.781	0.772	0.245	0.148	0.781
Средняя Волга	0.669	–0.391	0.064	0.489	0.901	0.165	0.075	0.427
Нижняя Волга	0.981	0.199	0.116	0.468	0.960	0.427	0.016	0.195

* – коэффициенты детерминации R^2 для Хл, ТР, ТН.

Таблица 49. Средние величины откликов при различном отношении ТН/ТР

ТР/ТН	Шекснинское водохранилище		Рыбинское водохранилище		Весь каскад	
	Хл/ТР	Хл/ТН	Хл/ТР	Хл/ТН	Хл/ТР	Хл/ТН
< 10	0.10±0.01	17.4±3.1	0.14±0.03	17.8±3.0	0.15±0.02	17.3±1.8
10–15	0.16±0.01	12.4±1.0	0.17±0.02	13.5±1.4	0.19±0.02	16.3±1.8
> 15	0.15±0.01	8.5±0.6	0.21±0.02	11.1±1.1	0.53±0.06	21.8±2.1

хранилища оба показателя ниже, чем можно было бы ожидать, исходя из содержания хлорофилла и откликов, полученных в других водоемах с такими же концентрациями пигмента. Эти водохранилища Средней Волги на общем фоне выделяют рядом особенностей развития и функционирования фитопланктона (Минеева, 2003). Все факты свидетельствуют о том, что гидробионты, развивающиеся здесь в условиях повышенной антропогенной нагрузки, испытывают ее мощное негативное воздействие.

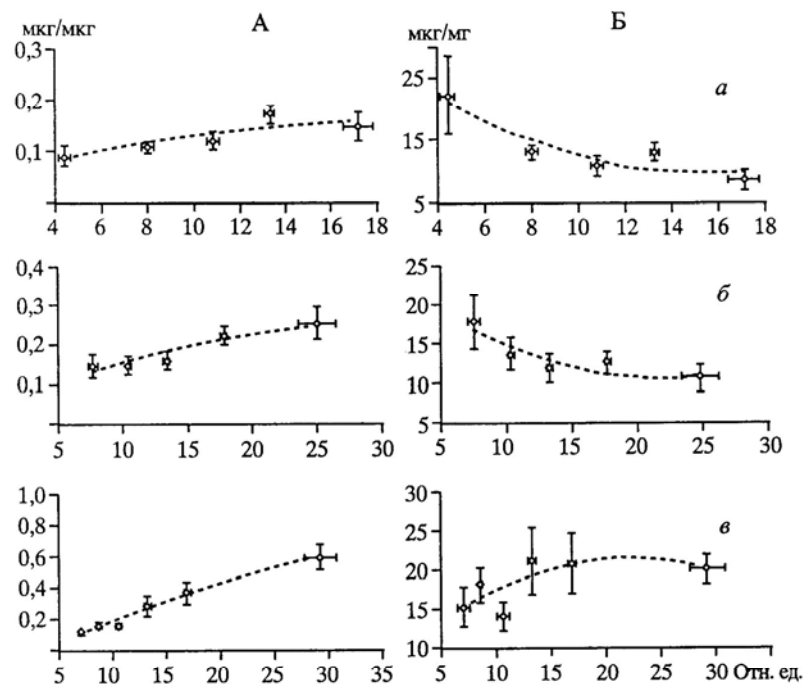


Рис. 32. Зависимость показателей Хл/ТР (А) и Хл/ТН (Б) от отношения ТН/ТР.

В Шекснинском (а), Рыбинском (б) водохранилищах и волжском каскаде (в).

Пунктир – линии тренда; данные ранжированы по ТН/ТР

На примере Рыбинского водохранилища нами продемонстрирована тесная зависимость обоих показателей от содержания хлорофилла, что, вероятно, объясняет их сезонные изменения и межгодовые различия (Минеева, Разгулин, 1995; Минеева, 1999). В табл. 48 приведены коэффициенты корреляции между хлорофиллом и откликами, рассчитанные и для остальных водохранилищ. Оба показателя слабо связаны с концентрациями биогенов, в то же время для каждого из них получены высокие коэффициенты множественной корреляции с тремя перечисленными параметрами. Сезонная изменчивость откликов, а также зависимость их от содержания хлорофилла при отсутствии таковой для общего азота и фосфора в какой-то степени объясняет отсутствие прямых связей между хлорофиллом и биогенами.

Интересные результаты получаются при сопоставлении откликов с отношением ТН/ТР, которое, как упоминалось выше, отражает обеспеченность фитопланктона биогенным питанием, в табл. 49 приведены их величины в различном диапазоне ТН/ТР.

Показатели Хл/ТР закономерно, при высоких коэффициентах корреляции возрастают вместе с отношением ТН/ТР, достигая во всех случаях максимальных величин при фосфорном лимитировании фитопланктона. Между отношениями Хл/ТР и ТН/ТР получены тесные, близкие к линейной зависимости, которые для всего массива данных описываются следующими уравнениями:

Шекснинское водохранилище $\text{Хл/ТР} = 0.039 + 0.009 \text{ ТР/ТН}$ ($r = 0.50$, $n = 70$)
 Рыбинское водохранилище $\text{Хл/ТР} = -0.057 + 0.009 \text{ ТР/ТН}$ ($r = 0.60$, $n = 101$)
 Весь каскад $\text{Хл/ТР} = -0.060 + 0.024 \text{ ТР/ТН}$ ($r = 0.72$, $n = 128$)

Для откликов на азот закономерных изменений не выявлено: коэффициенты корреляции между Хл/ТН и ТН/ТР не превышают 0.2. Однако в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах прослеживается снижение показателей Хл/ТН с ростом отношения ТН/ТР, а для всего каскада, т.е. для водоемов с разными гидрологическими, гидрохимическими условиями и развитием фитопланктона – напротив, увеличение. На рис. 32 представлены данные, ранжированные по величине ТР/ТН, что позволяет продемонстрировать эти тенденции более наглядно. Они свидетельствуют о более высоком выходе хлорофилла на единицу содержания биогенов или о более эффективном их использовании в условиях лимитирования фитопланктона соответственно фосфором или азотом. По-видимому, рассматриваемые показатели могут отражать обеспеченность фитопланктона биогенным питанием и быть полезным и для получения количественных зависимостей при оценке состояния водоема.

Пигментные характеристики в водах разной трофии

Содержание хлорофилла *a*, отражающее трофический статус водохранилищ, может быть формализовано в виде индекса трофического состояния (ИТС), который рассчитан по формуле В.В. Бульона (1987):

$$\text{ИТС} = 40 + 20 \lg \text{Хл.}$$

Этот индекс находится в соответствии с трофической шкалой, приведенной в монографии Г.Г. Винберга (1960). Значения

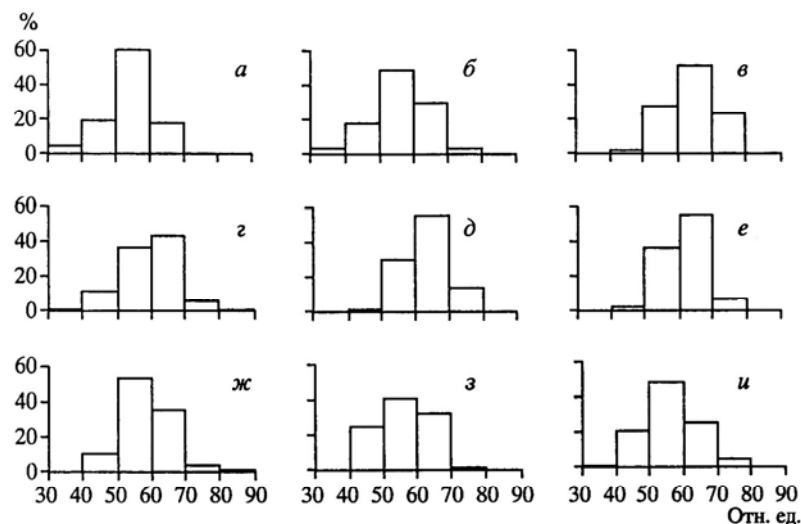


Рис. 33. Частота встречаемости величин ИТС (% от общего числа наблюдений n) в водохранилищах Волги:

а – Шекснинское ($n = 338$), *б* – Угличское ($n = 105$), *в* – Иваньковское ($n = 98$), *г* – Рыбинское ($n = 220$), *д* – Горьковское ($n = 216$), *е* – Чебоксарское ($n = 89$), *ж* – Куйбышевское ($n = 172$), *з* – Саратовское ($n = 59$), *и* – Волгоградское ($n = 139$)

ИТС составляют < 40 в олиготрофных водах, 40–60 в мезотрофных и > 60 в эвтрофных при концентрациях хлорофилла < 1 , 1–10 и > 10 мкг/л.

Как было показано ранее (глава 3), все пигментные характеристики, определяемые спектрофотометрически, изменяются в тесной взаимосвязи с содержанием Хл *a*, что позволяет предполагать их изменчивость и в водах разной трофии.

Для анализа этой изменчивости данные, полученные для каждого водохранилища и всего каскада, были ранжированы по возрастанию ИТС и разбиты на классы, соответствующие границам ИТС 30, 40, 50, 60, 70, 80. Для каждого класса вычислены средние значения пигментных характеристик, которые использовались для дальнейших расчетов. На рис. 33 представлена частота распределения величин ИТС в водохранилищах.

В каждом водохранилище присутствуют воды всех трофических типов при очень низкой доле олиготрофных. Это связано с ходом сезонной сукцессии фитопланктона, а также особенностями его пространственного распределения в условиях высокой ги-

Таблица 50. Средние величины ИТС в мезотрофных и эвтрофных водах водохранилищ

Водохранилище	Мезотрофные воды	Эвтрофные воды
Шекснинское	52.0 ± 0.4 (83)	62.3 ± 0.3 (17)
Иваньковское	55.5 ± 0.5 (36)	68.4 ± 0.7 (64)
Угличское	52.0 ± 0.9 (68)	63.6 ± 0.7 (32)
Рыбинское	53.8 ± 0.1 (49)	65.2 ± 0.1 (51)
Горьковское	55.6 ± 0.4 (32)	66.1 ± 0.4 (68)
Чебоксарское	54.7 ± 0.6 (38)	64.7 ± 0.6 (62)
Куйбышевское	54.6 ± 0.4 (58)	64.7 ± 0.4 (42)
Саратовское	51.7 ± 1.0 (66)	62.4 ± 0.7 (34)
Волгоградское	52.6 ± 0.6 (70)	64.0 ± 0.7 (30)

Примечание. В скобках – % от общего числа наблюдений n (см. рис. 33).

дродинамической активности при наличии разнородных водных масс. Однако по наиболее часто встречаемым и преобладающим (табл. 50) показателям ИТС, как и по содержанию хлорофилла, выделяются мезотрофные (Шекснинское, Угличское, Саратовское, Волгоградское), эвтрофные (Иваньковское, Горьковское, Чебоксарское) и умеренно эвтрофные (Рыбинское, Куйбышевское) водохранилища. Для водохранилищ первой и второй группы характерно существенное преобладание величин ИТС соответственно выше или ниже 60 – пограничного значения для эвтрофных и мезотрофных вод, а диапазон наиболее часто встречаемых ИТС составляет 50–60 и 60–70. В третьей группе диапазон наиболее часто встречаемых значений ИТС выделяется нечетко, а общее число величин, характерных для вод разных трофических типов, различается незначительно.

По мере увеличения ИТС все пигментные характеристики претерпевают определенные изменения (рис. 34). Для большинства из них выявлена тесная корреляционная связь с величинами ИТС, которая носит нелинейный характер. Высокие коэффициенты детерминации (R^2) свидетельствует о закономерной изменчивости показателей по градиенту трофии (табл. 51). Близкая к функциональной зависимость ($R^2 = 0.999$) отмечена не только между ИТС и Хл *a*, что естественным образом вытекает из расчета самого индекса, но и для суммарного количества зеленых пигментов (Хл *a*, *b*, *c*), а также каротиноидов. Содержание Хл *a* считается общепринятой характеристикой биомассы фитопланктона, а также трофии водоема. В то же время, известные работы (Фоу, 1987), где биомассу водорослей рекомендуется оценивать по содержанию желтых пигментов. Аналогичную смысловую на-

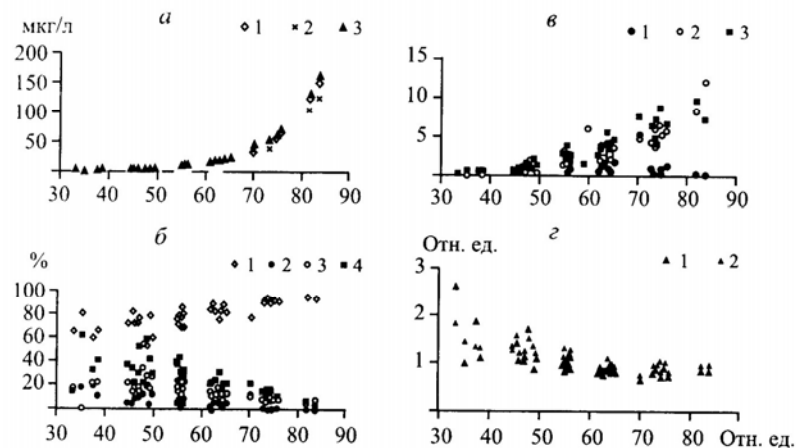


Рис. 34. Изменение пигментных характеристик планктона по градиенту трофии:

а – концентрации Хл *а* (1), каротиноидов (2) и суммы зеленых пигментов Хл *а* + *б* + *с* (3); *б* – % Хл *а*, *б*, *с* в общем фонде хлорофиллов (1–3, соответственно) и % феопигментов от суммарного содержания с Хл *а* (4); *в* – концентрации дополнительных хлорофиллов (Хл *б* и Хл *с* 1 и 2, соответственно) и феопигментов (3); *г* – пигментный индекс (1) и соотношение каротиноидов с Хл *а* (2)

грузку несет и суммарное содержание хлорофиллов. Все три показателя в равной мере отражают обилие фитопланктона и могут быть использованы для оценки трофического состояния вод.

Дополнительные пигменты (Хл *б* и Хл *с*) ведут себя по-разному. Хл *с* так же, как и три предыдущих показателя, увеличивается пропорционально ИТС. Это согласуется с данными по составу планктонных альгоценозов, доминирующие комплексы которых в исследованных водохранилищах формируются в основном диатомовыми водорослями. Содержание Хл *б* изменяется “куполообразно”: оно увеличивается в диапазоне ИТС 50–70 и затем снижается. Такой характер изменения влияет на тесноту связи между ИТС и Хл *б*, уменьшая коэффициент детерминации до величины, которая соответствует средней степени скоррелированности переменных ($R^2 = 0.27$). Это связано с индивидуальным ходом Хл *б* в отдельных водоемах, обусловленным, в свою очередь, всплесками развития зеленых водорослей (Охупкин, 1994; Корнева, Соловьева, 1996; Охупкин и др., 1997; Корнева, Solovyova, 1998).

Параллельно с ИТС возрастает содержание продуктов распада хлорофилла феопигментов и снижается их относительное ко-

Таблица 51. Характеристика зависимости между величинами ИТС (Y) и пигментными показателями (X) для всего массива данных

Показатель	Уравнение регрессии	R^2	F -критерий
Хлорофилл $a + b + c$, мкг/л	$\ln Y = -3.649 + 0.104 X$	0.999	920177
Хл a , мкг/л	$\ln Y = -4.156 + 0.109 X$	0.999	108906
Хл a , %	$\ln Y = 4.882 - 28.59/X$	0.997	1482
Хл b , мкг/л	$Y = 0.544 - 272.17/X^2$	0.274	1.9
Хл b , %	$Y = -12.198 + 1025.78/X$	0.994	814
Хл c , мкг/л	$\ln Y = 5.661 - 296.70/X$	0.984	314
Хл c , %	$\ln Y = 3.982 - 0.023 X$	0.968	155
Феопигменты, мкг/л	$\ln Y = 5.182 - 245.46/X$	0.997	1697
Феопигменты, %	$Y = 40.131 - 0.005 X^2$	0.978	231
Каротиноиды, мкг/л*	$\ln Y = -4.619 + 0.113 X$	0.999	19816
E_{480}/E_{664}	$Y = 1.292 - 5.59 \cdot 10^{-5} X^2$	0.799	20
К/Хл	$Y = 0.322 + 37.836/X$	0.982	277

* Specific pigment unit.

личество (процент от суммы с “чистым” Хл *а*). По-видимому, в водной толще исследованных водохранилищ образование фео-пигментов происходит сходным путем, а основным источником деградированного хлорофилла служит сестон и клетки водорослей в его составе. Снижение относительного количества фео-пигментов в эвтрофных водах может быть следствием более низкой интенсивности выедания фитофагами водорослей, развивающихся в этих условиях, в частности – колониальных или нитчатых форм синезеленых, в том числе и имеющих толстую слизистую оболочку (Крючкова, 1989).

С уровнем трофии тесно связан и относительный вклад хлорофиллов в общий фонд зеленых пигментов. По мере перехода от мезотрофных вод к эвтрофным (с ростом ИТС) происходит увеличение процентного содержания Хл *а* и одновременное уменьшение доли Хл *б* и Хл *с*. Это соответствует тенденции преобладания в эвтрофных условиях синезеленых водорослей (в том числе и возбудителей “цветения” воды), в клетках которых не содержатся дополнительные хлорофиллы, и, соответственно, снижению доли таксономических групп, в составе зеленых пигментов у которых они присутствуют.

По соотношению желтых и зеленых пигментов К/Хл в большинстве случаев эвтрофные воды можно условно назвать “хлорофилльными”, мезотрофные – “каротиноидными”. Эти термины использованы в работе И.К. Боковой (1988). Преобладание хлорофиллов в общем пигментном фонде рассматривают и как

признак улучшения физиологического состояния водорослей, связывая его с более высокой обеспеченностью биогенным питанием, в частности – азотом, что вполне отражает особенности эвтрофных вод. Такое подразделение имеет определенный экологический смысл (Одум, 1975) и соответствует направленности биотического баланса в экосистеме – положительной в первом случае (первичная продукция в водной толще превышает деструкцию, $\Sigma A > \Sigma R$) и отрицательной во втором ($\Sigma A < \Sigma R$). Преобладание зеленых пигментов рассматривают и как признак улучшения физиологического состояния водорослей, связывая его, в частности, с более высокой обеспеченностью биогенным питанием (Watson, Osborn, 1979), что также отражает особенности эвтрофных вод. Однако подразумевается наличие доступных форм азота и фосфора, поскольку для всех водохранилищ р. Волги характерно довольно высокое их общее содержание при соотношении TN/TP, свидетельствующем в большинстве случаев об отсутствии биогенного лимитирования фитопланктона (Минеева, 1995). Исключением является лишь самое северное Шекснинское водохранилище с более низким содержанием азота (Былинкина и др., 1982).

Обсуждаемые зависимости получены для больших рядов, включающих сезонные данные для разнотипных водоемов, расположенных в различных географических зонах. Однако и в каждом отдельном водохранилище повторяется общая картина, которую иллюстрируют графики на рис. 34. Изменения пигментных характеристик связаны с трофией вод, обуславливая от 85 до 96% объясненной вариации ИТС, о чем свидетельствуют приведенные ниже коэффициенты детерминации R^2 :

Шекснинское	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское
0.918	0.962	0.948	0.855	0.945	0.949	0.938	0.956	0.892

Содержание Хл *a*, Хл *c*, а также феопигментов и каротиноидов плавно увеличивается с ростом ИТС во всех водохранилищах. Исключение составляет Хл *b*, концентрации которого возрастают монотонно лишь в самых северных мезотрофных Шекснинском и Угличском водохранилищах. В Горьковском и Волгоградском оно снижается, а в остальных характеризуется куполообразными изменениями. Содержание этого пигмента связано с присутствием в составе планктона зеленых водорослей, которые в определенные периоды достигают высокой численности, но не

образуют большой биомассы (Пырина и др., 1981; Корнева, 1993; Охапкин 1994; Корнева, Соловьева, 1996; Охапкин и др., 1997). Относительное количество хлорофиллов в общем фонде плавно изменяется в Шекснинском, Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. В Ивановском, Угличском и Чебоксарском эта монотонность нарушается скачкообразными изменениями Хл *b*. Относительное содержание феопигментов снижается во всем диапазоне ИТС в водохранилищах Верхней и Нижней Волги; в Шекснинском водохранилище оно возрастает, а в Чебоксарском и Куйбышевском сначала возрастает, а затем уменьшается. Пигментные индексы изменяются также как и относительное количество феопигментов, монотонность их снижения нарушается в Чебоксарском водохранилище. Для большинства водохранилищ величины К/Хл в эвтрофных водах ниже единицы.

Средние пигментные характеристики для условно выделенных “мезотрофных” и “эвтрофных” вод (при ИТС, соответственно, ниже и выше 60) в водохранилищах разного типа, расположенных в нескольких природно-климатических зонах, в большинстве случаев характеризуются близкими значениями (табл. 52). Интересно отметить, что они не изменяются с севера на юг, несмотря на такие казалось бы существенные зональные различия как поступление солнечной энергии в зависимости от географической широты (Пивоварова, Стадник, 1988). Ведь именно световой режим считается одним из определяющих факторов фотосинтезирующей деятельности водорослей (Пырина, 1995). В то же время в четырех водохранилищах мезотрофного типа все концентрационные показатели (хлорофиллы, феопигменты, каротиноиды) ниже, чем в водохранилищах эвтрофного типа, а в умеренно эвтрофных Рыбинском и Куйбышевском их величины занимают промежуточное положение.

В общем фонде зеленых пигментов во всех случаях преобладает Хл *a*, вклад которого несколько ниже в “мезотрофных” водах водохранилищ Средней Волги. Минимальное процентное содержание Хл *a* в Чебоксарском водохранилище, которое выделяется в каскаде наибольшей интенсивностью водообмена (Авакян, Широков, 1990), хорошо иллюстрирует ограничивающее влияние повышенной проточности на развитие синезеленых водорослей. По данным 1989 и 1991 гг. в разгар лета их биомасса составляла около 50% от общей (Корнева, Solovyova, 1998), однако в 1990 г., а также в другие сезоны была невысокой (Охапкин, 1994). Наименее четко тенденция выражена для Хл *b*, повышен-

Таблица 52. Пигментные характеристики в водах разной трофии в водохранилищах Волги

Водохранилище	Тро- фия	Хл <i>a</i>		Хл <i>b</i>		Хл <i>c</i>		Феопигменты		Каротиноиды	
		мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%	μSP/л	E ₄₈₀ /E ₆₆₄
Шекснинское	М	4.8±0.2	76.5±0.8	0.5±0.03	7.9±0.5	1.0±0.05	15.6±0.5	1.4±0.1	23.3±1.0	4.1±0.1	1.07±0.02
Иваньковское	Э	13.4±0.5	82.7±1.1	0.8±0.1	4.5±0.6	2.7±0.1	12.8±0.6	3.6±0.3	24.2±1.7	10.4±0.4	0.91±0.02
	М	6.2±0.35	76.8±2.1	0.9±0.3	9.2±1.7	1.1±0.1	14.0±1.3	3.8±0.55	43.6±2.7	5.4±0.29	1.06±0.03
Угличское	Э	33.2±3.2	83.6±1.4	1.4±0.3	4.5±0.7	4.2±0.3	11.9±0.7	5.2±0.4	18.6±1.3	24.4±2.3	0.86±0.02
	М	4.7±0.4	76.0±1.6	0.5±0.1	8.2±0.8	1.9±0.1	15.8±1.2	2.3±0.2	43.6±2.4	4.6±0.3	1.17±0.03
Рыбинское	Э	16.2±1.6	81.3±1.6	1.6±0.4	6.6±1.0	2.5±0.4	12.2±1.1	4.1±0.7	24.1±2.6	12.4±1.0	0.83±0.02
	М	5.5±0.1	77.7±0.3	0.5±0.02	6.8±0.2	1.1±0.03	15.5±0.2	1.8±0.04	26.7±0.5	5.1±0.07	1.14±0.01
Горьковское	Э	21.2±0.5	84.3±0.3	0.8±0.04	3.4±0.2	2.8±0.1	12.2±0.2	3.9±0.1	18.9±0.4	17.1±0.4	0.96±0.01
	М	6.4±0.3	66.9±1.8	0.9±0.1	9.9±1.0	2.5±0.4	23.2±1.1	2.4±0.2	34.2±2.2	7.3±0.2	1.28±0.03
Чебоксарское	Э	23.4±1.3	88.5±0.5	0.2±0.05	1.2±0.2	2.4±0.2	10.3±0.4	4.6±0.3	20.8±0.9	19.9±1.1	0.97±0.01
	М	5.8±0.4	60.6±2.2	1.2±0.2	12.1±1.4	2.7±0.2	27.3±1.4	2.6±0.3	37.4±3.5	7.1±0.4	1.28±0.04
Куйбышевское	Э	20.0±1.9	76.3±1.5	1.6±0.2	6.6±0.8	4.3±0.4	17.1±0.8	5.8±0.4	29.4±1.9	17.0±1.3	1.08±0.08
	М	5.8±0.2	65.9±1.7	1.0±0.1	9.8±0.8	2.2±0.1	24.3±0.9	2.7±0.1	31.7±1.7	4.6±0.2	1.23±0.03
Саратовское	Э	18.4±1.0	84.4±1.3	0.6±0.2	2.7±0.7	2.7±0.2	12.8±0.7	3.4±0.2	18.8±1.3	14.2±0.8	0.90±0.02
	М	4.8±0.4	76.5±1.8	0.3±0.07	4.8±0.7	1.9±0.1	18.7±1.3	1.4±0.1	30.8±2.6	4.3±0.3	1.09±0.03
Волгоградское	Э	14.5±2.2	83.5±1.2	0.3±0.08	2.1±0.5	2.4±0.2	14.3±0.8	2.5±0.2	19.6±1.8	11.8±2.1	0.89±0.02
	М	5.9±0.2	76.4±1.4	0.4±0.05	6.3±0.7	1.1±0.07	17.3±0.8	1.7±0.1	29.6±1.7	5.6±0.2	1.22±0.04
	Э	18.9±2.3	86.3±1.0	0.3±0.07	1.7±0.4	2.6±0.3	12.1±0.8	4.0±0.4	21.5±1.4	15.4±2.1	0.94±0.02

Примечание. Здесь и в табл. 53: средние с ошибкой для мезотрофных (М) и эвтрофных (Э) вод; Хл *a*, Хл *b*, Хл *c* – концентрации (мкг/л) и % в общем фонде; феопигменты – концентрации (мкг/л) и % от суммы с Хл *a*; каротиноиды – концентрации (μSP/л) и пигментное отношение E₄₈₀/E₆₆₄.

ные концентрации которого отмечаются в водохранилищах Верхней и Средней Волги – водоемах с развитой боковой приточностью, обеспечивающей поступление аллохтонного материала, включающего и водоросли (здесь отмечается наибольшее для каскада видовое разнообразие фитопланктона: Корнева, Solovyova, 1998), а минимальные – в Саратовском и Волгоградском, принимающих лишь небольшой объем притоков. В водохранилищах мезотрофного типа в периоды интенсивного развития фитопланктона (“эвтрофная стадия”) содержание Хл *b*, относительный вклад хлорофиллов в общий фонд, доля феопигментов и пигментные индексы представлены тем же диапазоном величин, что и в эвтрофных.

Все обсуждаемые выше изменения пигментных показателей сохраняются в ходе сезонной, а также многолетней сукцессии сообществ. Это можно проследить на примере Рыбинского водохранилища (табл. 53), где в течение трех десятилетий велись подробные наблюдения.

Большинство показателей тесно (фактически функционально) связано с ИТС, (R^2 около 0.99), и только для Хл *b* $R^2 = 0.44$. По мере увеличения обилия фитопланктона при переходе от мезотрофных вод к эвтрофным возрастают концентрации всех пигментов и относительное содержание Хл *a* в общем фонде хлорофиллов. Одновременно уменьшаются доли Хл *b* и Хл *c*, относительное количество феопигментов, а также величины отношения К/Хл и E₄₈₀/E₆₆₄.

При использовании в расчетах не осредненных данных, а всего исходного ряда ($n = 2565$) характер зависимости не менялся, коэффициенты детерминации R^2 остаются значимыми, свидетельствуя о высокой степени скоррелированности переменных (табл. 54).

В Рыбинском водохранилище, которое характеризуется сложной морфометрией, сложной гидрологической структурой и существенной горизонтальной неоднородностью распределения планктона, как правило, присутствуют воды разной трофии (табл. 53). При этом низкопродуктивные олиготрофные отмечаются лишь ранней весной. Преобладающими в 70-е и 90-е годы XX в. (а в ходе сезонной сукцессии весной и осенью) были мезотрофные воды; в 80-е годы (а в сезонном аспекте в летний период) – эвтрофные. В составе альгоценозов водохранилища, как и большинства пресных водоемов умеренной зоны, преобладают диатомовые водоросли. С этим связано постоянное присутствие в пигментном фонде значительного количества Хл *c*.

Таблица 53. Пигментные характеристики в водах разной трофии Рыбинского водохранилища

Период наблюдений	n	Трофия		Хл a		Хл b		Хл c		Феопигменты		Каротиноиды	
		мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%	μSP/л	E ₄₈₀ /E ₆₆₄
Многолетние изменения													
1976–1979 гг.	405	O (9.4)	0.4±0.03	48±2	0.2±0.02	25±1	0.3±0.1	27±2	0.4±0.1	37±3	0.8±0.2	1.28±0.02	
		M (56.3)	5.3±0.1	74±1	0.8±0.05	11±1	1.1±0.04	15±0.4	1.9±0.1	29±1	5.4±0.2	1.09±0.09	
		Э (34.3)	17.1±0.6	80±1	2.3±0.2	10±1	2.4±0.2	10±0.5	4.1±0.3	22±1	15.6±0.6	1.08±0.02	
1980–1987 гг.	1985	O (2.2)	0.8±0.05	57±3	0.2±0.1	21±2	0.5±0.02	22±2	0.3±0.1	39±2	0.8±0.1	1.16±0.04	
		M (46.0)	5.5±0.1	78±0.4	0.4±0.02	6±0.2	1.2±0.04	16±0.3	1.7±0.1	26±0.5	5.0±0.1	1.08±0.01	
		Э (51.8)	20.2±0.5	84±0.3	0.6±0.05	3±0.2	2.9±0.1	13±0.2	3.7±0.1	18±0.4	17.2±0.4	0.93±0.01	
1991–1997 гг.	175	O (1.7)	0.8±0.1	81±8	0.1±0.02	12±2	0.1±0.1	7±6	0.9±0.2	83±11	0.6±0.1	1.38±0.15	
		M (61.1)	6.0±0.2	80±1	0.5±0.04	7±0.5	1.0±0.1	13±0.5	2.3±0.1	32±2	5.7±0.2	1.29±0.10	
		Э (37.2)	26.9±1.4	87±0.4	0.6±0.1	3±0.5	2.6±0.1	10±1	4.7±0.2	19±1	22.7±1.2	1.01±0.04	
Сезонные изменения (1980–1982 гг.)													
Май	291	O (12.4)	0.7±0.04	56±2	0.3±0.04	21±2	0.3±0.04	23±2	0.4±0.1	32±2	0.8±0.1	1.36±0.05	
		M (63.6)	4.4±0.2	75±1	0.6±0.04	9±0.5	0.9±0.1	16±0.5	1.2±0.1	26±1	3.4±0.1	1.09±0.01	
		Э (24.0)	16.9±0.8	80±1	1.3±0.2	6±1	3.2±0.4	14±1	3.0±0.3	16±1	11.9±0.6	0.87±0.02	
Июнь	306	M (47.4)	4.7±0.2	82±1	0.3±0.04	6±0.5	0.8±0.1	12±1	1.6±0.1	30±2	4.0±0.2	1.01±0.02	
		Э (52.6)	13.5±1.4	80±2	1.0±0.4	5±2	2.4±0.3	15±1	4.1±0.2	29±3	8.7±0.8	0.79±0.05	
		M (40.9)	6.2±0.1	81±0.4	0.4±0.03	5±0.2	1.1±0.1	14±0.3	1.9±0.1	26±1	5.5±0.1	1.05±0.01	
Июль–август	710	Э (59.1)	21.8±0.7	85±0.3	0.8±0.1	3±0.2	2.6±0.1	12±0.2	3.8±0.1	18±0.5	16.9±0.6	0.93±0.01	
		M (55.3)	5.5±0.1	75±1	0.5±0.04	7±0.3	1.4±0.1	18±0.4	1.7±0.1	26±1	5.6±0.2	1.24±0.01	
		Э (44.1)	16.3±0.4	80±1	0.9±0.1	4±0.4	3.4±0.1	16±0.5	3.9±0.2	18±11	14.4±0.4	1.02±0.01	

Примечание. О – олиготрофные воды; в скобках % от числа наблюдений n.

Примечание. О – олиготрофные воды; в скобках % от числа наблюдений n.

Таблица 54. Характеристика связи пигментных характеристик с ИТС в Рыбинском водохранилище (коэффициенты детерминации R²)

Показатели	R ²	Показатели	R ²
Хл а + b + с, мкг/л	0.98	Феопигменты, мкг/л	0.64*
Хл b, мкг/л	0.29*	Феопигменты, %	0.41*
Хл с, мкг/л	0.67*	Каротиноиды	0.92
Хл а, %	0.65*	К/Хл	0.53*
Хл b, %	0.71*	E ₄₈₀ /E ₆₆₄	0.34*
Хл с, %	0.41*		

* При расчетах исходные данные сглажены.

Судя по процентному содержанию Хл b, наибольшее относительное участие зеленых водорослей в составе сообществ отмечается в олиготрофных водах. В ходе сезонной сукцессии оно заметно возрастает весной, а в целом несколько снижается в 80-е и 90-е годы. С увеличением трофии в сообществе начинает возрастать роль синезеленых, в клетках которых дополнительные хлорофиллы отсутствуют. В результате отмечается возросшее (особенно в летний период) относительное количество Хл а. Многолетние наблюдения выявляют заметный рост этого показателя в эвтрофных водах в 80-е годы и более высокий его общий уровень в 90-е. В эвтрофных водах отмечается снижение отношений К/Хл и E₄₈₀/E₆₆₄, а также доли деградированного хлорофилла. Первое соответствует улучшению состояния клеток водорослей в условиях более высокой обеспеченности биогенным питанием. Второе свидетельствует о меньшей интенсивности выедания водорослей, развивающихся в данных условиях. При этом в июне, когда в водохранилище обычен максимум развития растительного зоопланктона (Ривьер и др., 1982), относительное содержание феопигментов остается повышенным и в эвтрофных водах.

Аналогичные изменения пигментных характеристик планктона выявлены для градиента рН, отражающего переход от кислотных условий (рН 3.5–4.0) к нейтральным в озерах Дарвинского заповедника, которые характеризуются широким спектром кислотности (Минеева, 1993б). Это дает основание рассматривать ацидификацию и эвтрофирование как противоположно направленные процессы, проводя аналогию между закислением и снижением трофии или “олиготрофизацией”. Наиболее резкое увеличение (или снижение) величин пигментных характеристик отмечается при граничных между “мезотрофными” и “эвтрофными”

Таблица 55. Средние величины пигментных характеристик фитопланктона в водах разной трофии

Параметры	Мезотрофные воды		Эвтрофные воды		t-критерий
	$X \pm m_x$	$C_V, \%$	$X \pm m_x$	$C_V, \%$	
Хл $a + b + c$, мкг/л	7.4±0.1	42.9	24.3±0.7	71.7	22.7
Хл a , мкг/л	5.4±0.1	43.1	21.0±0.7	77.2	22.7
Хл a , %	73.9±0.7	20.4	85.4±0.4	10.8	15.0
Хл b , мкг/л	0.6±0.0	124.0	0.7±0.1	181.7	1.65
Хл b , %	7.9±0.3	90.7	3.3±0.2	137.4	12.6
Хл c , мкг/л	1.4±0.1	81.8	2.6±0.1	80.0	11.7
Хл c , %	18.1±0.4	53.4	11.3±0.3	52.8	13.7
Феопигменты, мкг/л	2.0±0.1	69.7	4.3±0.1	68.2	16.6
Феопигменты, %	33.5±0.8	52.9	22.2±0.5	54.6	12.1
Каротиноиды, $\mu\text{SPU}/\text{л}$	5.5±0.1	41.2	17.1±0.6	78.8	20.3
E_{480}/E_{664}	1.20±0.01	21.5	1.08±0.02	17.7	6.37
K/Xл	1.06±0.01	31.9	0.83±0.01	20.1	12.9

ми” значениях ИТС в случае градиента трофии, а в случае градиента кислотности – между граничными значениями pH, отражающими переход от кислотных вод к нейтральным.

В табл. 55. приведены осредненные пигментные показатели для вод мезотрофного и эвтрофного типа, которые могут быть полезными при построении и детализации трофической классификации водохранилищ.

В заключение можно констатировать, что изменение всех растительных пигментов планктона происходит взаимосвязанно и сохраняет свою направленность в ходе сезонной и многолетней сукцессии сообщества. Пигментный состав водорослей чутко реагирует на условия внешней среды и соответствует особенностям той или иной градации экологического состояния водоема. Его изменения наиболее резко выражены при смене ситуации: для градиента трофии это переход от мезотрофных вод к эвтрофным, для градиента pH – переход от кислотных вод к нейтральным. Рассмотрение всех пигментных характеристик представляет интерес для более глубокого понимания особенностей развития и функционирования альгоценозов.

Заключение

Исследование формирования биологической продуктивности водных экосистем и оценка качества природной среды остаются актуальными на протяжении последних десятилетий. В этой связи очевидна необходимость поиска соответствующих показателей, обладающих высокой степенью информативности с одной стороны и определяемых оперативно с другой. В полной мере всем этим требования отвечают растительные пигменты, которые образуются в клетках автотрофных организмов, вовлекаются в биотический круговорот и в нативном или трансформированном виде повсеместно присутствуют в водоеме. За полувековой период исследований волжских водохранилищ накоплены огромные материалы по содержанию пигментов в воде и донных отложениях (Минеева, 2003; Сигарева, Пырина, 2003). Эти материалы неоднократно рассматривались и еще будут рассматриваться при решении различных вопросов фундаментальной и прикладной гидробиологии и биогеографии. В книге затронуты лишь некоторые аспекты этой поистине обширной проблематики, однако и они не оставляют сомнений в универсальности пигментных характеристик для гидроэкологических исследований.

В каскаде волжских водохранилищ протяженностью более 2500 км отмечается широкий диапазон концентраций основного фотосинтетического пигмента хлорофилла a , динамика которого отражает особенности временного развития и пространственного распределения фитопланктона. Содержание дополнительных пигментов и продуктов превращения хлорофилла в водоемах характеризуется значительным сходством и изменяется в тесной взаимосвязи с основным пигментом. С ростом абсолютного и относительного (% в фонде зеленых пигментов) количества Хл a сопряжено увеличение концентраций дополнительных хлорофиллов b и c , растительных каротиноидов и феопигментов, а также снижение относительного содержания Хл b и Хл c , процента феопигментов и величин пигментного индекса E_{480}/E_{664} . Характер этих изменений сохраняется в ходе сезонной и основной (мно-

голетней) сукцессии, отражая таксономические особенности сообщества и трофическое состояние водоема.

Новые возможности в исследовании альгоценозов открывают использование флуоресцентного метода определения хлорофилла, которое позволило оценить вклад разных размерных групп в формирование продуктивности сообщества. Сезонная динамика разных размерных групп повторяет динамику фитопланктона. Доля мелкой фракции возрастает на спадах развития сообщества и снижается в максимумах. В сезонном плане мелкоклеточные формы тяготеют к низкой температуре и повышенной прозрачности воды, предпочитая воды более низкого трофического статуса.

В водохранилищах Волги, где плотностная стратификация водной толщи в течение безледного периода является редкой и непродолжительной, вертикальное распределение водорослей носит преимущественно равномерный характер, который может нарушаться при штилевой погоде летом в периоды массового развития синезеленых. Горизонтальному же распределению фитопланктона присуща выраженная неоднородность, связанная с особенностями гидрологического режима водохранилищ, их морфометрией, поступлением вод притоков, наличием разнородных водных масс. Микромасштабное распределение наиболее гомогенно, мезомасштабное характеризуется средней степенью изменчивости, неоднородность макромасштабного распределения для альгоценозов волжских водохранилищ выражена в наибольшей степени.

Различные масштабы временной изменчивости хлорофилла, которые как и в случае пространственной изменчивости, перекрываются и взаимодействуют между собой, в разной степени зависят от действия биотических и абиотических факторов. Межгодовые колебания хлорофилла в основном связаны с фазами водности. Исследования пространственного распределения фитопланктона необходимы для идентификации зон с различной биологической продуктивностью, а также осуществления акваториального районирования водохранилищ. Особенности многолетней и сезонной динамики альгоценозов отражают состояние и направленность развития экосистемы.

Приоритетность хлорофилльного показателя бесспорна при оценке трофического статуса водохранилищ, где непосредственная связь хлорофилла с биогенами, как правило, отсутствует. Это соответствует представлениям о речных системах, которые даже преобразованные гидростроительством, характеризу-

ются высоким содержанием биогенных веществ. Однако запас биогенов не реализуется полностью в силу таких причин как гидродинамическая активность (или высокая проточность), а в ряде случаев – токсическое влияние. При сходном содержании биогенов во всех водохранилищах каскада обилие фитопланктона, оцененное не только по хлорофиллу, но и по биомассе (Корнева, Соловьева, 1996), позволяет отнести их к различным трофическим типам.

Conclusion

Study of the forming of biological production in water ecosystems and assessment of the environment state remain to be burning problem during last decades, and the necessity for the proper informative indices that can be operatively defined is quite obvious. Photosynthetic pigments that are generated in autotrophic organisms, involved in the biotic turnover and can be found in native or transformed form everywhere in a waterbody satisfy all these demands.

Within the span of half a century of the Volga River reservoirs study the greatest amount of data on pigment content in the water and bottom sediments has been obtained (Mineeva, 2003; Sigareva, Pyrina, 2003). Those data has been already analysed and will be analysed in future when solving various problems of fundamental and applied hydrobiology and biogeography. Only some aspects of such extensive problems are under consideration in a present book, however, they show universality of pigment characteristics for hydroecological investigations.

In the cascade of the Volga river reservoirs, that is over 2500 km long, a wide range of Chl *a* concentrations had been found. Chl *a* dynamics characterize temporal development and spatial distribution of phytoplankton. The contents of complementary pigments (i.e. Chl *b* and Chl *c*) and chlorophyll derivatives in all reservoirs are characterized by appreciable resemblance and change in tight correlation with Chl *a*. Concentrations of Chl *b* and Chl *c*, plant carotenoids and pheopigments become higher with increase in Chl *a*, while a relative contents of Chl *b*, Chl *c* and pheopigments as well as pigment ratio E_{480}/E_{664} becomes lower. The mode of those changes is conserved in a course of seasonal and basic (long-period) succession depicting taxonomic features of algae community and a trophic state of reservoirs.

The new possibilities in phytoplankton study arise from application of fluorescent method that allows determining chlorophyll in different-size groups of phytoplankton and estimating their contribution to community production. Seasonal dynamics of different-size groups follows the dynamics of total phytoplankton biomass. The share of a small fraction increases in collapses of community development and decreases in

its maximums. In their seasonal development, the small-celled forms have a propensity for lower temperature and higher transparency of water preferring the waters of lower trophic status.

In the Volga river reservoirs where vertical density stratification during ice-free period is infrequent and short, algae distribution in the water column is almost uniform, but it can be broken at calm weather in summer during periods of the blue-greens vegetation. At the same time, an obvious heterogeneity is inherent in horizontal distribution of phytoplankton resulting from peculiarities of reservoir morphometry, their hydrological regime, input of the tributaries, presence of different water masses. The small-scale phytoplankton distribution in the Volga river reservoirs is the most homogeneous, while mid-scale distribution is characterized by a moderate degree of variability and the large-scale heterogeneity is of the greatest degree of variability.

Different scale of chlorophyll temporal and spatial variability overlapped and interacting with each other depend much on the effect of biotic and abiotic factors. The interannual chlorophyll variations are connected mainly with phases of the water content. Study of phytoplankton spatial distribution is necessary for identification of areas differed in their biological efficiency and also for realization of the ecological regioning of reservoirs. The features of long-period and seasonal dynamics of algocenoses depict ecosystem state and trends in its development.

The priority of chlorophyll is indisputable for the assessment of trophic status of the reservoirs where a direct relation between chlorophyll and biogenic elements is revealed seldom. It corresponds to conception of the river systems that are characterized by a high nutrient content even after their transformation by hydroconstruction. However, biogenic pool is not consumed completely because of such reasons as a high hydrodynamic activity or high-flow velocity and sometimes a toxic impact. Under a similar contents of biogenic elements in all reservoirs, phytoplankton abundance expressed not only as chlorophyll, but also as biomass (Korneva, Solovyova, 1996) allows to refer the Volga river reservoirs to different trophic types.

Литература

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Авакян А.Б., Широков В.М. Комплексное использование и охрана природных ресурсов. Минск: Университетское, 1990. 240 с.
- Авинская Е.В. Концентрация хлорофилла и его содержание в единице биомассы фитопланктона удобряемых озер // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 231. С. 11–23.
- Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1956. 128 с.
- Андрукович П.Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. М.: Изд-во МГУ, 1973. 123 с.
- Балестер А. Физиологический круговорот различных пигментов фитопланктона и экологическое значение состава пигментов // Второй Междунар. океаногр. конгр.: Тез. докл. М.: Наука, 1966. С.14.
- Баранов И.В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 279–322.
- Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 336 с.
- Бекасова О.Д. Биохимия фикобилисом // Биофизика. 1993. Т. 38, № 6. С. 1003–1025.
- Берсенева Г.П., Крупаткина Д.К. Особенности распределения пигментов фитопланктона в восточной части Черного моря в ранний летний период // Экология моря. Киев, 1990. Вып. 35. С. 1–7.
- Бокова И.К. Пигментные характеристики фитопланктона водоемов бассейна оз. Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988. 24 с.
- Бондаренко Н.А., Гусельникова Н.Е. Значение водорослей пико- и наннопланктона в продукционных процессах в озере Байкал // Биол. науки. 1989. № 12. С. 34–36.
- Брагинский Л.П., Береза В.Д., Величко И.М. и др. Пятна “цветения”, нагонные массы, выбросы синезеленых водорослей и происходящие в них процессы // “Цветение” воды. Киев: Наук. думка, 1968. С. 92–149.
- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.
- Бульон В.В. Содержание феопигментов в планктоне // Гидробиол. журн. 1978. Т 14, № 3. С. 62–70.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Л., 1985. 32 с.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 319 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1982. 224 с.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А., Кудрявцева Н.А. и др. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 45–76.
- Ведерников В.И. Влияние факторов среды на величину ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона // Экология и биогеография планктона. М.: Наука, 1976. С. 106–129.
- Ведерников В.И. Сезонные изменения ассимиляционного числа у морского фитопланктона // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 18–31.
- Ведерников В.И. Вертикальные изменения потенциальной фотосинтетической активности морского фитопланктона // Экология морского фитопланктона. М.: Наука, 1981. С. 117–125.
- Ведерников В.И. Ассимиляционное число и пределы его колебаний в культурах и природных популяциях морских планктонных водорослей // Океанический фитопланктон и первичная продукция. М.: Наука, 1982. С. 92–112.
- Ведерников В.И., Коновалов Б.В., Кобленц-Мишке О.И. Результаты применения спектрофотометрического метода определения феофитина *a* в пробах морской воды // Формирование биологической продуктивности и донных осадков в связи с особенностями циркуляции вод в юго-восточной части Атлантического океана. М.: Наука, 1973. С. 138–146.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Винберг Г.Г. Сравнительные биологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Л.: Гидрометеиздат, 1986. С. 4–18.
- Винберг Г.Г., Бабицкий А.В., Гаврилов С.И. и др. Биологическая продуктивность озер разного типа // Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск: БГУ, 1971. С. 5–33.
- Водоросли: Справочник. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Возняк Б., Кобленц-Мишке О.И. Полуэмпирическая математическая модель световой зависимости морского фотосинтеза // Экосистемы Балтики в мае-июне 1984 г. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1987. С. 369–388.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гаевский Н.А. Критерии и методология оценки структурно-функционального состояния альгоценоза на основе флуоресцентного анализа: Автореф. дисс. ... д-ра. биол. наук. Красноярск, 2003. 39 с.

Гаевский Н.А., Гольд В.М., Шатров И.Ю. Флуоресцентный анализ пигментов фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 101–109.

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

Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 270 с.

Гольд В.М., Гаевский Н.А., Григорьев Ю.С. и др. Теоретические основы и методы изучения флуоресценции хлорофилла. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1984. 84 с.

Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю. и др. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 80–85.

Гольд В.М., Минеева Н.М., Гольд З.Г., Попельницкая И.М. Дыхание фитопланктона: проблемы и методы // Методические вопросы изучения продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 66–74.

Гольд В.М., Шатров И.Ю., Попельницкий В.А. и др. Ассимиляционная активность хлорофилла: (Теоретические и методические аспекты) // Биология внутр. вод. 1996. № 1. С. 24–32.

Горин Ю.И. Водные массы в Волго-Камском и Тетюшинском плесах Куйбышевского водохранилища // Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Волга-1. Куйбышев, 1971. С. 47–52.

Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат, 1986. Т. 1, вып. 23. 628 с.

Гусаков Б.Л. Критическая концентрация фосфора в озерном притоке и ее связь с трофическим уровнем водоема // Элементы круговорота фосфора в водоемах. Л.: Наука, 1987. С. 7–17.

Десяткин В.Г., Вайновский П.А. Сезонная и многолетняя динамика продукционно-деструкционных процессов. Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1993. С. 112–117.

Десяткин В.Г., Клайн Б.И., Вайновский П.А. Связь некоторых характеристик водной экосистемы с активностью геомагнитных полей // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23, № 3. С. 326–333.

Десяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: Влияние гидрофизических факторов на динамику фотосинтеза фитопланктона // Биология внутр. вод. 2000а. № 1. С. 45–52.

Десяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: влияние гидрофизических факторов на содержание хлорофилла *a* // Там же. 2000б. № 4. С. 47–52.

Десяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: оценка и прогноз содержания хлорофилла *a* и интенсивности фотосинтеза // Там же. 2001. № 1. С. 36–45.

Дзюбан Н.А. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 8/9. С. 53–56.

Елизарова В.А. Некоторые данные о содержании хлорофилла в фитопланктоне Онежского озера // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1970. № 8. С. 15–19.

Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 2. С. 23–33.

Елизарова В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1974. С. 46–66.

Елизарова В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 24 с.

Елизарова В.А. Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище по наблюдениям 1970 г. // Биология, морфология и систематика организмов. Л.: Наука, 1976. С. 82–90.

Елизарова В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л.: Наука, 1978. С. 103–121.

Елизарова В.А. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологическая характеристика водохранилищ Волжского бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 57–68.

Елизарова В.А. К вопросу о содержании хлорофилла в пресноводном фитопланктоне // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1983. № 58. С. 17–20.

Елизарова В.А. Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 126–131.

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 водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 189–199.

Ермолаев В.И. Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. Новосибирск: Наука, 1989. 96 с.

Ефимова Т.А. Угличское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 102. С. 26–32.

Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с.

Иваньковское водохранилище и его жизнь Л.: Наука, 1978. 304 с.

Иваньковское водохранилище: Современное состояние и проблемы охраны. М.: Наука, 2000. 344 с.

Измestьева Л.Р. Связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла // Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. С. 199–202.

Измestьева Л.Р., Кожова О.М., Лопатина Н.И. Структурно-функциональные особенности летнего фитопланктона Байкала // Вод. ресурсы. 1994. Т. 21, № 1. С. 41–46.

Измestьева Л.Р., Крацук Л.С., Усенко Н.Б. Продукционные характеристики разных размерных групп фитопланктона в ангарских водохранилищах. М., 1988. 15 с. Деп. в ВИНТИ 21.01.88, № 584-B88.

Измestьева Л.Р., Паутова В.Н. Биомасса водорослей и содержание хлорофилла "а" // Первичная продукция в Братском водохранилище. М.: Наука, 1983. С. 138–141.

Ильяш Л.В. Жизненные стратегии у морских планктонных микроводорослей. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1998. 48 с.

Ильяш Л.В. Взаимосвязь фотосинтетической активности и ассимиляции органического вещества у морских миксотрофных планктонных водорослей – проявление разных стратегий метаболизма // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 5. С. 407–417.

Кирикова М.В. Поглощение неорганического фосфора различными размерными группами микропланктона в Севастопольской бухте // Экология моря. Киев, 1988. Вып. 30. С. 50–54.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. 658 с.

Кобленц-Мишке О.И. Некоторые эколого-физиологические характеристики фитопланктона // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука, 1971. С. 80–87.

Ковалевская Р.З. Первичная продукция оз. Дривяты // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М.: Наука, 1970. С. 14–31.

Ковалевская Р.З. Ассимиляционные числа пресноводного планктона // Общие основы изучения пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 218–223.

Ковалевская Р.З., Карабанович В.С. Первичная продукция планктона Волги и ее водохранилищ // Вод. ресурсы. 1975. № 1. С. 86–93.

Кожова О.М., Ербаева Э.А. Методология прогнозирования гидробиологического режима водохранилищ таежной зоны // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. Ч. 2. С. 4–11.

Кожова О.М., Паутова В.Н. Ассимиляционная активность фитопланктона Байкала // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 3. С. 9–18.

Конобеева В.К., Салтанкин В.П. Экологическое состояние водохранилищ Волжского каскада. Екатеринбург: Виктор, 1997. 258 с.

Коплан-Дикс И.С., Алексеев В.Л. Развитие эвтрофирования вод суши как следствие эволюции круговорота фосфора // Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод. Л.: Наука, 1988. С. 10–21.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: Состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современ-

ное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 114–140.

Корнева Л.Г., Копылов А.И. К изучению размерных фракций фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 93. С. 15–20.

Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Состав и продуктивность фитопланктона в водоемах с высокой мутностью // Биология и экология водных организмов. Л. Наука, 1986. С. 36–41.

Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Структура и распределение фитопланктона водохранилищ Волги // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки природных вод. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 1996. С. 50–53.

Крамбейн У., Кауфман М., Мак-Кеммон Р. Модели геологических процессов. М.: Мир, 1973. 150 с.

Кретович В.Л. Основы биохимии растений. М.: Высш. шк., 1971. 464 с.

Критерии оценки экологической обстановки для выявления зон чрезвычайной экологической ситуации или зон экологического бедствия: Проект. М.: М-во экологии и природ. ресурсов Российской Федерации, 1992. 50 с.

Крупаткина Д.К., Стельмах Л.В. Вклад различных размерных групп фитопланктона в первичную продукцию Черного моря // Гидробиологические исследования на Украине в 11-й пятилетке. Тез. докл. V конф. Укр. фил. ВГБО. Киев, 1987. С. 49–50.

Крючкова Н.М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука, 1989. 124 с.

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 439 с.

Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 116 с.

Курейшевич А.В. Пигменты фитопланктона и факторы, влияющие на их содержание в водоеме (на примере днепровских водохранилищ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1983. 23 с.

Курейшевич А.В., Пахомова М.Н. Некоторые факторы, влияющие на относительное содержание хлорофилла *a* в биомассе фитопланктона // Конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана, Ташкент, 4–6 сент., 1989 г.: Тез. докл. Ташкент, 1989. С. 61–62.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1968. 284 с.

Лебедев Ю.М. Биотический баланс водотоков и его изменение в результате зарегулирования стока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1988. 48 с.

Ленинджер А.Л. Биохимия: Молекулярные основы структуры и функций клеток. М.: Мир, 1976. 958 с.

Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. 580 с.

Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2000. 83 с.

Литвинов А.С., Законнова А.В. Водный баланс, водообмен и режим уровня Чебоксарского водохранилища в первые годы заполнения // Вод. ресурсы. 1986. № 3. С. 69–76.

Литвинов А.С., Законнова А.В. Характеристика гидрологических условий в Чебоксарском водохранилище в первые годы заполнения // Там же. 1994. Т. 21, № 3. С. 365–374.

Литвинов А.С., Минеева Н.М. Характеристика гидрологических условий и распределение фитопланктона в водохранилищах Волжского каскада // Там же. 1997. Т. 24, № 4. С. 486–493.

Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла *a* в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1989. № 83. С. 8–12.

Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла *a* в Шонинском плесе Иваньковского водохранилища // Там же. 1996. № 99. С. 3–10.

Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла как показатели трофического статуса Иваньковского водохранилища // Вод. ресурсы. 1999. Т. 26, № 1. С. 81–89.

Ляшенко О.А. Сезонная динамика и многолетние изменения фитопланктона и содержания хлорофилла в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 52–61.

Ляшенко О.А., Минеева Н.М., Метелева Н.Ю., Соловьева В.В. Пигментные характеристики фитопланктона Угличского водохранилища // Там же. 2001. № 3. С. 77–84.

Малер Г., Кордес Ю. Основы биологической химии. М.: Мир, 1970. 568 с.

Маркевич Г.И., Минеева Н.М., Быкова Л.П. и др. Вертикальная структура планктона озера Сиверского и ее суточная динамика // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 127–149.

Метелева Н.Ю. Содержание пигментов фитопланктона в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1990. № 88. С. 8–13.

Метелева Н.Ю. Содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне Иваньковского водохранилища // Там же. 1994. № 97. С. 12–16.

Методические рекомендации по определению содержания хлорофилла *a* фитопланктона в природных водах с использованием флуориметра “Квант-7”. Мурманск: ПИНРО, 1990. 80 с.

Микаэлян А.С., Ведерников В.И. Фракционирование фитопланктона: Проблемы и возможности // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М.: Наука, 1989. С. 53–64.

Минеева Н.М. Содержание пигментов и первичная продукция фитопланктона речной части Шекснинского водохранилища // Экологическое исследование водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 77–89.

Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона Белого озера // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л.: Наука, 1985. С. 142–145.

Минеева Н.М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1986. 24 с.

Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука. 1990а. С. 207–218.

Минеева Н.М. Фотосинтез фитопланктона Рыбинского водохранилища при различном времени экспонирования проб // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1990б. № 87. С. 17–21.

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

Минеева Н.М. Пигментные характеристики фитопланктона малых лесных озер как показатели кислотных условий // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1993б. С. 124–130.

Минеева Н.М. Формирование первичной продукции водохранилищ Волжского каскада в современных условиях. Пигменты фитопланктона // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 6. С. 746–756.

Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона // Фитопланктон Волги: Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. С. 149–189.

Минеева Н.М. Пигментные характеристики планктона водохранилищ и их изменчивость в водах разной трофии // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 24–34.

Минеева Н.М. Состав и содержание фотосинтетических пигментов // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2002. С. 106–119.

Минеева Н.М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2003. 42 с.

Минеева Н.М., Пырина И.Л. Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 91–105.

Минеева Н.М., Разгулин С.М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 6. С. 218–223.

Минеева Н.М., Соловьева В.В. Пигменты фитопланктона как показатель трофического состояния водохранилищ Волги // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям. Тез. докл. Борок, 1995. С. 108–109.

Мирославова С.А., Козлова Л.М. Влияние форм минерального азота на рост, углеродный и азотный обмен растений // Азотное питание и продуктивность растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. С. 48–66.

Михеева Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М.: Наука, 1970. С. 50–70.

Михеева Т.М. О показателях удельной активности фитопланктона и некоторых причинах, их определяющих // Там же. 1977. Т. 13, № 3. С. 11–16.

Михеева Т.М. Значимость нанопланктона в первичной продукции планктона пресных и морских вод // Там же. 1988а. Т. 24, № 3. С. 8–13.

Михеева Т.М. Проблемы изучения фитопланктона: Нанопланктон: (Дефиниция, фракционирование и значимость в первичной продукции): Обзор // Там же. 1988б. Т. 24, № 4. С. 3–21.

Михеева Т.М. Развитие нанопланктона в озерах разного биологического типа. (Обзор) // Итоги гидробиологических исследований водных экосистем Белоруссии. Минск: Университетское, 1988в. С. 51–62.

Михеева Т.М. Методы количественного учета нанопланктона (Обзор) // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 4. С. 3–21.

Михеева Т.М. Видовой состав пико- и нанопланктона в пресноводных и морских экосистемах: (Обзор) // Там же. 1996. Т. 32, № 3. С. 3–15.

Михеева Т.М., Бусько С.А. К изучению фитопланктона Волги и его продукционных особенностей // Вод. ресурсы. 1975. № 1. С. 101–109.

Михеева Т.М., Лукьянова Е.В. Автотрофный пикопланктон в структуре фитопланктонного сообщества водоемов и водотоков Беларуси // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 1996. С. 71–73.

Номоконова В.И. Закономерности первичной продукции фитопланктона Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1991. 24 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.

Озеро Убинское: (Биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования). СПб.: ГосНИОРХ, 1994. 144 с.

Оханкин А.Г. Фитопланктон Волги: Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 275 с.

Оханкин А.Г., Микульчик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Фитопланктон Волги: Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. 224 с.

Пархоменко А.В., Георгиева Л.В. Потребление фосфатов различными размерными фракциями микропланктонного сообщества в Средиземном море // Экология моря. Киев, 1988. Вып. 30. С. 46–50.

Паутова В.Н., Номоконова В.И. Содержание хлорофилла "а" // Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. С. 184–202.

Паутова В.Н., Номоконова В.И. Динамика фитопланктона Нижней Волги – от реки к каскаду водохранилищ. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. 279 с.

Паутова В.Н., Номоконова В.И., Горбунов М.Ю. Сезонная сукцессия фитопланктона в Куйбышевском водохранилище // Биология внутр. вод. 2001. № 3. С. 29–35.

Первичная продукция в Братском водохранилище. М.: Наука, 1983, 245 с.

Петрова Н.А. Экспериментальное определение потребности водорослей в биогенных элементах // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982. С. 138–144.

Петрова Н.А. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1986. 33 с.

Петрова Н.А., Стравинская Е.А., Трифонова И.С. Эвтрофирование озер // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Тез. докл. Черноголовка, 1983. С. 163–164.

Пивоварова З.И., Стадник В.В. Климатические характеристики солнечной радиации как источника энергии на территории СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 292 с.

Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.

Поддубный С.А. О структуре горизонтальной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1988. № 77. С. 59–62.

Поддубный С.А. Гидрологические условия формирования и повышения биологической продуктивности экосистем волжских водохранилищ: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 2000. 41 с.

Поддубный С.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Влияние горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. 1990. № 2. С. 148–153.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 280 с.

Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966. С. 249–270.

Пырина И.Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла // Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967. С. 94–103.

Пырина И.Л. Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность растительного планктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 1991. С. 253–259.

Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. СПб., 1995. 47 с.

Пырина И.Л. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000а. № 1. С. 37–44.

Пырина И.Л. О роли фитопланктона и высшей водной растительности в эвтрофировании Ивановского и Рыбинского водохранилищ // Гидробиотика, 2000: Тез. докл. Борок. 2000б. С. 69–70.

Пырина И.Л., Гецен М.В., Елизарова В.А. Некоторые показатели продукционной способности фитопланктона тундровых Харбейских озер // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Листвничное на Байкале. 1973. Ч. 1. С. 112–114.

Пырина И.Л., Елизарова В.А. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 56–66.

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.: Наука, 1990. С. 176–188.

Пырина И.Л., Минеева Н.М., Апонасенко А.Д. и др. Пространственное распределение фитопланктона // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 55–81.

Пырина И.Л., Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Летанская Г.И. Фитопланктон и его продукция // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1981. Ч. 2: Гидробиология и донные отложения Белого озера. С. 15–64.

Пырина И.Л., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. Многолетние исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // V съезд ВГБО. Тез. докл. Куйбышев: ИЭВБ АН СССР, 1986. Ч. 1. С. 208–209.

Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище в 1973–1974 гг. // Биология низших организмов. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1978. С. 3–17.

Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 66–90.

Рабинович Е. Фотосинтез. М.: Изд-во иностр. лит., 1951. Т. 1. 648 с.

Рабинович Е. Фотосинтез. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. Т. 2. 652 с.

Риввер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–88.

Романенко А.В., Копылов А.И. Автотрофный пикопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водо-

хранилищах: Состояние биологических сообществ и перспективы рыбопроизводства. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2000. С. 151–155.

Россолимо Л.Л. Основы типизации озер и лимнологического районирования // Накопление вещества в озерах. М.: Наука, 1964. С. 5–46.

Россолимо Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 120 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972, 364 с.

Садчиков А.П., Козлов О.В. Продукция нано- и сетного фитопланктона (с учетом прижизненных выделений растворенного органического вещества) в трех разных по трофности водоемах // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 1. С. 3–9.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990. 597 с.

Седова Т.В. Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с.

Сигарева Л.Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984. 23 с.

Сигарева Л.Е., Минеева Н.М. Фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона в различных экологических условиях // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. Иркутск. 1985. Ч. 2. С. 78–80.

Сигарева Л.Е., Пырина И.Л. Изменчивость пигментных характеристик фитопланктона в каскаде водохранилищ Верхней Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: Тез. докл. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 258.

Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наук. думка, 1972. 204 с.

Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. "Цветение" воды и эвтрофирование. Киев: Наук. думка, 1978. 232 с.

Сиротский С.Е., Медведева Л.А. Определение первичной продукции перифитона реки Кедровая (Приморье) на основе кратких экспозиций проб // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 1996. С. 93–95.

Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: Состояние биологических сообществ и перспективы рыбопроизводства. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2000. 284 с.

Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2002. 368 с.

Соловьева В.В. Состав и содержание пигментов фитопланктона в водохранилищах волжского каскада в летний период (по наблюдениям 1989 г.). М., 1998. 45 с. Деп. в ВИНТИ 28.01.98. № 216-В98.

Стельмах Л.В. Роль крупной и мелкой фракций фитопланктона в первично-продукционном процессе в эвтрофных водах // 3-й Съезд океанологов: Тез. докл. Л., 1987. Ч. 3. С. 102–103.

Стельмах Л.В. Вклад пикопланктона в первичную продукцию и содержание хлорофилла *a* в эвтрофных водах на примере Севастопольской бухты // Океанология. 1988. Т. 28, № 1. С. 127–132.

Суханова И.Н., Ратькова Т.Н. Сравнение численности фитопланктона в пробах, собранных методом двойной фильтрации и стандартным методом осаждения // Там же. 1977. Т. 17, № 4. С. 691–693.

Тарасенко Л.В., Луценко М.А. Фитоценозы мелководий Ивановского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 161–166.

Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза. М.: Высш. шк., 1977. 253 с.

Трифорова И.С. Фитопланктон и его продукция // Биологическая продуктивность озера Красного. Л.: Наука, 1976. С. 69–104.

Трифорова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона озер Карельского перешейка. Л.: Наука, 1979. 168 с.

Трифорова И.С. Сезонная и основная сукцессии озерного фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 21–28.

Трифорова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.

Трифорова И.С. Оценка трофического статуса водоемов по содержанию хлорофилла *a* в планктоне // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 158–166.

Трифорова И.С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер: Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. СПб., 1994. 77 с.

Трифорова И.С., Десортова Б. Хлорофилл как мера биомассы фитопланктона в водоемах разного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Л.: Наука, 1983. С. 58–80.

Трифорова И.С., Игнатьева Н.В., Маслевцов В.В., Островская Т.А. Зависимость показателей летнего планктона от содержания биогенных элементов в малых озерах Латгалии с разным уровнем антропогенного эвтрофирования // Экология. 1986. № 5. С. 31–38.

Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М., Бастюрк О. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Черного моря // Океанология. 2002. Т. 42, № 1. С. 60–75.

Фортунатов М.А. Типизация и группировка водохранилищ различного хозяйственного назначения // Материалы межвуз. науч. конф. по вопросу изучения влияния водохранилищ на природу и хозяйство окружающих территорий. Калинин, 1970. С. 8–12.

Хатчинсон Д. Лимнология. М.: Прогресс, 1969. 592 с.

Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 279 с.

Шавыкин А.А. О методике экспрессного количественного определения хлорофилла "а" в морском фитопланктоне // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты: ММБИ АН СССР, 1983. С. 28–34.

Шавыкин А.А., Рыжов В.М. Применение судовых флуориметров для изучения фитопланктонных сообществ. Препринт. Апатиты: ММБИ АН СССР, 1989. 46 с.

Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л.: Наука, 1969. 244 с.

Щур Л.А. Взаимосвязь между гидрооптическими и гидробиологическими характеристиками фитопланктона в пресных водоемах (на примере Красноярского водохранилища и озера Таймыр): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1986. 19 с.

Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез C3- и C4-растений: Механизмы и регуляция. М.: Мир, 1986. 590 с.

Эдельштейн К.К. Водохранилища России: Экологические проблемы и пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Яросл. гос. техн. ун-т, 2001. 427 с.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 336 с.

Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. 304 с.

Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самар. науч. центр РАН, 1999. 264 с.

Элементы круговорота фосфора в водоемах. Л.: Наука, 1987. 104 с.

Юнев О.А., Салдан Н.В. Распределение содержания хлорофилла *a* и феофитина в размерных фракциях планктона тропической зоны Атлантического океана // Пикофракция в составе планктона тропической зоны Атлантического океана. Севастополь: ИБЮМ АН УССР, 1987. С. 77–102. Деп. в ВИНТИ 27.05.87, № 3798-B87.

Ahlgren G. Limnological studies of lake Norrviken, a eutrophicated Swedish lake. II. Phytoplankton and its productivity // Schweiz. J. Hydrobiol. 1970. Vol. 32, N 2. P. 353–396.

Aleya L., Amblard C. Importance quantitative de differentes classes de faillie phytoplanktoniques en milieu lacustre eutrophe // Hydrobiologia. 1989. Vol. 183, N 2. P. 97–113.

Aleya L., Devaux J. Relation entre la transparence de l'eau teneurs en chlorophylle *a* de trois fractions de taille phytoplanktoniques d'un lac eutrophe (lac d'Aydat) // Ann. Sci. Natur. Zool. Biol. Anim. 1988. Vol. 9, N 4. P. 257–262.

Andersen J.M. Plankton primary production and respiration in eutrophic Frederiksborg Slotss, Denmark // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1978. Vol. 20. P. 702–708.

Antia N.J., McAllister C.D., Parsons T.R. et al. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere // Limnol. Oceanogr. 1963. Vol. 8, N 2. P. 166–183.

Bald D., Kruip J., Rogner M. Supramolecular architecture of cyanobacterial thylakoid membranes: How is the phycobilisome connected with the photosystem? // Photosynth. Res. 1996. Vol. 49. P. 103–118.

Berman T., Pollinger U. Annual and seasonal variations of phytoplankton, chlorophyll and photosynthesis in Lake Kinneret // Limnol. Oceanogr. 1974. Vol. 19, N 1. P. 31–54.

Burchardt L., Panczakowa J. Changes in chlorophyll contents of Swietokrzyskie Lake phytoplankton as related to qualitative and quantitative fluctuations of phytoplankton density and of the physicochemical conditions in the lake in summer 1979 // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1987. Vol. 34, N 2. P. 177–191.

Carlson R.E. A trophic state index for lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1977. Vol. 22, N 2. P. 361–369.

Chiaudani G., Vighi M. The N:P ratio and tests with *Selenastrum* to predict eutrophication in lakes // *Water Res.* 1974. Vol. 8, N 6. P. 1063–1069.

Claesson A. Research on recovery of polluted lakes: Algal growth potential and the availability of limiting nutrients // *Acta Univ. Uppsala.* 1978. N 461. P. 1–27.

Currie R.J. Pigments in zooplankton faeces // *Nature.* 1962. Vol. 193, N 4819. P. 956–957.

Daley R.I. Experimental characterization of lacustrine chlorophyll diagenesis. II. Bacterial, viral and herbivore grazing effect // *Arch. Hydrobiol.* 1973. Vol. 72, N 4. P. 409–439.

Desortova B. Relationship between chlorophyll-a concentration and phytoplankton biomass in several reservoir in Czechoslovakia // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.* 1981. Bd. 66, H. 2. S. 153–169.

Dillon P.J., Rigler F.N. The phosphorus – chlorophyll relationship in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1974. Vol. 19, N 5. P. 767–773.

Durnford D.G., Deane J.A., Tan S. et al. Phylogenetic assessment of the eucariotic light-harvesting antenna proteins with implications for plastide evolution // *J. Mol. Evol.* 1999. Vol. 48, N 1. P. 59–68.

Fahnenstiel G.L., Redalje D.G., Lohrenz S. Has the importance of phytoautotrophic picoplankton been overestimated? // *Limnol. Oceanogr.* 1994. Vol. 39, N 2. P. 432–438.

Fahnenstiel G.L., Sicko-Goad L., Scavia D., Stoermer E.F. Importance of picoplankton in Lake Superior // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, N 1. P. 235–240.

Fogg G.E. Light and ultraplankton // *Nature.* 1986a. Vol. 319, N 6049. P. 96.

Fogg G.E. Picoplankton // *Proc. Roy. Soc. London. B.* 1986b. Vol. 288, N 1250. P. 1–30.

Foy R.H. A comparison of chlorophyll-a and carotenoid concentrations as indicator of algal volume // *Freshwater Biol.* 1987. Vol. 17, N 2. P. 237–250.

Foy R.H., Fitzsimons A.G. Phosphorus inactivation in a eutrophic lake by the direct addition of ferric aluminium sulphate: Changes in phytoplankton populations // *Ibid.* 1987. Vol. 17, N 1. P. 1–13.

Frumin G. Population density and water quality of world lakes // *Protection and management of Lake Ladoga and other large lakes: Abstr. 4th Intern. Lake Ladoga Symp. Velikiy Novgorod, 2002.* P. 33.

Ganf G.G. Oxygen uptake: Phytoplankton: community respiration // *The functioning of freshwater ecosystems.* Cambridge: Univ. press, 1980. P. 187–194.

George D.G. Regional-scale influences on the long-term dynamics of lakes // *Phytoplankton productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems.* Bangor, 2002.

George D.G., Hewitt D.P. The influence of year-to-year changes in position of the Atlantic Gulf Stream on the biomass of zooplankton in Windermere North Basin, U.K. // *Management of lakes and reservoirs during global climate change.* Dordrecht etc: Kluwer, 1998. P. 223–244. (NATO ASI Ser.)

Glooschenko W.A., Moore J.E., Vollenweider R.A. The seasonal cycle of pheopigments in Lake Ontario with a particular emphasis on the role of zooplankton grazing // *Limnol. Oceanogr.* 1972. Vol. 17, N 4. P. 597–605.

Golterman H.L. Chlorophyll – phosphate relationships, a tool for water management // *Algae and aquatic environment.* Bristol: Biopress, 1988. P. 205–224.

Gorham E., Sanger J. Fossil pigments in the surface sediments of a meromictic lake // *Limnol. Oceanogr.* 1972. Vol. 17, N 4. P. 618–622.

Grabowski B., Cunningham F.X., Gantt E. Chlorophyll and carotenoid binding in a simple red algal light-harvesting complex crosses phylogenetic lines // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2001. Vol. 98, N 5. P. 2911–2916.

Hallegraeff G.M. Pigment diversity in freshwater phytoplankton. 2. Summer succession in three Dutch lakes with different trophic characteristics // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.* 1977. Bd. 62, H. 1. S. 19–39.

Happy-Wood C.M., Kennanway J.M., Ong M.N. et al. Contributions of nano and picoalgae to the productivity of phytoplankton and epipelagic algae in an Upland Welsh Lake // *Algae and the aquatic environment.* Bristol: Biopress, 1988. P. 168–184.

Harris G.P. Photosynthesis, productivity and growth: The physiological ecology of phytoplankton // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 1978. H. 10. S. 1–171.

Harris G.P. Phytoplankton ecology: Structure, functioning and fluctuation. L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1986. 384 p.

Harris G.P. Time series analysis of water quality data from Lake Ontario: Implication for the measurement of water quality // *Freshwater Biol.* 1987. Vol. 18, N 3. P. 389–403.

Harris G.P., Piccinin B.B., Haffner G.D. et al. Physical variability and phytoplankton communities. 1. The descriptive limnology of Hamilton Harbour // *Arch. Hydrobiol.* 1980. Vol. 88, N 3. P. 303–327.

Hino M. Ecohydrodynamics // *Adv. Hydrosci.* 1981. N 12. P. 143–193.

Hopercraft R.R., Roft J.C. Phytoplankton size-fractions in a tropical neritic ecosystem near Kingston, Jamaica // *J. Plankton Res.* 1990. Vol. 12, N 5. P. 1069–1088.

Hoyer M.V., Jones J.R. Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll in the Midwestern Reservoirs // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983. Vol. 40, N 2. P. 192–199.

Hunter B.L., Laws E.A. ATP and chlorophyll *a* as estimators of phytoplankton carbon biomass // *Limnol. Oceanogr.* 1981. Vol. 26, N 4. P. 944–956.

Hutchinson G.E. The paradox of the plankton // *Amer. Natur.* 1961. Vol. 95, N 882. P. 137–145.

Javornicky P. The relationship between productivity and biomass of phytoplankton in some oligotrophic water-bodies in the German Democratic Republic // *Limnologica*. 1974. Vol. 9, N 2. P. 181–195.

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

Jewson D.H. The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland) // *Freshwater Biol*. 1976. Vol. 6, N 6. P. 551–576.

Kalchev R.K., Beshkova M.B., Boumbarova C.S. et al. Some allometric and non-allometric relationships between chlorophyll-*a* and abundance variables of phytoplankton // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 341. P. 235–245.

Kalff J., Knoechel R. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1978. Vol. 9. P. 475–495.

Kelly M.G., Whitton B.A. Biological monitoring of eutrophication in rivers // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 384. P. 55–67.

Keskitalo J. The species composition and biomass of phytoplankton in the eutrophic Lake Lovöjärvi, Southern Finland // *Ann. Bot. Fenn.* 1977. Vol. 14, N 2. P. 71–81.

Komarkova J. Cyanobacterial picoplankton and its colonial formations in two eutrophic canyon reservoirs (Czech Republic) // *Arch. Hydrobiol.* 2002. Vol. 154, N 4. P. 605–623.

Korneva L.G., Solovyova V.V. Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of the Volga River // *Intern. Rev. Hydrobiol.* 1998. Vol. 83, Special Issue. P. 163–166.

Laevastu T. The occurrence of pigments in marine sediments // *J. Mar. Res.* 1958. Vol. 17, N 3. P. 325–334.

Lafond M., Pinel-Aloul B., Ross P. Biomass and photosynthesis in size-fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes // *Hydrobiologia*. 1990. Vol. 196, N 1. P. 25–38.

Lambou V.W., Hern S.C., Taylor W.D., Williams L.R. Chlorophyll, phosphorus, Secchi disk and trophic state // *Water Res. Bull.* 1982. Vol. 18, N 5. P. 807–813.

Lambou V.W., Taylor W.D., Hern S.C., Williams L.R. Comparison of trophic state measurements // *Water Res.* 1983. Vol. 17, N 11. P. 1619–1626.

Likens J.E. Primary production of Inland aquatic ecosystems // *Primary productivity of the biosphere*. B. etc.: Springer, 1975. P. 185–202.

Lind O.T., Terrell T.T. Trophic classification: some special problems of reservoirs // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1990. Bd. 33, N 1. S. 647.

Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: Spectrophotometric equations // *Limnol. Oceanogr.* 1967. Vol. 12. N 2. P. 343–346.

Lorenzen C.J., Jeffrey S.W. Determination of chlorophyll in sea water. P.: UNESCO, 1980. 20 p. (UNESCO Techn. Pap. in Mar. Sci.; 35).

Margalef R. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés

dynamiques des populations // *Conseil. Intern. Explor. Sci. Mer. Medit. Rapp. Proc. Verb.* 1960. Vol. 15, N 2. P. 277–281.

Margalef R. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1964. Vol. 15. P. 169–175.

Margalef R. Some concepts relative to the organization of plankton // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1967. Vol. 5. P. 257–289.

Margalef R. Typology of reservoirs // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1975. Vol. 19, N 3. P. 1847–1848.

Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // *Oceanol. acta*. 1978. Vol. 1, N 4. P. 493–509.

Maulood B.K., Hinton G.C.F., Boney A.D. Diurnal variations of phytoplankton in Loch Lomond // *Hydrobiologia*. 1978. Vol. 58, N 2. P. 99–117.

Mineeva N.M. Evaluation of nutrient-chlorophyll relationships in the Rybinsk Reservoir // *Water Sci. and Technol.* 1993. Vol. 28, N 6. P. 25–28.

Mineeva N.M., Litvinov A.S. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk Reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of lakes and reservoirs during global climate change*. Dordrecht etc.: Kluwer, 1998. P. 159–183.

Moreth C.M., Yentsch C.S. The role of chlorophyllase and light in the decomposition of chlorophyll from marine phytoplankton // *J. Exp. Mar. Biol.* 1970. Vol. 4, N 3. P. 238–249.

Moss B. Seston composition of two freshwater pools // *Limnol. Oceanogr.* 1970. Vol. 15, N 4. P. 504–513.

Moustaka-Gouni M. Temporal and spatial distribution of chlorophyll “a” in Lake Volvi, Greece // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 1989. Vol. 82, N 4. P. 47–185.

Nicholls K.H., Dillon P.J. An evaluation of phosphorus – chlorophyll – phytoplankton relationship for lakes // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.* 1978. Bd. 63, H. 2. S. 141–154.

OECD. Eutrophication of waters: Monitoring, assessment and control. P., 1982. 155 p.

Paerl H.W., Tucker J., Bland P.T. Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface bloom // *Limnol. Oceanogr.* 1983. Vol. 28, N 5. P. 847–857.

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. 155–168.

Pinel-Aloul B., Bourbonnais N., Dutilleul P. Among lake and within lake variations of autotrophic pico- and nanoplankton biomass in six Quebec lakes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. Vol. 53, N 11. P. 2433–2445.

Prepas E.E., Trew D.O. Evaluation of the phosphorus – chlorophyll relationship for lakes of the Precambrian Shield in Western Canada // *Ibid.* 1983. Vol. 40, N 1. P. 27–35.

Prezelin B.B. Light reactions in photosynthesis // *Physiological bases of phytoplankton ecology*. Ottawa, 1981. P. 1–43. (Canad. Bull. of Fish. and Aquat. Sci.; 210).

Pridmore R.D., Vant W.N., Rutherford J.C. Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand) // *Hydrobiologia*. 1985. Vol. 121, N 2. P. 181–189.

Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge etc.: Cambridge Univ. press, 1984. 384 p.

Reynolds C.S. The response of phytoplankton communities to changing lake environments // *Schweiz. Zschr. Hydrol.* 1987. Bd. 49, N 2. S. 220–236.

Reynolds C.S. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton // *Freshwater Biol.* 1990. Vol. 21, N 1. P. 23–53.

Richards E.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.

Rodhe W. Environmental requirements of freshwater plankton algae: Experimental studies in ecology of phytoplankton // *Symb. Bot. Upsal.* 1948. Vol. 10, N 1. P. 1–149.

Rybak M., Rybak I. Plant pigments in contemporary bottom sediments of Lake Dlugie in Olzstin // *Acta hydrobiol.* 1982. Vol. 24, N 1. P. 21–28.

Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // *Arch. Hydrobiol.* 1966. Vol. 62, N 1. P. 1–28.

Sandusky J.C., Horne A.J. A pattern analysis of Clear Lake phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 12, N 4. P. 636–648.

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

Schindler D.W. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwater // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23, N 3. P. 478–486.

Schindler D.W., Holmgren S.K. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lake Area, Northwestern Ontario, and other low carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining C_{14} activity in photosynthesis // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1971. Vol. 28, N 2. P. 189–201.

Sieburth J.M., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fraction // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23, N 6. P. 1256–1263.

Sladeček V. Water quality in Czechoslovak water-supply impoundment // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1990. H. 33. S. 819–825.

Smith V.H. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1983. Vol. 27, N 6. P. 1101–1112.

Smith W.O. The relative importance of chlorophyll, dissolved and particulate matter, and seawater to the vertical extinction of light // *Estuarine, Coast. Shelf Sci.* 1982. Vol. 15, N 4. P. 459–465.

Sommer U. Comparison between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1985. Vol. 30, N 2. P. 335–346.

Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncam A. The PED-model of seasonal succession in planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.* 1986. Vol. 106, N 4. P. 433–471.

Steele J.H. Environmental control of photosynthesis in the sea // *Limnol. Oceanogr.* 1962. Vol. 7, N 2. P. 137–150.

Steele J.H., Baird I.E. The chlorophyll *a* content of particulate organic matter in the northern North Sea // *Ibid.* 1965. Vol. 10, N 2. P. 264–267.

Stockner J.G. Phototrophic picoplankton: An overview from marine and freshwater ecosystems // *Ibid.* 1988. Vol. 33, N 4, pt 2. P. 765–775.

Takamura N., Nojiri Y. Picoplankton biomass in relation to lake trophic state and the TN:TP ratio of lake water in Japan // *J. Phycol.* 1994. Vol. 30, N 3. P. 439–444.

Talling J.F. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.* 1965. Bd. 50, H. 1. S. 1–32.

Talling J.F. An annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // *Ibid.* 1966. Bd. 51, H. 4. S. 545–621.

Talling J.F., Heney S.I. Long-term changes in some English (Cumbrian) lakes subjected to increased nutrient input // *Algae and aquatic environment*. Bristol: Biopress, 1988. P. 1–29.

Tolstoy A. Chlorophyll *a* in relation to phytoplankton volume in some Swedish lakes // *Arch. Hydrobiol.* 1979. Vol. 85, N 2. P. 133–151.

Uehlinger U., Bloesch J. Primary production of different phytoplankton size classes in oligomesotrophic Swiss lake // *Ibid.* 1989. Vol. 116, N 1. P. 1–21.

Vollenweider R.A. Das Nährstoffbelastungsconzept als Grundlage für den eutrophierungs-prozess stehender Gewässer und Talsperren // *Ztschr. Wasser und Abwasser Forsch.* 1979. Bd. 12, N 2. S. 46–56.

Vollenweider R.A. Global problems of eutrophication and its control // *Conservation and management of lakes*. Budapest: Akad. Kiado, 1989. P. 19–41.

Vollenweider R.A., Munawar M., Stadelmann P. A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1974. Vol. 31, N 5. P. 739–762.

Voros L., Gulias P., Nemeth J. Occurrence, dynamic and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.* 1991. Bd. 76, N 5. S. 617–629.

Voros L., Padisak J. Phytoplankton biomass and chlorophyll-*a* in some shallow lakes in Central Europe // *Hydrobiologia*. 1991. Vol. 215, N 2. P. 111–119.

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.

Watson S., McCauley E. Contrasting patterns of net- and nanoplankton production and biomass among lakes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988. Vol. 45, N 5. P. 915–920.

Weber L.H., El-Sayed S.Z. Contribution of net, nano- and picoplankton to the phytoplankton standing crop and primary production in the Southern Ocean // *J. Plankton Res.* 1987. Vol. 9, N 5. P. 973–994.

Weisse T. Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance // Ibid. 1988. Vol. 10, N 6. P. 1179–1188.

Westlake D.F., Adams M.S., Bindloss M.E. et al. Primary production // The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge: Univ. press, 1980. P. 141–246. (IBP; N 22).

Yentsch C.S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean // Deep-Sea Res. 1965. Vol. 12, N 5. P. 653–666.

Yentsch C.S., Vaccaro R.F. Phytoplankton nitrogen in ocean // Limnol. Oceanogr. 1958. Vol. 3, N 4. P. 443–448.

Zevenboom W., Mur R.R. N-uptake and pigmentation of N-limited chemostat cultures and natural populations of *Oscillatoria agardhii* // Mitt. Intern. Ver. Limnol. 1978. N 21. P. 261–274.

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Экологическая роль фотосинтетических пигментов	5
Общие представления.....	5
Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона.....	9
Хлорофилл как показатель фотосинтетической и дыхательной активности фитопланктона	12
Глава 2. Организация исследований	13
Материал и методы анализа.....	13
Характеристика района исследований.....	17
Глава 3. Состав и содержание растительных пигментов в воде волжских водохранилищ	27
Изученность пигментов планктона	27
Динамика хлорофилла <i>a</i> в водохранилищах.....	28
Содержание хлорофилла <i>a</i> в волжском каскаде.....	37
Состав и содержание дополнительных пигментов	40
Глава 4. Хлорофилл как показатель пространственного распределения фитопланктона водохранилищ	50
Факторы пространственной гетерогенности фитопланктона	50
Особенности вертикального распределения хлорофилла	51
Характеристика горизонтального распределения хлорофилла	54
Макромасштабное распределение хлорофилла и районирование водохранилищ	67
Глава 5. Хлорофилл как показатель временной динамики фитопланктона водохранилищ.....	74
Характеристика различных масштабов временной изменчивости..	74
Многолетняя динамика хлорофилла как показатель изменения трофического статуса водохранилищ.....	84
Глава 6. Содержание хлорофилла в разных размерных фракциях фитопланктона	91

Глава 7. Хлорофилл как показатель трофического статуса водохранилищ	99
Подходы к оценке трофического состояния водоемов	99
Характеристика трофического состояния волжских водохранилищ.....	102
Пигментные характеристики в водах разной трофии	115
Заключение	127
Conclusion	130
Литература	132

Content

Introducton	3
Chapter 1. Ecological significance of photosynthetic pigments	5
Concept	5
Chlorophyll as an indicator of phytoplankton biomass	9
Chlorophyll as an indicator of phytoplankton photosynthetic and respiratory activity	12
Chapter 2. Organization of researches	13
Material and methods	13
Description of the research area	17
Chapter 3. Pigments composition and content in the waters of the Volga river reservoirs	27
Previous study of plankton pigments	27
Chlorophyll <i>a</i> dynamics in reservoirs	28
Chlorophyll <i>a</i> content in the cascade	37
Complementary pigments composition and content	40
Chapter 4. Chlorophyll as an indicator of phytoplankton spatial distribution in reservoirs	50
Factors of phytoplankton spatial heterogeneity	50
Patterns of phytoplankton vertical distribution	51
Patterns of phytoplankton horizontal distribution	54
Large-scale chlorophyll distribution and regioning of reservoirs	67
Chapter 5. Chlorophyll as an indicator of phytoplankton temporal dynamics in reservoirs	74
Description of different scales of the temporal variability	74
Long-term chlorophyll dynamics as an indicator of changes in reservoir trophic state	84
Chapter 6. Chlorophyll content in different size fractions of phytoplankton	91

<i>Chapter 7. Chlorophyll as an indicator of the reservoirs trophic state</i>	99
Approaches for the assessment of the waterbody trophy	99
Evaluation of the Volga River reservoir trophic state	102
Pigment characteristic in waters of different trophic state	115
Conclusion	130
Literature cited	132

Научное издание

Минеева Наталья Михайловна

***Растительные пигменты
в воде волжских водохранилищ***

*Утверждено к печати
Ученым советом Института
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Е.С. Степанова*

Художник *Ю.И. Духовская*

Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректор *А.В. Морозова*